



ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Основаны в 1932 году

Том 300

**Л.И. Новицкая**

**Морфология бесчелюстных –  
базовый уровень дивергентной  
ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ**

Москва

2023

УДК 567:551.733/734:573

ББК 28.1

Н 73

Утверждено к печати Ученым советом  
Палеонтологического института  
им. А.А. Борисяка Российской академии наук

Рецензенты:

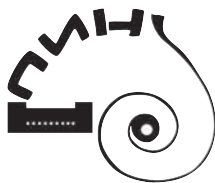
академик, доктор биологических наук М.А. Федонкин,  
доктор биологических наук О.Б. Афанасьева

Н 73 **Морфология бесчелюстных – базовый уровень дивергентной эволюции позвоночных.** / Л.И. Новицкая. (Тр. ПИН РАН. Т. 300). – М.: РАН, 2023. – 264 с.

**The morphology of Agnatha as the basal level of Divergent Evolution of Vertebrates**  
/ Novitskaya L.I. (Trans. PIN RAS, vol. 300). Moscow: RAS, 2023, 264 p.

ISBN 978-5-907645-18-9

Бесчелюстные (Agnatha) представляют древнейший известный морфо-эволюционный уровень позвоночных. Даны реконструкции внешнего вида бесчелюстных, анализируется их внешнее и внутреннее строение: экоскелет, сейсмочувствительная система, эндоскелет, обонятельный аппарат, головной мозг и черепно-мозговые нервы, дыхательная система. Обсуждена возможность перехода от энтобранхиальной жаберной системы бесчелюстных к эктобранхиальной системе челюстноротых. Сделан вывод о фундаментальном сходстве схем онтогенеза у двуноздревых бесчелюстных и челюстноротых позвоночных (акул). Показана ошибочность распространенного объяснения строения гетеростраков (Agnatha) по схеме строения миксин. Показана ошибочность широко принимаемого в современной мировой литературе филогенетического сближения челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) с остеостраками (Osteostraci, Agnatha). Обсуждается значение фундаментальных признаков строения в обосновании родства таксонов высшего ранга. На основе фундаментальных признаков Gnathostomata сближены с двуноздревыми бесчелюстными (Heterostraci, Thelodonti). Показано, что дивергентные ветви Gnathostomata и Cyclostomata, представляющие современных позвоночных, отчетливо прослеживаются на морфо-эволюционном уровне бесчелюстных.



ISBN 978-5-907645-18-9

© ПИН РАН, 2023  
© Л.И. Новицкая, 2023

## ВВЕДЕНИЕ

В научной литературе мнения о строении и родстве палеозойских бесчелюстных позвоночных (Agnatha) противоречивы. В образовательных научно-популярных программах бесчелюстные почти не упоминаются или не упоминаются. Они остаются практически неизвестными. Между тем, в развитии жизни на Земле именно бесчелюстные составляют морфо-эволюционный уровень, от которого эволюция позвоночных животных продолжается от низов палеозоя до современности – уже полмиллиарда лет. Одним из результатов этого развития является человечество.

Книга, представляемая читателям, написана для специалистов-палеонтологов, для биологов-морфологов, эволюционистов, для философов, занимающихся проблемами истории жизни, и для читателей других профессий, интересующихся развитием той ветви жизни, которая привела к появлению Человека разумного, то есть вида *Homo sapiens*.

Что такое бесчелюстные? Бесчелюстные – рыбы – земноводные – пресмыкающиеся и птицы – млекопитающие, включающие человека – все это звенья одной эволюционной последовательности. Такая последовательность групп животных завершается появлением мыслящего существа. Но в ее начале находились бесчелюстные.

Бесчелюстные были обычными, не очень многочисленными, обитателями прибрежных областей в морях раннего – среднего палеозоя (ордовик – девон). Обладая сравнительно сложной, для того времени, морфологией, бесчелюстные в этом отношении существенно уступали появившимся позднее (в силуре) рыбам. Так, бесчелюстные могли питаться только способом всасывания (втягивания). Адаптаций к хватанию не было. У значительной части бесчелюстных еще не появились органы управления движением (парные плавники). Бесчелюстные только начинали освоение водной среды позвоночными животными. Отсюда большое разнообразие их пробных адаптаций, в том числе к повышению эффективности питания и движения.

В развитии жизни на Земле особое, исключительное, значение бесчелюстных в том, что их морфология стала базовым уровнем для формирования двух главных филогенетических ветвей позвоночных: челюстноротых (Gnathostomata) и круглоротых (Cyclostomata). Эти ветви включают всех современных позвоночных животных. В развитии биосферы роль круглоротых оказалась практически незаметной. Но в ветви челюстноротых (состоящей из названных уже рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих) важнейшим проявлением эволюции стало усиление деятельности головного мозга, достигшее максимума у человека.

Принадлежность человека к челюстноротым привлекает особое внимание к вопросу о происхождении этой ветви позвоночных.

Эволюционируя, человек влияет на современную биосферу. Это делает актуальными очень серьезные вопросы, нередко поднимаемые в науке и в СМИ, относящиеся к не такой уж далекой перспективе развития человечества. Один из них: может ли человек существовать, как биологический вид, вне Земли или он приспособлен только к условиям Земли? С этим вопросом

связаны следующие. Насколько глубоко фундаментальные признаки строения человека прослеживаются (ретроспективно) в эволюции ветви челюстноротых позвоночных? Имелись ли фундаментальные признаки строения, свойственные человеку, уже на морфо-эволюционном уровне древнейших позвоночных – бесчелюстных (*Agnatha*)? Если да, то это значит, что время, потребовавшееся на то, чтобы человек сформировался в условиях Земли, включает (если считать от времени появления позвоночных) продолжительность эволюции бесчелюстных до появления челюстноротых (рыб) плюс время эволюции челюстноротых позвоночных. В целом, это – приблизительно 500 миллионов лет. То есть в масштабах геологического времени человечество представляет собой продукт очень длительной эволюции сложных организмов (позвоночных животных) *в биосферных и абиотических условиях Земли.*

Бесчелюстные дали начало эволюции к современным позвоночным. Но какие именно бесчелюстные – *Heterostraci*, *Thelodonti* (двуноздревые) или, как утверждают многие современные исследователи, – *Osteostraci* (одноноздревые) были группой, филогенетически (родственно) наиболее близкой к челюстноротым позвоночным?

В современной палеонтологии ответы на эти вопросы противоречивы. В сущности, они диаметрально противоположны. В связи с чем подчеркну, что появившиеся во второй половине XX-го – в XXI-ом веке результаты исследований бесчелюстных – их внутреннего строения и схем онтогенеза – вполне достаточны и, что важно, совершенно доказательны для того, чтобы однозначно ответить на вопрос о происхождении челюстноротых позвоночных. Эта проблема рассматривается в книге.

В ее морфологических главах использован материал по гетеростракам (*Heterostraci*) – крупной и хорошо изученной группе двуноздревых бесчелюстных. Остальные бесчелюстные привлекаются в основном как сравнительный материал.

В главе об экзоскелете рассматриваются результаты изучения особенностей древних гистогенезов и адаптивные возможности экзоскелета, проявлявшиеся, например, в регенерации его поверхностного слоя, а также в пломбировке вторичным дентином повреждений наружного и среднего слоев. В числе функций экзоскелета была защитная функция, чрезвычайно важная на раннем этапе эволюции позвоночных, еще не имевших эффективных адаптаций к плаванию. Необходимо обратить внимание на то, что при всем значении экзоскелета в исследованиях ранних позвоночных, его строение у бесчелюстных, не является убедительным аргументом для решения проблемы филогенетических связей бесчелюстных с ветвью челюстноротых.

В главе о внутреннем строении бесчелюстных даны доказательства родства ветви челюстноротых позвоночных с двуноздревыми бесчелюстными (данные по *Heterostraci*). Выделены и проанализированы фундаментальные признаки во внутреннем строении бесчелюстных. Показано решающее значение фундаментальных признаков в исследованиях родства таксонов высшего ранга.

По результатам сравнительно-морфологического анализа взрослых экземпляров бесчелюстных (*Heterostraci*, *Osteostraci*) и современных позвоночных (*Gnathostomata*, *Cyclostomata*, в исследованиях которых используются их эмбриональные стадии), обосновывается вывод о сходстве схем онтогенеза у челюстноротых (акул) и гетеростраков, у круглоротых (миног) и остеостраков. В этой же главе проанализирован возможный путь в переходе от «энтодермальных» жаберных мешков бесчелюстных к эктодермальной жаберной системе гнатостом (рыб). Различия в жаберной системе, считавшиеся непреодолимыми для филогенетического сближения агнат и гнатостом, преодолеваются, если принять во внимание особенности эмбриогенеза некоторых современных низших позвоночных (Novitskaya, 1998, 2015a).

В главе о дивергентной эволюции позвоночных на материалах о внутреннем строении доказывається, что в эволюции позвоночных от раннего палеозоя до современности отчетливо прослеживаются два основных дивергентных направления. Они берут начало от морфо-эволюционного уровня бесчелюстных (*Agnatha*): от двуноздревых бесчелюстных к челюстноротым (*Gnathostomata*) и от одноноздревых бесчелюстных к круглоротым (*Cyclostomata*).

В целом, книга, предлагаемая вниманию читателей, показывает, что современные знания о древнейших бесчелюстных далеко выходят за рамки тех узких, иногда ошибочных, представлений, которые нередко встречаются в научной литературе и даже в современных учебниках.

На изученных материалах доказано, что сближение челюстноротых позвоночных с остеостраками (*Osteostraci*), нередкое в современной мировой научной литературе и даже в литературе, популяризирующей науку, ошибочно. Такое сближение строится на выборе признаков, сходство которых не касается основ строения сближаемых групп. Сходство таких признаков может не зависеть от родства.

Замечание. В редких случаях, как исключение, в книге повторяются фигуры, помещенные на разных рисунках. Это сделано, чтобы расположить сложные для восприятия рисунки рядом с текстом, в котором они анализируются с разных позиций и таким образом сделать содержание текста понятным читателю.

# AGNATHA. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Представление о внешнем виде бесчелюстных (Agnatha) можно себе составить по рисункам на схеме их распространения в геологическом времени (рис. 1). Подробнее их внешнее разнообразие показано в какой-то мере на рис. 2. Морфологическая характеристика бесчелюстных содержится в их диагнозе, который приводится ниже.

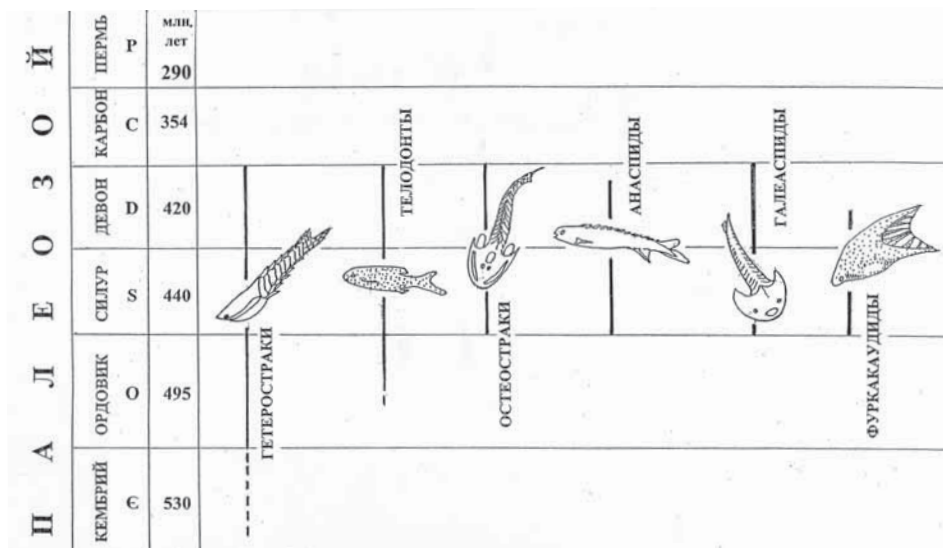


Рис. 1. Схема распространения бесчелюстных в палеозое. Цифрами в миллионах лет указано время от начала периодов до современности

Бесчелюстные – древнейшие (ранний – средний палеозой) небольшие первичноводные животные. Передние жаберные дуги еще не преобразованы в челюсти. Жаберные дуги однотипные, не дифференцированные, своими концами сливались с эндокранием, расположены снаружи по отношению к жаберным мешкам. Дыхание осуществлялось жаберными мешками, имевшими смешанное энто-эктодермальное происхождение. Эндокраний и жаберные дуги образованы хрящом. В эндокрании некоторых групп имелись перихондральные окостенения. Во внутреннем ухе развиты два вертикальных полукружных канала. Обонятельный орган представлен или парными носовыми мешками, открывавшимися отдельными ноздрями, или имелся один внешне непарный носовой мешок. Обонятельный орган или не связан с гипофизом (Diplorhina), или связан (Monorhina). Общий назогипофизный ход отсутствует (Diplorhina) или присутствует (Monorhina). Соответственно наружное назогипофизное отверстие отсутствует или имеется. Структурный план головы формировался онтогенезом такого типа как у челюстноротых по-



Рис. 2. Разнообразие внешнего строения бесчелюстных. Гетеростраки: 1 – *Poraspis*, 2 – *Prosarctaspis*, 3 – *Angaraspis*, 4 – *Eglonaspis*. Остеостраки: 5 – *Tremataspis*, 6 – *Cephalaspis*, 7 – *Boreaspis*. Телодонты: 8 – *Phlebolepis*. Фуркакаудиды: 9 – *Sphenonectris*, 10 – *Furcascauda*. Анаспиды: 11 – *Pterygolepis*. Галеаспиды: 12 – *Macrothyraspis* (Новицкая, 2015a)

звоночных (акул), или онтогенезом такого типа как у круглоротых (миног). Экзоскелет или в виде чешуй, или головуловищный отдел покрыт пластинками различной величины, иногда сливающимися между собой. Пластинки экзоскелета образуют панцирь, защищавший прекаудальную часть тела. Экзоскелет состоял из дентина (ортодентина) и аспидина (древней скелетообразующей ткани, первично не имевшей костных клеток) или из

дентина (мезодентина) и костной ткани, содержащей остециты (на материале различаются лакуны, оставленные остецитами). Парные плавники отсутствуют или имеются грудные; брюшные очень редки и примитивны (*Furcocaudiformes*). Непарные плавники отсутствуют или имеются, или есть аналогичные им примитивные образования (гребни, шипы). Хвостовые плавники разнообразной формы. Жизненный цикл полностью связан с водой. В основном, придонные животные, способные ненадолго подниматься в толщу воды. Адаптации к движению очень несовершенны.

В целом бесчелюстные дают представление о строении позвоночных на прегнатостомном эволюционном уровне, а также на уровне, базовом для эволюции, сформировавшей циклостом. Время существования: кембрий (?), ордовик – девон. Классы: двуноздревые (*Diplorhina*), одноноздревые (*Monorhina*). (Диагноз взят из Новицкая, 2004. Внесены дополнения).

## СПРАВКИ

Бесчелюстные были эвригалинными (способными жить в воде разной солености), обитали в прибрежных областях морей, в лагунах, солоноватых и пресных водах. Остатки некоторых групп (*Heterostraci: Psammosteiformes*) сохраняются в речных отложениях (Обручев, Марк-Курик, 1965).

Среди древнейших раннеордовикских бесчелюстных, найденных в Австралии, Европе, Южной и Северной Америке (Bockelie, Fortey, 1976; Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977; Repetski, 1978; Ritchie, 1985; Gagnier, Blicck, Rodrigo, 1986; Gagnier, 1989; Smith, Sansom, 1995; Märss, Karatajüte-Talimaa, 2002) имеются экземпляры хорошей сохранности (например, Южная Америка, Боливия, местонахождение Сакабамба). Находки *Sacabambaspis janvieri* дают достаточно полное представление о том, как выглядели некоторые древнейшие позвоночные. Реконструкция внешнего облика *Sacabambaspis* дана в статье П.-И. Ганье (Gagnier, 1989). Автором книги также сделана реконструкция в прижизненной обстановке (Новицкая, 2015а; здесь рис. 3). Возраст отложений, в которых найден материал, определяется как ордовик (470 миллионов лет от современности) (Gagnier, 1989).

Сакабамбаспис имел удлинённую форму тела (рис. 3). Его полная длина около 35 см, передняя треть тела была покрыта дорсальной и вентральной пластинками панциря. Между ними на боках помещались мелкие жаберные пластинки, ограничивавшие многочисленные жаберные отверстия. Глаза и ноздри располагались на переднем конце головы. На передней части дорсальной пластинки открывались каналы, по-видимому, эндолимфатические. Позади панциря тело покрывали узкие чешуи. В целом, описание и реконструкции дают представление о *Sacabambaspis* как о простой, примитивной форме древних первичноводных позвоночных.

Морфологическими признаками (парные ноздри, отсутствие назогипофизного отверстия, присутствие панциря) ордовикский вид из Боливии соответствует основным признакам гетеростраков.



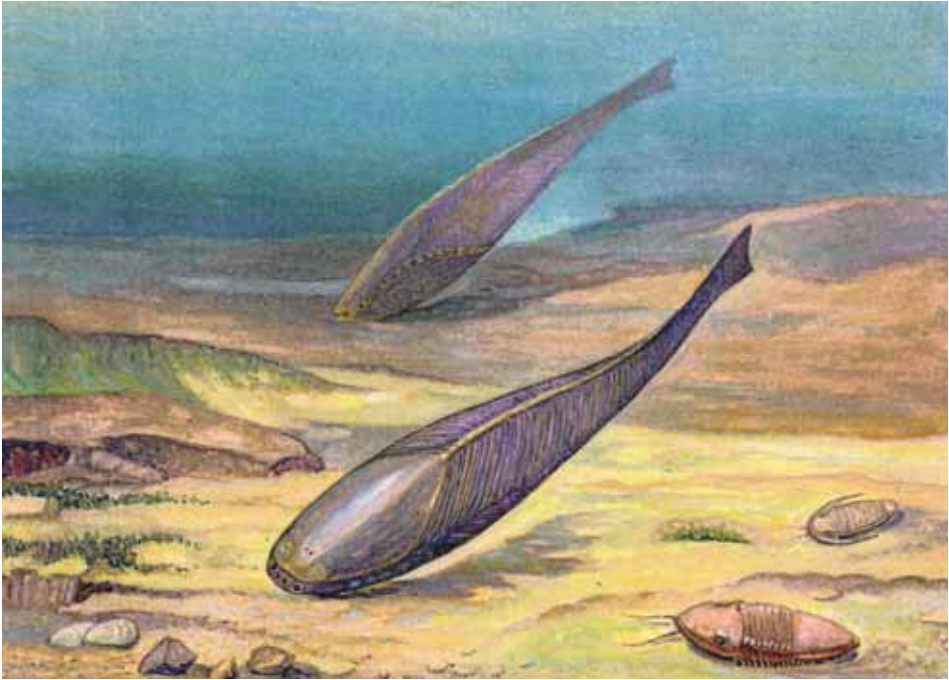


Рис. 3. Реконструкция *Sacabambaspis janvieri*. Справа внизу – трилобиты. Использована реконструкция из П. Ганье (Gagnier, 1989)

# ЭКЗОСКЕЛЕТ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ

## ОБ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ ЗАДАЧАХ, РЕШАЕМЫХ НА МАТЕРИАЛЕ ПО ЭКЗОСКЕЛЕТУ

Бесчелюстные имели хорошо развитый экзоскелет, выполнявший защитную и гидродинамическую функции. Экзоскелет появлялся на взрослых стадиях, или в некоторых группах начинал формироваться уже на личиночных стадиях и рос вместе с животным (например, птераспиды).

Во многих группах экзоскелет представлен панцирем, покрывавшим головутоловищный отдел, и чешуями постпанцирного отдела (*Heterostraci*, *Osteostraci*, *Galeaspida*); в группах, не имевших панциря, чешуи покрывали все тело (*Thelodonti*, *Anaspid*, *Furcacaudida*).

Экзоскелет дает сведения о положении органов, контактирующих с внешней средой – рта, глаз, назогипофизного отверстия (в группах его имевших), жаберных отверстий, а также о строении и размещении сейсмочувствительной системы. То есть экзоскелет дает информацию об органах, привлекающих внимание в реконструкциях внешнего вида животных.

На материале по экзоскелету, кроме строения самого скелета, изучаются взаимосвязи между особенностями внешнего строения и поведением животных. Применяя морфо-функциональный анализ и используя сравнение бесчелюстных с современными низшими позвоночными (рыбами, обычно с акулами; с личинками амфибий – головастиками) можно составить обоснованное представление о движении бесчелюстных (Denison, 1964; Новицкая, 2000, 2004, 2010, 2015а; Афанасьева, 2004).

Гистологический анализ экзоскелета дает информацию о скелетных тканях и их изменениях на древних уровнях эволюции позвоночных.

В разрабатываемых системах бесчелюстных особенности экзоскелета нередко составляют основную часть признаков в диагнозах таксонов от видов до классов.

Строение экзоскелета выступает на первый план в определительских работах. В определениях материала, обычно представленного фрагментарными и мелкофрагментарными остатками, иногда изолированными чешуями (*Thelodonti*), используются практически только признаки, относящиеся к строению экзоскелета. В этих случаях, например, в определениях чешуй телодонтов, признаки экзоскелета на морфологическом и гистологическом уровнях детализируются по мере снижения ранга таксонов, иногда в диагнозах используются данные, относящиеся к онтогенезу чешуй (Каратаютеева-Талимаа, Мярсс, 2004).

Строение экзоскелета является, как правило, главным показателем в определении систематического состава палеонтологических остатков в стратиграфических целях. Списки найденных животных используются для создания схем межрегиональных и глобальных корреляций геологических разрезов нижнего-среднего палеозоя. Для работ систематического и стратиграфического направлений полезны специально составленные определители. Такой определитель опубликован для гетеростраков (*Syathaspidiformes*,

Amphiaspidiformes, Pteraspidiformes), найденных на территории России (тогда СССР) (Новицкая, 1986).

Исследования бесчелюстных, основанные на данных, предоставляемых экзоскелетом, ведутся уже более 160 лет, если начинать отсчет от работ Х. Пандера (Pander, 1856) и Е. Ланкестера (Lankester, 1868–1874). Ланкестер (Lankester, 1868) ввел термин *Heterostraci* и указал на отличия гетеростраков от остеостраков (*Osteostraci*). Огромная литература по бесчелюстным (*Agnatha*), за редкими исключениями, представляет описания наружного скелета агнат в целом, а также в их отдельных крупных группах. Списки основных работ такого направления даны во многих предыдущих публикациях, в том числе в некоторых крупных справочниках и монографиях: Stensiö, 1927, 1932 (монографии), 1958, 1964 (справочники); Kiaer, Heintz, 1935 (монография); Heintz, 1939 (монография); Берг, 1940 (монография); Wängsjö, 1952 (монография); Denison, 1956, 1964 (монографии); Обручев, 1964 (справочник); Обручев, Марк-Курик, 1965 (монография); Novitskaia, 1971 (монография); Новицкая, 1983, 1986, 2015a (монографии); 2004 (справочник); Каратаюте-Талимаа, 1978 (монография); Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004 (справочник); Janvier, 1985, 1996 (монографии); Афанасьева, 1991 (монография), 2004 (справочник); и др. Среди известных мне работ по экзоскелету, опубликованных в последнее время, отмечу также следующие: Afanassieva, 2000, Afanassieva, Karatajüte-Talimaa, 2002; Новицкая, 2007, 2008, 2010; Voichyshyn, 2011; Blicck, 2015, 2016; Blicck, Elliott, 2016; Elliott, Lassiter, Blicck, 2018. Конечно, перечни можно увеличить. Здесь я ограничусь содержанием о том, что достаточно полные списки работ по экзоскелету содержатся в указанных публикациях.

Строение экзоскелета в крупных группах бесчелюстных (*Heterostraci*, *Osteostraci*) различно. Однако *признаки экзоскелета не являются доказательными в исследованиях родства групп бесчелюстных с ветвью челюстноротых*. Экзоскелет бесчелюстных быстро меняется в эволюции. Он способен существенно редуцироваться (*Osteostraci*) (Обручев, 1964). То есть экзоскелет – это непостоянная структура в эволюции бесчелюстных. В этом отношении экзоскелет, как и некоторые другие высокоадаптивные органы (например, плавники), нередко используемые в филогенетических сближениях, не является показательным критерием родства таксонов высшего ранга.

Данные по экзоскелету бесчелюстных приводятся мной кратко. Для целей, поставленных в книге, этого достаточно.

Далее будут даны сведения об экзоскелете диплорин (двуноздревых) в целом, а также об экзоскелете в их основных таксонах.

## DIPLORHINA. ДВУНОЗДРЕВЫЕ

(ОБЫЧНО ВЫДЕЛЯЮТСЯ СИСТЕМАТИКАМИ КАК КЛАСС)

Выделение двуноздревых бесчелюстных, Diplorhina, предложено Киэром (Kiaer, 1924). Поскольку Osteostraci и Anaspida были сближены с миногами (Kiaer, 1924; Stensiö, 1927), как одноноздревые позвоночные, Heterostraci и Thelodonti были противопоставлены одноноздревым в качестве двуноздревых (подробнее: Обручев, 1964).

В диагнозе диплорин, опубликованном в 60-х годах XX века в «Основах палеонтологии», не приводятся данные об их внутреннем строении, за исключением упоминания о парных носовых капсулах (Обручев, 1964). Внутреннее строение стало основной составляющей диагноза диплорин значительно позднее (Новицкая, 2004). Эти диагнозы интересно сопоставить хотя бы для того, чтобы увидеть насколько углубились за прошедшее время знания о строении (о внутренней организации) диплоринных бесчелюстных, главным образом, гетеростраков.

**Класс Diplorhina. Парноноздревые.** Рыло, если имеется, образовано роstralной частью эндокrania. Носовые капсулы парные, у верхнего края рта. Глаза по бокам головы. По одному жаберному отверстию с каждой стороны. Наружный скелет головы и туловища из большого или меньшего числа пластинок, построенных из аспидина и кожных зубов или только из последних. Хвост покрыт округлыми чешуями или кожными зубами. Нижний ордовик – верхний девон. Два подкласса: Thelodonti и Heterostraci. (Обручев, 1964: Основы палеонтологии, т. Бесчелюстные, рыбы. С. 38).

**Класс Diplorhina. Парноноздревые.** Носовые мешки парные, не связаны с гипофизом. Ноздри парные. Имелись ольфакторные стебельки (тракты; замечание автора). Общий назогипофизный ход и наружное назогипофизное отверстие отсутствуют. Структурный план головы формировался по схеме онтогенеза, сходной, в главных чертах, со схемой онтогенеза у челюстноротых позвоночных (акул: Elasmobranchii). Экзоскелет представлен только чешуями (Thelodonti) или различным числом пластинок, образующих панцирь, и чешуями (Heterostraci). Экзоскелет состоял из дентина и аспидина. В эндоскелете отсутствуют перихондральные окостенения.

Кембрий – верхний девон. Подклассы: Thelodonti и Heterostraci. Спорно положение некоторых менее изученных групп (Galeaspida). Признаки палеозойских диплорин сохраняются у ископаемых и современных челюстноротых позвоночных. (Новицкая, 2004: т. Бесчелюстные и древние рыбы. С. 11; серия «Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран»).

## НЕТЕРОСТРАЦИ. ГЕТЕРОСТРАКИ

(ОБЫЧНО ВЫДЕЛЯЮТСЯ КАК ПОДКЛАСС)

### Общие сведения

Головотуловищный отдел был покрыт панцирем, состоявшим из пластинок. В остальном диагноз, как у *Diplorhina* (см. выше: Новицкая, 2004).

Остатки экзоскелета гетеростраков являются обычными находками в отложениях среднего палеозоя. Они хорошо известны из нижнего девона стран Западной Европы и России. Своеобразные бесчелюстные (*Galeaspida*), имеющие важные черты морфологического сходства с гетеростраками, найдены в силурийских и девонских отложениях Китая. Древнейшие из известных бесчелюстных, данные о которых опубликованы (Bockelie, Forey, 1975; Ritchie, Gilbert-Gagnier, 1989; Smith, Sansom, 1995), сходны с гетеростраками. Важнейшим из признаков сходства является отсутствие назогипофизного отверстия.

**Внешнее строение.** Небольшие и среднего размера животные архаичного облика. Имелся панцирь. Впечатление архаичности создается его наличием и, вместе с тем, отсутствием плавников, кроме хвостового. Панцирь покрывал головотуловищную часть тела. Длина панциря могла составлять от 2–3 см (некоторые циатаспиды) до 40–60 см (длина дорсальной пластинки *Obruchevia*, синоним *Aspidosteus*, поздние псаммостейды). Общая длина животных (от переднего конца головы до конца хвостового плавника) составляла от 5–7 см до, приблизительно, 1,3 м, возможно, иногда несколько больше.

Форма панциря девонских гетеростраков существенно варьирует (рис. 2, фиг. 1–4). В плане (вид сверху) панцирь мог быть овально-удлиненным, полукруглым, почти круглым (ширина близка к длине), напоминающим треугольник. Боковые края панциря были гладкими или несли зубцы – от совсем небольших до крупных. Иногда присутствовала уплощенная боковая кайма. Нередко она несла характерные по форме зубцы (рис. 2, фиг. 2, 4). У некоторых гетеростраков имелись боковые выступы, не слитые с другими пластинками панциря. Например, корнуальные пластинки в отряде птераспид (*Pteraspidoformes*).

Сразу позади панциря у гетеростраков начинались ряды чешуй. В прижизненном положении чешуи сохраняются крайне редко. Муляж одного из таких экземпляров изображен на рис. 4. На реконструкции, сделанной Киэром (Kjaer, 1932) на материале по циатаспидам (*Anglaspis heintzi*), в постпанцирном отделе показаны дорсальный и вентральный ряды коньковых чешуй. Между ними располагались крупные высокие латеральные чешуи, сменявшиеся на хвостовом плавнике мелкими. Интересно, что на муляже, имеющемся в коллекции ПИН РАН, на хвостовом плавнике *Anglaspis heintzi* различаются нижний и верхний ряды чешуй, не показанные на реконструкции выполненной Киэром. Эти ряды имеют вполне определенное функциональное значение. Присутствие нижнего ряда отмечает положение оси тела, отклонявшейся у гетеростраков в нижнюю лопасть плавника и усиливав-

шей ее (гипоцеркный тип плавника) (рис. 4). У двигавшегося животного эта лопасть принимала на себя основную нагрузку. Верхний ряд чешуй, по-видимому, являлся вспомогательной адаптацией к движению. Его присутствие делало плавник жестким (рис. 4 В). Наличие жесткого верхнего ряда чешуй давало возможность верхней части крупного и тяжелого хвостового плавника не отставать и не заваливаться набок во время работы плавника, двигавшегося в горизонтальной плоскости.

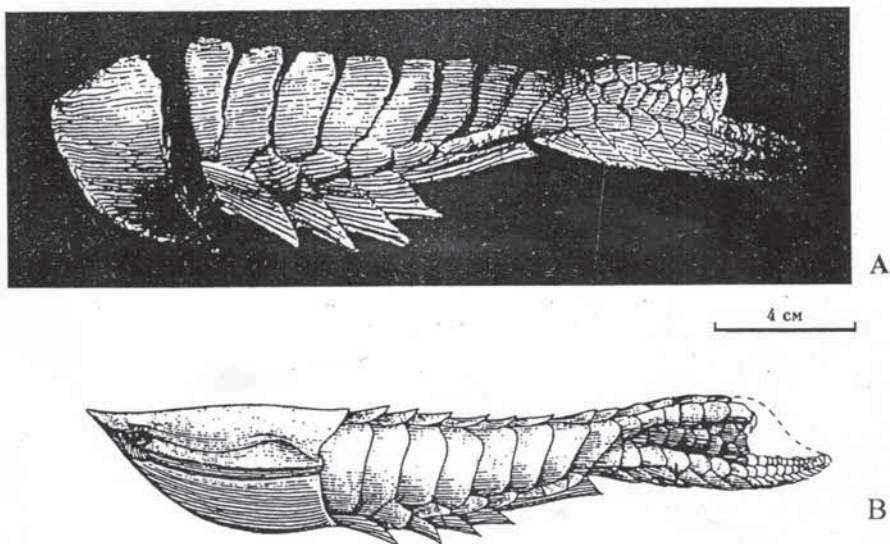


Рис. 4. Постпанцирный отдел и реконструкция *Anglaspis heintzi* Kiaer (Cyathaspidiformes). А – муляж, В – реконструкция (Новицкая, 2000)

Разнообразие изменений во внешнем строении гетеростраков в раннем девоне (около 380 миллионов лет назад) большей частью связано с адаптациями, совершенствовавшими движение и плавучесть. Примером могут служить изменения формы бронхиальных пластинок, приобретавших у многих гетеростраков функцию несущих плоскостей. Эту же функцию выполнял сам панцирь (его вентральная часть), становившийся очень широким у некоторых видов (рис. 5: *Gabreyaspis tarda*).

Существенных изменений в строении переднего конца головы связаны с освоением новых способов питания. Так появление ротовой трубки у некоторых гетеростраков (рис. 6: *Lecaniaspis lata* Novitskaya, *Eglonaspis rostrata* Obruchev) стало результатом изменений в морфогенезах передней (препинальной) части головы. Необычно для бесчелюстных (и позвоночных вообще) то, что оба вида были слепыми: на их панцирях и на ротовых трубках (узких) нет никаких следов орбит. Хотя у гетеростраков, имевших сравнительно короткую и широкую ротовую трубку, орбиты присутствуют. Они расположены у переднего края трубки, на ее дорсальной стороне (*Empedaspis inermis* Novitskaya) (рис. 7). У слепых гетеростраков (как и у зрячих) ориентирование в воде осуществлялось хорошо развитой системой

сейсмочувствительных борозд, помешавшихся на дорсальной и вентральной поверхностях панциря. Скорее всего, утрата органов зрения имела существенные негативные последствия. Она едва ли компенсировалась (скорее не компенсировалась) специализацией способа питания, осуществлявшегося через ротовую трубку. Довольно крупные слепые гетеростраки (длина панциря *L. lata* около 18 см, максимальная ширина – 17 см, вся длина животного приблизительно 40 см) становились обычной добычей для хищников, например, кистеперых рыб. Такая встреча (рис. 6) практически не давала бесчелюстным шансов уцелеть.



Рис. 5. Дно Таймырского моря. Ранний девон. Гетеростраки: в центре *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, справа *Argyriaspis tcherkesovae* Nov. Рыбы: *Acanthodei* (слева). Черви: полихеты (справа внизу) (Новицкая, 2015а)

В архаичных адаптациях гетеростраков к активному движению в воде, надо отметить и успехи, которых им удалось достичь. Наиболее успешными в плавании были, несомненно, девонские птераспиды (отр. *Pteraspidoformes*). Они приобрели хорошо обтекаемую форму панциря, относительно крупный дорсальный шип, способный в какой-то мере стабилизировать направление движения. Имелись дополнительные несущие плоскости – корнуальные пластинки, находившиеся в области центра тяжести. (См. раздел “*Pteraspidoformes*”). То есть, как адаптация к плаванию, внешнее строение птераспид достигает максимальной специализации, которую мог обеспечить экзоскелет бесчелюстных. Сравнительно тонкая твердая оболочка экзоскелета позволяла телу постоянно держать форму, обеспечивавшую более или менее хорошую плавучесть.

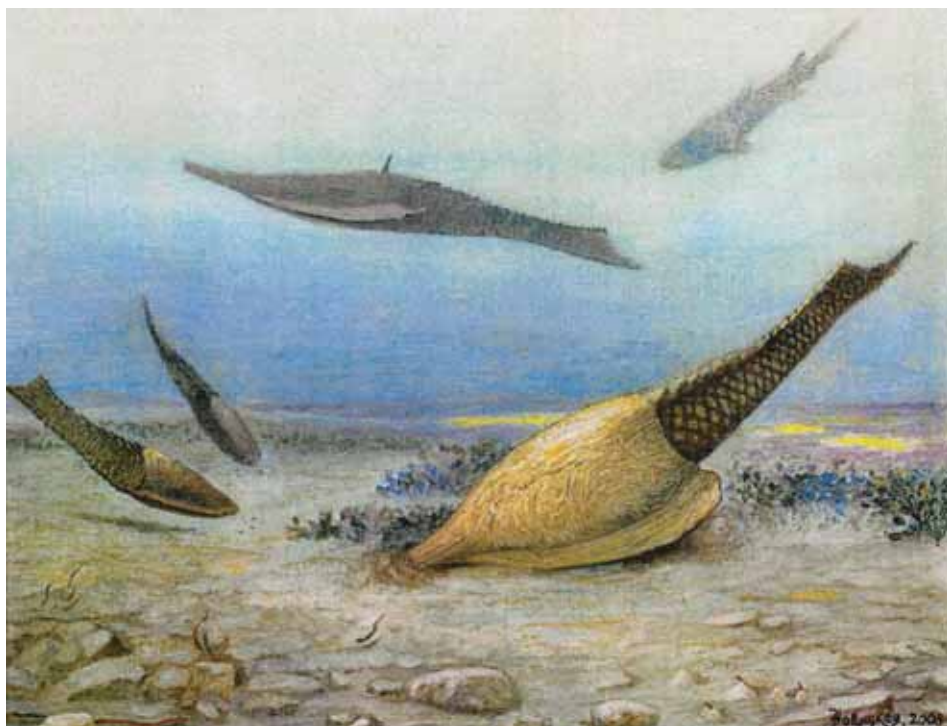


Рис. 6. Курейское море (Сибирская платформа). Ранний девон. Гетеростраки: на дне справа *Lecaniaspis lata* Novitskaya; слева – *Putoranaspis prima* Obruchev, в воде; в центре – *Egloaspis rostrate* Obruchev. Справа – кистеперая рыба (вверху) (Новицкая, 2015a)

**Среда обитания.** Гетеростраки, как и бесчелюстные в целом, были обычными обитателями палеозойских морей. Их наибольшее разнообразие и многочисленность приходится на ранний девон. Это время отделено от современности интервалом 410–380 миллионов лет (по стратиграфической шкале в: Михайлова, Бондаренко, 1997). В морях гетеростраки (и остальные бесчелюстные) населяли область шельфа, граница которого (материковой отмели) определяется глубиной до 200 м, хотя местами, в областях впадин, она может быть значительно больше. Для гетеростраков – первых позвоночных еще только учившихся свободно передвигаться в воде – осваиваемая ими прибрежная область моря едва ли превосходила обычную, среднюю, глубину шельфа.

По результатам изучения мест обитания ранних позвоночных, в силуре гетеростраки (например, циатаспиды – *Syathaspidiformes*) населяли обычно моря (Denison, 1956, 1964). Однако силурийских гетеростраков найдено не так много. Это ограничивает доказательность выводов о месте их обитания. Высказано мнение о том, что они могли обитать в пресных водах (Romer, 1946). В монографии Р. Денисона о девонских циатаспидах, содержащей разносторонний анализ этих гетеростраков, отмечается следующая тенденция в освоении ими сред обитания: от морских условий к обитанию в крайних зонах моря, часто – в солоноватых водах, а также – в потоках пресных вод (in fresh-water streams) (Denison, 1964).



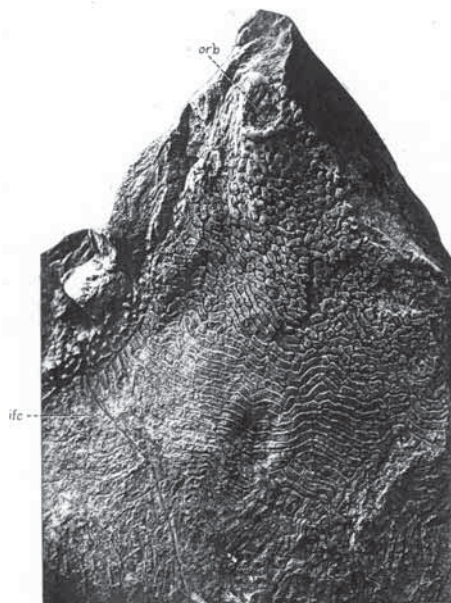


Рис. 7. Ротовая трубка у *Empedaspis inermis* Novitskaya. ПИН № 1925/46, holotype; x4. Россия, Центральный Таймыр; нижний девон, усть-тарейский горизонт (Novitskaya, 1971). Обозначения: ifc – инфраорбитальный канал, orb – орбита, r.or – ротовая трубка

Обычными местами обитания бесчелюстных были лагуны. Предполагается, что некоторые из поздних бесчелюстных (*Heterostraci*: псаммостеиды среднего и позднего девона) могли жить в устьях рек, даже рек с быстрым течением (Обручев, Марк-Курик, 1965). Такой вывод делается на том основании, что дельтовые отложения содержат остатки псаммостеид в виде разрозненных, часто окатанных, пластинок панциря, то есть эти остатки являются аллохтонными, принесенными издалека к месту захоронения. Отложения, в которых найдены псаммостеиды (*Psammosteiformes*), представлены косослоистыми песчаниками, а не тонкозернистыми илами, свойственными дельтам современных равнинных рек (Обручев, Марк-Курик, там же). Все эти примеры говорят о том, что гетеростраки (*Heterostraci*) были эвригалинными животными, обитавшими в разнообразных водных условиях. Это расширяло возможности их расселения.

**Сопутствующие группы.** Сопутствующими группами являлись: брахиоподы, мшанки, иглокожие (морские лилии), членистоногие (трилобиты, остракоды), хелицеровые членистоногие (эвриптериды), коралловые полипы (табуляты), четырехлучевые кораллы (ругозы), брюхоногие моллюски (гастроподы). Членами сообществ были и бесскелетные организмы, например, черви, различные мягкие личинки. Многие из перечисленных групп продолжают существовать в наше время: брахиоподы, мшанки, иглокожие, членистоногие (остракоды и др.), гастроподы. В какой-то мере это помогает реконструировать условия жизни гетеростраков.

Группам, сопутствовавшим бесчелюстным, свойственны некоторые общие экологические показатели важные для представления о среде обитания. Для

всех перечисленных групп особенно благоприятным было мелководье. Обилие остатков беспозвоночных животных, относящихся к названным группам, дает основание для распространения такого вывода и на бесчелюстных. Перечисленные беспозвоночные проходили стадию свободно плавающей личинки или планктонной личинки, находящейся во взвешенном состоянии. Личинки были мягкими и мелкими. У некоторых современных брахиопод (*Telebratella*) длина личинки приблизительно 0,12 мм. Такие или близкие к ним размеры делали личинок беспозвоночных и личинок самих бесчелюстных вполне подходящей повседневной пищей для членов девонских сообществ, включая бесчелюстных и небольших рыб. Например, для акантодов (*Acanthodei*). В целом, палеозойские биоценозы, особенно раннедевонские, представляли собой соседство разнообразных групп, где все, в меру своих возможностей, питались друг другом, в том числе своими собственными личинками.

## ПЛАСТИНКИ ПАНЦИРЯ

### CYATHASPIDIFORMES. ЦИАТАСПИДЫ

Прежде чем перейти к морфологии экзоскелета циатаспид, предлагаю посмотреть, как они выглядели в прижизненной обстановке (рис. 8).

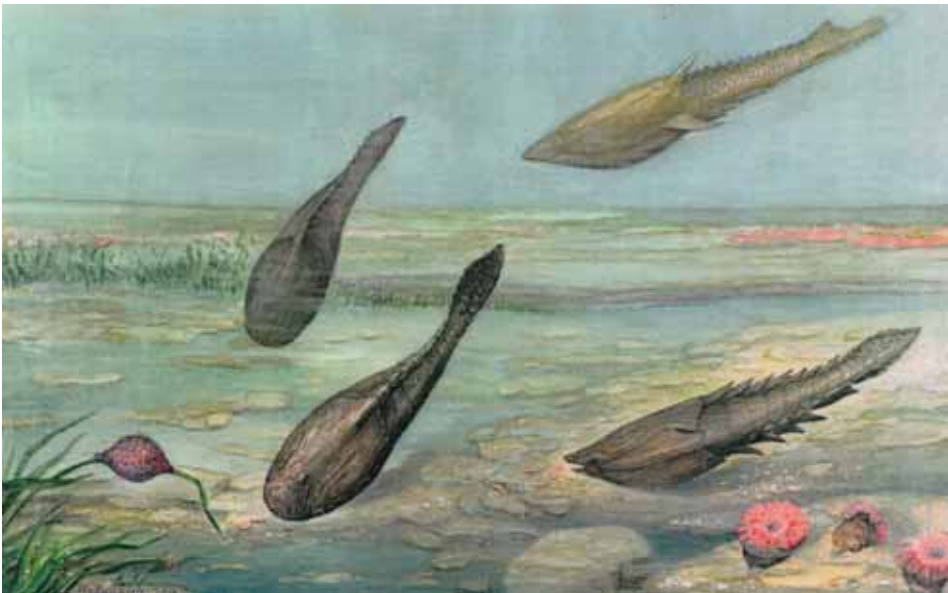


Рис. 8. Реконструкция гетеростраков. На дне циатаспиды: англаспиды (*Anglaspis*). Вверху справа птераспида (*Podolaspis*) (Новицкая, 2015a)

#### Краткая характеристика

Панцирь образован пластинками: дорсальной (дорсальный щит), вентральной (вентральный щит), бронхиальными, суборбитальными и латеральными (рис. 9). В ротовой области имелась серия оральных пластинок и могли присутствовать посторальные пластинки (рис. 9 D, *Postor*). Иногда (редко) дорсальная пластинка слита с бронхиальными (*Stenaspis*, *Allocryptaspis*; Denison, 1964) (рис. 9 C, D: D+Br). Между вентральной и бронхиальными пластинками могли помещаться суббронхиальные чешуи.

В палеонтологическом материале сравнительно часто встречаются фрагменты дорсальных щитов. Они – наиболее крупные и компактные составляющие панциря. Нередки находки вентральных щитов. Остальные пластинки известны по немногим находкам. Сейсмочувствительная система хорошо развита, обычно представлена каналами в панцире. Скульптура в основном в виде дентиновых гребешков, известны тессеры.

**Дорсальная пластинка или дорсальный щит.** Оба названия, а также ростродорсальный диск (пластинка), совершенно равнозначны – и в морфо-

логическом смысле они обозначают одно и то же образование (dorsal shield: Kiaer, 1932; Kiaer, Heintz, 1935; Denison, 1964; Обручев, 1964 – используются оба термина – щит и пластинка. Dorsal plate: Halstead Tarlo, 1965; disque rostradorsal: Stensiö, 1964).

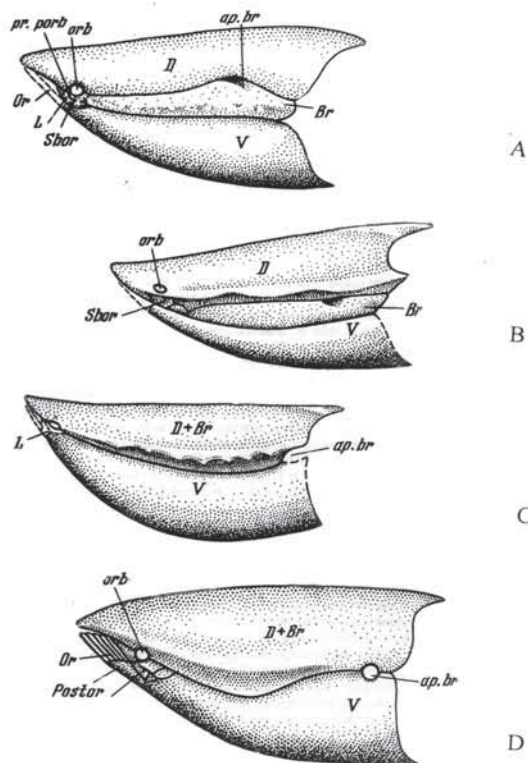


Рис. 9. Схема строения панциря циатаспид. А – *Poraspis*, В – *Listraspis*, С – *Stenaspis*, D – *Аллосгиртаспид* (В, D – по Denison, 1964). Обозначения: Br – бранхиальные пластинки, D – дорсальная, L – латеральные, Or – оральные, Postor – посторальные, Sbor – суборбитальные, V – вентральная; ap.br – бранхиальное отверстие, orb – орбиты, pr.porb – преорбитальный отросток

Дорсальный щит покрывал голово-туловищный отдел от его переднего конца до начала чешуйных рядов (рис. 8, 9). Чешуи иногда включались в заднюю часть щита (*Tolypelepis*, *Ptomaspis*). Длина щитов от 20–25 мм (*Anglaspis insignis*, *A. macculoughi*, *Liliaspis philippovae*) до 110 мм. (Данные по Denison, 1964; Новицкая, 2004).

Передний край дорсального щита отгибается вниз и образует узкую вентральную максиллярную кайму (maxillar brim, Kiaer et Heintz, 1935, lamelle soubrostrale, Stensiö, 1958, 1964; maxillary brim, Denison, 1964). Кайма несет дентиновые гребешки, обычно параллельные ее переднему краю. Передний край панциря закруглен. Орбиты обычно помещаются на боках панциря между дорсальным щитом и суборбитальной пластинкой, но могут полностью включаться в дорсальный щит (рис. 9, фиг. В). Часть дорсального щита, об-

разующую передний край орбиты, выделяют как преорбитальный отросток (preorbital process: Denison, 1964). Боковые края дорсального щита граничат с бранхиальными пластинками (рис. 9 А). На границе дорсальной и бранхиальных пластинок, в задней трети панциря находятся жаберные отверстия. Иногда они помещаются вблизи его заднего края.

Дорсальный щит имеет обычно сводчатую форму. Максимальная выпуклость – в его задней трети. У некоторых циатаспид щит уплощен. В редких случаях дорсальный щит перегибается на вентральную сторону, образуя боковое ребро панциря (*Listraspis*: Denison, 1964) (рис. 9, фиг. В). Дорсальный щит может сливаться с бранхиальными пластинками. Такое слияние является обычным в панцирях амфиаспид (отр. *Amphiaspidiformes*). Как и у последних, у циатаспид боковой перегиб панциря может нести мелкие зубцы, сходные с зубцами некоторых небольших амфиаспид

Задний край дорсального панциря у циатаспид сохраняется редко. Возможно, причина в том, что он приходился на область максимальной высоты тела и после смерти животного при механических переносах водой оказывался более хрупким, чем относительно компактный и массивный передний конец. В тех случаях, когда он известен, задний край образует более или менее вытянутый назад медиальный угол (его конец заострен) или закругленную медиальную лопасть, или задний край спрямлен.

На дорсальном щите циатаспид обычно отсутствуют дорсомедиальные гребни и шипы. Если они есть, то очень небольшие – короткие (вдаются в щит совсем недалеко) и низкие. То есть их присутствие практически еще не оказывало существенное стабилизирующее влияние на движение в воде. Тем не менее в эволюции бесчелюстных начальные шаги в этом направлении уже предпринимались циатаспидами.

Эпитегумы. У части циатаспид (*Syathaspis*, *Tolypelepis*, *Vernonaspis*, *Archegonaspis* и др.) в скульптуре (орнаменте) дорсального щита отчетливо заметны границы крупных участков. Они выделяются как эпитегумы (=epitega: Stensiö, 1958, 1964; Denison, 1963, 1964; Обручев, 1964; Loeffler, Jones, 1976; Новицкая, 1983 и др.).

На дорсальных щитах различаются ростральный, центральный и латеральные эпитегумы (рис. 10). Латеральные эпитегумы обозначены Э. Стеншё (Stensiö, 1964) как маргинальные или пребранхиальные.

Эпитегумам соответствуют ростральная часть, центральный участок и латеральные части дорсального щита. Границы эпитегумов заметны в покровном орнаменте; иногда границы углублены. Углубленность границ дает основание считать, что на ранних стадиях онтогенеза эпитегумы закладывались как самостоятельные пластинки, но по мере образования более глубоких слоев панциря (среднего слоя) они включались в состав щитов.

На нижедевонских находках циатаспид, известных уже по массовому материалу, границы некоторых эпитегумов становятся менее ясными, иногда они исчезают (*Poraspis*, *Homalaspidella*, *Anglaspis*). Если сравнить эти состояния со свойственными силурийским родам (*Archegonaspis*, *Syathaspis*, *Tolypelepis*), то можно сделать вывод, что в эволюции циатаспид в морфогенезах панциря увеличивались закладки его крупных пластинок, за счет включения в них участков, ранее закладывавшихся самостоятельно.

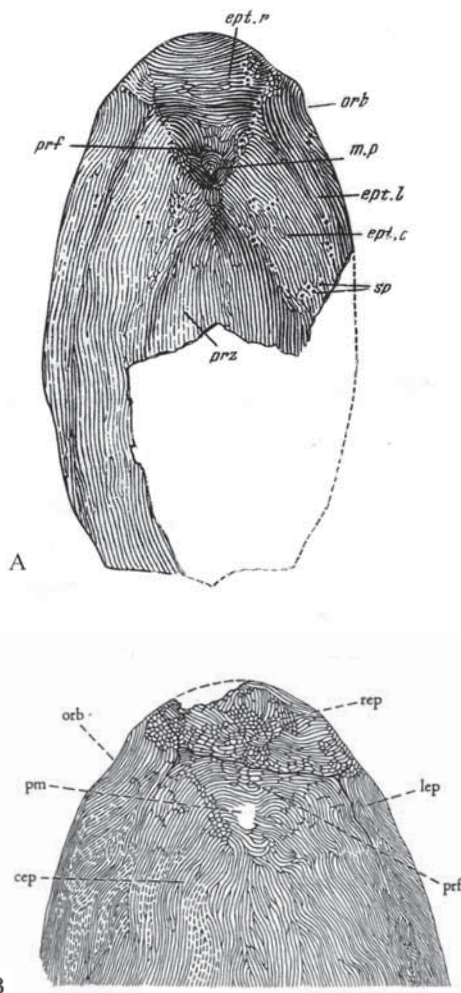


Рис. 10. Эпителиумы на дорсальном щите. А – *Archegonaspis bimariss* Novitskaya. Голотип ПИН, № 3048/1. Обозначения: ept.c – центральный эпителиум, ept.l – латеральный, ept.r – ростральный, prf – постростральное поле, orb – орбиты, m.p – пинеальное пятно (тессера), prz – примордиальная зона центрального эпителиума, sp – поры сенсорных каналов (Новицкая, 1983). В – *Vernonaspsis bryanti*. CNHM, PF 838. Обозначения: cep – центральный эпителиум, lep – латеральный эпителиум, orb – орбита, pm – положение пинеального пятна (разрушено), prf – постростральное поле, rep – ростральный эпителиум (Denison, 1964)

Ростральный эпителиум ограничен передним краем панциря, задняя граница эпителиума обычно спрямлена. На его поверхности скульптурные гребешки располагаются продольно или они изогнуты. Между довольно длинными гребешками вклиниваются участки коротких гребешков, резко меняющих расположение, иногда напоминающих дентикли (Denison, 1964). Неустойчивость в расположении гребешков на ростральном эпителиуме циа-таспид делает вероятным предположение, что таким образом создавалась возможность перехода к упорядоченному расположению дентиновых гре-

бешков у птераспид. У последних пластинки панциря приобрели способность к росту.

Центральный эпитегум составляет основную часть дорсального щита (рис. 10). Дентиновые гребешки расположены, в основном, эллипсоидно. Могут присутствовать участки коротких гребешков и бугорков. У некоторых циатаспид выделяется постростральное поле, расположенное между передней границей центрального эпитегума и супраорбитальными сенсорными каналами (рис. 10 А, pnf). Задний конец поля находится немного позади пинеального пятна. На постростральном поле есть участки дентиновых гребешков, на которых направление гребешков резко отличается от свойственного прилежащим к полю участкам панциря. Похожий треугольный участок, расположенный в той же области головы, орнаментированный иначе, чем прилежащие части головы, отмечен также у верхнесилурийских телодонтов (*Phlebolepis*) (Ritchie, 1968a). В какой-то мере, с учетом других признаков сходства, главным образом, сходства во внутренней организации (парные носовые мешки), присутствие таких участков может быть одним из показателей в пользу родства циатаспид (*Heterostraci*) и телодонтов.

Латеральные эпитегумы начинаются немного впереди орбитальных вырезок, где они граничат с ростральным эпитегумом. Границы между латеральными и центральным эпитегумами следуют вдоль боковых краев панциря (рис. 10) до его заднего края. Иногда латеральные эпитегумы заканчиваются позади бронхиальных отверстий. Дентиновые гребешки на латеральных эпитегумах расположены в основном параллельно боковому краю панциря (*Archegonaspis*) или могут располагаться косо (в их передней части) и затем продольно (*Liliaspis*).

Латеральные эпитегумы могут быть выражены и в тех случаях, когда граница между ростральным и центральным эпитегумами отсутствует. По-видимому, время появления центрального и рострального эпитегумов (если они формировались одновременно) не совпадало со временем появления латеральных эпитегумов.

**Бранхиальные пластинки** встречаются в палеонтологических материалах редко, известны у немногих циатаспид. Бранхиальные пластинки располагаются между дорсальным и вентральным щитами (рис. 9 А). Образую боковые стенки панциря, они защищали жаберные каналы. Между бранхиальной пластинкой и вентральным щитом иногда помещается ряд суббранхиальных чешуй: *Dinaspidella*, *Nahanniaspis* (Dineley, Loeffler, 1976). Бранхиальные пластинки длинные и узкие. Могут иметь продольное горизонтальное ребро (*Anglapis*), образующее перегиб, разделяющий пластинку на дорсальную и вентральную части. Верхний край бранхиальной пластинки несет вырезку жаберного отверстия. Вырезка удалена от заднего края панциря приблизительно на  $\frac{1}{4}$  его длины, но иногда расположена очень близко от края панциря или на его крае (рис. 9). У некоторых раннедевонских циатаспид границы между бранхиальными и дорсальной пластинками неразличимы (*Stenaspis*, *Allocryptaspis*: рис. 9 С, D). В этих случаях эквивалентом бранхиальных пластинок считается вентральная часть боковой каймы их дорсального щита (Denison, 1960, 1964). У *Stenaspis* и *Allocryptaspis* бранхиальные пластинки, слившиеся с дорсальной пластинкой, не достигают

заднего края панциря. В этих случаях жаберные отверстия располагаются между дорсальным и вентральным щитами (рис. 9 С, D, ap.br).

**Вентральный щит.** По величине это – вторая пластинка панциря и, вместе с тем, самая выпуклая (рис. 9). Выпуклость вентральной пластинки обеспечивала животному большую или меньшую легкость отрыва от дна. Спереди вентральный щит граничит с оральными и латеральными пластинками, а также с посторальными, если они имеются. Боковые края вентрального щита контактируют с бранхиальными пластинками, но в задней части панциря могут контактировать непосредственно с дорсальным щитом (рис. 9, фиг. D). Передний и боковые края вентрального щита спрямлены или образуют пологую выемку. В задней части панциря вентральный щит может подниматься вверх, на бока животного, иногда довольно высоко, образуя постеролатеральные лопасти, называемые также постеролатеральными углами. Задний край вентрального щита образует срединный выступ – округлый или треугольный, иногда задний край вытянут назад углом. На известном материале постеромедиальный гребень развит очень редко (*Suathaspis banksi*), обычно поверхность щита в этой области гладкая.

**Гипотегумы.** У некоторых циатаспид центральная и периферическая зоны вентрального щита имеют заметные различия в скульптуре. Э.Стеншё (Stensiö, 1958, 1964) обозначил эти зоны как гипотегумы, считая их пластинками, слившимися между собой в онтогенезе на более ранних стадиях, чем сливались эпитегумы. Существует и другое мнение, объясняющее различия в скульптуре индивидуальной изменчивостью (Denison, 1964), поскольку различия в скульптуре центральной и периферической зон вентрального щита могут и присутствовать и отсутствовать на панцирях различных экземпляров одного и того же вида, например, у *Anglaspis insignis* (по Denison, 1964). В отличие от эпитегумов, располагавшихся на панцирях по четкой схеме (ростральный, центральный, латеральные эпитегумы), в расположении участков, иногда заметных на гипотегумах, такой определенной схемы их расположения не отмечается. Возможно, на вентральной пластинке циатаспид имели место проявления изменчивости в скульптуре – топографической (у циатаспид, обладавших устойчивыми зонами) или индивидуальной. Подобные проявления изменчивости широко распространены у гетеростраков (Новицкая, 1971б, 1986, 2004).

**Суборбитальные пластинки** сохраняются редко, имеют небольшие размеры. Ограничивая орбиту снизу, они помещаются между преорбитальной частью дорсального щита, передними концами бранхиальных пластинок и латеральными пластинками (рис. 9 А). Обычно суборбитальные пластинки расположены на боках панциря и остаются самостоятельными; в редких случаях они срастаются с дорсальным щитом (*Listraspis*). У *Listraspis* суборбитальные пластинки находятся в основном на вентральной части перегибающегося вниз дорсального щита, с которым они сливаются. Такое расположение суборбитальных пластинок и орбит сходно со свойственным некоторым небольшим амфиаспидам. Необычное для гетеростраков положение орбит и суборбитальных пластинок (те и другие находятся на вентральной стороне панциря) обнаружено Р. Денисоном (Denison, 1964) у *Allocryptaspis* (рис. 9 D).



**Пластинки ротовой области.** Ротовую полость (ее наружное отверстие) закрывали оральные (ротовые) пластинки. Предполагается, что у некоторых циатаспид они могли быть низкими и массивными (*Anglaspis*) (Denison, 1964, Fig. 94 a; по Heintz, 1962). Существует мнение, что такие пластинки были результатом слияния нескольких узких пластинок (Heintz, 1962). Находки оральных пластинок у гетеростраков очень редки. Обычно у циатаспид (*Poraspis*, *Allocryptaspis*) оральные пластинки реконструируются как узкие и многочисленные, похожие на пластинки птераспид (Kjaer, Heintz, 1935; Denison, 1964).

В прижизненном положении перед оральными пластинками помещалась вентральная максиллярная кайма (т. е. передняя часть дорсального щита, перегнувшегося вентрально). С боков оральные пластинки граничили с латеральными пластинками (*plaques laterales*: Heintz, 1962; *lateral plate*: Denison, 1964; по Stensiö, 1958: *plaques preorogoniales et orogoniales*), сзади – с вентральным щитом или с посторальными пластинами.

О других мелких пластинках ротовой области циатаспид известно очень немного. Серии латеральных и посторальных пластинок, реконструированы у *Allocryptaspis* Денисоном (Denison, 1964). Им же даны фотографии пластинок, помещавшихся в ротовой области (Denison, 1964) (рис. 11).

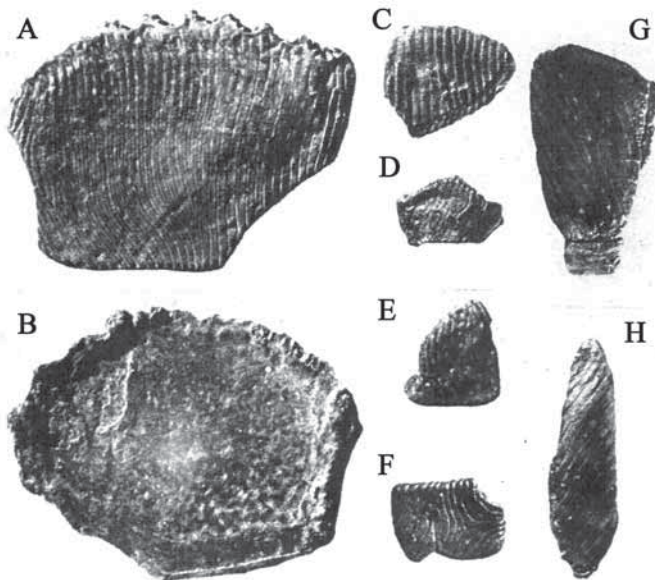


Рис. 11. Мелкие пластинки из передней части вентральной стороны панциря (x4) *Allocryptaspis laticostata*; А – правая посторальная; В – правая посторальная, внутренняя сторона; С – латеральная постеро-латеральная; D – медиальная, постеро-латеральная; E – антеро-латеральная; F – суборбитальная; G – орально-латеральная, H – возможно, оральная пластинка (Denison, 1964; материал из Chicago Natural History Museum)

**Отклонения от нормы в морфогенезе пластинок панциря.** На центральных пластинках панцирей циатаспид иногда имеются своего рода аномалии – участки, отделенные границей от остальной поверхности панци-

ря (Denison, 1963, 1964; Новицкая, 1970; Broad, Lenz, 1972; Loeffler, Jones, 1976). Происхождение таких участков связывают с аномальным развитием мягкой ткани перед ее обызвествлением (Denison, 1964). К этому мнению близки Леффлер и Джонс (Leffler, Jones, 1976), объясняющие появление таких участков болезнью животного или неблагоприятными изменениями условий в окружающей среде. Образование таких участков иногда считают следствием задержки роста. На материале по *Archegonaspis bimar* выделяющийся в скульптуре участок на дорсальном щите интерпретирован как возникший первым на центральном эпитегуме (рис. 10 а, prz – примордиальная зона центрального эпитегума (Новицкая, 1970; Broad, Lenz, 1972).

Возможно, причины появления подобных участков могут быть разными. Неправильная форма участков или различия в скульптуре на них и на прилегающих участках панциря могут быть показателем того, что их образование было вызвано болезненными нарушениями в поверхностном слое кожи перед его обызвествлением. Однако в некоторых случаях ничто не указывает на какие-то патологические процессы. Например, в случае с *Archegonaspis bimar*. На участке, обозначенном как примордиальная зона центрального эпитегума, скульптура такая же, как на соседних участках панциря (рис. 10 А, prz). То есть нет оснований считать появление этого участка реакцией организма на заболевание. Тем более его появление трудно объяснить задержкой в росте: почему задержка произошла только на центральном эпитегуме и не коснулась других – рostrального, латеральных?

Значительно раньше, чем стал обсуждаться вопрос об аномальных участках панцирей у циатаспид, Д. В. Обручевым (Обручев, 1945) было высказано мнение о том, что панцирь большинства циатаспид образовывался после окончания роста животного. Это мнение подтвердилось исследованиями Р. Денисона (Denison, 1964). Исследования автора приводят к такому же выводу относительно некоторых других крупных групп гетеростраков (отр. *Amphiaspidiformes*) (Новицкая, 1983). Отсутствие линий нарастания в скульптуре свидетельствует о том, что образование панциря происходило на поверхности прекаудального отдела практически одновременно или в течение короткого промежутка времени. Но тогда говорить о задержке роста панциря не приходится (см. выше).

Придерживаясь ранее высказанной точки зрения (Новицкая, 1983), я считаю, что появление у циатаспид участков, подобных описанному у *Archegonaspis bimar* (рис. 10 А), могло быть одним из начальных проявлений тенденции к дифференциации панциря. В эволюции гетеростраков эта тенденция проявилась в полной мере в филогенетической линии *Pteraspidiformes* – *Psammosteiformes*, берущей начало от циатаспид (*Suathaspidiformes*). Замечу, что в эволюции *Suathaspidiformes* проявляются обе тенденции: и к дифференциации панциря, и к слиянию пластинок панциря.

Циатаспиды, имеющие обособленные участки панциря, принадлежат к силурийским родам (кроме нижнедевонского *Pionaspis*). Возможно, у древних, силурийских, циатаспид схема морфогенеза пластинок панциря была еще не вполне установившейся. Впрочем, варианты неустойчивости схемы строения панциря известны и у поздних (раннедевонских) циатаспид (*Stenaspis*, *Allocryptaspis*, *Listraspis*), в панцире которых сливались некото-

рые обычно отдельные пластинки (дорсальная и бронхиальные или дорсальная и суборбитальные; см. выше: раздел *Syathaspidiformes*). Таким образом, появление изолированных («аномальных») участков, как и слияние пластинок, могло быть естественным (не связанным с заболеванием) проявлением эволюционных тенденций, оказавшихся разнонаправленными: или в сторону дифференциации панциря, или в сторону его консолидации.

## AMPHIASPIDIFORMES. АМФИАСПИДЫ

Первое сообщение об амфиаспидах сделано Д.В. Обручевым (1939), опубликовавшим статью с описанием фрагментов панцирей *Amphiaspis argos* Obruchev и *Hibernaspis macrolepis* Obr. Оба вида найдены в нижнедевонских отложениях на Северо-Западе Сибирской платформы (р. Курейка). Позднее им были даны краткие диагнозы еще шести родов и видов (Обручев, 1964, Основы палеонтологии). После передачи Д.В. Обручевым коллекций по амфиаспидам автору этой книги в 1963 г., коллекции были мною расширены за счет материалов, собранных во время полевых работ в бассейне р. Курейка и в кернахохранилищах Норильска. Результаты исследований опубликованы в монографиях (Novitskaya, 1971, Новицкая, 1983, 1986), справочнике – 2004 и статьях. Сведения об амфиаспидах включены в научно-популярные издания (Новицкая, 2010, 2015).

Диагноз отряда *Amphiaspidiformes* дан в справочнике «Бесчелюстные и древние рыбы» (Новицкая, 2004). Приведу его практически полностью. Однако стóит начать с того, чтобы увидеть амфиаспид в среде их обитания (рис. 5, 6).

### Краткая характеристика

Панцирь амфиаспид состоял из ростро-дорсальной, вентральной, бронхиальных, суборбитальных и, по-видимому, латеральных пластинок, слитых в единую капсулу; иногда вентральная пластинка не сливалась с дорсобранхиальной частью панциря (рис. 12). У некоторых амфиаспид в орнаменте различимы границы дорсальной, бронхиальных и вентральной пластинок. Бронхиальные пластинки образуют боковую кайму. Редко заметны границы суборбитальных пластинок (*Aphataspis*). Панцирь широкий, уплощен дорсовентрально, боковая кайма уплощена. Передний конец панциря закругленный, спрямленный или вытянутый в виде ротовой трубки; задний край, как правило, имеет срединный выступ; боковые края – гладкие или с зубцами. Обычно есть дорсальный гребень, редко – шип (рис. 13, а2). В хвостовом отделе известны коньковые чешуи. (По-видимому, амфиаспидам, как и другим гетеростракам, они были свойственны). Орбиты небольшие, расположены на дорсальной стороне панциря или на его боковом перегибе, иногда отсутствуют. Ротовое отверстие вентральное или терминальное, иногда на конце ротовой трубки. У некоторых есть преспиракулярные жаберные отверстия. Бронхиальные отверстия обычно расположены на дорсальной стороне панциря, редко – на перегибе bran-

хиальных пластинок (*Putoranaspis*). Система боковой линии представлена обычно бороздами на поверхности панциря, иногда бороздами и каналами. Имеются супраорбитальные сенсорные каналы. Панцирь орнаментирован дентиновыми гребешками и бугорками с гладкими или зубчатыми краями. У некоторых амфиаспид есть тессеры. В гребешках один или два продольных пульпарных канала. В средней части панциря обычно один слой крупных призматических камер. (Диагноз *Amphiaspidiformes*. Новицкая, 2004. С небольшими изменениями).

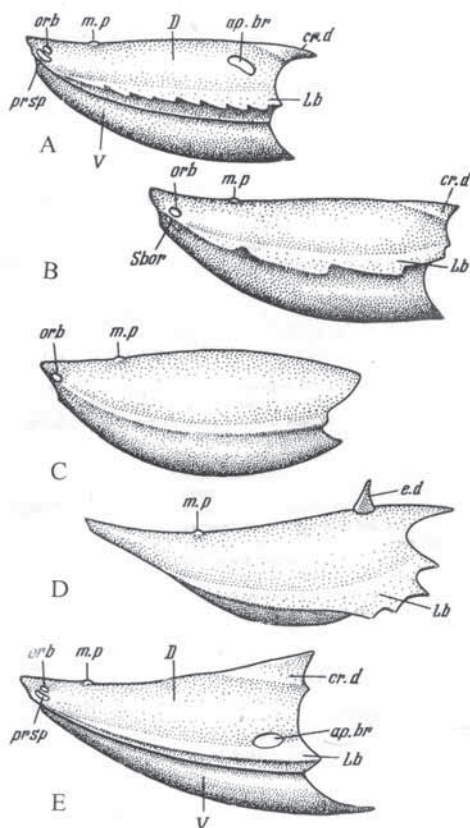


Рис. 12. Схема строения панциря амфиаспид. А – *Kureykaspis*, В – *Aphantaspis*, С – *Argyriaspis*, D – *Eglonaspis*, Е – *Olbiaspis*. Обозначения: D – дорсальная пластинка, Lb – боковая кайма, Sbor – суборбитальная пластинка, V – вентральная пластинка, ap.br – брахиальное отверстие, cr.d – дорсальный гребень, e.d – дорсальный шип, orb – орбиты, m.p – пинеальное пятно, pr.sp – преспиракулярные отверстия (Новицкая, 1983)

**Дорсобранхиальная часть панциря.** В ее состав входит дорсальная часть панциря и часть панциря, перегибающаяся вдоль его боковых краев на вентральную сторону, до границы с вентральным щитом (рис. 12). Такая граница или заметна в скульптуре, или определяется рельефом по линии контакта дорсобранхиальной пластинки (ее вентральной части) и вентрального щита (рис. 12 А, Е). Таким образом, если сравнить с циатаспидами, то

дорсобранхиальная часть панциря амфиаспид соответствует дорсальной и branхиальным пластинками циатаспид (ср. рис. 12 А и рис. 9 С).

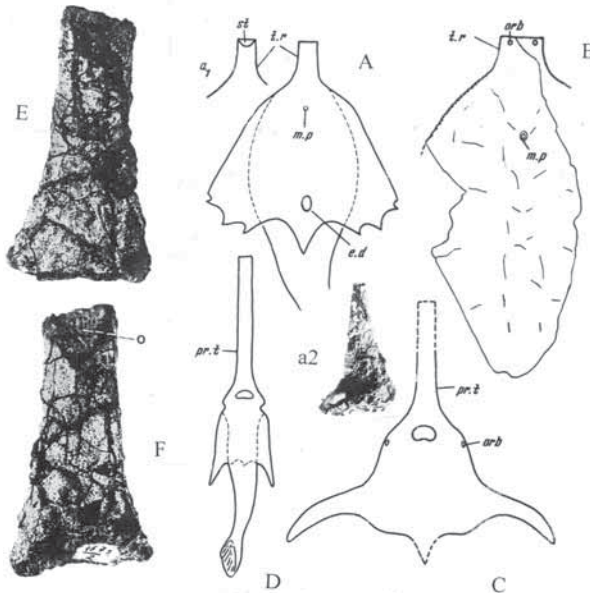


Рис. 13. Трубовидные выросты у амфиаспид и галеаспид. Схема. Амфиаспиды: А – *Eglonaspis rostrata* Obruchev, a1 – ventральная сторона ротовой трубки, a2 – дорсальный шип, В – *Empedaspis inermis* Novitskaya. Галеаспиды: С – *Huananaspis wudenensis* Liu, D – *Sanquiaspis rostrata* Liu (C, D – Liu Yu-hai, 1975). Материал (слева) Ротовая трубка *Eglonaspis rostrata* Obr. E – сверху, F – снизу, PIN № 2573/2. (Фотографии материала из Novitskaya, 1971). Обозначения: e.d – отверстие для дорсального шипа, o – ротовое отверстие, orb – орбиты, m.p – пинеальное пятно, pr.t – трубовидный вырост, st – ротовое отверстие, tr – ротовая трубка

Длина панциря амфиаспид, по его дорсальной стороне, меняется в пределах от 2,5 см (*Prosarctaspis taimyrica*, ПИН, № 1925/3, голотип) до 30 см (*Pelurgaspis macrohyncha*, ПИН, № 1489/3, голотип). Передний край панциря широко закруглен или сужен и закруглен. Дорсальная пластинка перегибается на ventральную сторону, образуя максиллярную кайму, сходную с каймой циатаспид. Наружное отверстие ротовой полости обычно помещается на ventральной стороне панциря субтерминально (*Argyriaspis*, *Pelaspis* и др.).

У некоторых амфиаспид (специализированные *Eglonaspidae*) – передний конец панциря образует ротовую трубку (рис. 13). Как часть панциря, она представляет собой вытянувшиеся вперед слившиеся передние концы дорсальной и ventральной пластинок. Морфогенетически – это разросшаяся вперед препинеальная область головы. Ее можно назвать посторбитальной у видов, имевших орбиты на конце трубки (рис. 13 В). На переднем конце трубки расположено ротовое отверстие (рис. 13 F, o). Оно может быть терминальным (*Pelurgaspis*) или субтерминальным (*Eglonaspis*). Известна его треугольная форма (*Eglonaspis*) и более округлая (*Lecaniaspis*). Передний, дорсальный, край ротовой трубки спрямлен, или имеет неглубокую пологую выемку (*Pelurgaspis*).

Длинные выросты переднего конца головы, напоминающие ротовую трубку некоторых амфиаспид, известны среди найденных в Китае галеаспид (*Galeaspida*). Эти китайские бесчелюстные (*Huananaspis wudenensis* Liu, *Sanquiaspis rostrata* Liu) были отнесены первоначально к гетеростракам (Liu Yü-hai, 1975). Надо отметить, что сходство ротовой трубки амфиаспид и рострального выроста галеаспид является только внешним. Такие образования формировались у амфиаспид и у галеаспид в результате морфогенезов, осуществлявшихся различно. У амфиаспид ротовая трубка появлялась в результате разрастания посторбитальной области головы (рис. 13 В; рис. 7). У галеаспид ростральный выступ образуется в онтогенезе за счет разрастания преорбитальной области головы (рис. 13 С). Ротовые трубки амфиаспид и ростральные выступы галеаспид различны и функционально. У амфиаспид ротовая трубка использовалась как адаптация к питанию в воде и со дна (ротовое отверстие находится на переднем конце трубки: рис. 13 А, а1), у галеаспид ротовое отверстие находится на вентральной стороне панциря, в области основания рострального выроста. Такое положение рта (при наличии длинного переднего выроста) явно препятствовало питанию со дна, но не мешало питанию планктоном. Длинный ростральный выступ галеаспид, видимо, выполнял важную гидродинамическую функцию как примитивный (пробный в эволюции) стабилизатор направления движения и, в небольшой мере, как несущий элемент панциря. Он дополнял эффект от уплощенного панциря и наличия боковых выступов (рис. 13 С, D). У амфиаспид ротовая трубка, по-видимому, в какой-то мере тоже стабилизировала направление движения, но ее роль как несущей плоскости была практически незаметна, если учесть размеры панциря и ширину боковой каймы (рис. 13 А).

Орбиты амфиаспид небольшие – 4–5 мм при длине панциря 12–16 см (*Olbiaspis*, *Angaraspis*, *Gabreyaspis*). Таким же диаметр орбит остается на панцирях крупных амфиаспид (*Pelurgaspis*, *Hibernaspis*), имевших размеры панцирей, соответственно, больше 30 см и около 19 см. Орбиты расположены латерально, на боковом ребре панциря (*Gerronaspis*, *Arguriaspis*, *Siberiaspis*) или на его дорсальной стороне, близко к переднему краю панциря (*Gabreaspsis*; рис. 5). Орбиты направлены вверх или вверх и в стороны.

У амфиаспид, имевших ротовую трубку, орбиты (если они присутствовали) расположены на дорсальной стороне трубки, вблизи ее переднего края (рис. 7). Но у части амфиаспид, обладавших ротовой трубкой, следы орбит полностью отсутствуют (*Lecanaspis*, *Eglonaspis*) (рис. 6, 12 D).

В орбитальной области некоторых амфиаспид, кроме орбит, имелась еще одна пара отверстий, расположенных латерально относительно орбит, близко к последним (рис. 12 А, prsp; рис. 5). Отверстия открыты мной во время препарирования таймырского материала (панцирь *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, ПИН, № 1925/4, голотип) и затем обнаружены еще у нескольких таймырских и курейских видов (рис. 14, prsp). Они были описаны как посторбитальные отверстия (Новицкая, 1967, Novitskaya, 1971). Поскольку прежде отверстия в орбитальной области гетеростраков не были известны и даже существовало мнение, что их там быть не может (Stensiö, 1968), от-

крытие отверстий получило много откликов и самых разных толкований их функции. Разнообразие трактовок отверстий существует и в наши дни, и надо сказать, что чаще используется их ошибочное объяснение, хотя морфологический и функциональный смысл отверстий, являющихся преспиракулярными (praespiracula), очевиден.

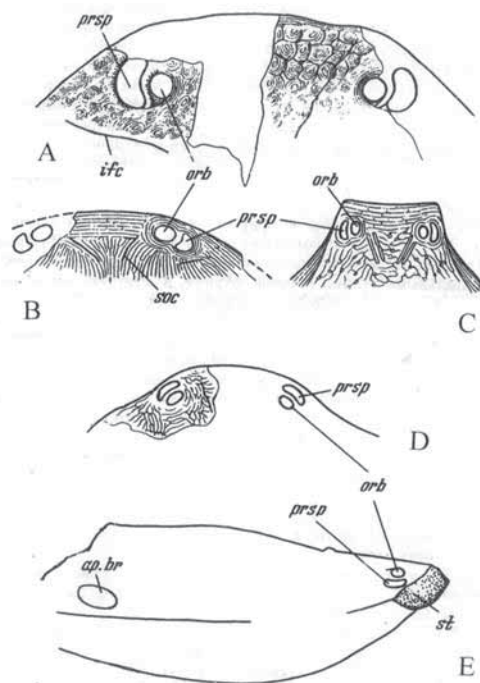


Рис. 14. Преспиракулярные отверстия (praespiracula) на панцире амфиаспид А – *Gabreyaspis tarda*, В – *Prosarctaspis taimyrica*, С – *Kureykaspis salebrosa*, D – *Pelaspis teres*, Е – *Olbiaspis coalescens*. Обозначения: ар.бр – брахиальное отверстие, ifc – инфраорбитальные сенсорные каналы, orb – орбиты, prsp – преспиракулярные отверстия, soc – супраорбитальные сенсорные каналы, st – отверстие ротовой полости (Новицкая, 1983)

Преспиракулярные отверстия обнаружены у амфиаспид *Gabreyaspis*, *Prosarctaspis*, *Kureykaspis*, *Pelaspis*, *Olbiaspis*, *Tareyaspis*, *Angaraspis*. Во всех наблюдавшихся случаях отверстия отделены от орбит узкой перегородкой (рис. 14). Особенно отчетливо строение перегородки видно у *Gabreyaspis tarda* Новицкая (ПИН, № 1925/4, голотип) (рис. 15). В ней четко различаются две части – длинная передняя и короткая задняя. Задняя часть перегородки ограничивает орбиту сзади и она же образует задний край отверстия, находящегося рядом с орбитой (рис. 15). Это важно для объяснения функционального значения отверстия. Чтобы это выяснить, необходимо обратиться к висцеральному скелету гетеростраков.

Объяснение первой заглазничной жаберной дуги гетеростраков в качестве мандибулярной предложено Г. Севе-Седербергом (*Säve-Söderbergh*, 1941). Мнение Севе-Седерберга основано на сравнительном анализе мор-

фологии низших позвоночных, оно широко принято (Stensiö, 1958, 1964, 1968; Lehman, 1959; Jarvick, 1960, 1968; позднее Новицкая, 1983, 2004; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986; и др.). По Стеншё (Stensiö, 1964), задний край глазной капсулы был образован у гетеростраков мандибулярной жаберной дугой, т. е. мандибулярная дуга ограничивала орбиту сзади. Эта же дуга ограничивает сзади отверстия (о которых Э. Стеншё не знал) расположенные рядом с орбитами (рис. 15, *prsp*). Это совершенно отчетливо видно на фотографии материала (рис. 15). То есть отверстия, находившиеся рядом с орбитами, ограничивались сзади мандибулярной дугой. Следовательно, спереди они могли ограничиваться только премандибулярной дугой. Таким образом, отверстия, о которых идет речь, могли быть только жаберными – премандибулярными (=преспиракулярными). Преспиракулярные отверстия находились над дорсолатеральными участками ротовой полости (рис. 14 E), в которую они открывались.

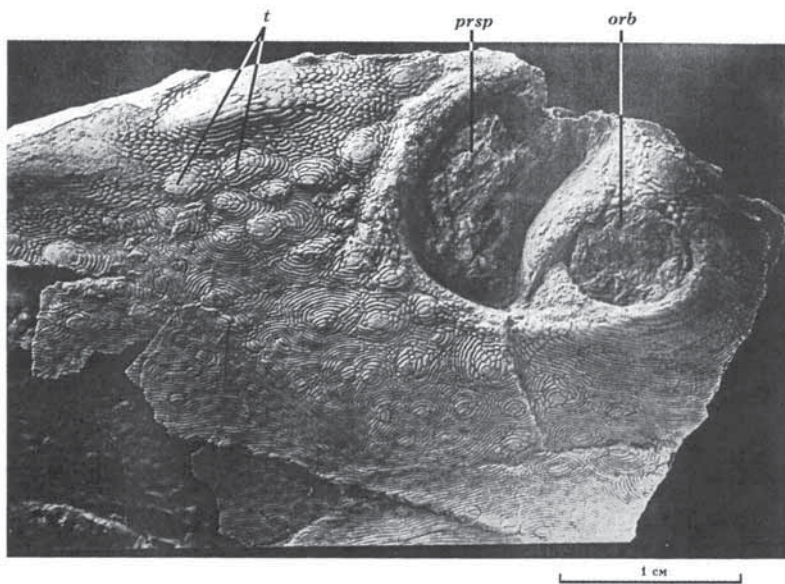


Рис. 15. Передняя часть панциря *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (голотип, ПИН, № 1925/4). Местонахождение на правом берегу р. Тарей, Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохов, нижний девон. Обозначения: *orb* – орбита, *prsp* – преспиракулярное отверстие, *t* – тессеры (Novitskaya, 1971; Новицкая, 2004)

В современной литературе и устных выступлениях зоологов и палеонтологов отверстия, находящиеся у гетеростраков (амфиаспид) латеральнее глаз часто называют спиракулярными. Это ошибка. Спиракулярные отверстия рыб, как известно, помещаются между мандибулярной и гиоидной жаберными дугами (Шмальгаузен, 1947); они расположены сразу позади глаз (рис. 16 A, *sp*). Тогда как у амфиаспид отверстия находились на уровне глаз (рис. 16 B, *prsp*), то есть латерально по отношению к глазам. На рисунке 16 различия в положении *spiraculum* и *praespiraculum* видны очень отчетливо.



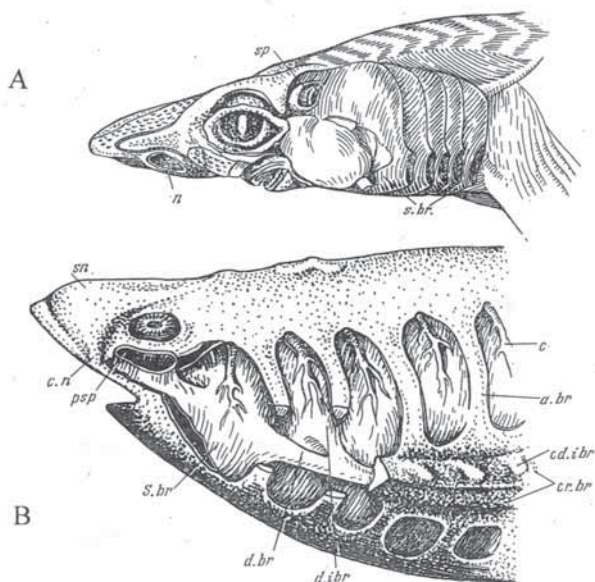


Рис. 16. Жаберная область акулы и гетерострака. А – *Squalus acanthias* (из Marinelli, Strenger, 1959), В – гетерострак (по *Olbiaspis coalescens*). Обозначения: a.br – жаберные дуги, с – кровеносные каналы на жаберных мешках, cd.ibr – утолщения хряща над индивидуальными выводными каналами жаберных мешков, с.п – канал, ведущий из носового мешка к ноздре, cr.br – эндоскелетное хрящевое ребро над общим жаберным выводным каналом, d.br – общий жаберный выводной канал, d.ibr – индивидуальные выводные каналы жаберных мешков, № – ноздря, psp – преспиракулярное жаберное отверстие, s.br – жаберные мешки, sn – эндоскелетная хрящевая капсула левого носового мешка, sp – спиракулярное отверстие (Новицкая, 2016)

Остановлюсь на причинах, побуждающих придавать преспиракулярным отверстия столь существенное значение. Как отмечалось, до их открытия, отсутствие каких-либо отверстий, кроме орбит, в орбитальной области гетеростраков считалось несомненным фактом, служившим основой для важных филогенетических выводов. По Э. Стеншэ, отсутствие на дорсальной стенке препинеальной части головы гетеростраков каких-то отверстий, ведущих внутрь к ольфакторному органу или к глотке, значит, что дорсальная препинеальная часть рыла *Heterostraci* не может включать какой-либо премандибулярный висцеральный компонент; эта (препинеальная) часть рыла должна быть образована только этмоидной частью краниального отдела головы и, следовательно, соответствует краниальному компоненту дефинитивного рыла современного циклостом (Stensiö, 1968). По мнению Стеншэ, премандибулярными дугами могли быть сформированы некоторые гипотетические структуры головы гетеростраков. Такой структурой должна была быть палатосубназальная пластинка, отделявшая (по Стеншэ) ротовую полость гетеростраков от преназального синуса, образуя его дно (Stensiö, 1958, 1964, 1968). Как предполагал Стеншэ, палатосубназальная пластинка формировалась за счет эпитрематических частей премандибу-

лярных жаберных дуг, не участвовавших в образовании роstralной части головы. Подчеркну, что предположению о существовании у *Heterostraci* преназального синуса (оцениваемого как структура гомологичная носовой трубке миксин) придается решающее значение в гипотезе о сходстве гетеростраков с миксинами. На этом сходстве построена гипотеза Стеншё о дифилетическом происхождении круглоротых (*Cyclostomata*). То есть от ответа на вопрос – имела ли у *Heterostraci* палатосубназальная пластинка или она отсутствовала – во многом зависит в современных и в дальнейших научных разработках решение проблемы происхождения основных ветвей позвоночных – челюстноротых (*Gnathostomata*) и круглоротых (*Cyclostomata*). Если, как полагал Стеншё (Stensiö, 1964, 1968), остеостраки (*Osteostraci*) – предковая группа для миног, а гетеростраки (*Heterostraci*) – для миксин, то с какой группой бесчелюстных (*Agnatha*) связано происхождение челюстноротых (*Gnathostomata*)? Напомню, что челюстноротые – крупнейшая и самая влияющая (в лице человека) на состояние биосферы группа позвоночных животных. В свое время Э. Стеншё не обсуждал вопрос о происхождении челюстноротых. В последние десятилетия (с 80-х годов XX века) сложились две основные, глубоко различные (взаимоисключающие), точки зрения: сближающая челюстноротых с двуноздревыми бесчелюстными (*Diplorhina*: *Heterostraci*) и сближающая челюстноротых с одноноздревыми бесчелюстными (*Monorhina*: *Osteostraci*). Обе точки зрения будут проанализированы в разделе о внутреннем строении бесчелюстных.

Сейчас вернемся к преспиракулярным отверстиям гетеростраков и коротко подытожим – что их присутствие дает для понимания строения головы гетеростраков.

1. Положение *praespiracula* у амфиаспид между мандибулярной и премандибулярной висцеральными дугами (см. выше) означает, что эпитрематические части премандибулярных висцеральных дуг, ограничивая эти отверстия спереди, были включены в роstralную область головы. Следовательно, они не могли формировать дно преназального синуса (=палатосубназальную пластинку).
2. Присутствие отверстий на голове гетеростраков и их положение (около глаз) свидетельствуют о том, что вода для дыхания втягивалась через *praespiracula* и, как обычно, через рот. Но тогда гипотеза о существовании у гетеростраков преназального синуса, выполнявшего роль носовой трубки, втягивающей воду для дыхания у миксин, у гетеростраков теряет свое морфологическое и функциональное обоснование: преназальный синус не нужен, так как у гетеростраков для втягивания воды существовали (кроме рта) преспиракулярные отверстия. Замечу еще раз, что во время выхода из печати монографий Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1964) о присутствии *praespiracula* у гетеростраков не было известно.

Преспиракулярные отверстия гетеростраков (амфиаспид), как уже сообщалось, помещались дорсолатерально по отношению к ротовой полости, в которую они открывались (*Olbiaspis coalescens*, экз. ПИН, № 1489/205 и др. (рис. 14 E). Этим отверстия гетеростраков функционально сопоставимы с передними жаберными отверстиями (*spiracula*) современных скатов. Спиракулярные ходы скатов также вводят воду в ротовую полость.

Таким образом, присутствие преспиракулярных отверстий у амфиаспид доказывает, что представление о ростре гетеростраков как о только краниальном образовании не подтверждается фактическим материалом. В формировании ростра участвовали премандибулярные висцеральные дуги, составлявшие латеральные части ростра, сливавшиеся с его центральной, этмоидной, частью. ***Наличие преспиракулярных отверстий означает, что у имевших их гетеростраков, преназальный синус и палатосубназальная пластинка не могли существовать.*** Им не из чего было формироваться и они были не нужны функционально.

На этом можно было бы закончить анализ морфологии и функции преспиракулярных отверстий гетеростраков. Но существуют еще две гипотезы, без которых представления о трактовках окологлазничных отверстий остались бы неполными.

В гипотезе, выдвинутой Ф. Жанвье (Janvier, 1974), окологлазничные отверстия считаются остатками преназального синуса, переместившегося у амфиаспид на дорсальную сторону головы из центрально-терминального положения, занимаемого, по мнению Жанвье, преназальным синусом в предковой группе *Suathaspidiformes*. Ссылка на Д.В. Обручева, данная Жанвье (там же, с. 198), ошибочна. В цитируемых Жанвье «Основах палеонтологии» Д.В. Обручев не соглашался с существованием у гетеростраков стелуры, подобной преназальному синусу (Обручев, 1964, с. 51).

В гипотезе Жанвье предполагаются промежуточные стадии в эволюции от гипотетических форм к известным амфиаспидам. По Жанвье, на этих стадиях гипотетические отверстия сначала полностью располагаются впереди орбит, образуя латеральные вырезки, объединяющиеся с ротовой полостью. Затем отверстия оказываются преимущественно впереди орбит. Однако реальность таких стадий совершенно не подтверждается фактическим материалом. Во всех известных случаях отверстия найдены мной в положении латеральном по отношению к орбитам и ни разу – в более переднем или в каком-то другом.

Д.В. Обручевым, не отвергавшим выдвинутую мной жаберную трактовку окологлазничных отверстий, предполагалось также, что отверстия могут быть следами электрических или каких-то особых сенсорных органов. У современных рыб электрические органы используются для защиты и нападения. В этих случаях производятся сильные разряды. Для сильных разрядов органы, помещавшиеся в окологлазничных отверстиях амфиаспид слишком малы. Слабые электрические разряды используются у современных рыб как «информаторы» о приближающихся предметах. Если предположить, что у амфиаспид имелись именно такие органы, то трудно объяснить их отсутствие у других гетеростраков, обитавших рядом, в тех же условиях. Те же вопросы возникают, если пытаться объяснять обсуждаемые отверстия как сенсорные. Но главное возражение против объяснения окологлазничных отверстий как вмещавших электрические или сенсорные органы состоит в том, что в этих гипотезах совершенно не учитывается принадлежность рассматриваемых отверстий к жаберному аппарату и связь, имевшаяся между отверстиями и ротовой полостью (Новицкая, 1983).

Выводные жаберные отверстия амфиаспид, у которых они известны, находятся обычно на дорсальной стороне панциря, иногда на его боковом перегибе (*Putoranspis*) (рис. 12 А; 17 А, В, ap.br.). У некоторых амфиаспид брахиальные отверстия не найдены (*Eglonaspis rostrata*, *Lecaniaspis lata*), хотя дорсальная поверхность панциря отдельных экземпляров сохранилась хорошо и присутствие жаберных отверстий не могло бы остаться незамеченным. Возможно, у этих видов общий выводной жаберный канал открывался вблизи заднего края панциря, между дорсальной и вентральной частями боковой каймы.

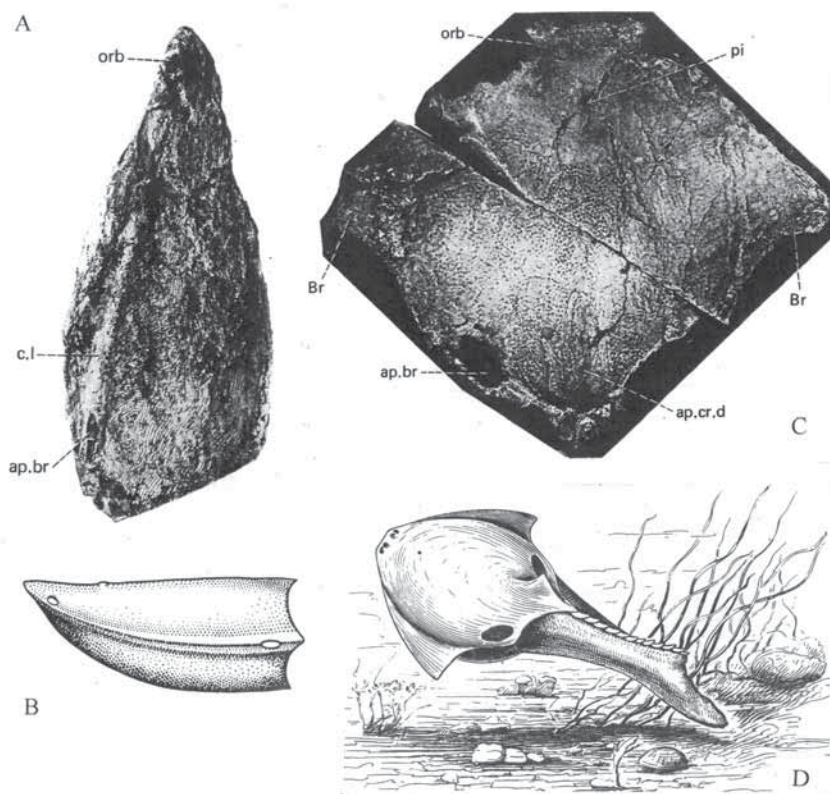


Рис. 17. Положение наружных жаберных отверстий у Amphiaspidiformes: материал, реконструкции. А – *Putoranspis prima* Obruchev. Панцирь, видно боковое ребро. ПИН, № 1489/226. В – реконструкция *Putoranspis prima* Obr. С – *Angaraspis urvantzevi* Obruchev. Дорсальная часть панциря (внутренняя поверхность). ПИН, № 1489/275. x приблизительно 1. D – реконструкция *Angaraspis urvantzevi* в прижизненной обстановке (Новицкая, 1986). Обозначения: Br – брахиальные пластинки (боковая кайма), ap.br – наружное жаберное отверстие, ap.cr.d – отверстие в основании дорсального гребня, c.l – боковое ребро, orb – орбиты, pi – пинеальная ямка

На дорсальной стороне панциря брахиальные отверстия располагались или рядом с боковой каймой (*Olbiaspis*) (рис. 12 E), или медиальнее (*Gerronaspis*), иногда – у заднего края панциря, позади крыловидных выступов боковой каймы (*Angaraspis*) (рис. 17 C, D, ap.br.). У некоторых амфиаспид заметна централизация брахиальных отверстий: они помещают-

ся вблизи центральной продольной оси панциря. В максимальной степени это выражено у *Edaphaspis bystrowi* (рис. 18 А, *ap.br.*), в меньшей мере – у *Kureukaspis salebrosa* (рис. 18 В, *ap.br.*). Адаптивный смысл централизации состоял, возможно, в облегчении поисков пищи, поскольку при выбросах воды из выводящих жаберных каналов, открывавшихся на теле гетерострака низко, ил на дне взмучивался. Выбросы воды из жаберных отверстий, расположенных в верхней части тела (панциря), были направлены вверх или в стороны и вверх, а не на дно (рис. 18), т. е. вода не замутнялась.

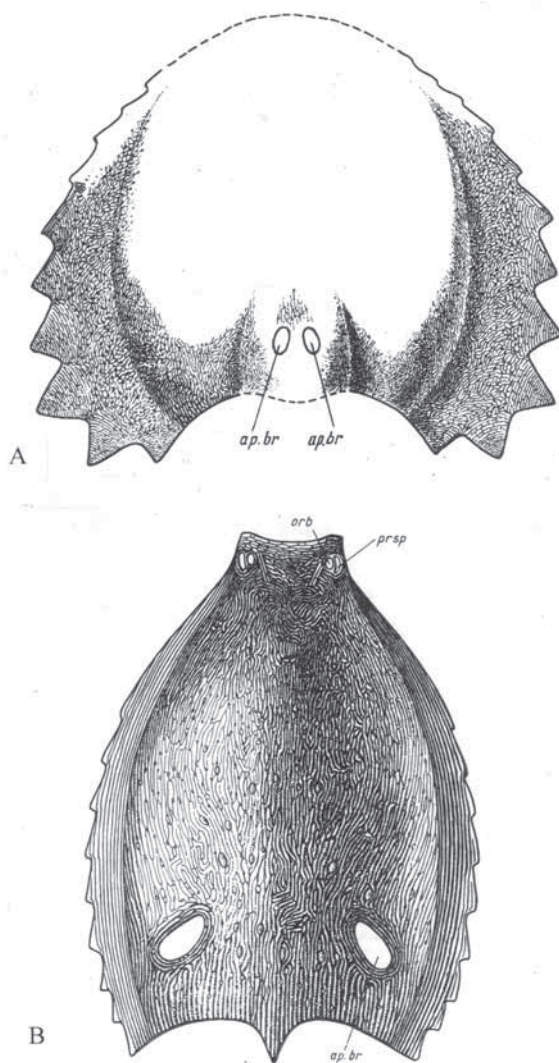


Рис. 18. Реконструкции амфиаспид. А – *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya. Реконструкция дорсальной стороны панциря. По голотипу – ПИН, № 1489/58 и экз. ПИН, № 1489/61, 67. В – *Kureukaspis salebrosa* Novitskaya. Реконструкция дорсальной стороны панциря. В основном по голотипу – ПИН, № 1489/206. Обозначения: *ap.br* – задние жаберные отверстия, *orb* – орбиты, *prsp* – преспиракулярные отверстия

Такое сближение жаберных отверстий в направлении к медиальной продольной оси панциря и перемещение их на самую высокую его часть представляет один из ярких примеров широкого диапазона адаптивных поисков на ранних этапах эволюции позвоночных.

Редкое для гетеростраков положение занимали жаберные отверстия у *Hibernaspis macrolepis* Obruchev. Отверстия помещаются в передней половине панциря, на границе его центральной части и боковой каймы (рис. 19, ap.br). Обычно у амфиаспид бранхиальные отверстия находятся в задней трети панциря. Положение бранхиальных отверстий приблизительно на середине длины панциря известно также у североамериканского *Cardipeltis* (отр. *Cardipeltiformes*), детально переописанного Р. Денисоном (Denison, 1966). Принимая во внимание различия между *Amphiaspidiformes* и *Cardipeltiformes* (Novitskaya, 1971; Новицкая, 1977), появление сходных адаптаций в этих отрядах, например, в положении жаберных отверстий, можно оценить как проявление параллельно приобретенного сходства.

Форма и размеры жаберных отверстий у амфиаспид варьируют. Например, на панцирях длиной 13–14 см и шириной 13 см длина отверстий составляет 1,9 см, ширина 0,8 см (*Olbiaspis coalescens*); при длине панциря 10–11 см и ширине 7 см (без учета латеральных выступов) длина жаберных отверстий 1 – 1,2 см, ширина 0,8 – 0,9 см. Выводящие жаберные отверстия амфиаспид представлены одной парой. Их форма чаще всего овальная, иногда удлинённая.

**Задняя область панциря.** Задний дорсальный край щита может быть усечённым, вогнутым или вытянутым, иногда закругленным (рис. 12); может иметь срединный короткий выступ (*Siberiaspis*, *Prosarctaspis*, *Gerronaspis*). Иногда задний край вытянут углом (*Angaraspis urvantzevi*; рис. 17 С, D). У *Eglonaspis rostrate* Obruchev в задней трети дорсальной стороны панциря имелся небольшой дорсальный шип (рис. 12 D, e.d). Под основанием шипа на пластинке панциря есть сквозное овальное отверстие. Шип не срастался с пластинкой щита, он представлял собой отдельный скелетный элемент. У многих амфиаспид в задней трети щита есть хорошо выраженный гребень (рис. 12, cr.d). Толщина пластинки панциря на гребне такая же, как на соседних участках панциря, она немного увеличивается ближе к верхнему концу гребня. В основном гребень был образован, по-видимому, эндоскелетом.

**Суборбитальные пластинки.** В коллекционных материалах (ПИН, № 1489) суборбитальная пластинка обнаружена только у *Aphataspis kiaeri* Obruchev (рис. 20, Sbor). Форма пластинки четко видна в скульптуре: она удлинённая, передне-боковой край закруглен; дентиновые гребешки расположены косо в ее передней половине и изогнуты углом – в задней. Оба участка разделены поперечной бороздой. Форма суборбитальной пластинки *Aphataspis kiaeri* напоминает одноименную пластинку *Allocryptaspis laticostata* из *Syathaspidiformes*, описанную Р. Денисоном (Denison, 1964) (сравните фотографии: рис. 20 и рис. 11 F). В целом положение орбит и суборбитальных пластинок в панцирях амфиаспид (*Aphataspis*: рис. 12 B) и циатаспид (*Listraspis*: рис. 9 B) может быть сходным.

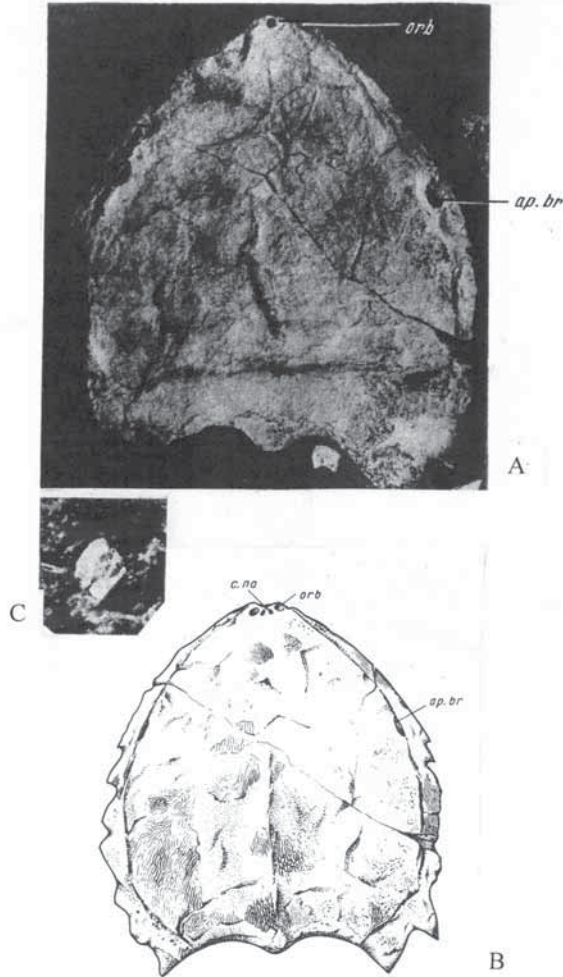


Рис. 19. Дорсальная часть панциря *Hibernaspis macrolepis* Obruchev, изнутри. На участках, где панцирь разрушен, видны основания дентиновых гребешков. А – экз. ПИН, № 1489/1,  $\times$  около 0,5; северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка; нижний девон, курейский горизонт. В – рисунок того же экземпляра. С – ротовая пластинка,  $\times 8$ , то же местонахождение. Обозначения: ap. br – жаберные отверстия, c.no – носовые капсулы, orb – орбиты

**Боковая кайма** у амфиаспид представляет собой уплощенные латеральные зоны панциря (рис. 12, 21 А, 22 А). Она соответствует бранхиальным пластинкам циатаспид. Как и у циатаспид, она выполняет защитную функцию, но, кроме того, у части амфиаспид имеет значение несущей плоскости (рис. 12 D). Появление таких дополнительных плоскостей увеличивало продолжительность движения в воде. Кайма начинается позади орбит, оканчивается на заднем крае панциря; у видов, имевших ротовую трубку, она начиналась на уровне основания трубки. Боковая кайма амфиаспид всегда перегибается на вентральную сторону панциря, образуя его боковые края (рис. 21, 22), утончается к перегибу. Перегиб гладкий или несет зубцы. Размеры зубцов варьируют от небольших

зазубрин до крупных треугольных выступов (рис. 12; рис. 22). Боковая кайма могла иметь вид крылоподобных выступов, выполнявших главным образом функцию поддерживающих плоскостей (рис. 17 С, Вг; D).

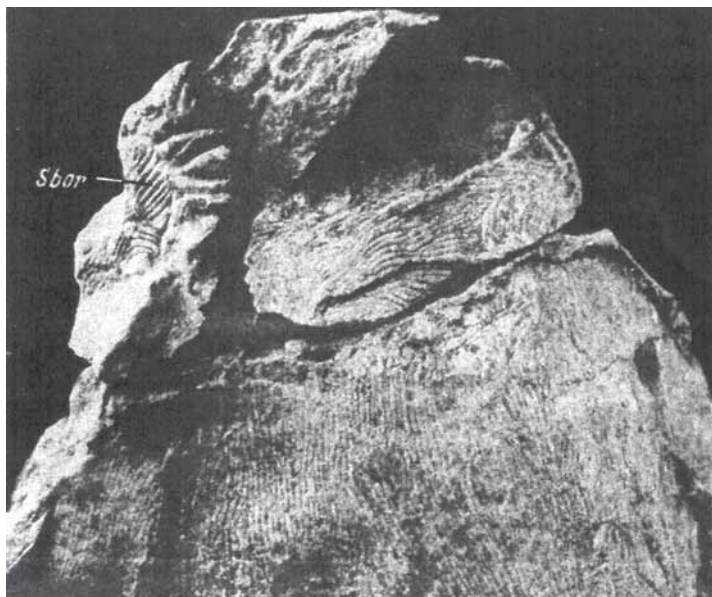


Рис. 20. Передняя часть панциря *Aphataspis kiaeri* Obruchev (с вентральной стороны), видна суборбитальная пластинка. Экз. ПИН, № 1489/123, x4; северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка; нижний девон, курейский горизонт. Обозначение: Sbor – суборбитальная пластинка

Среди гетеростраков строение латеральных зон панциря, напоминающее боковую кайму амфиаспид, известно у циатаспид (*Stenaspis*) (рис. 9 С). Сходные уплощения латеральных зон имелись у некоторых китайских галеаспид, описанных из отложений нижнего девона (Lin Yü-hai, 1975; Pan Jiang, 1992).

**Вентральная пластинка** расположена между вентральными частями боковой каймы, обычно сливается с каймой. Самостоятельная вентральная пластинка найдена у *Putoranaspis prima* (рис. 23) и немногих других амфиаспид. Судя по некоторым экземплярам, слияние вентральной пластинки с боковой каймой не происходило (или происходило не всегда) у *Gerronaspid dentata* и *Olbiaspis coalescens*, возможно – у *Kureykaspis salebrosa*. На сохранившихся участках панциря их некоторых экземпляров видно, что вентромедиальный край боковой каймы закруглен, т. е. существовал его контакт (а не срастание) с вентральной пластинкой. На экземплярах *Olbiaspis coalescens* вентральная пластинка и левая боковая кайма сохранились в прижизненном положении (рис. 21 В, С). Они обращены внутренней стороной вверх. Граничащие края пластинок утолщены. На материале видно, что граница между пластинками не проходит через призматические камеры, просвечивающие через изопедин, а оконтуривает их (рис. 21 С), т. е. является безусловно естественной между несросшимися пластинками.



В орнаменте граница между вентральной пластинкой и боковой каймой панциря заметна не всегда. Передний край вентральной пластинки имеет антеролатеральные вырезки, как у циатаспид. У амфиаспид, имевших ротовую трубку, трубка формировалась вентральной и дорсальной пластинкой (подробнее: Раздел «Дорсобранхиальная часть панциря»).

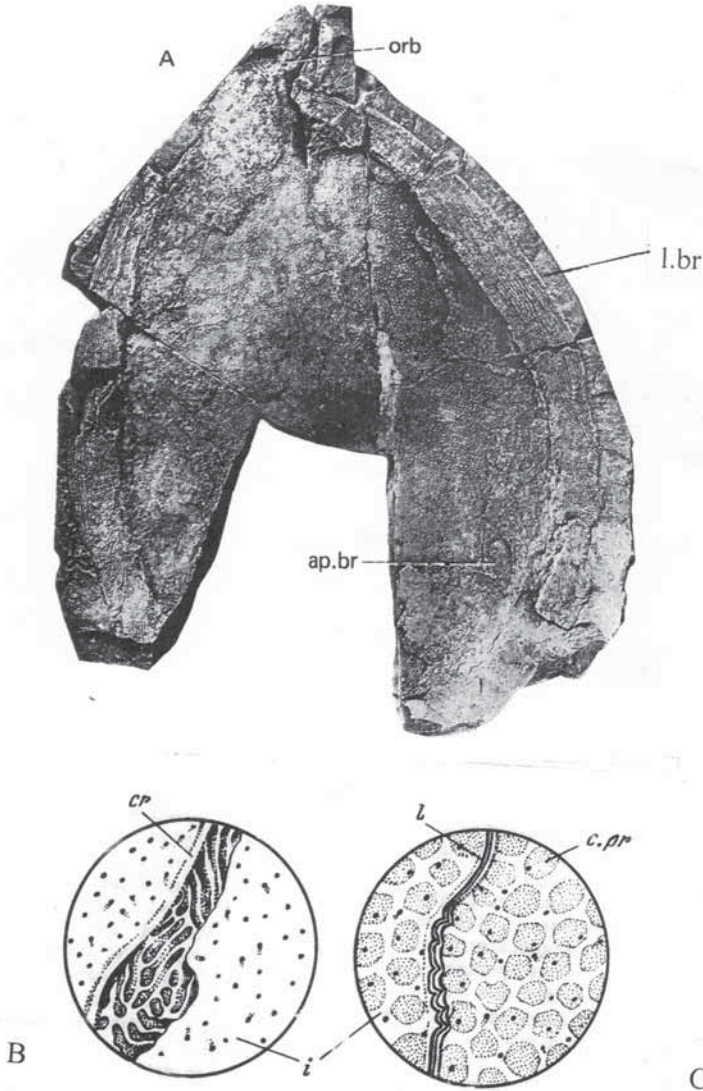


Рис. 21. Боковая кайма. А – панцирь *Gerronaspis dentata* (Obruchev) с внутренней стороны, видна вентральная часть боковой каймы. Экз. ПИН, № 1489/3056; северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка; нижний девон, курейский горизонт. В, С – граница между вентральной пластинкой и боковой каймой у *Olbiaspis coalescens* Obr. Экз. ПИН, № 1489/1076. Обозначения: ap.br – жаберное отверстие, с.pr – призматические камеры, просвечивающие сквозь изопедин, сг – валик, следующий вдоль границы между пластинками, i – изопедин, l – граница между пластинками, l.br – боковая кайма

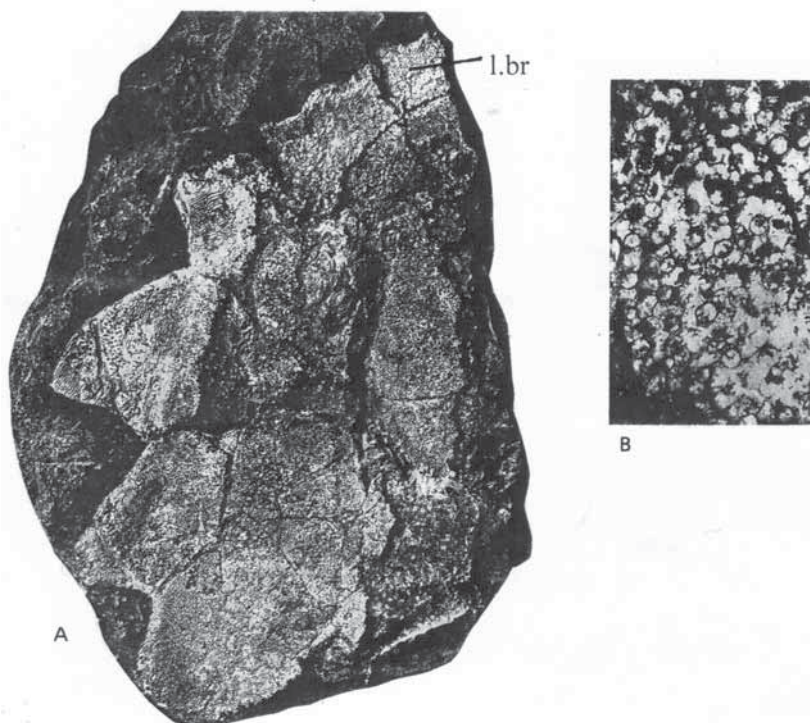


Рис. 22. Боковой край панциря (боковая кайма). *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya. А – Экз. ПИН № 1489/67; северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка; нижний девон, курейский горизонт. В – скульптура (орнамент), х8, тот же экземпляр. Обозначение: l.br – боковая кайма

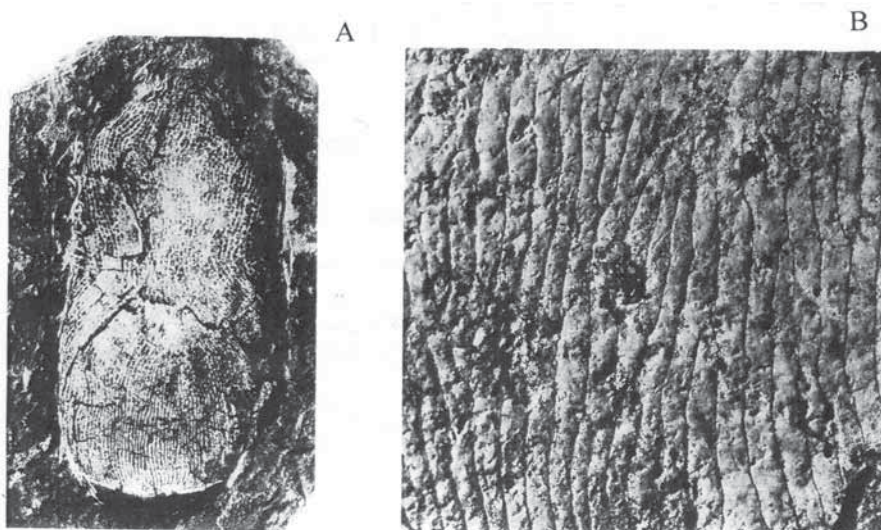


Рис. 23. Вентральная пластинка. А – *Putoranaspis prima* Obruchev. Экз. ПИН № 1489/224; северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка; нижний девон, курейский горизонт. В – *Putoranaspis prima*, скульптура, х8

Задний край вентральной пластинки может быть вытянут углом (*Olbiaspis*), может быть широко закруглен (*Argyriaspis*), иногда образует срединную закругленную лопасть (*Eglonaspis*), раздвоенную лопасть (*Hibernaspis*) или небольшой срединный треугольный выступ (*Tareyaspis*).

В панцире вентральная пластинка обычно наиболее выпуклая. Иногда максимальная высота тела животного образуется только за счет выпуклости вентральной пластинки. Например, у *Siberiaspis plana* – вида, имевшего почти плоскую дорсальную поверхность. Выпуклость вентральной пластинки создавала подъемную силу, возникавшую, когда начинал работать хвостовой плавник, и обеспечивавшую отрыв животного от дна (Новицкая, 2000; translated: Novitskaya, 2000).

**Пластинки ротовой области.** Известна находка оральной медиальной пластинки *Hibernaspis macrolepis* (рис. 19 С). Она имеет ромбовидную форму. Ее длина 1,7 мм, ширина 1,4 мм, поверхность гладкая. Формой и размерами (относительно наружного отверстия ротовой полости) пластинка *Hibernaspis macrolepis* напоминает срединную оральную пластинку птераспиды *Protopteraspis vogti* (Kjaer, 1928, fig. 2, 3). Вполне вероятно, что другие ротовые пластинки *Hibernaspis* также были сходными с пластинками птераспид и циатаспид. Следы посторальных пластинок у амфиаспид не обнаружены. Границы латеральных пластинок на изученном материале не выражены. Но, если сравнивать с *Syathaspidiformes*, то топографически латеральным пластинкам циатаспид соответствуют участки панциря, входящие в антеролатеральные вырезки вентральной пластинки амфиаспид. У амфиаспид, пластинки которых слиты, латеральным пластинкам соответствуют участки панциря, латеральные по отношению к постеролатеральным границам наружного отверстия ротовой полости.

## PTERASPIDIFORMES. ПТЕРАСПИДЫ

Среди гетеростраков (*Heterostaci*) птераспиды представляют группу, лучше других приспособившуюся к плаванию. Внешний вид птераспид, найденных в отложениях нижнего девона на территории Европы, реконструирован на рис. 24.

### Краткая характеристика

Панцирь образован крупными пластинками: непарными – рostrальной, дорсальной и вентральной, парными – орбитальными, бронхиальными и корнуальными; есть небольшая пинеальная пластинка; на вентральной стороне – серия небольших оральных и иногда посторальных пластинок (рис. 25). Панцирь удлинённый или широкий, выпуклый или уплощенный дорсовентрально (протаспиды). Передний конец закруглен или вытянут в более или менее длинный ростр. Преоральное поле выражено или отсутствует. Задний край панциря обычно имеет срединный выступ. Боковые пластинки (орбитальные, бронхиальные) изогнуты дорсовентрально. Перегиб закругленный или в виде угла. Дорсальный шип,

как правило, есть. Орбиты помещаются на орбитальных пластинках, на боках панциря. Орбито-пинеальный пояс замкнутый или незамкнутый. Нет praespiracula. Ротовое отверстие вентральное. Бранхиальные отверстия обычно на боках панциря между бранхиальными и корнуальными пластинками. Реже они находятся в постеролатеральных углах панциря или на его дорсальной стороне (*Protaspidae*); иногда, в случае редукции корнуальных пластинок, отверстия помещаются между бранхиальными пластинками и дорсальным диском. Система боковой линии представлена каналами. Дорсомедиальные продольные каналы приобретают радиальность: расходятся из центра, находящегося в задней трети дорсальной пластинки. Латеральные каналы расположены продольно. Панцирь орнаментирован дентиновыми гребешками, обычно туберкулированными; края гребешков зазубренные, иногда гладкие. На дорсальной и вентральной пластинках панцирей гребешки растут эксцентрически, преимущественно вперед, на бранхиальных пластинках – расположены продольно, на орбитальных и пинеальной – концентрически вокруг вырезок орбит и пинеального пятна, на ростральной пластинке – параллельно ее заднему краю. В дентиновых гребешках обычно имеется один продольный пульпарный канал; над слоем призматических камер есть губчатая ткань; иногда она заполняет весь средний слой пластинок. (Характеристика: Новицкая, 2004).

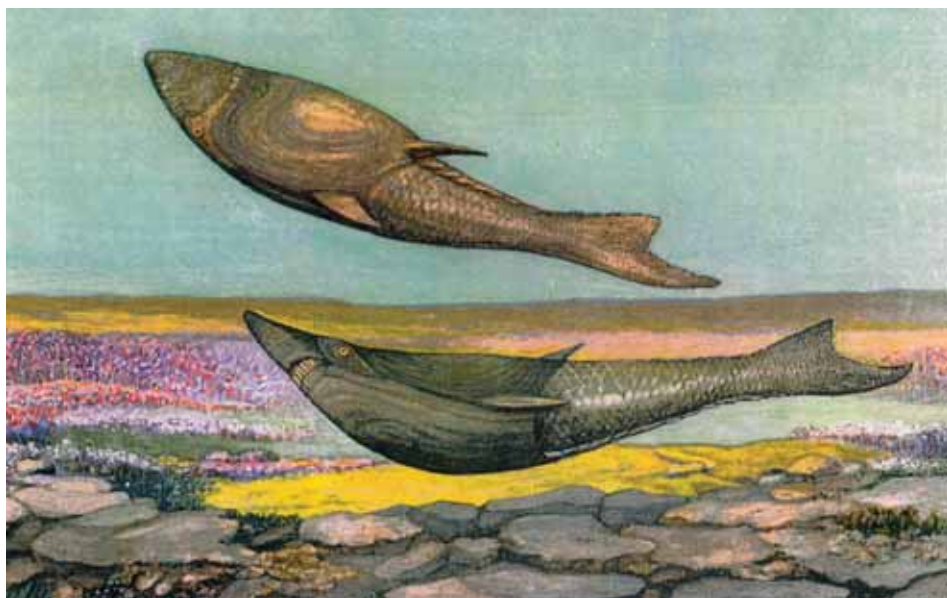


Рис. 24. Реконструкция птераспид (*Pteraspidoformes*) в прижизненной обстановке. Вверху *Lagnovaspis major* (Zych, 1927), внизу *Podolaspis* sp. Авторская реконструкция (Новицкая, 2015а)

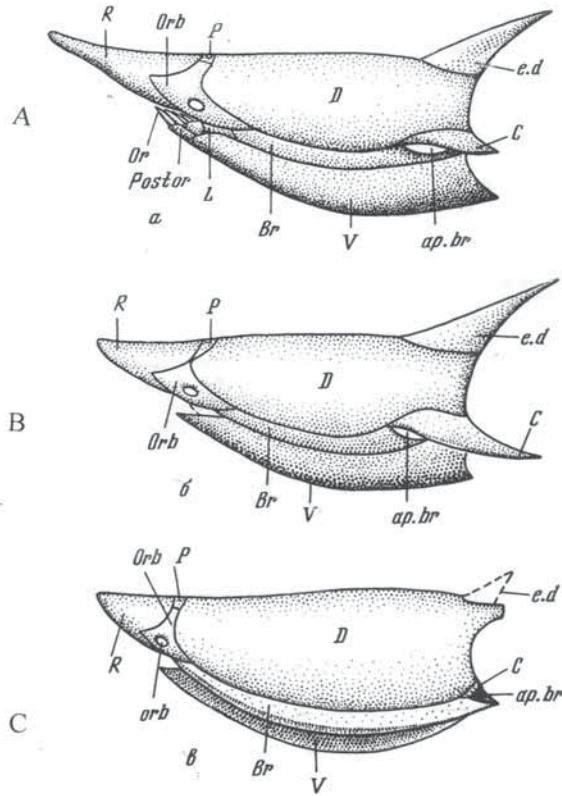


Рис. 25. Схема строения панциря птераспид. А – Pteraspis, В – Podolaspis, С – Europrotaspis (А – с учетом данных из White, 1935; В – с учетом данных из Brotzen, 1936). Обозначения: Br – бронхиальная пластинка, С – корнуальная, D – дорсальная, L – латеральная, Or – оральные, Orb – орбитальная, P – пинеальная, Postor – посторальные, R – роstralная, V – вентральная, ap.br – жаберное отверстие, e.d – дорсальный шип, orb – орбита

**Замечание.** В состав Pteraspidiformes включают абберантных гетеростраков, известных из серии Вуд Бей Норвегии (о. Шпицберген).

**Роstralная пластинка** помещается на переднем конце головы, образует более или менее длинный ростр перед ротовым отверстием. У птераспид с незамкнутым орбито-пинеальным поясом (орбитальные пластинки не примыкают к пинеальной) роstralная пластинка на дорсальной стороне панциря граничит с пинеальной, дорсальной и орбитальными пластинками (рис. 26 D). Если орбито-пинеальный пояс замкнут (выросты орбитальных пластинок соприкасаются с пинеальной пластинкой), то роstralная пластинка граничит с пинеальной и орбитальными пластинками (рис. 25 А – С). Задний край роstralной пластинки имеет постеролатеральные вырезки, в которые входят передние отростки орбитальных пластинок (рис. 25, 26). Могут присутствовать вырезки между пинеальной и орбитальными пластинками, вмещающие отростки дорсальной пластинки (рис. 26 D).

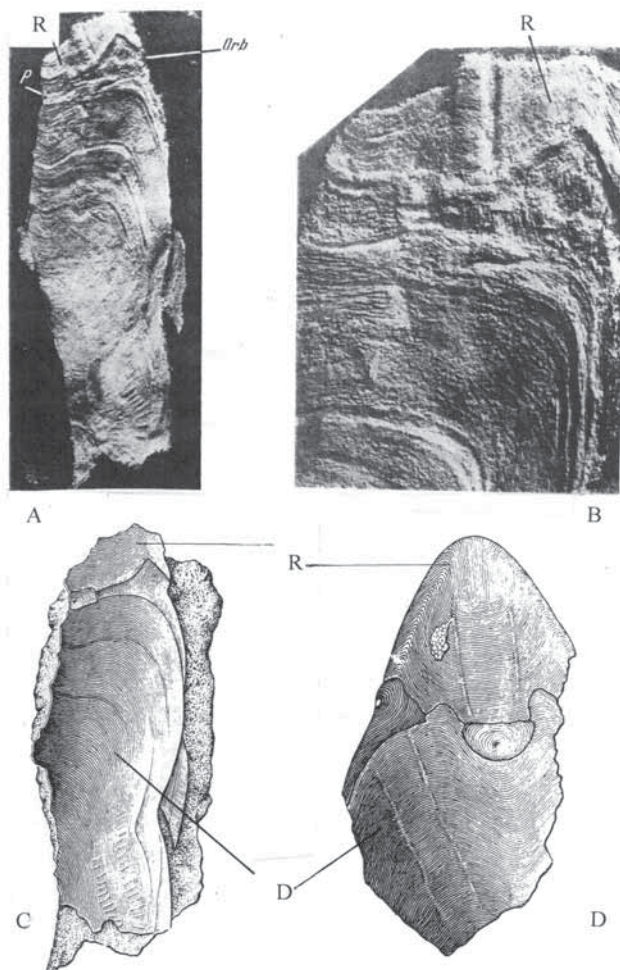


Рис. 26. Типы орбито-пинеального пояса у птераспид. Замкнутый (А, В, С): А – *Pteraspis major* Zuch. Дорсальный панцирь изнутри. Экз. ПИН, № 3592/57; Подолия, Залещики; нижний девон, иваневский горизонт; В – тот же экземпляр, х3; С – тот же экземпляр, рисунок. Незамкнутый пояс (D): *Dnestraspis firma* Novitskaya, передняя часть панциря сверху, голотип, ПИН, № 3592/48; Подолия, р. Днестр, с. Устечко; нижний девон, нижняя часть днестровской серии. Пластинки или их отпечатки: D – дорсальная, Orb – орбитальная, P – пинеальная, R – роstralная

Форма роstralных пластинок варьирует, но может быть сведена к четырем разновидностям: короткие широкозакругленные пластинки (*Prototeraspis*, *Zascinaspis*, *Europrotaspis*); широкотреугольные (*Podolaspis*, *Dnestraspis*); узкие треугольные, вытянутые в длину (*Althaspis*), стержневидные (*Belgicaspis*). Форма пластинок может существенно меняться в процессе индивидуального роста. Эти изменения связывают с резорбцией и вторичным нарастанием, а также со стиранием переднего конца ростра, хотя вместе с тем отмечается, что достоверные следы резорбции или стирания не найдены (White, 1973). Другое объяснение изменения формы стержневидного ростра

предложено на основе анализа линий нарастания (Новицкая, 1983). Прежде всего стержневидность определялась формой примордиальной закладки. На вытянутых в длину рострах начальная закладка уже узкая и удлиненная (рис. 27 А, верхний ряд, пр). Такая форма примордиума видна на некоторых подольских экземплярах *Belgicaspis crouchi* Lankester. Затем, дальнейший рост осуществлялся как обычно, – присоединением последовательных зон к заднему краю роstralной пластинки. Зона, прираставшая к заднему узкому краю примордиума, в силу формы примордиума была также узкой. Вместе с тем она была длинной, поскольку судя по линиям нарастания, ростр на ювенильных стадиях рос более интенсивно, чем на стадиях, близких к дефинитивным (рис. 27 А, верхний ряд). Естественно, что в процессе роста каждая следующая зона прирастала к постепенно слабо расширявшемуся заднему краю предыдущей зоны роста роstralной пластинки. С приближением к дефинитивным размерам затухание скорости роста формировало всё более короткие и широкие зоны, т. е. в конечном итоге появлялся типичный стержневидный ростр (рис. 27 А, верхний ряд).

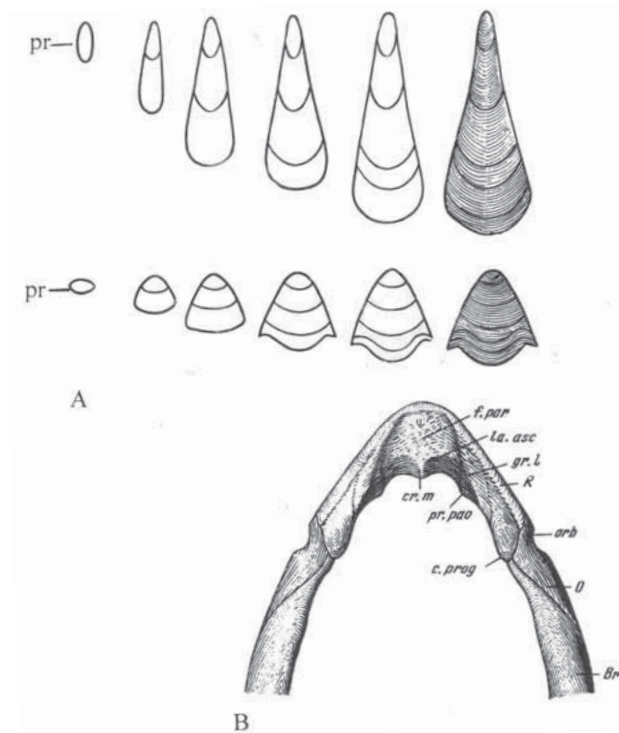


Рис. 27. Схема индивидуального роста роstralных пластинок. А – верхний ряд: птераспида типа *Althaspis* с резко вытянутым в длину ростром, таким, как стержневидный ростр у *Belgicaspis*. Нижний ряд: птераспида с округлотреугольным широким ростром, типа *Podolaspis*. В – схема строения роstra с вентральной стороны, по *Pteraspis kneri* (Lankester). Обозначения: Br – бранхиальная пластинка, O – орбитальная, R – роstralная, c.prog – преорогониальный угол, cr.m – медиальный гребень восходящей пластинки, gr.l – боковые желобки, ограничивающие преоральное поле, la.asc – восходящая пластинка, orb – орбита, pr – примордиум, pr.pao – параоральный выступ, f.por – преоральное поле

Образование округло-треугольных широких ростров, таких, как у *Podolaspis* или *Zascinaspis*, начиналось с примордиума, уже имевшего округлую или округло-треугольную широкую форму (рис. 27 А, нижний ряд). Судя по ширине зон, различаемых в линиях нарастания, скорость роста у этих птераспид была заметно более равномерной, чем у вытянутых в длину форм типа *Althaspis*. Как результат, присоединение к примордиальной пластинке последовательно формирующихся зон увеличивало ростр постепенно, почти не меняя его форму (рис. 27 А, нижний ряд).

Сравнение двух типов формирования ростров показывает, что стержневидные ростры возникали при двух условиях: 1) примордиум должен был иметь узкую вытянутую в передне-заднем направлении форму и 2) на ранних стадиях образования ростра его рост в ростро-каудальном направлении должен был быть интенсивным – ускоренным (Новицкая, 1983).

Детали строения вентральной стороны ростра сохраняются редко. Тем не менее эта сторона ростра привлекает внимание морфологов, особенно после того, как она стала использоваться в сводках Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1964) в качестве главной составляющей в характеристиках птераспид на родовом и видовом уровнях. Не останавливаясь здесь на проблемах классификации, отмечу, что такая оценка ростра спорна. В этом убеждают работы морфологов и систематиков (Tarlo, 1961; Denison, 1967, 1970; White, 1973; Blieck, 1977; и др.). В настоящее время нет единой терминологии для элементов вентральной стороны ростра, что затрудняет сравнение описаний, сделанных различными авторами. По этой причине приведу здесь синонимы основных из употребляемых названий.

Основные элементы строения, выделяемые исследователями на вентральной стороне ростра, показаны на рис. 27 В.

Задняя часть вентральной стороны ростра образует полосу, косо отгибающуюся внутрь ротовой полости (рис. 27, la asc). Она названа Киэром (Kjaer, 1928) “maxillary tooth plate”, позднее Стеншё (Stensiö, 1958) назвал ее – “lamelle ascendante postrostrale”. Сокращенный перевод второго названия «восходящая пластинка» (“ascending lamella”) широко используется (Denison, 1960, 1967, 1970; Обручев, 1964; Новицкая, 1975, 1983, 2004, 2015). Трудно сказать, учитывая редкость находок и их сохранность, – элемент строения, о котором идет речь (см. рис. 27, la. asc), представляет собой пластинку (lamella), как таковую, или отогнувшийся борт преорального поля (рис. 27 В, f. por). Последнее отражено в термине “maxillary flange”, предложенном Уайтом (White, 1973). Однако Уайт поясняет, что вводимый им термин соответствует киэровской «максиллярной зубной пластинке».

Поверхность восходящей пластинки орнаментирована или гладкая, имеется более или менее резко выраженный медиальный гребень (рис. 27 В, cr.m). По бокам от него восходящая пластинка изгибается аркообразно, образуя выемки, которые могут быть резкими и глубокими или пологими и мелкими. В латеральных зонах внутреннего края восходящей пластинки у некоторых птераспид имеются небольшие вырезки, которые, возможно, могут быть краями ноздрей. Но иногда внутренний край восходящей пластинки не несет никаких вырезок.



Обычно восходящая пластинка впереди сменяется площадкой (рис. 27 В, f.por), четко ограниченной боковыми желобками, отделяющими ее от остальной вентральной поверхности ростра. Авторы, поддерживающие идею сближения гетеростраков с миксинами, объясняют боковые желобки птераспид, как вмещавшие гипотетические щупальца, подобные щупальцам (усикам) миксин (Stensiö, 1958, 1964; Janvier, 1974). Ошибочность этой идеи была неоднократно показана (Новицкая, 1983, 2004, 2015; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986); см. также раздел о внутреннем строении бесчелюстных в этой книге). Боковые желобки представляют собой рото-носовые борозды (Новицкая, 1983), сходные с рото-носовыми бороздами акул. Площадка, ограниченная бороздами, у птераспид несет скульптуру, которая может быть представлена дентиновыми бугорками (*Pteraspis*, *Belgicaspis*: White, 1935, 1973) или гребешками, имеющими упорядоченное расположение, например, продольное (*Rhinopteraspis*: Tarlo, 1961) или меняющееся (рис. 27 В, f.por). Для обозначения площадки, расположенной между боковыми бороздами (желобками) и восходящей пластиной используются термины: *lamelle subrosale* (Stensiö, 1958, 1964); *pre-oral field* (White, 1961; Tarlo, 1961), преоральное поле (*pre-oral field*) (Обручев, 1964, Новицкая, 1975, 1983, 1986, 2004), *sensory field* (White, 1973). Последнее выделяется Уайтом внутри преоральной пластинки (*preoral plate*), включающей, в его трактовке, также восходящую пластинку (*maxillary flange*). У короткорылых птераспид (*Podolaspis*, *Dnestraspis* и др.) преоральное поле может занимать почти всю вентральную поверхность ростра, у птераспид с вытянутым ростром (*Belgicaspis*, *Rhinopteraspis*) – его небольшую часть. Преоральное поле может отсутствовать (*Althaspis*). В этом случае вентральная сторона ростра образует единую ровную поверхность от восходящей пластинки до переднего конца ростра.

В термин «преоральное поле» иногда вкладывается более узкая морфологическая характеристика. Так, по Денисону (Denison, 1970), на преоральном поле не должно быть орнамента в виде дентиновых гребешков. Это требование является искусственным ограничением, поскольку отсутствие скульптуры или ее присутствие и ее характер (гребешки, бугорки) не относится к числу морфологических признаков постоянных для преорального поля: скульптура в виде продольных гребешков есть у *Rhinopteraspis*. В скульптуре птераспид нередки переходы между гребешками и бугорками. Скульптура варьирует и внутри родов птераспид: на преоральном поле *Pteraspis* отмечено присутствие мелких дентиновых бугорков (White, 1973), но у одного из видов *Pteraspis*, а именно у *P.kneri* обнаружены тонкие дентиновые гребешки, беспорядочно расположенные на преоральном поле (Новицкая, 1983) (рис. 27 В).

Как уже отмечалось, мелкие элементы строения вентральной поверхности ростра редко сохраняются на палеонтологическом материале. Это очень существенно ограничивает их роль в прикладных исследованиях *Pteraspisiformes*, в том числе в целях систематизирования фрагментов панцирей и их использования в стратиграфических корреляциях.

В определении систематической принадлежности птераспид нередко может быть показательным строение их орбито-пинеального пояса. Его пластинки или отпечатки (на ядрах) часто сохраняются на ископаемом материале.

### ***Орбитальные и пинеальная пластинки (орбито-пинеальный пояс)***

Эти пластинки появляются в результате дифференциации ростродорсального диска в эволюции от циатаспид к птераспидам. В морфологии панциря циатаспид таких пластинок еще нет. Место будущей пинеальной пластинки птераспид отмечено у циатаспид положением пинеального пятна и иногда расположением гребешков вокруг него. Место будущих орбитальных пластинок птераспид, у циатаспид в какой-то мере обозначают только скульптурные гребешки, окаймляющие орбиты. Среди птераспид наиболее примитивной морфологией пинеальной и орбитальных пластинок и их простым соотношением, близким к циатаспидному состоянию, обладает *Protopteraspis* (главным образом, нижний девон Шпицбергена и Англии). *Protopteraspis* имеет очень небольшую пинеальную пластинку и орбитальные пластинки простой формы; они отделены от пинеальной пластинки большими промежутками, то есть роstralная пластинка граничит с дорсальной на значительном расстоянии. У многих птераспид, в том числе поздних (например, *Althaspis*, *Rhinopteraspis*), роstralная и дорсальная пластинки на всем их протяжении разделены пластинками орбито-пинеального пояса (рис. 28 А, В).

В эволюции птераспид пинеальная пластинка увеличивается, главным образом за счет ее разрастания в ширину, что отчетливо видно по линиям нарастания (рис. 29, 30). Наиболее крупные пинеальные пластинки известны у подольского *Mylopteraspis*: они составляют больше половины от общей ширины орбито-пинеального пояса (рис. 29). Вместе с тем, у некоторых поздних птераспид пинеальные пластинки остаются очень небольшими (*Althaspis*) (рис. 28 А, В).

По форме пинеальные пластинки могут быть разделены на два основных типа – угловатые (углы четкие или сглаженные) и серповидные (полулунные), но каждый из этих типов варьирует в деталях. Вариабельность выражается в изменениях формы переднего, заднего и боковых краев. Передний край угловатых пластинок может быть слабо вогнутым, спрямленным или слегка выпуклым; задний край прямой или образует более или менее отчетливый угол, что на некоторых экземплярах придает пластинке характерную «пятиугольную» форму (рис. 30 D).

Изученный мной материал по птераспидам дает основание считать, что форма пинеальной пластинки внутри вида соответствует одному образцу – или угловатая, или серповидная. Например, она серповидная у видов *Podolaspis*. Но при этом форма пластинки варьирует в деталях. Внутри родов пинеальная и орбитальные пластинки кроме различий в форме могут варьировать в характере их контакта. Например, контакт пинеальной и орбитальных пластинок у разных видов одного рода может быть точечным, а может отсутствовать (Новицкая, 1983).

В морфологии орбитальных пластинок наиболее заметны изменения их формы, вызванные появлением и развитием медиальных отростков. Медиальные отростки подходят вплотную к боковым сторонам пинеальной пластинки или не контактируют с ней (рис. 30, 26 D). Медиальные отростки образуют треугольные или лентовидные выросты (рис. 29, 30–33).

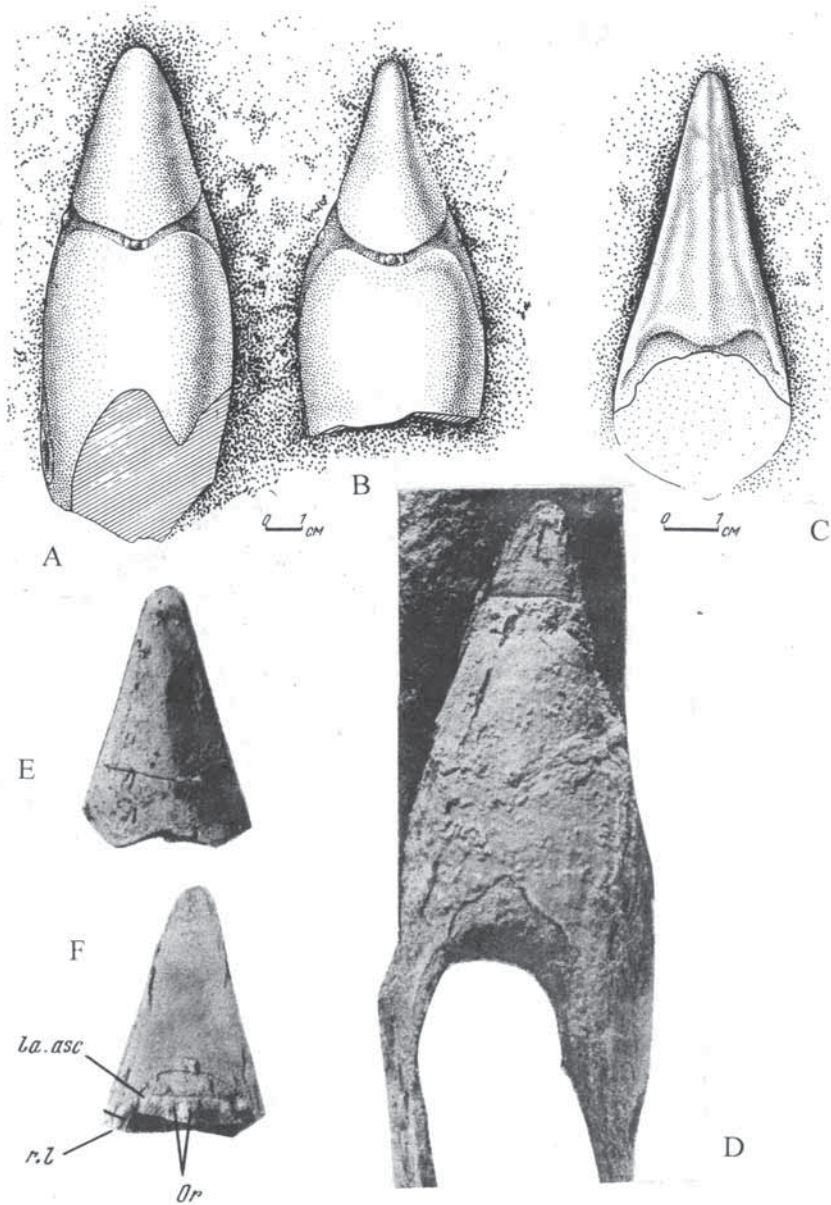


Рис. 28. Орбито-пинеальный пояс и роstralная пластинка *Althaspis*. А, В – на одном куске породы. Экз. ПИН, № 3592/2. Подолия, р. Стрыпа (прав. берег), с. Кийданов; нижний девон, днестровская серия. А – *Althaspis elongata* (Zych); В – *Althaspis sapovensis* Novitskaya; С – роstralная пластинка с вентральной стороны. Экз. ПИН, № 3592/7; местонахождение и возраст те же; D – *Althaspis elongata* (Zych), ядро панциря с дорсальной стороны. Экз. ПИН, № 3592/1; местонахождение и возраст те же. Е, F – *Althaspis elongata* (Zych), роstralная пластинка, нат. вел.; Е – дорсальная сторона, F – вентральная. Экз. ПИН № 3592/15. Подолия, с. Переволока; нижний девон, днестровская серия. Обозначения: Or – отпечатки оральных пластинок на восходящей пластинке, la.asc – восходящая пластинка, r.l – боковое ребро восходящей пластинки

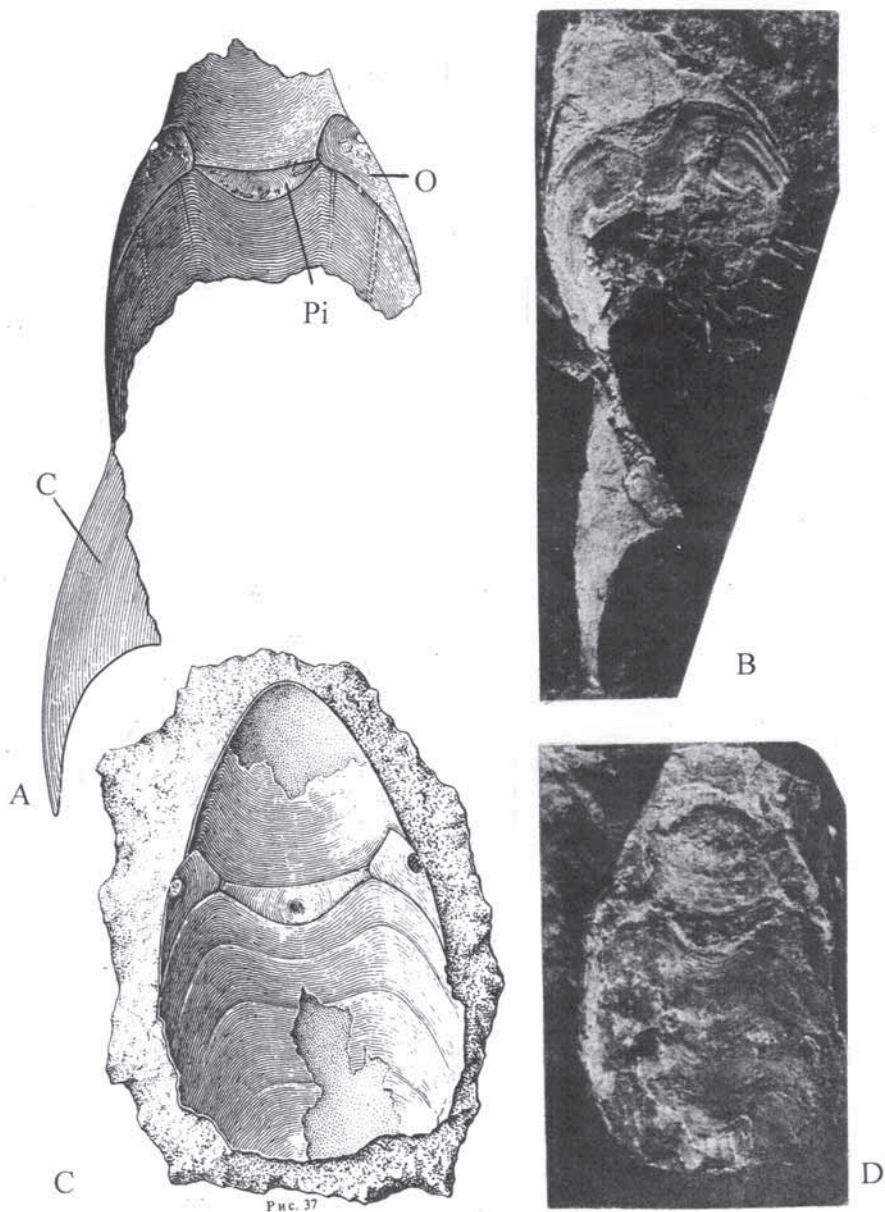


Рис. 29. Панцири *Mylopteraspis gracilis* Stensiö. А – вид с дорсальной стороны; В – тот же экземпляр ПИН, № 3592/50, нат. вел.; Подолия, с. Устечко; нижний девон, днестровская серия; С – передняя половина панциря; D – тот же экземпляр ПИН, № 3592/52, нат. вел. Местонахождение и возраст те же. Обозначения: С – корнуальная пластинка, О – орбитальная пластинка, Pi – пинеальная пластинка

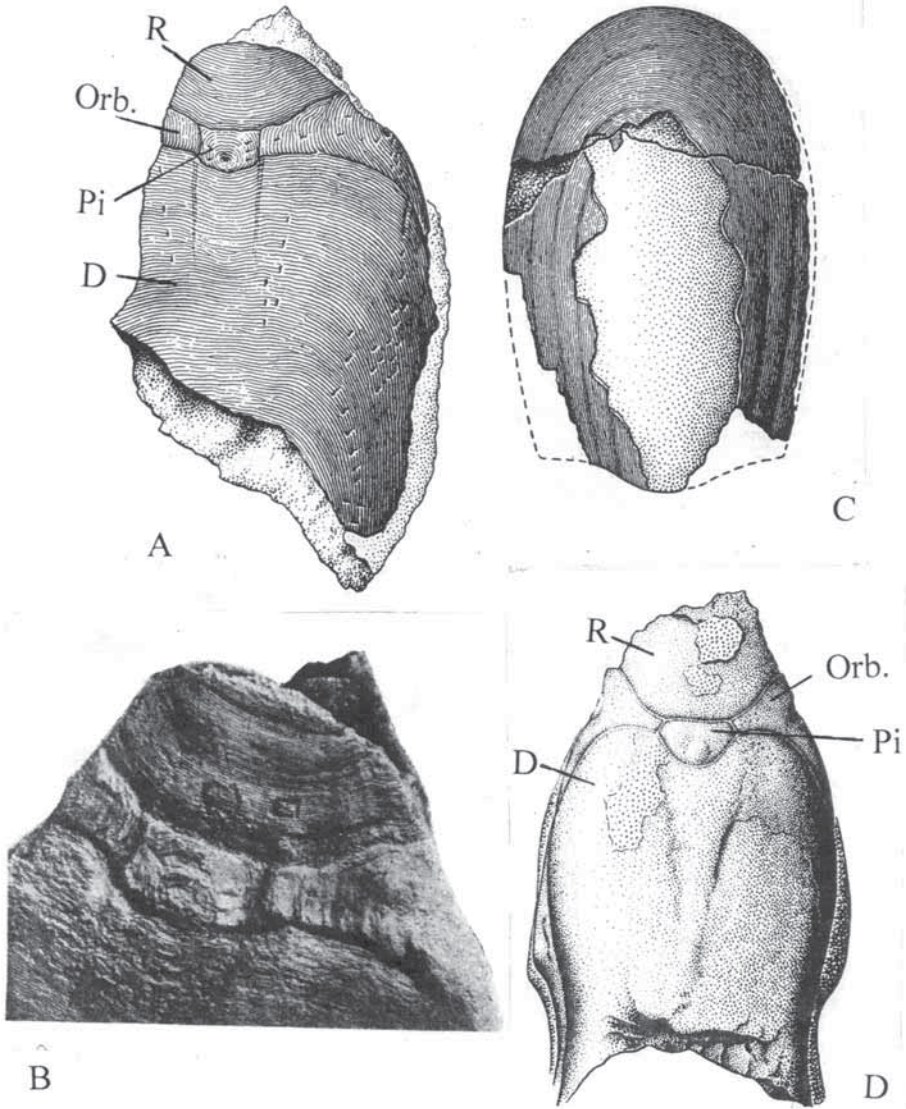


Рис. 30. Пластинки панциря *Zascinaspis* Stensiö. А – *Zascinaspis heintzi* (Brotzen). Передняя половина панциря с дорсальной стороны, видны поры сенсорных каналов (рисунок); В – тот же экземпляр ПИН, № 3592/22 передняя часть,  $\times 2$ ; Подолия, село Устечко; нижний девон, днестровская серия; С – *Zascinaspis heintzi* (Brotzen), вентральная пластинка. Экз. ПИН, № 3592/26; местонахождение и возраст те же; D – *Zascinaspis bryanti* (Brotzen). Ядро панциря с дорсальной стороны, видны границы пластинок. Экз. ПИН, № 3592/28; Подолия, село Иване-Золотое (лев. берег Днестра); нижний девон, иваневский горизонт. Обозначения: D – дорсальная пластинка, Orb – орбитальная, Pi – пинеальная, R – роstralная

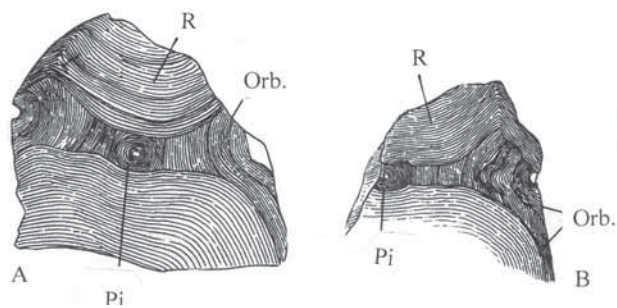


Рис. 31. Изменения формы пинеальной и орбитальных пластинок в процессе роста панциря птераспид. А – *Zascinaspis heintzi*, экз. ПИН, № 3592/27; В – *Pteraspis major*, экз. ПИН, № 3592/57. Обозначения: Orb – орбитальные пластинки, Pi – пинеальная пластинка, R – роstralная пластинка

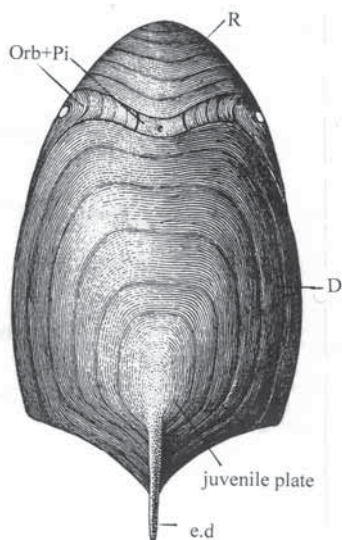


Рис. 32. Реконструкция панциря *Zascinaspis heintzi* (вид сверху). По экз. ПИН, № 3592/25. Обозначения: D – дорсальная пластинка, Orb+P – орбито-пинеальный пояс, R – роstralная пластинка, juvenile plate – ювенильная пластинка, e.d – дорсальный шип

На материале с хорошо сохранившейся скульптурой (орнаментом) можно проследить последовательность стадий роста пластинок орбито-пинеального пояса. В онтогенезе, на ранних стадиях образования панциря зачатки орбитальных пластинок представляют собой дентиновые гребешки, нарастающие вокруг орбит (рис. 31). Дальше, в онтогенезе, гребешки продолжают нарастать, окаймляя примордиальный зачаток спереди и с боков и продолжаясь назад. При этом рост окаймляющих орбиты дентиновых гребешков происходит или равномерно (рис. 31 А), или гребешки образуют небольшие выступы направленные медиально (рис. 31 В). по мере роста роstralной пластинки и дорсального щита пространство между ними сужается и остающийся коридор делает возможным образование у растущих орбитальных пластинок только коротких гребешков, формирующих «ленту» (рис. 31). Вероятно, образование лентовидных

медиальных отростков или их отсутствие зависело от скорости формирования пластинок панциря. Если роstralная и дорсальная пластинки росли быстрее, чем орбитальные пластинки, то относительно быстрое смыкание непарных центральных пластинок не оставляло места для образования лентовидных отростков орбитальных пластинок. Возможно, роstralная пластинка, покрывавшая переднюю часть головы, выступавшую вперед и получавшую во время движения животного наибольшую нагрузку (сопротивление воды), формировалась быстрее, чем пластинки, расположенные позади нее. Этим можно объяснить естественную срезанность гребешков на переднем крае орбитальных пластинок, т. е. на границе роstralной и орбитальных пластинок (рис. 31).

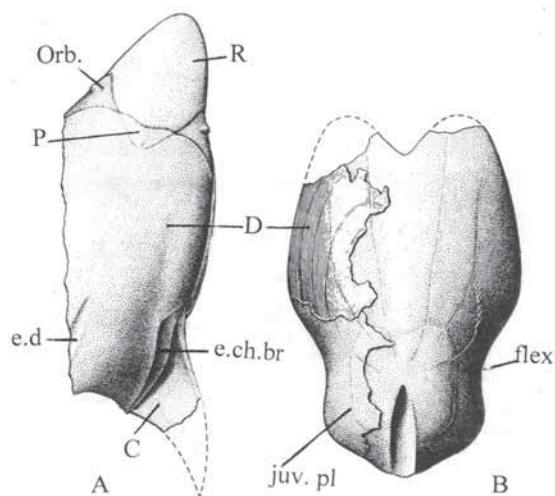


Рис. 33. Границы пластинок панциря на ядрах *Podolaspis podolica* (Alth). А – почти полное ядро. Экз. ПИН, № 3592/31; Подолия, р. Днестр, село Устечко; нижний девон, нижняя часть днестровской серии. В – экз. ПИН, № 3592/43. Местонахождение и возраст те же. Обозначения: С – корнуальная пластинка, D – дорсальная пластинка, Orb – орбитальная, P – пинеальная, R – роstralная; e.d – место основания дорсального шипа, e.ch.br – хрящевой валик, flex – изгиб дорсального щита, juv. pl – граница ювенильной пластинки

Образование орбитальных пластинок с медиальными выступами треугольной формы (рис. 29), очевидно, также было связано с различиями в скорости образования пластинок панциря: скорость роста орбитальных пластинок отставала от скорости роста роstralной и дорсальной пластинок. Смыкание (или почти смыкание) последних не оставляло места для лент. Поэтому рост орбитальных пластинок заканчивался на стадии коротких треугольных медиальных выступов (рис. 26 D, 29). Изображенные на рис. 29 экземпляры *Mylopteraspis gracilis* показывают, что формирование орбито-пинеального пояса замкнутого типа (орбито-пинеальный пояс разделяет роstralную и дорсальную пластинки панциря) могло быть обусловлено также ускорением поперечного (латерального) разрастания пинеальной пластинки. В этом случае значительное разрастание медиальных отростков орбитальных пластинок не происходило.

На исследованном материале по птераспидам можно сделать вывод: образование замкнутого или незамкнутого орбито-пинеального пояса у птераспид зависело от различий в скорости роста пластинок панциря: роstralной, дорсальной, орбитальных и пинеальной.

**Дорсальная пластинка.** У дефинитивных птераспид дорсальная пластинка покрывает голову и туловище от задней границы орбито-пинеального пояса до начала чешуй хвостового отдела. Если орбито-пинеальный пояс замкнутого типа, то передний край дорсальной пластинки граничит с ним, если пояс не замкнут, то дорсальная пластинка граничит с пинеальной, орбитальными и роstralной пластинкой (рис. 26 D). Боковые края дорсального щита граничат с орбитальными, бронхиальными и корнуальными пластинками (рис. 25). Передний край дорсального щита имеет более или менее глубокую вырезку, в которую входила пинеальная пластинка. Иногда эта вырезка почти не выражена или выражена очень слабо в контуре дорсального щита (рис. 32). В скульптуре дорсальной пластинки часто хорошо заметны границы последовательных этапов роста в онтогенезе (рис. 26 A, B, C, 32). Иногда границы пластинок заметны на ядрах (рис. 33 B). Минимальные размеры ювенильных пластинок, различимых в орнаменте дефинитивных дисков (коллекция ПИН, № 3592), составляют 32 мм при длине дефинитивного диска 80 мм по центральной оси (*Podolaspis podolica*), 22 мм при длине дефинитивного диска 77 мм и общей дорсальной длине панциря 111 мм (*Podolaspis lerichei*). Такие размеры различных закладок свидетельствуют о том, что панцирь начинал формироваться у личинок, достигших уже довольно крупных размеров. По приблизительным расчетам общая длина личинки (от переднего конца роstra до конца хвостового плавника) была около 40–43 мм. Данные о более раннем образовании панциря в онтогенезе получены на североамериканском материале по птераспидам: наличие обызвествленных дорсальных дисков обнаружено у личинок, достигших длины 23 мм (Denison, 1973).

Дефинитивные пластинки обычно выпуклые, особенно у птераспид, приобретавших сигарообразную форму тела (*Althaspis*, *Rhinopteraspis*). У широких птераспид, приспособленных главным образом к придонному образу жизни, дорсальные пластинки уплощены вдоль переднего и боковых краев, но имели сводчатую выпуклость в их задней половине (*Brachipteraspis*, *Europrotaspis*). У птераспид, имевших крупные корнуальные пластинки, место их прикрепления хорошо видно в контурах дорсальной пластинки, в ее задней трети, по хорошо выраженной флексуре (рис. 33, flex). Такие изгибы (сужения) придают дорсальной пластинке особую характерную форму. Она может быть одним из показательных диагностических признаков (*Podolaspis podolica* (Alth) (рис. 33). У основной массы птераспид задний дорсальный край несет срединную вырезку, в которую входило основание дорсального шипа (рис. 33, 25). Шипы могли быть очень крупными (рис. 25 A, B, e.d), но также, у птераспид, приспособленных к донному образу жизни, небольшими, лежащими или вертикальными (брахиптерасписы, протасписы, эуропротасписы и некоторые другие) (Denison, 1953, 1967, 1970). Отмечены находки шипов, имевших чешуеобразное строение: *Protaspis dorfi* (Denison, 1953).



Очевидно, что дорсальная пластинка, как и панцирь в целом, была защитным образованием. Вместе с тем, являясь одной из самых крупных в панцире, она обеспечивала его жесткость. Этим пластинка, а также присутствующий на ней дорсальный шип, выполняли гидродинамические функции.

**Бранхиальные пластинки** находятся на боках панциря, между дорсальной и вентральной пластинками (рис. 25 В, Вг), они могут иметь продольный перегиб (*Europrotaspis*, рис. 25 С); граничат с орбитальными и латеральными пластинками, дорсальным щитом и корнуальными пластинками, а также с вентральным щитом. Их основная функция – защита общего выводящего жаберного канала. Жаберное отверстие находится на бранхиальной пластинке под корнуальной пластинкой (рис. 25, ар.бр).

**Корнуальные пластинки** помещались над жаберными отверстиями, могли быть очень крупными треугольными (крыловидными), но могли редуцироваться до очень узких полосок (рис. 25 С). Корнуальные пластинки обычного для птераспид и крупного размера имелись у видов, которых можно отнести к придонно-пелагическому экологическому типу (Обручев, 1964). Нормально развитые корнуальные пластинки выдавались в стороны; своим заостренным концом были направлены назад. Пластинки, особенно крупных размеров, известны у *Mylopteraspis gracilis* (рис. 29 А, В). При общей длине дорсального панциря (около 90 мм) длина корнуальных пластинок (по антеролатеральному краю) у *M.gracilis* составляла 44 мм, а максимальная ширина 26 мм.

Корнуальные пластинки птераспид всегда расположены горизонтально относительно продольной оси тела. Таким положением в сочетании с тем, что корнуальные пластинки находились на уровне центра тяжести, обеспечивалось их функциональное значение поддерживающих плоскостей при движении в воде. На одном из экземпляров *Podolaspis podolica* (Alth) на ядре в месте основания корнуальной пластинки, имеется валик (рис. 33, е.сн.бр), представляющий собой слепок эндоскелетного хряща к которому крепилась корнуальная пластинка. То есть поддерживающие плоскости были довольно прочно закреплены на теле птераспиды.

У птераспид, державшихся в основном на дне, имевших широкий, сравнительно уплощенный дорсо-вентрально панцирь, строение корнуальных пластинок могло существенно меняться. У *Europrotaspis*, жаберные отверстия которого помещались в постеролатеральных углах панциря, как уже отмечалось, корнуальные пластинки имеют вид маленьких узких полосок (рис. 25 С). Их функция поддерживающих плоскостей в этом случае отсутствует. Разнообразие в строении бранхиальной области у близких к *Protaspis* северо-американских донных птераспид показано Р. Денисоном (Denison, 1953, 1967, 1970). У некоторых из них отмечено удвоение корнуальных пластинок (*Lampraspis*), представленных небольшими передними и крупными задними пластинками.

В строении бранхиальной области птераспид реализовались две тенденции: первая – формирование крупных выступающих в стороны корнуальных пластинок, выполнявших функцию поддерживающих плоскостей при движении в воде; вторая – отказ от формирования таких пластинок, ставших ненужными для части птераспид, проводивших основное время на дне и ограничивавшихся лишь короткими, «перелетами» с места на место.

**Вентральная пластинка** (рис. 25, V) передним краем граничит с посторальными пластинками или (при их отсутствии) – с оральными и латеральными пластинками, боковыми краями – с бранхиальными пластинками. Ее передний конец широко закруглен (рис. 30 С) или слегка сужен и спрямлен (*Pteraspis*). Ювенильные пластинки на известном материале имеют широко закругленный передний край. Общая форма вентральных пластинок удлиненная или широкая. В онтогенезе их конфигурация меняется, хотя обычно менее заметно, чем у дорсальных пластинок. Вентральная пластинка многих птераспид имеет выпуклость, находящуюся в задней половине пластинки (рис. 25, V). Такая форма вентральной пластинки выполняла определенную гидродинамическую функцию – облегчала подъем с грунта. У птераспид типа *Althaspis*, сигарообразных, с панцирем вытянутым в длину, вентральная пластинка в поперечном сечении имела полуцилиндрическую форму. Вместе с другими признаками внешней морфологии (например, вместе с присутствием длинной роstralной пластинки) форма вентральной пластинки таких птераспид свидетельствует об их лучшей приспособленности к движению в воде, сравнительно с остальными гетеростраками.

**Пластинки ротовой области** в прижизненном положении сохраняются крайне редко. Разрозненные и обычно удаленные от панциря течением, они, в силу своих малых размеров, теряются на дне. Практически они не привлекают внимание сборщиков материала.

У примитивных птераспид (*Protopteraspis*) строение ротовой области сходно с ее строением у циатаспид. У *Protopteraspis* (как и у *Anglaspis*: *Suathaspidiformes*) оральная серия (включающая у *Protopteraspis* около 16 ротовых пластинок) состоит из удлиненных пластинок, тесно расположенных, перекрывающихся боковыми сторонами (рис. 34). Наружная поверхность пластинок покрыта дентиновыми гребешками. По данным Киэра (Kiær, 1928), на внутренней стороне оральных (ротовых) пластинок имелись утолщения, также покрытые скульптурой. Как считал Киэр, они действовали совместно с восходящей пластинкой, образуя своего рода челюсти. Хотя такая аналогия, по-видимому, не очень удачна.

Оральные пластинки *Pteraspis* похожи на пластинки *Protopteraspis*. По Уайту (White, 1935), их число у *Pteraspis* варьирует от 12 до 14, передние концы пластинок покрыты скульптурой со всех сторон. Действуя, они должны были накладываться на восходящую пластинку. Такие ротовые пластинки как у *Protopteraspis* и *Pteraspis*, вероятно, были пригодны для питания мягкой пищей, находившейся в илу, или планктоном (White, 1935; Обручев, 1945, 1964; Балабай, 1953 а).

Оральные пластинки другого типа – короткие, утолщенные обнаружены у *Mylopteraspis robusta*; (Stensiö, 1958). В ротовом аппарате *M. robusta* центральная пластинка крупная и массивная, более крупная, чем у *Protopteraspis*. Возможно, что птераспиды, имевшие такие оральные пластинки были способны к раздавливанию тонких панцирей мелких животных, т. е. были способны к склерофагии.

Отпечатки оральных пластинок, напоминающие *Mylopteraspis*, обнаружены у подольского *Althaspis elongata*, представляющего раннедевонских длиннорылых птераспид (Новицкая, 1983). Насчитывается семь отпечатков

пластинок, из них центральный отпечаток выделяется более крупными размерами (рис. 28 F). Похожие отпечатки были описаны Тарло (Tarlo, 1961) у *Rhinopteraspis* – длиннорылых раннедевонских крупных птераспид. Судя по материалу, оральные пластинки накладывались на восходящую пластинку, когда рот был закрыт (рис. 28 F, Or). Это было необходимо для того, чтобы захваченные какие-то донные организмы или планктон задерживались в полости рта и поступали в глотку, а не выскальзывали наружу.

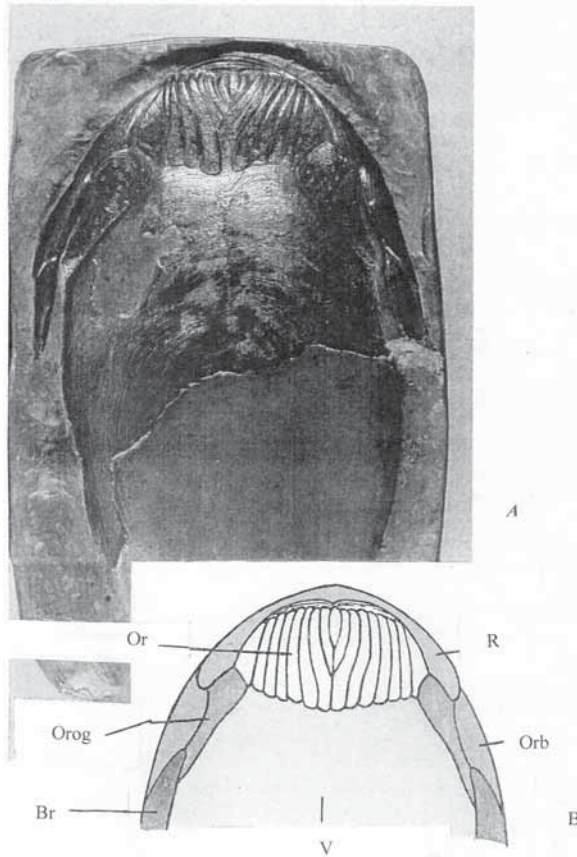


Рис. 34. Пластинки ротовой области у *Protopteraspis vogti*. А – муляж, В – схематическая реконструкция (Kjaer, 1928). Обозначения: Br – бранхиальная пластинка, Or – оральные пластинки, Orb – орбитальная, Orog – орогониальная, R – роstralная, V – ventральная пластинка

Ранее высказанное Э. Стеншё (Stensiö, 1964) предположение о смыкании ротовых (оральных) пластинок с гипотетической палатосубназальной пластинкой, гомологичной, по Стеншё, хрящу миксин, отделяющему их носовую трубку от ротовой полости, здесь не рассматривается, поскольку материал по гетеростракам (известный и вновь появившейся) опровергает гипотезу Стеншё о сходстве в строении гетеростраков и миксин (Novitskaya, 1981; Новицкая, Каратаютте-Талимаа, 1986).

В процессе питания птераспид (и других гетеростраков, проводивших много времени на дне и у дна) ротовые пластинки использовались, по всей вероятности, как совок. Какие-то мелкие организмы или органические остатки подхватывались на откинутые вперед ротовые пластинки, как на совок. Дальше движением (сближением) ротовых пластинок («совка») с восходящей пластинкой ростра пища направлялась в ротовую полость. Смыкание верхних концов ротовых пластинок с восходящей пластинкой ростра (на ней сохраняются следы концов ротовых пластинок: рис. 28 F) закрывало захваченную пищу в ротовой полости, откуда пища попадала в глотку.

Поднимаясь в толщу воды, птераспиды (и другие гетеростраки), открывая ротовое отверстие, втягивали с током воды планктон, личинок и различных мелких организмов.

В начале 2000-ых годов появились данные о находках птераспид с очень хорошо сохранившимися ротовыми пластинками (Purnell, 2001). Обнаружены ранее неизвестные факты, на основе которых Парнелл отвергает возможность использования ротовых пластинок как совка. Эти факты сводятся к следующему: на ротовых пластинках есть следы прижизненного стирания; обнаружено, что некоторые ротовые пластинки сливаются; на поверхности ротовых пластинок и на поверхности восходящей пластинки ростра обнаружены дентиклы (очень мелкие зубчики). По мнению Парнелла (Purnell, 2001), новые данные дают основание считать гетеростраков микрофагами, питавшимися взвесью (*microphagous suspension feeders*). Эти данные и вывод проанализированы мной в предыдущей книге (Новицкая, 2015a). Здесь очень кратко отмечу следующее.

Присутствие прижизненных стираний на самых выпуклых частях вентральной стороны ротовых пластинок, вопреки мнению Парнелла, плохо согласуется с питанием взвесью. На панцирях гетеростраков (*Psammosteiformes*: вентральные и бранхиальные пластинки) стирание выпуклых участков пластинок о грунт – обычное явление (Новицкая, 1965). Стертые участки на ротовых пластинках также можно объяснить копанием в илу во время поисков пищи на дне.

По мнению автора новой гипотезы, обнаруженное слияние ротовых пластинок уменьшало возможность их широкого, веерного раздвигания. Но при использовании пластинок как совка их раздвигание в ширину совсем не требовалось. Подвижность ротовых пластинок птераспид состояла в том, что они «откидывались» вперед, открывая вход в ротовую полость, и потом «захлопывались», закрывая выход из ротовой полости. Слияние некоторых ротовых пластинок говорит как раз в пользу «совка», т. к. слияние пластинок делало такой совок более прочным.

Присутствие дентиклей, направленных наружу, по мнению описавшего их автора (Purnell, 2001), мешало схватывать жертву, а контакт дентиклей с крупными пищевыми частицами препятствовал движению пищи во рту. Но дентиклы очень малы (их размер около 1/10 миллиметра) для того, чтобы мешать пище продвигаться во рту. Такие же дентиклы (зубчики) есть во рту современных акул и продвижению пищи они не мешают. Что касается направленности дентиклей наружу, то, судя по фотографии в статье Парнелла,

они направлены различно – некоторые наружу, некоторые прямо. Главное, что для продвижения пищи они не были препятствием. Основное назначение дентиклей было по-видимому в том, чтобы сделать поверхность ротовых пластинок и восходящей пластинки не гладкой, а шершавой (шагреновой). Это было нужно, чтобы пища, направляемая в рот, не соскальзывала с ротовых пластинок, а задерживалась во рту.

Гипотеза, выдвинутая Жанвье (Janvier, 1974) о гетеростраках, как о некрофагах, если и могла реализоваться, то только как проявление их всеядности. По-видимому, это случалось редко. Во-первых, ротовой аппарат гетеростраков не был приспособлен к некрофагии. Мускулатура, двигавшая их ротовые пластинки, была слабой, способной пластинки только отодвигать, расширяя вход в ротовую полость, и этот вход закрывать. Нет никаких признаков того, что ротовые пластинки могли двигаться еще как-то иначе. Второй, косвенный, аргумент состоит в том, что в местах обитания гетеростраков было совершенно достаточно разнообразной пищи (безраковинных и тонкорачковинных мелких организмов, мягких личинок, планктона); к питанию ими ротовой аппарат гетеростраков и был приспособлен.

### PSAMMOSTEIFORMES. ПСАММОСТЕИДЫ

В конце девона (в середине палеозоя) приблизительно 350 миллионов лет назад, псаммостеиды завершили эволюцию гетеростраков (Heterostraci) и исчезли из геологической летописи.



Рис. 35. Реконструкция *Drepanaspis gemundenensis* Schlüter в прижизненной обстановке. На заднем плане – телодонт *Turinia* (Новицкая, 2015a)

Набором постоянных пластинок в панцире псаммостеиды близки к птераспидам. По Д.В. Обручеву, панцирь псаммостеид состоял из тех же пластинок, что у птераспид, но в него вошла еще одна пара – посторбитальные (Обручев, 1964). В отличие от остальных, уже рассмотренных отрядов гетеростраков (циатаспид, амфиаспид, птераспид), у псаммостеид между крупными пластинками панциря имелись ряды тессер (мелких многоугольных пластинок). Расположение пластинок и тессер показано на реконструкции Дрепанасписа (*Drepanaspis gemuendenensis*) (рис. 35, 36). Этот вид псаммостеид представлен крупными гетеростраками: длина взрослых экземпляров 40–60 см. Внешнее строение *D.gemuendenensis* известно, для палеонтологических материалов, сравнительно полно. Вид детально описан в специальной работе В. Гросса (Gross, 1963).

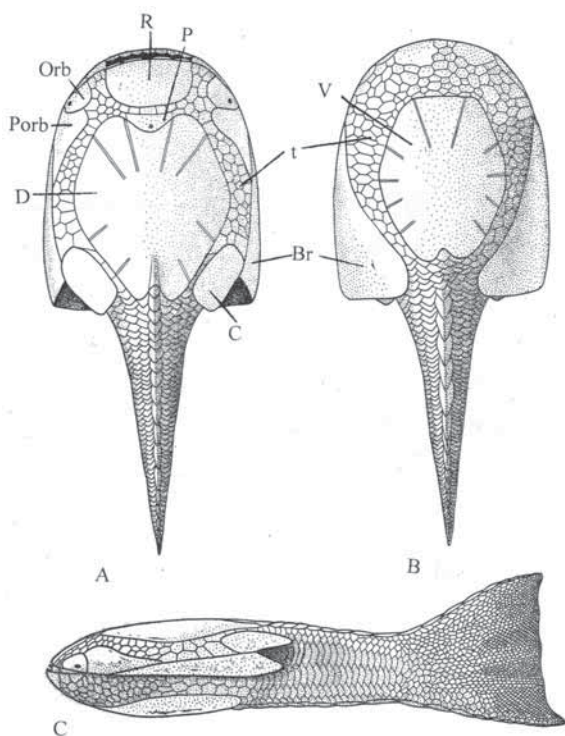


Рис. 36. Реконструкция внешнего строения *Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter (Gross, 1963). А – вид сверху, В – вид снизу, С – вид сбоку. Обозначения: Br – бранхиальная пластинка, С – корнуальная, D – дорсальная, Orb – орбитальная, P – пинеальная, Porb – посторбитальная, R – роstralная, t – тессеры, V – ventральная пластинка

Появившись в раннем девоне, псаммостеиды эволюционировали в довольно узком направлении, главным образом, к повышению защитной функции панциря. Увеличивалась его толщина, что обеспечивалось изменениями строения среднего слоя пластинок (сравнительно, например, с птераспидами). Развивались способности к пломбировке вскрывавшихся полостей на участках пластинок, подвергшихся стиранию. Появилась смена поколений

дентиновых скульптурных элементов (бугорков); формирование пластинок панциря сопровождалось образованием тессер на участках тела между крупными пластинками и иногда на самих крупных пластинках (рис. 37 В). Вместе с тем в эволюции псаммостеид неизвестно появление каких-либо новых для гетеростраков вариантов адаптаций к движению или питанию. В этом отношении заметны лишь изменения длины и формы бронхиальных пластинок у некоторых псаммостеид (рис. 37). Иногда бронхиальные пластинки изгибались таким образом, что дистальными концами касались грунта (рис. 37 D). Возможно, такие бронхиальные пластинки (при неустойчивой довольно высокой, у некоторых псаммостеид, вентральной пластинке) помогали животному стабильнее удерживаться на дне во время питания.

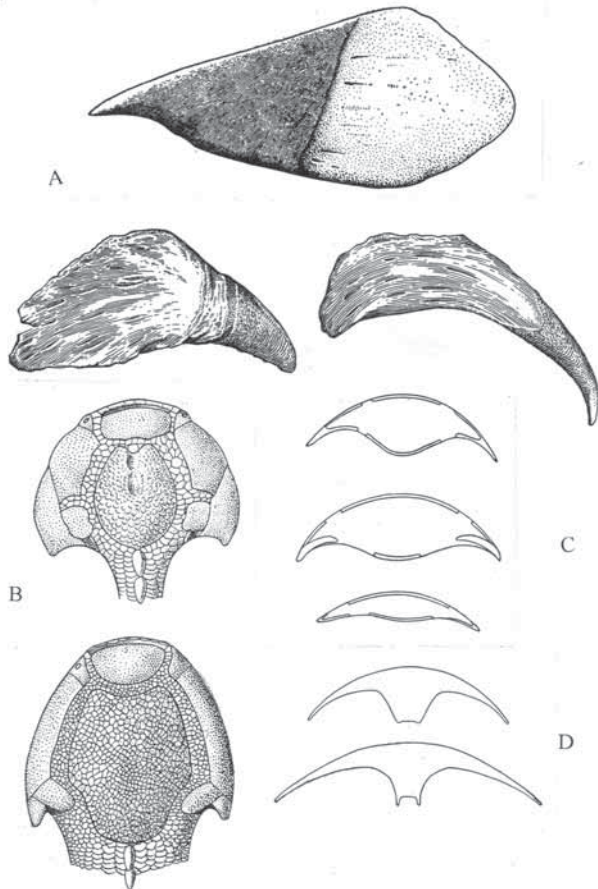


Рис. 37. Реконструкции панцирей и бронхиальных пластинок некоторых псаммостеид (из Обручев, 1964: А – по Обручев, 1964; В, С – Tarlo, 1961; D – Марк, 1956). А – бронхиальные пластинки: *Yoglinia bergi* Обручев (вверху), *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) (слева), *P. falcatus* Gross (справа); В – реконструкция дорсальной стороны *Psammolepis venyukovi* Обручев (вверху) и *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) (внизу). С – поперечные разрезы через панцири (сверху вниз): *Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter, *Psammolepis paradoxa* Agassiz, *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold); D – поперечные разрезы через панцири: *Pycnosteus palaeformis* Preobrashensky (вверху), *P. tuberculatus* (Rohon)

Но в остальном псаммостеиды были консервативной группой. Эти тяжелые, бронированные, бесчелюстные обитали в придонной области шельфа и в пресных водах. Они перемещались, судя по их внешнему строению, на небольшие расстояния. Особенности внешнего строения (рис. 35), явно не способствовали экскурсам псаммостеид в пелагиаль.

На внутренней поверхности крупных пластинок панциря псаммостеид, насколько это известно, не сохраняются отпечатки внутренних мягких органов, иногда встречающиеся на материалах по другим отрядам гетеростраков (циатаспид, амфиаспид). Предположительно, причиной могла быть сравнительно большая толщина эндоскелета псаммостеид, что вполне согласуется с их крупными размерами. Вероятно, объемные мягкие органы псаммостеид (носовые мешки, пинеальный орган, полукружные каналы, отделы мозга) оставляли следы, как и в других группах гетеростраков, в виде отпечатков на нижней поверхности хрящевого эндоскелета, подстилавшего экзоскелет. Но на верхней поверхности эндоскелета (в связи с его относительно большой толщиной) следы внутренних органов уже не были заметны. Таким образом экзоскелет налегал на гладкую поверхность эндоскелета. После исчезновения хрящевого эндоскелета, при фоссилизации, внутренняя (нижняя) поверхность пластинок панциря сохранялась гладкой.

Одна из особенностей фоссилизации псаммостеид проявлялась в том, что они обычно не оставляли внутренних ядер. Это происходило, поскольку панцирь псаммостеид, состоявший из крупных пластинок, разделенных мелкими тессерами, после смерти животного разваливался. Таким образом, не оставалось внешней жесткой формы, в которой ядра могли бы образоваться.

О внутреннем строении псаммостеид можно судить, ориентируясь на реконструкции близких групп гетеростраков (главным образом, птераспид и циатаспид).

Внутреннему строению бесчелюстных посвящены отдельные главы этой книги. Так как по названным причинам данные о внутреннем строении псаммостеид практически не известны, эта группа не будет рассматриваться в разделе о внутренних органах гетеростраков.

Как упоминалось, экзоскелет псаммостеид в целом консервативен. Его признаки, используемые в систематике псаммостеид, включают варианты размеров и формы пластинок панциря взрослых особей, длину вырезок на дорсальной и вентральной пластинках, присутствие или отсутствие тессер на поверхности пластинок и другие. Эти вариации с большой степенью детальности описаны в монографиях по экзоскелету псаммостеид (Tarlo (Halstead), 1964, 1965; Обручев, Марк-Курик, 1965), сведения о них есть в справочниках по бесчелюстным (Обручев, 1964; Новицкая, 2004). Поскольку признаки экзоскелета не показательны в исследованиях строения бесчелюстных, как базового уровня для дивергентной эволюции позвоночных (книга посвящена этой проблеме), я ограничусь здесь общей характеристикой (диагнозом) псаммостеид. Уже отмечено, что их наружный скелет практически исчерпывающе описан в указанных выше монографиях.



### Краткая характеристика

Панцирь псаммостеид состоял из пластинок: дорсальной, вентральной, роstralной, пинеальной, орбитальных, посторбитальных, бранхиальных и корнуальных (рис. 36). Кроме того, имелись оральные пластинки и, возможно, преростральные (*praerostralia*: по Stensiö, 1958; Обручев, Марк-Курик, 1965). Центральные пластинки (роstralная, дорсальная, вентральная) отделены от боковых тессерами. Панцирь широкий, уплощенный дорсовентрально. Его передний конец закруглен, не образует выступающий ростр. Гребень на дорсальной пластинке выражен слабо, или не выражен. Вентральный гребень отсутствует. В хвостовом отделе есть ряды коньковых чешуй (дорсальный и вентральный). Орбиты расположены на орбитальных пластинках у переднего края головы, направлены латерально и вверх. Ротовое отверстие поперечное, занимает терминально-дорсальное положение. *Praespiracula* неизвестны. Бранхиальные отверстия находятся в постеролатеральных углах туловищного отдела, между корнуальной и бранхиальной пластинками. Форма бранхиальных пластинок меняется от узкой и длинной до широкой и короткой; иногда пластинки загибаются вниз (*Psynosteus* и др.) (рис. 37 С, D).

Сенсорная система боковой линии включает продольные медиальные и латеральные каналы, а также – поперечные комиссуры. Орнамент (скульптура) состоит из бугорков с зубчатыми краями, обычно образующих паркет. Бугорки сливаются в гребешки; дорсальная, вентральная и бранхиальные пластинки могут нести тессеры (*Psammosteus*, *Psammolepis*). Тессеры иногда перекрываются чешуеобразно. Панцирь обычно состоит из дентина и аспидина. Как исключение, дентиновый слой может отсутствовать (*Obruchevia*, syn. *Aspidosteus*). Средний слой панциря образован губчатой тканью, крупные призматические камеры отсутствуют. Иногда (на шлифах) видны погруженные генерации дентиновых бугорков (*Psynosteus*, *Ganosteus*, *Psammolepis*), в онтогенезе они резорбировались и замещались аспидиновыми балками (Новицкая, 1965). (Общая характеристика дана по Новицкая, 2004).

## МИКРОСТРОЕНИЕ ПАНЦИРЯ ГЕТЕРОСТРАКОВ

### DIPLORHINA, ДВУНОЗДРЕВЫЕ

В отрядах гетеростраков (Cyathaspidiformes, Amphiaspidiformes, Pteraspidiformes, Psammosteiformes) панцирь состоял из дентина, формировавшего, как правило, поверхностный слой (скульптуру), и из аспидина. Последним были образованы средний и нижний слои. Термин «аспидин» введен В. Гроссом (Gross, 1930) для первично бесклеточной кости палеозойских бесчелюстных. Позднее существенный вклад в изучение аспидина был сделан Л.Б. Тарло (Tarlo, 1963, 1964; Tarlo, Isaaks et oth., 1963).

В редких случаях дентин может отсутствовать: например, у *Stenaspis* (Cyathaspidiformes), у *Obruchevia* (Psammosteiformes). Если дентин отсутствовал, то поверхностный скульптурный слой состоял из аспидина.

Иногда на дентиновых гребешках есть слой эмалеподобного прозрачного витродентина (Cyathaspidiformes: *Allocryptaspis*) (Denison, 1964).

Схема строения панциря гетеростраков, имевших губчатую ткань, показана на рис. 38. В конкретных отрядах вариации схемы строения проявляются в поверхностном слое, скульптурные элементы которого имеют свои особенности в каждом из отрядов, и в строении среднего слоя панциря. Средний слой может содержать крупные камеры, разделенные тонкими перегородками и образующие один, иногда два, слоя (Cyathaspidiformes) или он состоит из губчатой ткани различной плотности (Psammosteiformes).

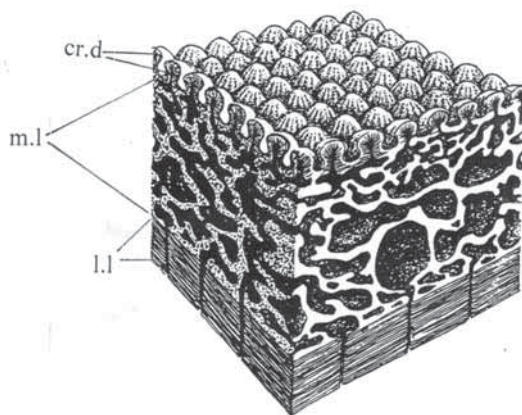


Рис. 38. Схема строения панциря гетеростраков (Heterostraci) (Halstead, 1974). Обозначения: cr.d – дентиновые гребешки (бугорки), m.l – средний слой панциря, l.l – нижний слой

### СΥΑΤΗΑΣΠΙΔΙΦΟΡΜΕΣ. ЦИАТАСПИДЫ

Микростроение панциря циатаспид сравнительно мало меняется. Оно отвечает приводимой схеме (рис. 39).

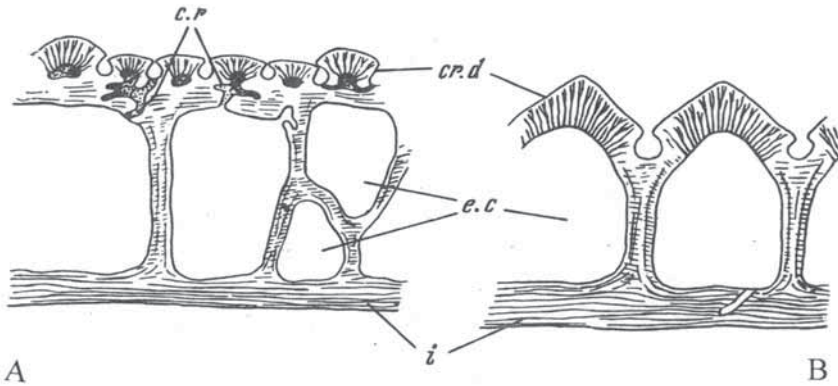


Рис. 39. Схема строения панциря циатаспид. Вертикальный разрез. А – *Poraspis* sp., В – *Anglaspis macculloughi* (Woodward). Обозначения: с.г – каналы, отходящие от пульпарной полости, с.г.д – дентиновые гребешки, е.с – камеры канцелярного слоя, i – базальный слой

Наружный слой панциря образован покровным орнаментом (скульптурой), состоящей из дентина. Под ним расположен тонкий аспидиновый ретикулярный слой, включающий систему каналов. Это – каналы, соединяющие пульпарные полости (каналы) соседних дентиновых гребешков, а также каналы, идущие к призматическим камерам нижележащего слоя. Под ретикулярным слоем расположен слой призматических камер (канцелярный слой; рис. 39, е.с). Камеры канцелярного слоя разделены тонкими аспидиновыми стенками, обычно камеры образуют один этаж, местами они уменьшаются и образуют два, редко три этажа. Слой призматических камер является самым высоким в панцире. В ростральной области призматические камеры сменяются губчатой тканью (например, у *Poraspis*). Под слоем призматических камер находится базальный изопединовый слой, состоящий из пластинок аспидина, горизонтально налегающих одна на другую (рис. 38, 1.1; рис. 39, i). Базальный слой содержит немногочисленные каналы, открывающиеся на его верхней и нижней поверхностях. Общая толщина панциря обычно не достигает 1 мм (*Anglaspis*, *Liliaspis* и др.), но может доходить до 1,5 мм (*Allocryptaspis*: по Denison, 1964). Ее минимальная известная толщина составляет 0,3 мм (*Irregulareaspis*).

**Покровный орнамент.** Орнамент (скульптура) образует один слой. Погруженные генерации дентиновых скульптурных элементов не найдены. Основным элементом орнамента являются гребешки (рис. 40), иногда орнамент состоит только из них. Могут присутствовать бугорки. Элементы орнамента разделены межреберными желобками, дно и стенки которых образованы аспидином. Ширина гребешков – количество гребешков на 1 мм: 7–8 (*Poraspis*), 4–6 (*Liliaspis*), 10 (*Irregulareaspis*) (материал из коллекций ПИН РАН); наибольшая ширина гребешков известна у *Anglaspis macculloughi* (2,5–3 на 1 мм) и у *Allocryptaspis laticostata* (2,3 на 1 мм: по Denison, 1964). Обычно гребешки в центральной части панциря шире, чем в краевых.

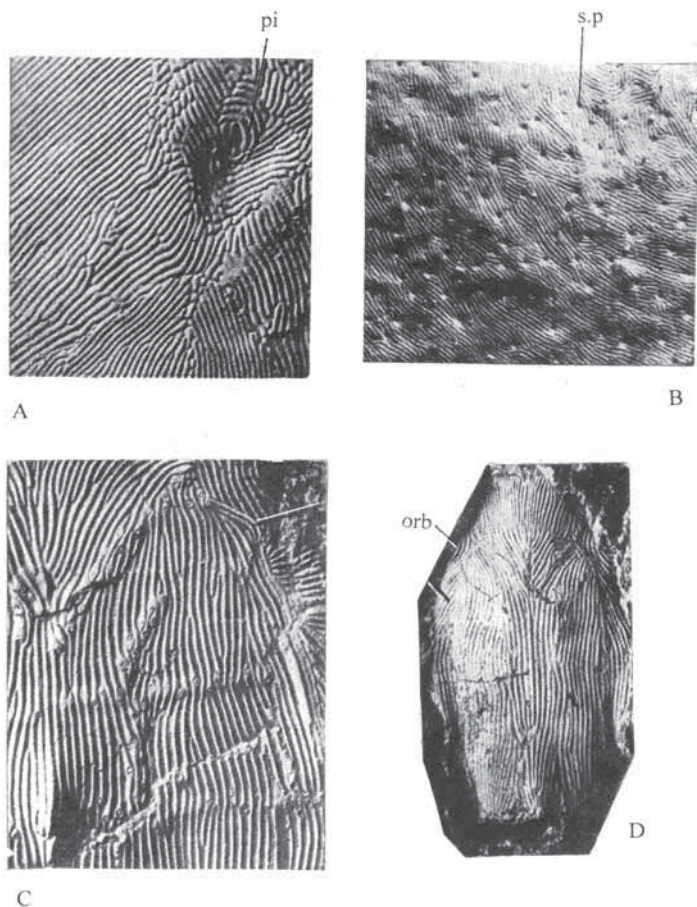


Рис. 40. Примеры скульптуры на панцирях циатаспид. А – *Archegonaspis bimariss* Novitskaya. Фрагмент роостродорсального диска,  $\times 8$ . В – *Irregulareaspis seretensis* Novitskaya. Фрагмент вентральной пластинки,  $\times 8$ . С – *Liliaspis philippovae* Novitskaya. Фрагмент роостродорсального диска,  $\times 8$ ; D – *Anglaspis macculoughi* (Woodward). Роостродорсальный диск сверху,  $\times \sim 2,5$ . Экз. ПИН, № 2558/1. Шпицберген, Лифде – фьорд, нижний девон, серия Ред Бей. Обозначения: orb – орбита, pi – пинеальное пятно, s.p – поры сенсорных каналов

Гребешки имеют гладкие или зазубренные края. Иногда зазубрины исчезают на протяжении длины одного гребешка. В вариациях экзоскелета циатаспид заметно проявилась способность к параллельному появлению сходных типов скульптуры у *Heterostraci*. Например, у одного из поздних родов циатаспид (*Listraspis*) скульптура в виде гребешков с резко зазубренными краями (Denison, 1964), как у птераспид. Скульптура некоторых циатаспид сходна со скульптурой амфиаспид (*Aphataspis*, *Putoranaspis*).

Поверхность гребешков циатаспид обычно уплощена, иногда выпуклая (валикообразная), гребешки могут быть заострены по центральному продольному коньку, реже они туберкулированы. Обычно бугорки образуют один ряд, но возможно образование нескольких рядов. Последнее отмечено на скульптурных гребешках у *Allocryptaspis* (Denison, 1960).

Бугорки, если они имеются в орнаменте, обычно приурочены к передней половине панциря (*Archegonaspis*, *Tolypelepis*, *Ptomaspis*).

Примерами отклонения от обычной скульптуры циатаспид могут служить *Irregulareaspis* и *Stenaspis*. У *Irregulareaspis* скульптура состоит из коротких гребешков (1–2 мм длиной), часто меняющих направление (рис. 40 В). У *Stenaspis* она представлена довольно редко расположенными аспидиновыми бугорками и тонкими валиками между ними.

В дентиновых гребешках циатаспид обычно имеется один продольный пульпарный канал (*Poraspis*, *Archegonaspis*, *Irregulareaspis* и др.), реже присутствуют два канала (*Allocryptaspis*). Пульпарный канал может замещаться цепочкой широких пульпарных полостей, соединяющихся между собой короткими каналами (*Anglaspis*). Полости могут сменяться продольным каналом на одном и том же панцире (Gross, 1961). Пульпарные полости дентиновых гребешков могут сливаться с крупными призматическими камерами канцеллярного слоя. В этих случаях дентинные каналы соединены с верхней стенкой камеры, а ретикулярный слой исчезает (рис. 39 В). Однако на той же пластинке панциря соединения пульпарных полостей гребешков с призматическими камерами среднего слоя может и не быть. В таких случаях ретикулярный слой сохраняется.

У основной массы циатаспид в канцеллярном слое призматические камеры расположены независимо от положения дентиновых гребешков. Связь между камерами и гребешками наблюдается очень редко. Например, у *Anglaspis* камеры расположены вдоль гребешков. Такое же упорядоченное расположение призматических камер имеет место у некоторых амфиаспид (*Putoranaspis*) (Новицкая, 1983).

**Тессеры.** Под этим термином понимаются чешуеобразные участки панциря палеозойских бесчелюстных, выделяющиеся в орнаменте границами или расположением скульптуры или тем и другим (рис. 41). Тессеры перекрывают чешуеобразно или не перекрываются. По Д.В. Обручеву, тессеры, в отличие от чешуй, не имеют чешуеобразного перекрывания. Э. Стеншё для тессер, перекрывающихся и не перекрывающихся, использует название «чешуи» (*écailles*) (Stensiö, 1958, 1964). Мной под термином «тессеры» понимаются как перекрывающиеся, так и не перекрывающиеся чешуеобразные участки, входящие в состав панциря (Новицкая, 1983); классическим примером является панцирь циатаспид *Tolypelepis undulata* Pander (рис. 41).

Границы между тессерами прослеживаются в орнаментальном (поверхностном) и ретикулярном слоях, иногда и в верхней части спонгиозы канцеллярного слоя. Глубже они теряются. Это установлено на материале по псаммостеидам (Новицкая, 1965) и может быть распространено на отряды *Suathaspidiformes* и *Amphiaspidiformes*, поскольку на нижней стороне их панцирей следы тессер, имеющих на поверхности панцирей, не обнаружены.

В 60–70-ых годах XX века в исследованиях эволюции наружного скелета позвоночных широко распространилась лепидомориевая гипотеза, называемая также лепидомориевой теорией (*théorie lépidomoriale*: Stensiö, 1962). Она была попыткой объяснить происхождение экзоскелета и объяснить его филогенетические модификации у позвоночных в целом. Гипоте-

за была разработана в основном на чешуях позднепермских эдестид (класс *Chondrichthyes*, подкласс *Holosephali*). В изучении бесчелюстных лепидомориевая гипотеза использовалась для определения способа роста панциря и его составляющих – чешуеобразных участков (тессер). Также ставился вопрос – какой из способов роста – цикломориальный или синхромориальный более примитивен? Тессеры, образовавшиеся способом цикломориального роста имели центральный элемент (примордиальный бугорок или гребешок), вокруг которого гребешки нарастали последовательными зонами. Синхромориальные тессеры состояли из продольных гребешков, расположенных параллельно один другому, возникавших почти одновременно. Вопрос сводился к выяснению – является ли цикломориальный способ образования поверхностного слоя панциря более примитивным, чем синхромориальный?

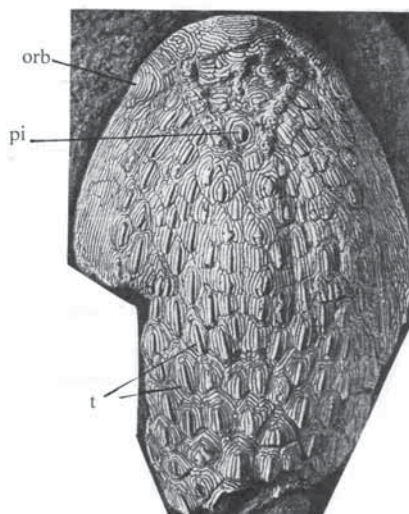


Рис. 41. Скульптура на ростродорсальном диске *Tolypelepis undulata* Pander, x3,5. Остров Сааремаа, Эстония. Силур, нижний лудлоу (Kjaer, 1932). Обозначения: orb – орбита, pi – пинеальное пятно, t – тессеры

Обычно в основании ствола циатаспид в филогенетических схемах ставится *Tolypelepis*. Его скульптура, состоящая в основном из цикломориальных тессер (рис. 41), оценивается как наиболее примитивная, предшествующая скульптуре более поздних *Syathaspididae* (Обручев, 1945, 1968; Stensiö, 1958, 1964; Tarlo, 1962a; Denison, 1964). Однако вывод о том, что цикломориальный способ роста более примитивен, чем синхромориальный, нуждался в проверке на широком материале. С этой целью была исследована скульптура силурийских и ордовикских циатаспид (Новицкая, 1983). Как показал сделанный обзор, у древнейших из известных *Syathaspidiformes* (*Archegonaspis*, *Vernonaspis*, *Ptomaspis*) панцирь формировался синхромориально. Цикломориальный способ образования поверхностного слоя панциря проявлялся локально. Стеншё (Stensiö, 1964), признававший более древний геологический возраст *Archegonaspis*, сравнительно с *Tolypelepis*,

считал, тем не менее, что *Archegonaspis* потерял все следы цикломориальных чешуй, которыми был первоначально сформирован, и находится на более продвинутой стадии, чем *Tolypelepis*.

В связи с этим мнение очень интересны данные по древнейшим гетеростракам из нижнего ордовика Шпицбергена (*Bockelie, Fortey, 1976*) и Австралии (*Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977*). У Шпицбергенского *Anatolepis* не обнаружено цикломориального роста элементов скульптуры или тессер (там же). Судя по фотографиям австралийского материала, то же самое можно сказать и о нем. Авторы, описавшие материал, считают, что скелетизация *Anatolepis* происходила, скорее всего, путем слияния индивидуальных бугорков. Это кажется вполне вероятным. Исходя из расположения скульптурных элементов у нижнеордовикских гетеростраков, способ формирования их покровного орнамента можно определить только как не зональный, что означает, по сути, как синхромориальный. Таким образом, известные древнейшие находки свидетельствуют в пользу того, что именно он являлся наиболее примитивным, хотя вполне вероятно, что оба способа роста поверхностного слоя панциря – и синхромориальный и цикломориальный – были приблизительно равнопримитивными.

Что может означать присутствие у силурийских циатаспид (*Archegonaspis, Vernonaspis*) кольцевидного расположения некоторых гребешков (рис. 40 А), напоминающее иногда следы цикломориальных тессер? Такое расположение гребешков встречается, главным образом, у пинеального бугорка и вокруг пор сенсорных каналов. Возможно, само наличие бугорка и пор, а также – их форма способствовали, в ряде случаев, формированию вокруг них кольцевидных гребешков. Такие гребешки появлялись избирательно (локально), т. е. вокруг лишь некоторых пор. Это дает основание предполагать, что возникновение или не возникновение концентрически расположенных гребешков (циклормориальных участков) и их количество определялись в значительной мере индивидуальными свойствами кожи. Они являлись проявлением *внутривидовой изменчивости*. Подобные и более яркие примеры индивидуальной изменчивости имеются и среди других групп гетеростраков. Например, среди *Amphiaspidiformes*, экземпляры, принадлежащие одному и тому же виду, могут иметь между скульптурными гребешками цикломориальные тессеры или не иметь их (*Olbiaspis coalescens; Novitskaya, 1971*).

Пинеальный орган, выделяющийся в рельефе кожного покрова, также индуцировал концентрическое или отчасти концентрическое расположение дентиновых гребешков вокруг него. Оно характерно для *Pteraspidiformes, Amphiaspidiformes*; часть амфиаспид, как и циатаспид, имеет тессеру в пинеальной области.

Таким образом, исходя из сказанного, нельзя считать, что зональное расположение некоторых гребешков на панцирях гетеростраков, в том числе циатаспид, является доказательством первичности цикломориального способа роста экзоскелета. Вполне вероятно, что такая локальная «циклормориальность» означает лишь, что при формировании поверхностного слоя панциря возможны вариации в расположении орнамента.

В эволюции *Suathaspidiformes* вариабельность скульптуры резко уменьшается. У многих поздних родов на панцире имеются только однотип-

ные, в основном продольные гребешки (*Poraspis*, *Liliaspis*, *Nomolaspidella*, *Allocryptaspis*, *Anglaspis*). Топографическая изменчивость практически проявляется лишь в меньшей ширине дентиновых гребешков в краевых зонах панциря – передней и латеральных.

Всё сказанное приводит к следующему заключению: для циатаспид, включая наиболее древних, образование панциря способом прирастания вокруг примордиума последовательных зон окаймляющих гребешков не является основным (кроме *Tolypelepis*). У других циатаспид такие проявления способа роста (называемого цикломориальным) локальны.

Если учесть, что этот способ роста не был реализован и у древнейших известных раннеордовикских гетеростраков, то нет фактических оснований считать его более примитивным, чем другие способы образования панциря. Например, более примитивным, чем быстрое, почти одновременное обызвествление гребешков на всей или на основной поверхности панциря.

Ретикулярный слой, канцелярный и базальный имеют у циатаспид довольно монотонное строение. Сведения о них даны во введении к главе «*Syathaspidiformes*. Циатаспиды». Схема строения показана на рис. 39.

## AMPHIASPIDIFORMES. АМФИАСПИДЫ

Микростроение амфиаспид описано Д.В. Обручевым (Обручев, 1939: *Amphiaspis*, *Hibernaspis*) и, позднее, автором по материалу амфиаспид, известных к настоящему времени (Novitskaya, 1971; Новицкая, 1983; 1986; 2004).

Панцирь амфиаспид состоял из тех же слоев, что у *Syathaspidiformes*: 1) наружного, образованного скульптурными элементами, 2) относительно тонкого ретикулярного, содержавшего систему каналов, 3) слоя призматических камер, обычно образующих один-два этажа, 4) базального слоя (изопедина).

Вертикальные сечения через панцири амфиаспид показаны на рис. 42. Погруженные генерации бугорков у амфиаспид не обнаружены. Ширина ретикулярного слоя варьирует от значительной (приблизительно 1/3 – 1/4 от общей толщины пластинок панциря: рис. 42, фиг. А, Е) до совсем тонкой (рис. 42, фиг. В, С). У некоторых амфиаспид ретикулярный слой образован губчатой тканью (*Amphiaspis*). В слое призматических камер (канцелярном) кроме крупных иногда присутствуют небольшие вставочные камеры.

**Покровный орнамент** образован дентином, дно желобков между элементами скульптуры и более глубокие слои панциря состояли из аспидина. Скульптура (бугорки, гребешки) расположена в один этаж, погруженные генерации скульптурных элементов не обнаружены. То есть дентиновый покров у *Amphiaspidiformes*, как и у *Syathaspidiformes*, по-видимому, не перестраивался в онтогенезе, тогда как в других отрядах гетеростраков смена генераций происходила, например, она известна у *Psammosteiformes* (Новицкая, 1965). Амфиаспиды были способны регенерировать дентиновый покров, если он был поврежден. На известных экземплярах новые элементы скульптуры были несколько крупнее и расположены не так, как окружающие поврежденный участок (Novitskaya, 1971).



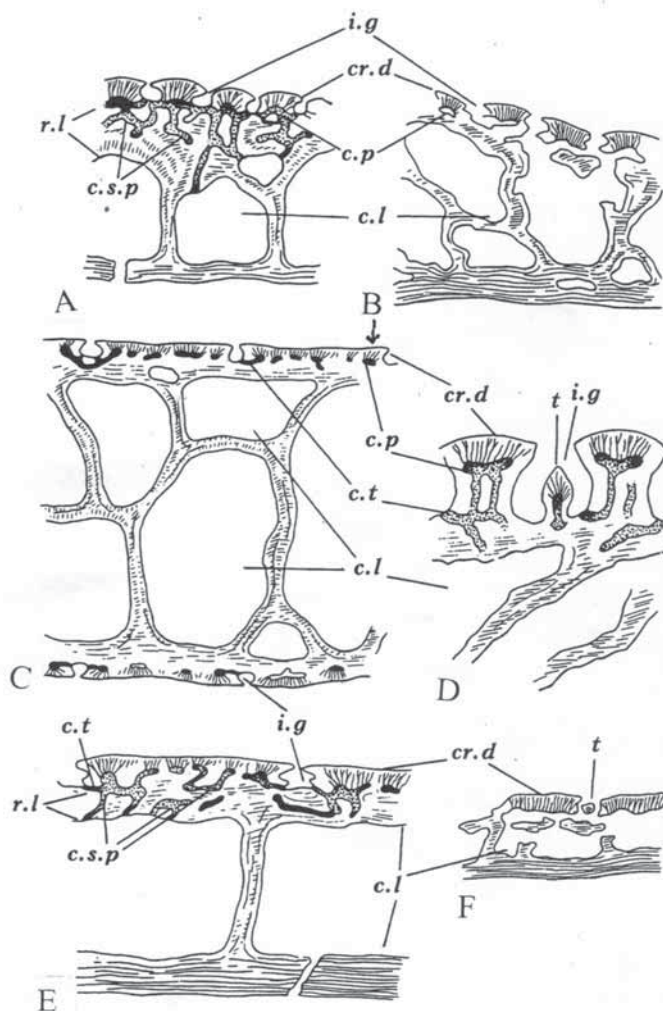


Рис. 42. Схема строения панциря амфиаспид: А – *Tareyaspid venusta* Novitskaya, В – *Olbiaspid coalescens* Obruchev, С – *Hibernaspis macrolepis* Obruchev, D – *Siberiaspid plana* Obruchev, E – *Lecaniaspid lata* Novitskaya, F – *Aphataspid kiaeri* Obruchev (Новицкая, 1983). Обозначения: c.l – канцелярный слой, c.p – пульпарный канал, c.s.p – каналы субэпидермального плексуса, c.t – поперечные каналы, соединяющие продольные пульпарные с межреберными желобками, cr.d – дентиновые гребешки, i.g – межреберные желобки, r.l – ретикулярный слой, t – дентиновые бугорки в межреберных желобках

На вертикальном сечении дентиновые гребешки амфиаспид имели вид низких четырехугольников с плоской или слегка выпуклой верхней поверхностью. Покровный орнамент мог быть образован дентиновыми гребешками или валиками или широкими дентиновыми полосами (*Lecaniaspid lata*) с уплощенной поверхностью (рис. 42 E). На некоторых гребешках имелся хорошо выраженный заостренный конёк (рис. 43 E). Известна грибообразная форма дентиновых гребешков (*Siberiaspid plana*: рис. 42 D).

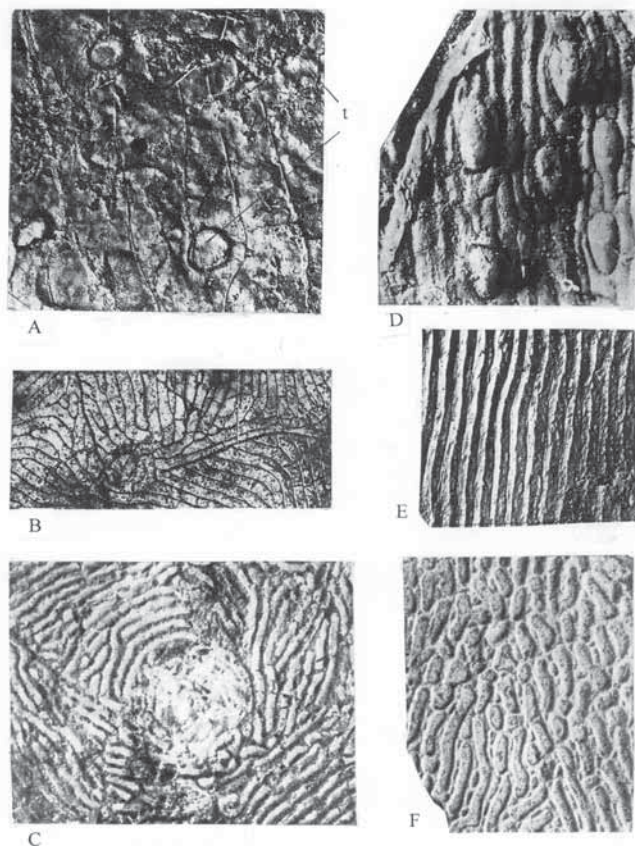


Рис. 43. Поверхностный слой (скульптура) на панцирях амфиаспид. А – *Lecaniaspis lata* Novitskaya, у заднего края дорсальной поверхности панциря, x8; В – *Putoranaspis prima* Obruchev, скульптура и сенсорная борозда, x8; С – *Siberiaspis plana* Obr., пинеальная область панциря, x6; D – *Gerronaspis dentata* (Obr.), скульптура у заднего края дорсальной поверхности панциря, x16; E – *Gerronaspis dentata* (Obr.), скульптура у заднего края вентральной пластинки, x8; F – *Angaraspis urvantzev* Obr., скульптура, x6 (Fig. A, B, D, E из Novitskaya, 1971; C, F – из Obruchev, 1964). Обозначение: t – уплощенные бугорки

В целом у амфиаспид покровный орнамент разнообразен (рис. 43). Он может резко меняться индивидуально и топографически. Последнее характерно для многих амфиаспид (рис. 44, 45, 46, 47). Основными элементами орнамента (скульптуры) являются, как уже отмечалось, гребешки и бугорки. Те и другие разнообразны по форме и размерам, встречаются в различных сочетаниях.

В орнаменте основной массы амфиаспид заметно преобладают гребешки. Дентиновые гребешки небольших сибирских амфиаспид (*Putoranaspis*, *Arhataspis*) напоминают гребешки циатаспид: у тех и других на боковых краях гребешков нет зазубрин. Иногда имеются лишь слабые выемки.

С циатаспидами сходен скульптурой силурийский канадский *Boothiaspis*, что отмечается Д. Бродом (Broad, 1973), и раннедевонский таймырский *Prosarctaspis* (Новицкая, 1983). Канадский *Boothiaspis* и сибирский

*Prosarctaspis* отнесены описавшими их авторами к амфиаспидам. У некоторых ранних амфиаспид на переднем конце панциря есть поперечно расположенные дентиновые гребешки, напоминающие роstralный эпитегум циатаспид.

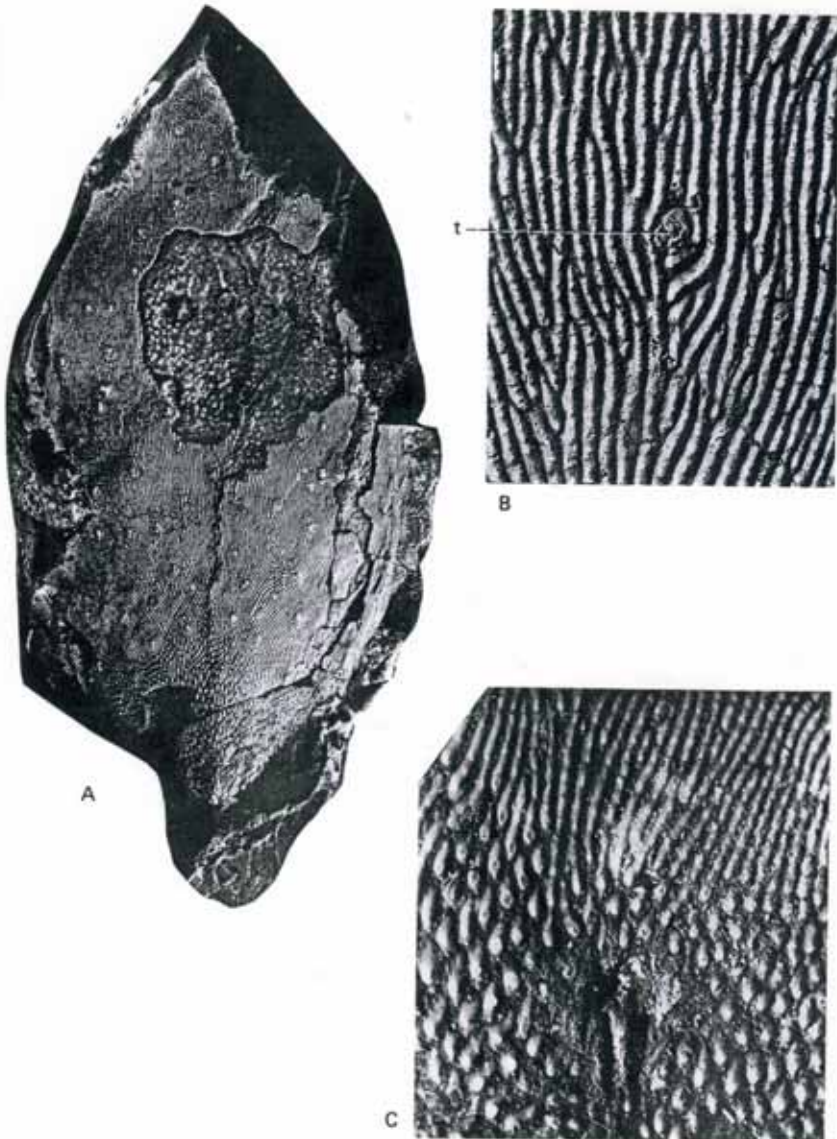


Рис. 44. Скульптура на вентральной части панциря *Obliaspis coalescens* Obruchev (Novitskaya, 1971). А – неполная вентральная пластинка (PIN № 1489/98),  $\times 1.5$ , между гребешками видны тессеры (зачаточные); В – скульптура (орнамент) из центральной части той же пластинки,  $\times 8$ ; С – скульптура на заднем конце вентральной пластинки (тот же экземпляр),  $\times 8$ . Обозначение: t – центральный бугорок зачаточной тессеры

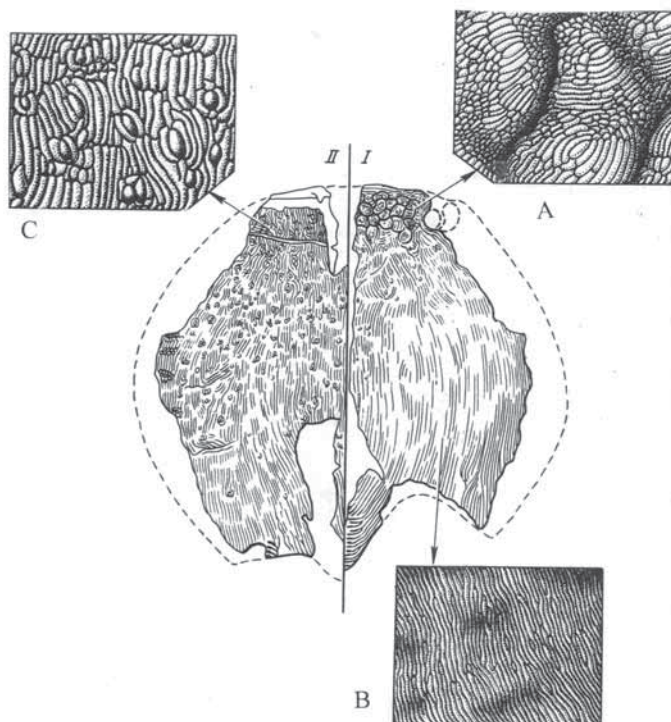


Рис. 45. Топографическая изменчивость скульптуры на панцире *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (голотип, ПИН № 1925/4) (Новицкая, 1983, 2004). I – дорсальная сторона панциря, II – вентральная; А – скульптура на передней части дорсального панциря (тессеры), В – на задней части дорсального панциря, С – на передней части вентральной стороны панциря

Тип гребешков, сходных с распространенными у циатаспид, заменяется в эволюции амфиаспид более сложным. Один из путей усложнения заметен в семействах *Eglonaspidae* и *Hibernaspidae*. Сравнительно с шириной гребешков, обычной для амфиаспид, у них увеличивается ширина дентиновых полос (рис. 42, сравните фиг. А, В с фиг. С, Е). На поверхности полос появляются мелкие бугорки. Они образуют несколько продольных рядов или расположены беспорядочно (*Eglonaspis rostrata*). Вместе с широкими дентиновыми полосами могут присутствовать крупные уплощенные бугорки, например, у заднего края дорсального панциря *Lecaniaspis lata* (рис. 43, фиг. А, t). Орнамент амфиаспид, представленный дентиновыми полосами обычной ширины, несущими бугорки, напоминает орнамент, описанный у *Allocryptaspis* (Denison, 1953, 1960, 1964), специализированного рода циатаспид.

Разновидностью скульптуры, характерной для амфиаспид, являются гребешки с одним продольным рядом бугорков (рис. 44, фиг. В, С). Такие гребешки похожи на скульптуру птераспид, но, обычно у амфиаспид гребешки шире, чем у птераспид.

В основании дентиновых гребешков амфиаспид располагаются продольные пульпарные каналы: один (рис. 48 А, В, D) или два (Рис. 49 А,

В, С, D и др.); иногда на одном и том же панцире есть участки с одним и двумя каналами (рис. 48 С). Характерное для амфиаспид расположение пульпарных каналов и каналов субэпидермального плексуса показано на рисунках (рис. 48 и 49). Амфиаспидам с широкими дентиновыми гребешками (1–2,5 мм: *Lecaniaspis*, *Empedaspis*, *Eglonaspis*, *Hibernaspis*) свойственно присутствие парных продольных пульпарных каналов, следующих вблизи боковых краев гребешка (рис. 49, фиг. В, С, D). Между продольными пульпарными каналами развита густая сеть беспорядочно анастомозирующих каналов, частью также являющихся пульпарными (рис. 42, фиг. С, Е). У амфиаспид, имеющих бугорки между гребешками, в бугорках пульпарный канал имеет кольцевидную форму или развита одна центральная пульпарная полость. Оба варианта представлены на панцире *Kureykaspis* (рис. 48 С). Своеобразная система каналов обнаружена у *Edaphaspis*: в бугорках имеются концентрические каналы, в гребешках – более или менее сложная сеть каналов (рис. 48 Е). Нестандартное для амфиаспид (и гетеростраков) расположение каналов свойственно виду *Siberiaspis plana* (рис. 42 D). В вертикальном сечении гребешки имеют грибовидную форму: расширенная коронка образована дентином; шейка высокая и слегка суженная, состоит из аспидина. Пульпарные продольные каналы расположены в основании коронки, соединяются между собой сетью коротких каналов. Каналы, соединяющие пульпарные с межреберными желобками, следуют вертикально по шейке вниз и открываются на дне желобков. Межреберные желобки глубокие и широкие, их ширина близка к ширине гребешков (рис. 42 D, i.g). Последнее – большая редкость не только среди амфиаспид, но и среди гетеростраков (*Syathaspidiformes*, *Pteraspidiformes*). На дне межреберных желобков помещаются мелкие дентиновые бугорки, имеющие одну центральную пульпарную полость (рис. 42 D, t; рис. 49 F; i.g, t).

Бугорки, как скульптурные элементы, обычны в покровном орнаменте амфиаспид. Форма бугорков разнообразна: они могут быть круглыми, овальными, гексагональными, каплевидными, ромбовидными или неправильными. У *Amphiaspis* бугорки образуют своеобразный «паркет» (Обручев, 1939; Новицкая, 1983: табл. X, фиг. 1). Судя по расположению элементов скульптуры на панцирях амфиаспид, бугорки нередко формируются раньше гребешков. В этих случаях бугорки образуют центр, от которого гребешки могут расходиться радиально (*Arguriaspis*: рис. 47 А, В). Однако радиальное расположение гребешков наблюдается довольно редко. Обычно у амфиаспид гребешки огибают бугорки (рис. 44 А, В).

Через крупные бугорки *Olbiaspis coalescens* мной сделаны вертикальные шлифы, показавшие, что слой дентина в таких бугорках заметно толще, чем в примыкающих гребешках (рис. 50 А, В, С). Возможно, это свидетельствует о том, что в образовании панциря крупные бугорки закладывались раньше, чем гребешки, формировавшиеся на всей поверхности панциря практически одновременно.

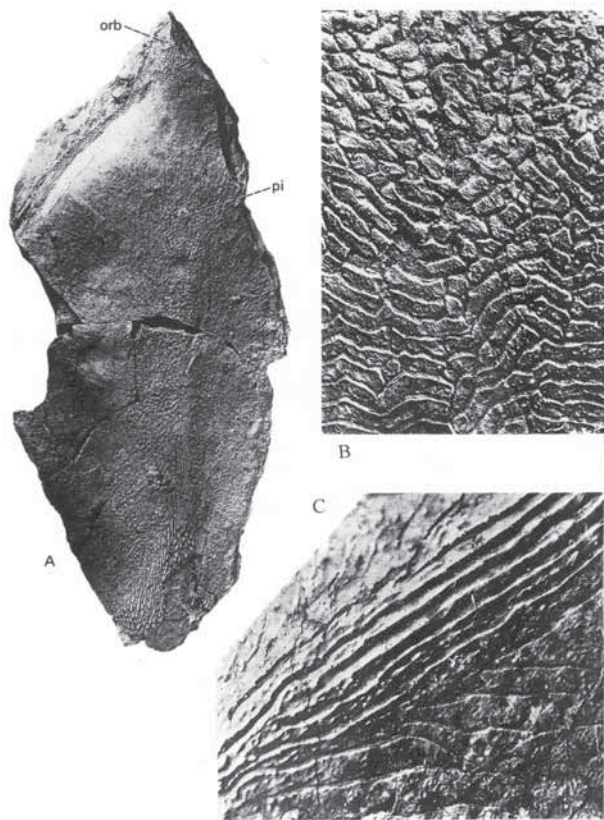


Рис. 46. Топографическая изменчивость скульптуры у *Empedaspis inermis* Novitskaya (голотип, ПИН, № 1925/46). А – панцирь сверху, х1; В – скульптура из области основания ротовой трубки, х8; С – из области дорсального гребня в задней части панциря, х8. Обозначения: orb – орбита, pi – пинеальное пятно

**Тессеры** известны у некоторых амфиаспид. Далее они будут сравниваться с тессерами циатаспид и псаммостеид. (У птераспид тессеры отсутствуют). Тессеры амфиаспид представляют собой обычно группировки коротких гребешков и бугорков вокруг центрального элемента. Тессеры не покрывают всю поверхность панциря, но размещаются локально или разбросаны спорадически. Нередко тессеры разделяются значительными участками гребешков (*Olbiaspis*, *Angaraspis*, основная часть поверхности *Gabreyaspis*). На панцире одной и той же особи могли присутствовать полноразвитые тессеры (состоящие из большого числа гребешков, окружающих примордиум) и зачаточные (например, *Gabreyaspis*). В зачаточных тессерах амфиаспид вокруг примордиума размещается 1 – 2 – 5 гребешков, образующих одно-два кольца, иногда неполных (рис. 51). Могут встречаться только примордиальные элементы без окружающих гребешков (рис. 44 А, В). Присутствие или отсутствие развитых тессер и их плотность на панцире варьирует индивидуально (*Olbiaspis coalescens* Obruchev).

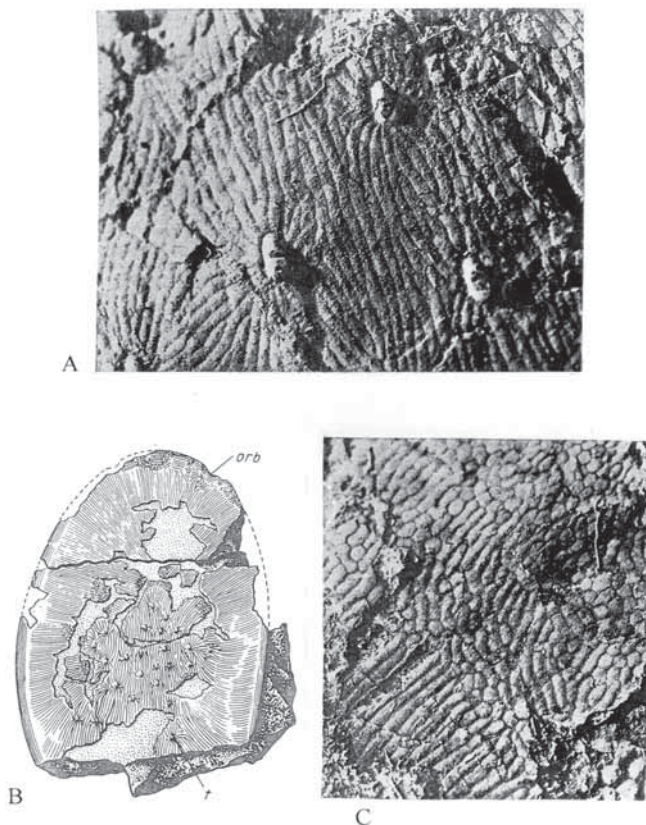


Рис. 47. Скульптура на дорсальной стороне панциря *Arguiaspis tcherkesovae* Novitskaya. А – скульптура в центральной части дорсальной стороны панциря, х8, В – неполный панцирь с дорсальной стороны (Новицкая, 1986), С – скульптура у переднего края панциря, х8. Обозначения: orb – орбита, t – дентиновый бугорок

Среди амфиаспид контактирующие между собой тессеры найдены у *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (голотип ПИН, № 1925/4). Они расположены вдоль переднего края дорсальной стороны панциря, где образуют несколько рядов (рис. 15, 45). Далее назад орнамент состоит из продольных гребешков и отдельных зачаточных тессер, более многочисленных на вентральной стороне панциря (рис. 45).

Сравнение тессер амфиаспид с тессерами у циатаспид (*Tolypelepis*) показывает, что у амфиаспид они лишены основных черт примитивности, свойственных *Tolypelepis*. К числу примитивных (архаичных) черт относится черепицеобразное перекрывание тессер в задней части панциря. У *Tolypelepis* тессеры перекрываются в прекаудальной части дорсального щита (рис. 41). Границы тессер сглаживаются в направлении к переднему концу панциря. Местами границы исчезают и гребешки соседних тессер сливаются в более длинные гребешки, например, на роstralной и боковых частях панциря (рис. 41). У *Gabreyaspis* (амфиаспиды) положение другое: тессеры расположены менее упорядоченно (чем

у *Tolypelepis*) и, как уже отмечалось и что важно, тессеры у *Gabreyaspis* полно развиты и контактируют между собой на передней части панциря (рис. 15). Кроме того, полно развитые тессеры амфиаспид состоят из значительно большего числа рядов, охватывающих примордиум. Особенности тессер амфиаспид, прежде всего, их положение на панцире, свидетельствует в пользу того, что у амфиаспид тессеры появились независимо от циатаспид. На это же указывает отсутствие тессер у наиболее древних известных амфиаспид (*Prosarctaspis*, *Aphataspis*, *Putoranaspis*, *Boothiaspis*).

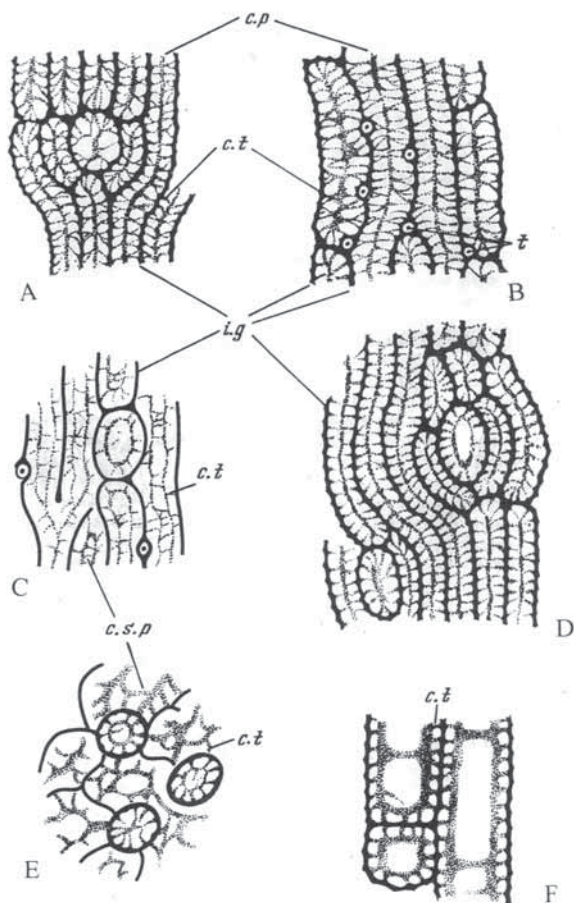


Рис. 48. Пульпарные каналы и каналы субэпидермального сплетения (плексуса) в панцире амфиаспид (вид сверху). А – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, В – *Tareyaspis venusta* Novitskaya, С – *Kureyaspis salebrosa* Novitskaya, D – *Olbiaspis coalescens* Obruchev, E – *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya, F – *Tuxeraspis varicostata* Novitskaya. Обозначения: с.р – продольный пульпарный канал, с.с.р – каналы субэпидермального плексуса, с.т – поперечные каналы, соединяющие продольные пульпарные каналы с межреберными желобками, i.g – межреберные желобки, t – дентиновые бугорки



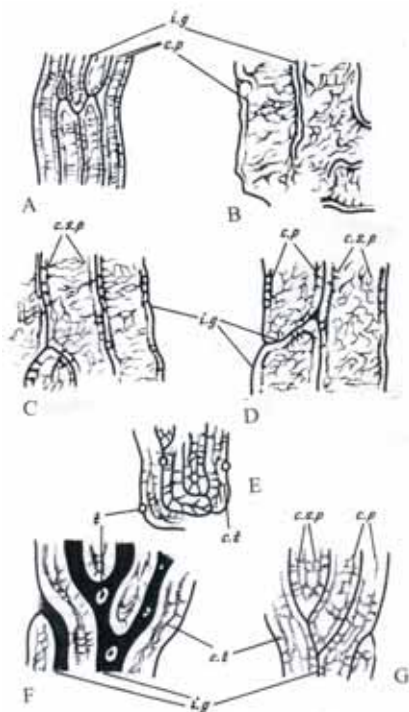


Рис. 49. Пульпарные каналы и каналы субэпидермального плексуса в панцире амфиаспид (вид сверху). А – *Gerronaspis dentata* (Obruchev), В – *Lecaniaspis lata* Novitskaya, С – *Empedaspis inermis* Novitskaya, D – *Eglonaspis rostrata* Obruchev, E – *Aphasaspis kiaeri* Obruchev, F – *Siberiaspis plana* Obruchev, G – *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya. Обозначения те же, что на рис. 48

В решении вопросов о механизме появления тессер интересны данные о *Psammosteiformes*. В шлифах через пластинки панциря псаммостеид (*Psammosteus falcatus*, *Psammosteus megalopteryx*, *Psammolepis abavica*) было обнаружено, что выпуклость тессер образована утолщением (подушкой) ретикулярного слоя, покрытым сверху тонким слоем дентиновых бугорков (Новицкая, 1965) (рис. 50 D). Присутствие этих утолщений дает основание предполагать, что появление тессер было обусловлено структурой дермального покрова. Утолщение формировалось за счет средней части панциря. Нижний (изопединовый) слой сохранял свое обычное положение (рис. 50 A) или полого, слегка отгибался вниз (рис. 50 B, C).

На шлифах, сделанных через центральные пластинки псаммостеид, не имевших тессер, на этих пластинках, видно, что подушкообразные утолщения в ретикулярном слое отсутствуют (например, *Ganosteus*). Таким образом, исследование тессер у некоторых поздних псаммостеид (средневерхнедевонские *Psammolepis*, *Psammosteus*) дает основание считать, что тессеры не всегда являются признаком примитивности. Они могли формироваться и в тех случаях, если кожа обладала соответствующими формообразовательными свойствами.

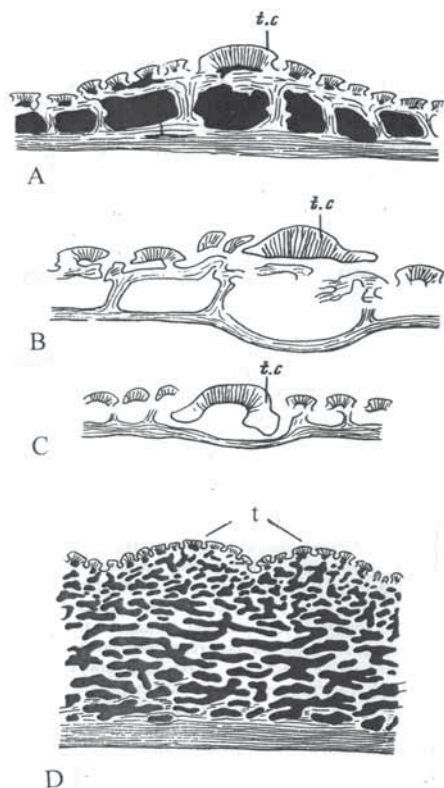


Рис. 50. Вертикальный разрез через дорсальную пластинку амфиаспид (*Olbiaspis coalescens* Obruchev: фиг. А, В, С) и через тессеры на дорсальной пластинке псаммостеид: *Psammosteus megalopterox* (Trautschold), фиг. D. А, В – разрез через тессеру, С – через крупный изолированный дентиновый бугорок, D – через тессеры псаммостеид. Обозначения: t.c – центральный бугорок тессеры, на фиг. С – центральный бугорок неразвившейся тессеры, t – тессеры псаммостеид

Гребешки, окружающие центральный бугорок тессеры у амфиаспид, толщиной дентинового слоя практически не отличаются от примыкающих к ним гребешков на бестессерных участках панциря (рис. 50 А, В). Отсюда следует, что после закладки крупного центрального бугорка и достижения им какой-то толщины обызвествление тессер и остальной поверхности панциря происходило очень быстро, почти одновременно. То есть присутствие тессер в орнаменте не означает, что эти участки панциря могли сравнительно долго расти (зонально) перед его полным обызвествлением (на всей поверхности). То же самое наблюдается у псаммостеид. На шлифах через дорсальную пластинку *Psammosteus megalopterox* видно, что все гребешки в тессере имеют одинаковую толщину (рис. 50 D). Это может быть свидетельством того, что образование тессеры происходило не способом постепенного прирастания концентрических колец (как это должно было быть по лепидомориевой гипотезе), а тессера формировалась практически сразу, как единой целое.

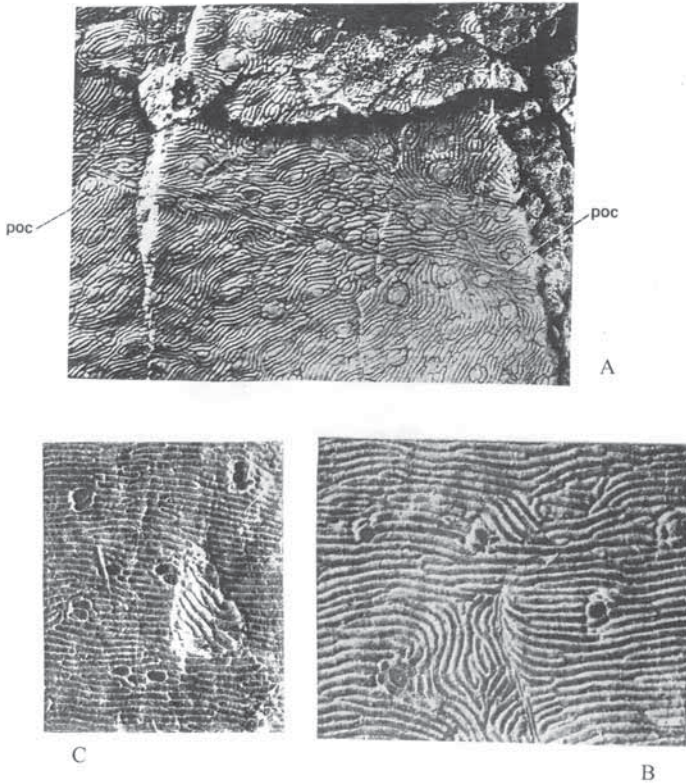


Рис. 51. Скульптура на панцире *Gabreyaspis tarda* Novitskaya. Голотип – ПИН, № 1925/4; Таймыр, р. Тарей; нижний девон, усть-тарейский горизонт. А – передняя часть панциря (вентральная сторона), х4; В – задняя часть панциря (вентральная сторона), х8; С – залеченный участок, х8. Обозначения: рос – посторальный сенсорный канал

**Ретикулярный слой панциря** амфиаспид образован аспидином, пронизанным каналами. Среди них имеются каналы субэпидермального плексуса (рис. 42, с.с.р) и короткие поперечные каналы, соединяющие пульпарные каналы с межреберными желобками (рис. 42, с.т). Субэпидермальный плексус включает каналы, идущие в глубину ретикулярного слоя; их часть открывается в призматические камеры канцеллярного слоя. Толщина ретикулярного слоя может заметно меняться в одной и той же пластинке панциря. Например, толщина ретикулярного слоя укладывается от 3 до 4,5 раз в толщине пластинки панциря у *Tareyaspis venusta*. В редких для амфиаспид случаях ретикулярный слой образован губчатой тканью (*Amphiaspis*), как у птераспид (*Pteraspidoformes*) или псаммостеид (*Psammosteiformes*).

**Слой призматических камер** (канцеллярный) состоит у амфиаспид из крупных полостей, разделенных стенками, толщина которых меняется в зависимости от индивидуального возраста особи. В горизонтальной проекции камеры обычно имеют гексагональную форму, на вертикальном сечении – четырехугольную или неправильную (рис. 42, с. 1). Диаметр камер составляет в среднем около 1 мм. Обычно камеры рас-

положены беспорядочно по отношению к дентиновым гребешкам, в редких случаях, как отмечалось, следуют за ходом гребешков (*Putoranaspis prima*). Призматические камеры образуют один этаж (*Pelaspis*, *Tareyaspis*, *Arphataspis* и др.), иногда – два. У амфиаспид, боковая кайма которых несет хорошо развитые зубы, в основании зубцов присутствуют два слоя (или больше) призматических камер (*Hibernaspis*) (рис. 42 С), в зубах может появляться губчатая ткань.

**Базальный слой** (изопедин) имеет обычное строение. Внутри родов его толщина варьирует от очень тонкого до приближающегося к 1/3 общей толщины пластинки панциря.

Из рассмотренного материала по экзоскелету амфиаспид можно сделать следующие выводы:

1. Сходство в строении панциря, включая скульптуру поверхностного слоя, иногда приобретает независимость в отрядах гетеростраков. Например, у некоторых амфиаспид и циатаспид независимо появляются туберкулированные гребешки с зазубренными краями; независимо от циатаспид появляются тессеры у амфиаспид. В филогенетических реконструкциях сходная скульптура у сравниваемых таксонов может рассматриваться как признак в пользу их сближения только в сочетании с наличием сходства других существенных унаследованных признаков.
2. Большой диапазон изменчивости скульптуры и строения нижележащих слоев панциря требует большой осторожности в определении систематического положения фрагментарных остатков. Вполне возможной ошибкой может стать выделение новых таксонов по фрагменту, который может быть лишь неизвестной до сих пор частью панциря, принадлежащей ранее установленному виду. Такое ошибочное выделение таксона вполне возможно, если ранее установленный вид имеет значительную топографическую или индивидуальную изменчивость в скульптуре. Вместе с тем нельзя не учитывать, что скульптура некоторых родов может быть настолько сходной (*Eglonaspis*, *Lecaniaspis*), что фрагментарный материал, охарактеризованный только этим признаком, не является достаточным для обоснованного определения.
3. Материал по амфиаспидам показывает, вместе с тем, что среди амфиаспид, как и в других группах гетеростраков, имеются виды с довольно стабильным, легко узнаваемым орнаментом (*Siberiaspis plana* Obruchev, *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya и др.). Важно отметить, что вероятность ошибки при использовании орнамента в целях систематики снижается в тех случаях, когда амплитуда изменчивости известна по нескольким полным панцирям.

## PTERASPIDIFORMES. ПТЕРАСПИДЫ

Опубликованные данные (Stensiö, 1958, 1964; Denison, 1973; White, 1973; Новицкая, 1986, 2004; и др.) свидетельствуют о том, что в покровном орнаменте птераспид изменчивость существенно меньше, чем у циатаспид и

амфиаспид. Однако в более глубоких слоях экзоскелета, особенно в канцеллярном слое, структурная изменчивость у птераспид значительно превосходит известную в названных группах.

В панцире Pteraspidoformes развиты те же четыре слоя, что у Cyathaspidoformes и Amphiaspidoformes, но ретикулярный слой птераспид приобретает губчатую структуру. Этим они сходны с Psammosteiformes (Gross, 1930, 1933a; Быстров, 1955; Heintz, 1957; Tarlo, 1964, 1965; Orvig, 1968; и др.). Смена генераций дентиновых гребешков, связанная с естественным утолщением (ростом) экзоскелета, подобная таковой у псаммостеид (Новицкая, 1965) или тессераспид (Wills, 1935), у птераспид не известна. Отсутствием способности к утолщению панциря за счет появления новых генераций дентиновых скульптурных элементов птераспиды сходны с Cyathaspidoformes и Amphiaspidoformes.

Для **покровного орнамента** птераспид характерна монотонность: на известных находках скульптура представлена обычно дентиновыми туберкулированными гребешками (рис. 52 В, Е). В гребешках имеется один пульпарный канал, бугорки образуют один продольный ряд. Варьирует в основном ширина дентиновых гребешков и величина боковых зазубрин. Обычно гребешки тонкие: 8–12 на 1 мм. Для птераспид характерны длинные гребешки. Как правило, края гребешков зазубрены, редко они гладкие (Gigantaspis) или зазубренность краев очень неглубокая, слабо заметная, например, у новоземельских птераспид (Марк-Курик, Новицкая, 1977). Новоземельские птераспиды, имея малые размеры панциря (длина дорсального щита около 3 см), обладают необычно широкими для птераспид дентиновыми гребешками (3 на 1 мм), похожими на гребешки некоторых циатаспид.

Орнамент, уклоняющийся от типичного, встречается редко. Отклонения известны у североамериканского Protaspis (Cosmaspis) transversa. В его орнаменте короткие поперечные и диагональные гребешки образуют ленты, следующие контурам пластинок (Denison, 1970). В таких случаях необычный орнамент приобретает большую диагностическую ценность, увеличивая возможность определений по небольшим фрагментам панциря. Но у большинства родов птераспид орнамент, как таковой без учета других признаков, обычно не позволяет дать определение даже на уровне семейства.

Тессеры, на известном материале, в орнаменте птераспид не обнаружены.

**Ретикулярный слой** образован обычной мелкоячеистой губчатой тканью; заметных вариаций в строении не обнаруживает. От нижележащего канцеллярного слоя он отделяется резко или сменяется им постепенно. Резкая смена происходит, если в канцеллярном слое развиты призматические камеры циатаспидного типа, постепенная – если канцеллярный слой образован губчатой тканью.

**Канцеллярный слой** обычно образован призматическими камерами циатаспидного типа. К периферии центральных пластинок (дорсальной и вентральной) камеры обычно сменяются губчатой тканью. Иногда канцеллярный слой полностью состоит из губчатой ткани (Althaspis, Europrotaspis). Губчатая ткань развита в выступающих частях панциря, а именно в корну-

альных пластинках, в дорсальных шипах и в ростре. В ростре губчатая ткань иногда развита в типичном виде в дистальной области ростра (рис. 53 А), тогда как в его проксимальной части присутствуют крупные полости, напоминающие призматические камеры (рис. 53 В). Иногда в ростре губчатая ткань может начинаться от его основания, т. е. от передней границы носовых капсул (рис. 53 С).

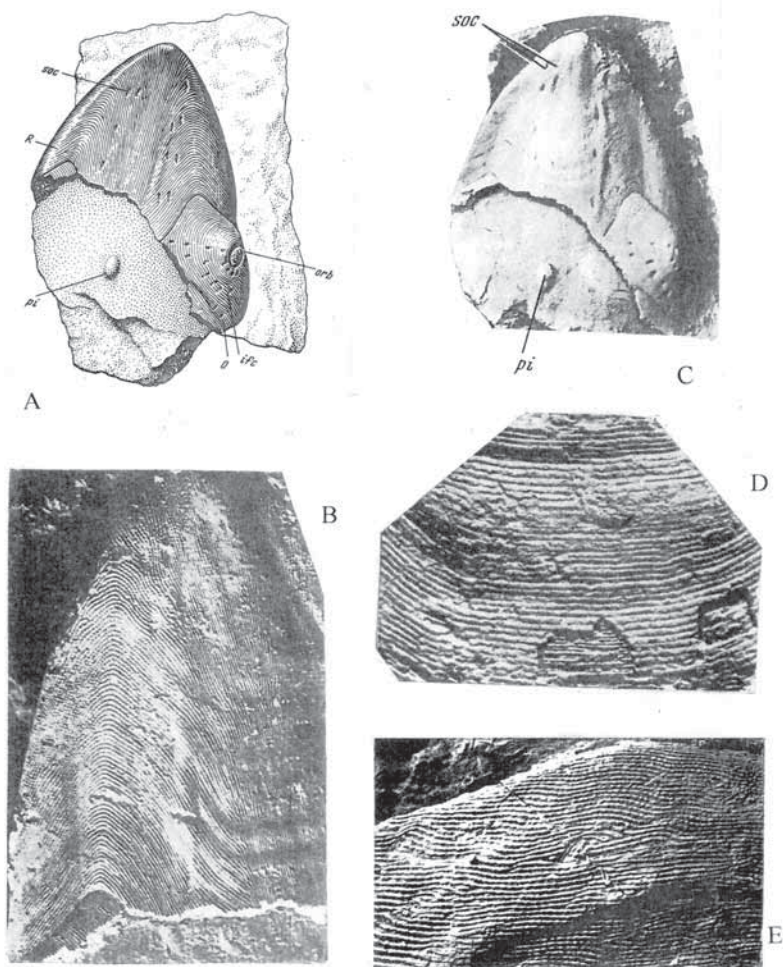


Рис. 52. Скульптура на панцирях птераспид. А – ? *Protopteraspis* sp., роstralная и орбитальная пластинки, видны поры инфраорбитального и супраорбитального сенсорных каналов. Колл. ПИН, № 2558/14 (Новицкая, 1983). В – тот же экземпляр, роstralная пластинка, х6; С – тот же экземпляр, фотография х3. Шпицберген, Лифде-фиорд; нижний девон, ?серия Ред Бей. D – *Zascinaspis heintzi* (Brotzen), скульптура из роstralной области панциря, х8. Экз. ПИН, № 3592/22; Подолия, с. Устечко; нижний девон, днестровская серия. Е – *Podolaspis lerichei* (Zuch), скульптура, х8; экз. ПИН, № 3592/75; Подолия, с. Устечко; нижний девон, днестровская серия (D, E из Новицкая, 1983). Обозначения: О – орбитальная пластинка, orb – орбита, pi – пинеальный бугорок, R – роstralная пластинка, ifc – поры инфраорбитального канала, soc – поры супраорбитального канала

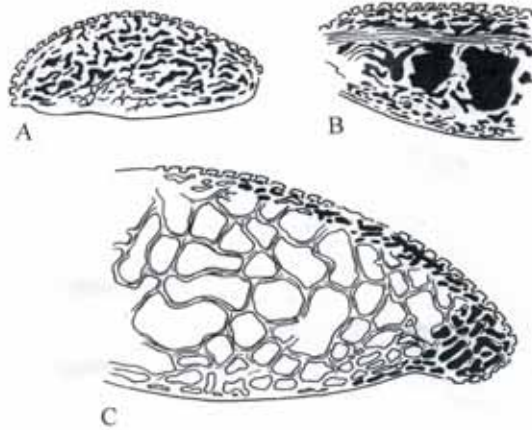


Рис. 53. Вертикальные сечения через ростр птераспид: *Althaspis sapovensis* Novitskaya (A, B) и *Dnestraspis firma* Novitskaya (C). A – вблизи переднего конца ростра; B – посередине ростральной пластинки; C – у основания ростра, вблизи передней стенки носовых капсул

Развитием губчатой ткани в выступающих частях экзоскелета птераспиды напоминают циатаспид, у которых призматические камеры ростро-дорсального диска в ростральной области также сменяются губчатой тканью. Оба типа микростроения (с призматическими камерами или с губчатой тканью) встречаются не только внутри отрядов, но и на панцире одной и той же особи. Таким образом, различия в микростроении, долгое время считавшиеся фундаментальными уже на уровне отрядов, являются в ряде случаев лишь проявлением топографической изменчивости. Вместе с тем появление губчатой ткани в выступающих частях панциря свидетельствует об определенной направленности морфогенезов в эволюции экзоскелета бесчелюстных. Повторю, что появление губчатой ткани легко объяснить как связанное с увеличением механической нагрузки на выступающие части панциря: на ростральную область головы (на ростр у птераспид), на дорсальный шип и на корнуальные пластинки. В других группах гетеростраков хорошо развита губчатая ткань формируется в среднем слое панциря тяжелых относительно малоподвижных донных форм – астраспид, эриптихийд, тессераспид, псаммостеид. В развитии экзоскелета этих групп губчатая ткань представляла собой защитную адаптацию, состоявшую в укреплении внутренней конструкции панциря.

Адаптивная направленность в сторону упрочения панциря проявляется и в отряде птераспид. Например, у *Europrotaspis*, донной и сравнительно малоподвижной птераспиды, развита типичная губчатая ткань, такая же как у псаммостеид. Губчатая ткань имеется в центральных (дорсальной и вентральной) пластинках *Althaspis*, представляющего терминальные формы в эволюции птераспид.

Если обратиться к амфиаспидам, панцирь которых, в отличие от птераспид, существенно консолидирован, то, как мы видели, в центральных пластинках амфиаспид губчатая ткань отсутствует, хотя по образу

жизни многие из них были несомненно донными (т. е. защитная функция панциря доминировала). Вместе с тем и у амфиаспид отсутствие губчатой ткани в панцире не является полным. Так, в зубах боковой каймы широких уплощенных, видимо преимущественно донных, амфиаспид (*Hibernaspis*, *Eglonaspis*, *Edaphaspis*) наблюдается двух-, трех-слойное расположение небольших камер, т. е. строение среднего слоя приближается к губчатому. Слой настоящей губчатой ткани над призматическими камерами появляется только у некоторых поздних амфиаспид (*Amphiaspis*). Развитие губчатой ткани у амфиаспид происходит параллельно с ее появлением у птераспид.

### PSAMMOSTEIFORMES. ПСАММОСТЕИДЫ

Остатки псаммостеид, за редким исключением (например, известные находки *Drepanaspis*), представлены разрозненными, обычно фрагментарными, пластинками панциря. Для работы с такими материалами существенное значение приобретает изучение микростроения (Обручев, 1964; Новицкая, 1965, 2004). Изучение микростроения бесчелюстных помогает приблизиться к пониманию механизмов ранней эволюции скелетных тканей у позвоночных животных.

По данным ряда публикаций, исследования микроструктуры псаммостеид приводят к неоднозначным мнениям относительно направлений и особенностей древних гистогенезов. Так, различны мнения относительно присутствия в некоторых первичнопримитивных тканях клеток (главным образом речь идет об аспидине), о наличии у псаммостеид эмалеподобного слоя; мнения расходятся также в вопросах происхождения дентина, аспидина, кости; в объяснениях причин гистологических перестроек в покровном и среднем слоях панциря (Gross, 1930, 1933a; Обручев, 1941; Быстров, 1955; Stensiö, 1958; Ørvig, 1958, 1961; Tarlo, 1962, 1963, 1964; Новицкая, 1965, 2004; и др.).

По материалам, хранящимся в Палеонтологическом институте РАН, микростроение исследовано у 16 видов псаммостеид, относящихся к пяти родам: *Schizosteus* (2 вида), *Русnosteus* (3 вида), *Ganosteus* (1 вид), *Psammolepis* (4 вида), *Psammosteus* (6 видов). Полученные результаты дают представление об изменениях в гистогенезах панциря; предложены объяснения причин, вызывавших замещение погруженных генераций дентиновых бугорков аспидиновыми балками (Новицкая, 1965).

В пластинках панцирей *Psammosteiformes* четко различаются три основных слоя: поверхностный, губчатая ткань среднего слоя и базальный слой (изопедин).

**Поверхностный слой**, как и у других гетеростраков, образован элементами скульптуры – гребешками и бугорками, состоявшими из дентина (за редким исключением: у *Obruchevia* дентина нет). Элементы скульптуры покрывают пластинки панциря, образуя, обычно, сплошной паркет. Форма бугорков чрезвычайно разнообразна (рис. 54). Иногда они сливаются в



длинные гребешки (рис. 55 А), иногда бугорки сравнительно далеко удалены друг от друга. Края дентиновых бугорков обычно зазубрены, но иногда образуют более или менее длинные, сложно ветвящиеся выступы (рис. 54 С). Известны удлиненные бугорки с боковыми многочисленными узкими выступами (рис. 55 В, С, D).

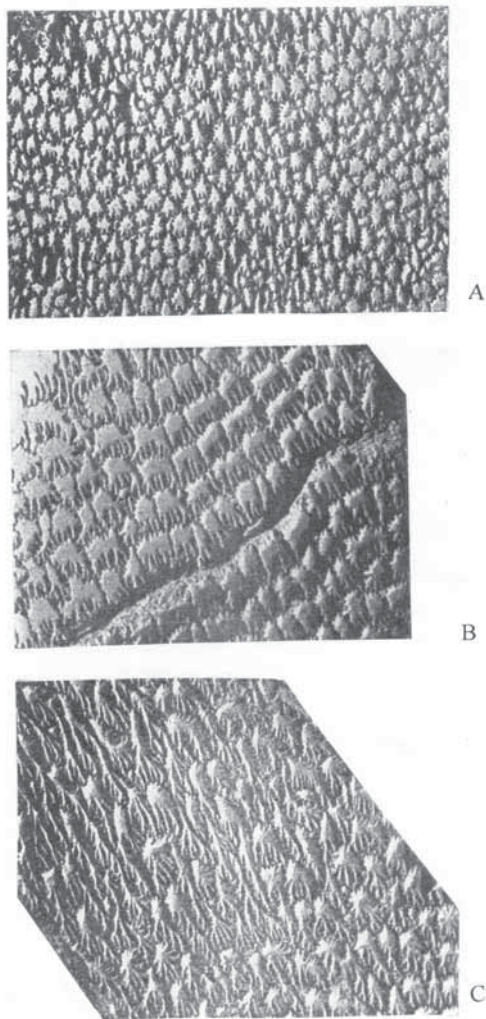


Рис. 54. Дентиновые бугорки на экзоскелете псаммостеид. Вариации на бронхиальных пластинках *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold), х6. А, С – дорсальная сторона, В – вентральная сторона (Обручев, Марк-Курик, 1965: табл. LXXXIII)

У некоторых псаммостеид скульптура имеет вид крупных звездчатых бугорков, разделенных участками, покрытыми разрозненными, но в основном мелкими бугорками (рис. 56). Такая необычная скульптура, редкая среди псаммостеид, особенно показательна как признак систематической принадлежности (например, *Ganosteus stellatus*).

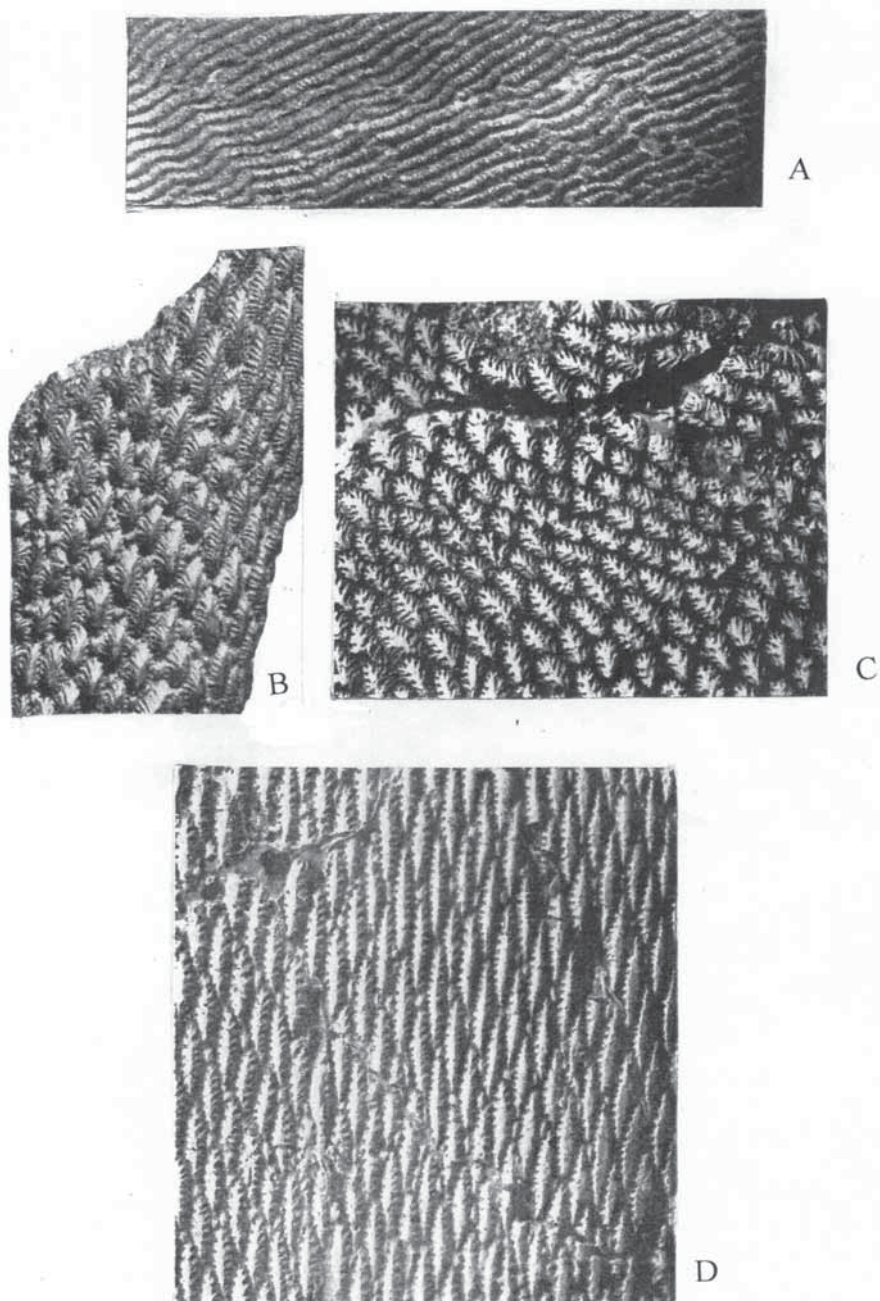


Рис. 55. Дентиновые гребешки и бугорки на экзоскелете псаммостеид. А – *Psammosteus bergi* (Obruchev). Гребешки бронхиальной пластинки, х6. В – *Psammosteus praecursor* (Obr.). Коньковая чешуя, х6. С – *Rynosteus tuberculatus* (Rohon), коньковая чешуя х6; D – то же, х6 (Обручев, Марк-Курик, 1965: табл. LXIII – А; табл. LXVIII – В, табл. XXX – С, D)

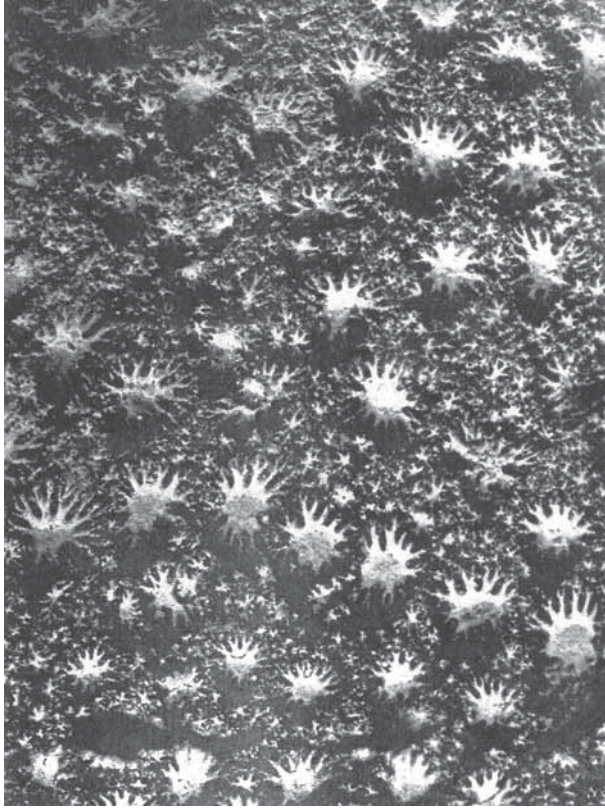
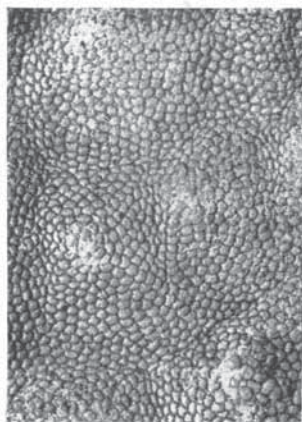


Рис. 56. Звездчатые дентиновые бугорки на бранхиальной пластинке *Ganosteus stellatus* Rohon, x6 (Обручев, Марк-Курик, 1965: табл. XXXII)

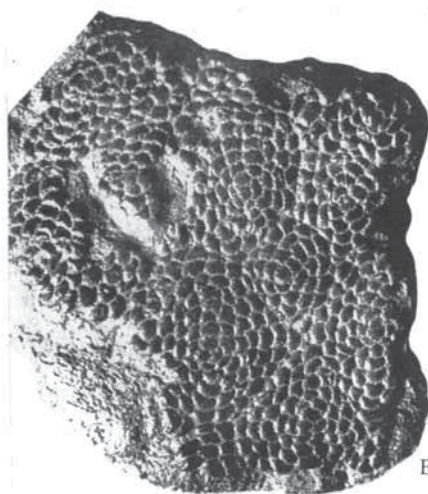
Дентиновые бугорки псаммостеид нередко образуют тессеры, имеющие центральный бугорок, часто не отличающийся формой или размерами от остальных. Бугорки вокруг него составляют кольца, которых обычно насчитывается от трех-четырех до пяти-семи (*Psammolepis* Agassiz, *Psammosteus* Agassiz) (рис. 57).

История исследований дентина у псаммостеид, начатая Пандером (Pander, 1857), сравнившим его с тканью, описанной в зубах высших позвоночных (Owen, 1840–1845), и признавшим ее такой же, как у последних, внесла большой вклад в понимание и прослеживание гистологической составляющей в эволюции позвоночных. Одним из спорных вопросов остается присутствие над слоем дентина другой твердой, эмалеподобной ткани, часто изображаемой как светлая лента над дентиновым бугорком. Такая лента видна в поляризованном свете. Однако по данным Тарло (Tarlo, 1960 b), в обычном свете на хорошо сохранившихся экземплярах псаммостеид в этой области заметны очень тонкие терминальные веточки ветвящихся дентинных канальцев (Tarlo, 1964) (рис. 58 В, С), т. е. светлый слой относится к дентину. Выяснено, что панцири палеозойских псаммостеид можно декальцинировать и изучать с помощью современных гистологических методов. Непосредственное сравнение дентиновых бугорков псаммостеид и зубов современного человека показало, что

дентиновые бугорки бесчелюстных являются зубоподобными (зубовидными) структурами (Tarlo, 1964) и что дентин в бугорках псаммостеид не отличается от той же ткани в зубах человека (Tarlo, 1962b, Tarlo, 1964). У псаммостеид и у человека дентин имеет один и тот же состав (mineralogical composition), сходное расположение дентинных канальцев, у псаммостеид и у человека в нем присутствуют линии нарастания. В качестве отличий указываются очень незначительные: дентинные канальцы у псаммостеид обычно несколько короче, чем у человека; они менее тесно расположены у псаммостеид. Как отмечается, дентиновые бугорки псаммостеид не имеют эмалевого слоя (в отличие от зубов человека). Последнее, по Tarlo, означает, что дентин псаммостеид выходил на поверхность (the dentin was exposed at the surface) (Tarlo, 1964). Изучением в электронном микроскопе установлено, что в панцирях псаммостеид органическое вещество дентина хорошо сохранилось и что оно имеет тот же состав, что и в современном материале (там же).



A



B

Рис. 57. Тессеры в экзоскелете псаммостеид. А – *Psammolepis* sp., тессеры средней пластинки, х6; В – *Psammosteus* sp., тессеры х6 (Обручев, Марк-Курик, 1965: табл. LXVI)

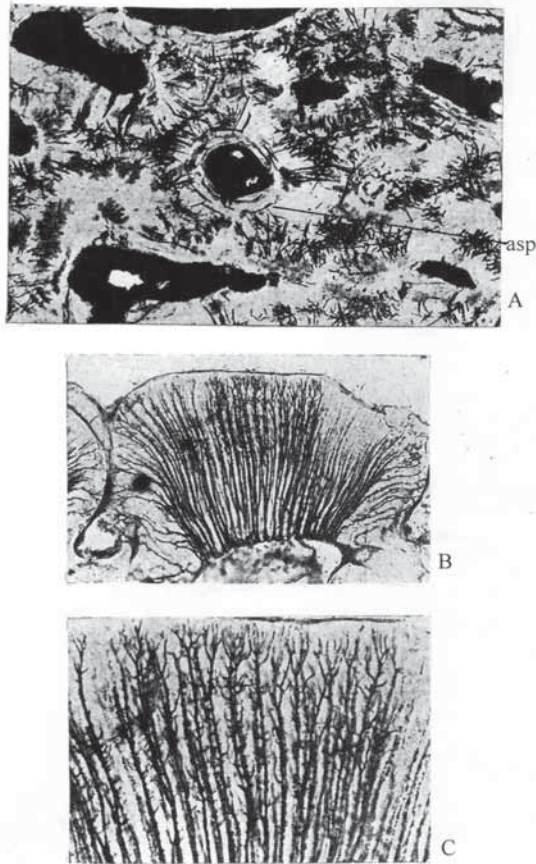


Рис. 58. Аспидин и дентин. А – в аспидине видно беспорядочное (random – случайное) расположение следов аспидиноцитов в трабекулах и расположение колец аспидонов, х60. В – вертикальное сечение через дентиновый бугорок *Tartuosteus maximus* Mark, видны дентинные каналцы, х120; С – то же самое, х250 (L.B. Halstead Tarlo, 1964: Pl. VI, fig.1 – А, Pl.X, fig. 4, 6 – В, С). Обозначение: asp – аспидон

То обстоятельство, что дентин у псаммостеид непосредственно соприкасался с внешней средой, приводит некоторых авторов к выводу, что он вел себя во многом сходно с кожей; так, он мог залечивать поврежденные участки. Примеры залечиваний хорошо известны у гетеростраков, в частности, у псаммостеид.

Эруптивный дентин. На материале по *Traquairaspis* (Heterostraci) Гроссом (Gross, 1961) описан вторичный дентин, образующий бугорки второй генерации, помещающиеся на первоначальном слое бугорков. Для такого вторичного дентина Гроссом (Gross, 1930) ранее был предложен термин “wucherdentin” (от нем. wuchern – буйно разрастаться, быстро расти). Позднее такой тип дентина был назван Тарло (Tarlo, 1961, 1964) эруптивным (eruptive – изверженный, иногда – напоминающий сыпь). Как отмечено Тарло (Tarlo, 1964), в случае, описанном Гроссом (связавшим появление второй генерации бугорков с резорбцией) в действительности

образование второй генерации не было вызвано резорбцией нижнего слоя дентиновых бугорков. Гладкая поверхность бугорков нижнего слоя свидетельствует о том, что они были стёрты, изношены (wear down) и, по мнению Тарло (Tarlo, 1964), это стимулировало эпидермис распространиться поверх стёртой площадки и вызвать образование второй генерации дентиновых бугорков. Таким образом, появление новой генерации дентиновых бугорков на поверхности панциря необязательно связано с его внутренней перестройкой. Появление новой генерации могло быть результатом внешнего воздействия (например, стирания поверхности дентиновых бугорков), вызывавшего защитную реакцию.

На поверхности панциря псаммостеид нередко встречаются «волдыри» (“blisters”) эруптивного дентина, в которых вторичные бугорки образуют группы – своеобразные «заплаты» (patches) (Tarlo, 1964, со ссылками на Gross, 1935; Heintz, 1957, Stensiö, 1958 и др.). Такие блистеры исследованы мной на материале по *Psammolepis paradoxa* Agassiz (Новицкая, 1965). Толщина панциря этих псаммостеид 3,5 – 9 мм. Дентиновые бугорки довольно крупные, округлые или округло-четырёхугольные, с одной, реже, с несколькими пульпарными полостями. Наросты вторичных дентиновых бугорков имеются на поверхности спинных, брюшных и бронхиальных пластинок (рис. 59 А). На шлифах, сделанных через центральные пластинки с блистерами видно, что дентиновые бугорки нижнего ряда в той или другой степени резорбированы (рис. 59 В). Следы резорбции видны в различных частях бугорков. Резорбции подверглись также ближние балки аспидинового слоя. Резорбированность нижней (ранее возникшей) генерации дентиновых бугорков хорошо видна на одном из шлифов через бронхиальную пластинку *Picnosteus tuberculatus* (Rohon) (рис. 60 В).

В исследованиях генераций дентиновых бугорков особое место среди псаммостеид занимает *Ganosteus stellatus* Rohon. Интерес к нему вызывает его особенность, состоящая в том, что поверхность панциря этого вида псаммостеид покрывают одновременно очень крупные дентиновые бугорки и разноразмерные, в основном мелкие, бугорки (рис. 56). В этом случае присутствие на поверхности панциря скульптурных бугорков различного размера, появившихся по-видимому в разное время, может быть объяснено как обычное естественное состоянием, не зависящее от каких-либо особых внешних воздействий.

Ганостеусы обладали мощным, для бесчелюстных, панцирем, достигавшим 1 см в толщину. На вертикальном шлифе (рис. 61 А) видны крупные звездчатые дентиновые бугорки иногда сидящие один на другом. Значительную часть массы такого бугорка составляют аспидиновые балки, разделенные узкими извилистыми полостями (рис. 61 А, рис. 62). Толщина дентинового колпачка составляет около 1/3 от всей толщины бугорка (рис. 61, 62). Дентиновые каналцы расположены пучками. Под слоем крупных звездчатых бугорков различаются одна, реже две, генерации мелких дентиновых бугорков (рис. 60 В, 61 В, 62). Бугорки нижних слоев в различной степени резорбированы. Существование нескольких генераций дентиновых бугорков в центральных пластинках (дорсальной, вентральной) не связано

с наростами (блистерами) или какими-нибудь повреждениями, или отклонениями от нормы. Их присутствие может быть обнаружено в любом месте пластинки. Это означает, что появление новых генераций дентиновых бугорков у *Ganosteus stellatus* происходило по мере роста и утолщения пластинок панциря. Подобный процесс происходил и у рыб (*Arthrodira*) (Tarlo, 1964).

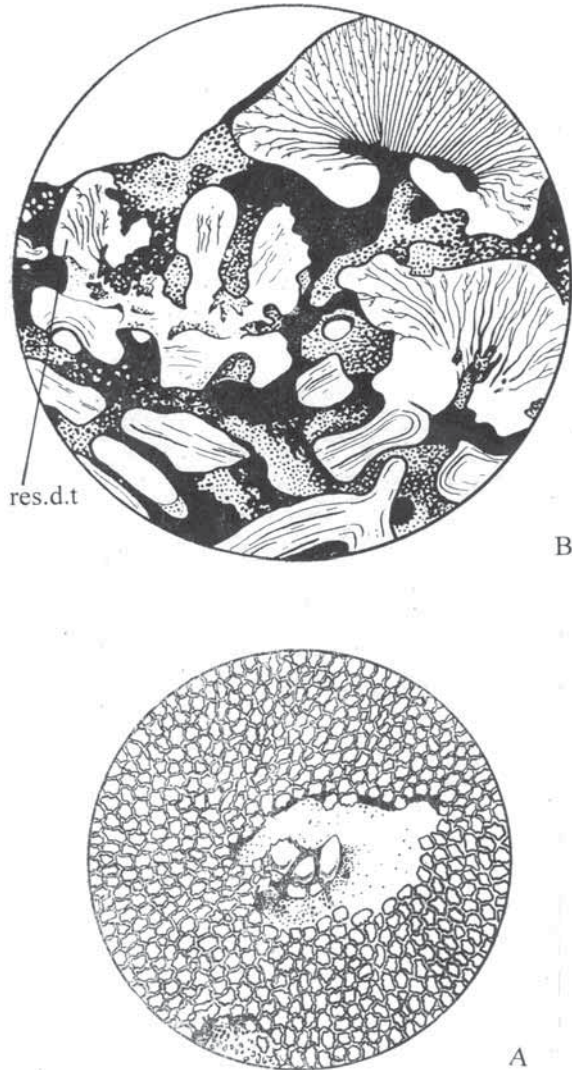


Рис. 59. Генерации дентиновых бугорков на панцире *Psammolepis paradoxa* Agassiz. А – вторичные дентиновые бугорки на краю участка с «разъединенной» скульптурой, х16, В – резорбция дентиновых бугорков первой генерации, х150 (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Обозначение: res.d.t. – резорбированные бугорки первой генерации

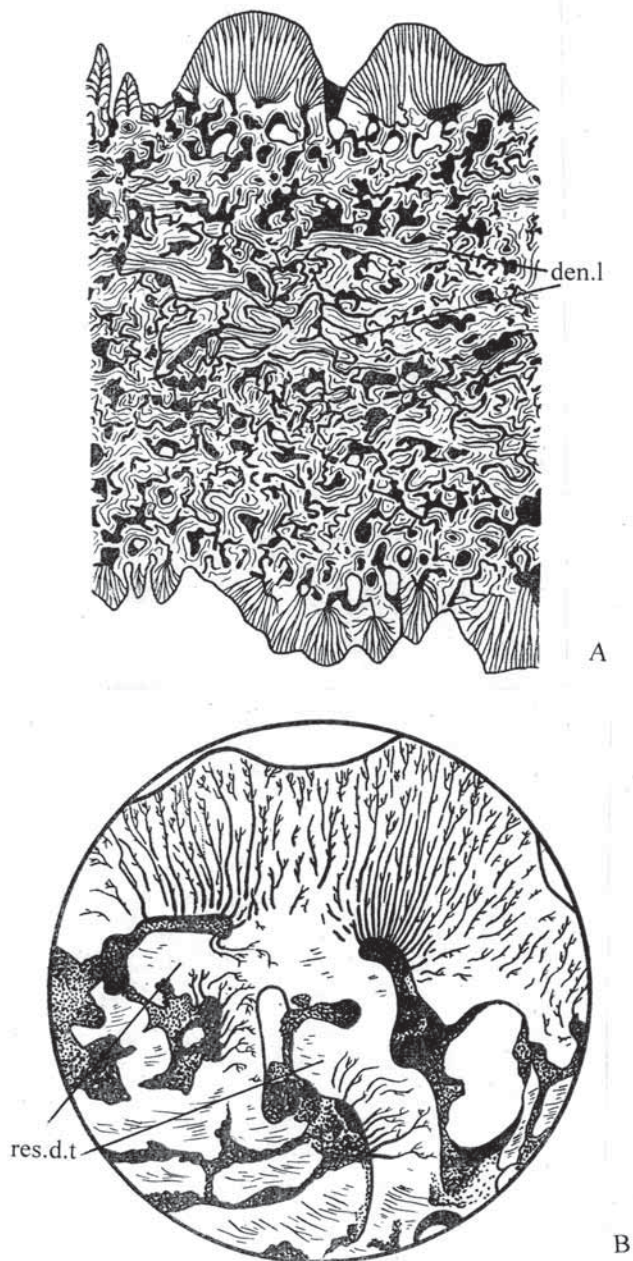
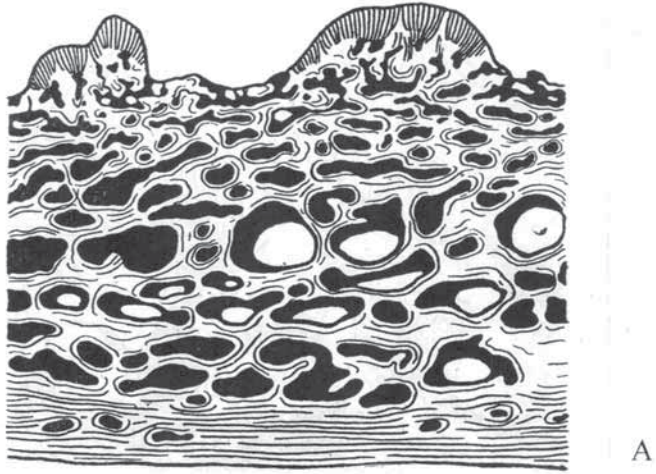


Рис. 60. Вертикальные шлифы через бранхиальную пластинку *Runcosteus tuberculatus* (Rohon). А – вертикальный шлиф, x32; В – остатки резорбированных дентиновых бугорков под бугорками новой генерации, x150 (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Обозначения: den. 1 – плотный слой (уплотненная прослойка), res.d.t – остатки резорбированных дентиновых бугорков





A



B

plon.d.t

Рис. 61. Вертикальные шлифы через среднюю пластинку *Ganosteus stellatus* Rohon. А – шлиф через пластинку,  $\times 16$ ; В – две генерации дентиновых бугорков в средней пластинке (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Обозначение: plon.d.t – погруженные дентиновые бугорки

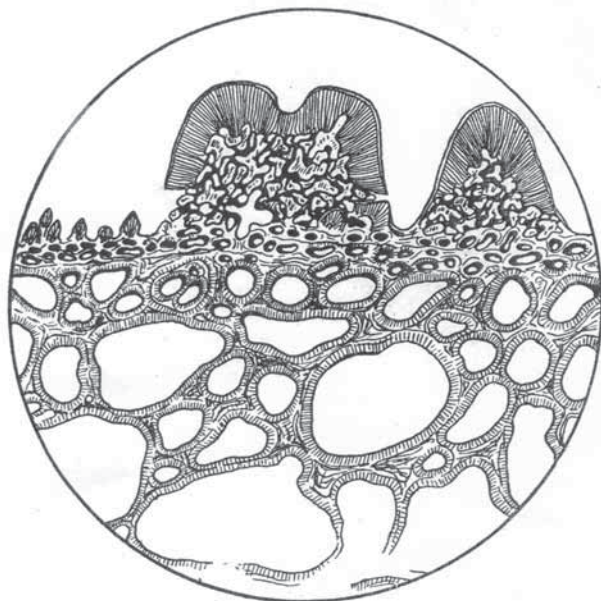


Рис. 62. Вертикальный шлиф через верхнюю часть бранхиальной пластинки *Ganosteus stellatus* Rohon, x16 (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Разрез проходит через крупные звездчатые и мелкие дентиновые бугорки

Относительно адаптивного значения эруптивного дентина существует несколько мнений. Появление эруптивного дентина связывают с патологическими условиями или повреждениями (Gross, 1935). Образование блистеров считают также и обычным (нормальным) результатом роста последовательных генераций дентиновых единиц (Ørviq, 1961). Существуют представления, соединяющие оба предыдущих мнения. Вторичные дентиновые бугорки объединяются как продуцировавшиеся в ответ на некоторые внешние раздражения, в том числе, возможно, химического происхождения. В эволюции позвоночных такой тип восстановления покровов мог использоваться как нормальный способ замены дентиновых бугорков и других дермальных единиц (Bystrow, 1939). Например, известны данные о панцире артродиры (панцирные рыбы), у которой второй слой бугорков полностью покрывает первый слой стертых бугорков (Tarlo, 1964; White, 1952).

Таким образом, обобщая сказанное, можно сделать вывод: появление новых генераций дентиновых бугорков могло быть естественной сменой элементов покровного слоя по мере роста пластинок панциря и, вместе с тем, новые дентиновые бугорки могли появляться в ответ на местные (локальные) повреждения или раздражения верхнего слоя экзоскелета.

*Плеромический дентин.* Этот тип вторичного дентина выделен Тарло и Тарло (Tarlo L.V. and Tarlo V.J., 1961) под названием плеромический (pleromic or infilling от англ. fill – пломбировать), пломбирующий дентин. Разновидность плеромического дентина установлена на материале по псаммостеидам среднего и верхнего девона. В отличие от обычного дентина, образующего скульптурные бугорки, плеромический дентин содер-

жит только немногие дентинные каналцы с немногими плохо развитыми латеральными веточками (Tarlo, 1964). Канальцы плеромического дентина распространяются по пространствам (полостям) в твердых тканях (в аспидине) (рис. 63). Появление такого пломбирующего дентина характерно для пластинок панциря, подвергавшихся постоянной длительной абразии. Например, для выпуклой части вентральной пластинки псаммостеид, для концов и антеровентральной области их бранхиальных пластинок (рис. 63). И вентральная пластинка, и бранхиальные пластинки стирались во время питания псаммостеид на дне. **Средний слой** панциря состоял из аспидина, образующего губчатую ткань. Ее мелкоячеистый (верхний) слой и крупноячеистый (нижний) переходят один в другой постепенно (рис. 61 А) или между ними видна отчетливая граница. Она может быть особенно заметна в области тессер (рис. 64). В нижней части крупноячеистого слоя нередко видна уплотненная прослойка, состоящая из плотно налегающих одна на другую аспидиновых балок (рис. 60 А, 65, 66 В). Балки расположены в основном горизонтально и параллельно друг другу. На сделанных шлифах крупные полости в уплотненной прослойке отсутствуют (рис. 60 А, 65, 66 В), тогда как в верхней части пластинок панциря и в нижнем, изопединовом, слое они сохраняются (рис. 65). Возможно, образование уплотненной прослойки связано с условиями фоссилизации. Если в ее процессе на пластинки панциря оказывалось какое-то существенное давление, то сравнительно высокие и тонкие стенки крупноячеистой губчатой ткани могли легко ломаться и складываться одна на другую, образуя уплотненный слой, не содержащий полостей (рис. 65). То же самое, по-видимому, могло происходить и в бранхиальных пластинках (рис. 60 А, 66 В).

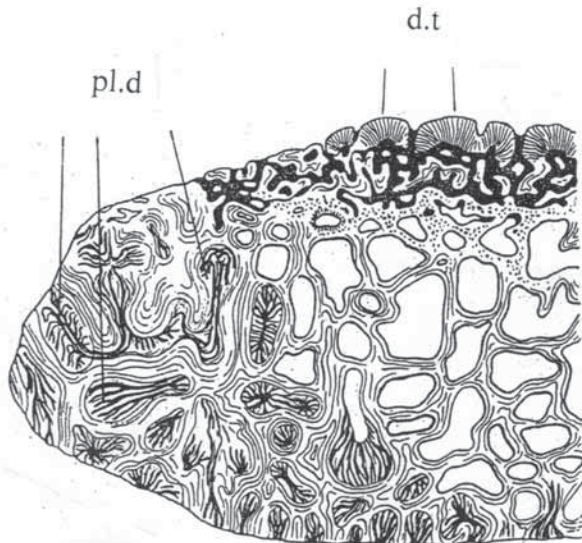


Рис. 63. Запломбированный плеромическим дентином стертый конец бранхиальной пластинки *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold) (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Обозначения: d.t – дентиновые бугорки, pl.d – плеромический дентин

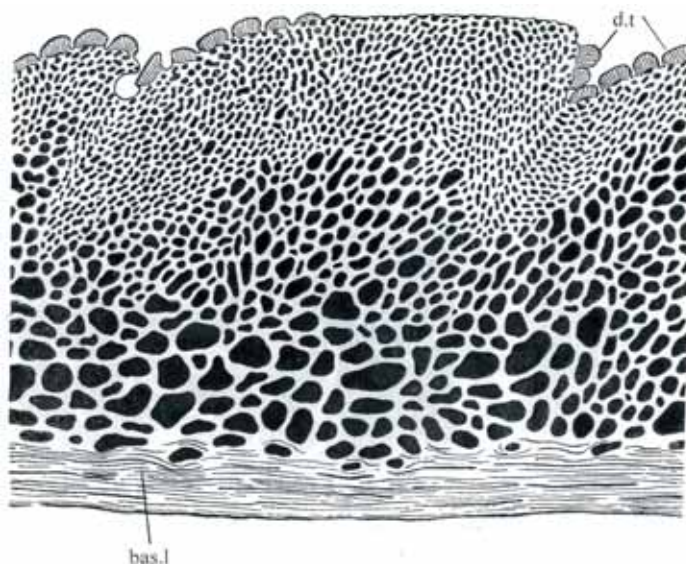


Рис. 64. Вертикальный шлиф через тессеры *Psammolepis abavica* Марк-Курик (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Обозначения: bas.l – базальный слой, d.t – дентиновые бугорки

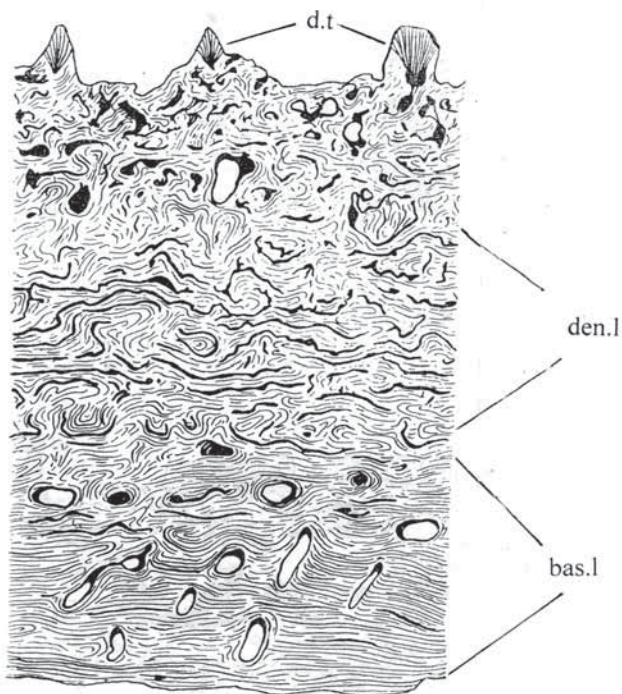


Рис. 65. Вертикальный шлиф через среднюю пластинку *Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Обозначения: bas.l – базальный слой, d.t – дентиновые бугорки, den.l – плотный слой (уплотненная прослойка)

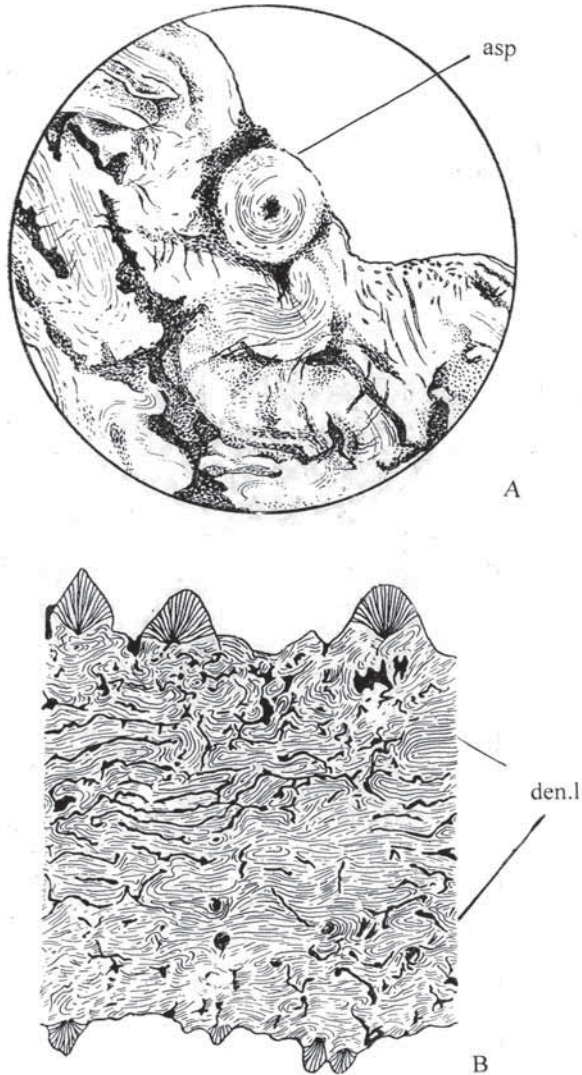


Рис. 66. Вертикальный шлиф через уплотненную прослойку в панцире *Psammolepis paradoxa* Agassiz и через бронхиальную пластинку *Pycnosteus pauli* Mark. А – *Psammolepis paradoxa* Agassiz, x150; В – *Pycnosteus pauli* Mark, x32 (Новицкая, 1965 – в Обручев, Марк-Курик, 1965). Обозначения: asp – аспидон, den.l – плотный слой (уплотненная прослойка)

В среднем слое аспидин образует сливающиеся между собой трабекулы. Вокруг полостей слои аспидина располагаются иногда концентрически, сходно с остеонами кости. Для этих образований введен термин «аспидоны» (Gross, 1961) (рис. 66 А). В трабекулах имеются беспорядочно расположенные веретеновидные структуры. В пределах аспидонов такие структуры также замечены.

В исследованиях многих авторов отмечается, что в панцире псаммостеид (и гетеростраков в целом) отсутствуют клетки (Stensiö, 1927; Gross, 1930,

1935; Ørvig, 1958 b; Bystrow, 1955). Но по мнению Тарло (Tarlo, 1963 a), упомянутые веретенovidные структуры в аспидине могут быть объяснены именно как маркирующие местоположение клеток, для которых предложено название аспидиноциты (там же). Они должны были участвовать в образовании органического вещества ткани (аспидина) перед обызвествлением и должны были остаться в «ловушке» твердой ткани после обызвествления (Tarlo, 1964). Веретенovidные структуры были идентифицированы и как шарпеевы волокна, но эта версия не признана правильной (подробнее: Tarlo, 1964).

Исследователями, изучавшими аспидиновую составляющую экзоскелета псаммостеид и *Heterostraci* в целом, отмечаются различия в строении аспидина. Они проявляются иногда на родовом уровне у псаммостеид. Например, у *Ganosteus stellatus* в трабекулах и кольцах, окружающих аспидоны, заметны очень тонкие каналцы (возможно, отмечающие местоположение отростков – аспидинобластов), но следы самих клеток не обнаружены. Есть сообщение о вариации аспидина, сходного с тканью, развитой в бугорках *Astraspis*, найденного в отложениях ордовика. Эта разновидность ткани была отнесена к дентину, а затем к аспидину (Ørvig, 1951, 1958 a). Такая же разновидность аспидина обнаружена у *Obruchevia* [*Aspidosteus*] (Tarlo, 1964). То есть в строении аспидина – одной из древнейших скелетных тканей позвоночных имелась заметная неустойчивость.

**Базальный слой** у псаммостеид, как и у других гетеростраков, состоит из плотно налегающих одна на другую пластин аспидина. Обычно в них заметны беспорядочно расположенные отверстия каналов (рис. 61 А, 64, 65). Толщина базального слоя может быть от небольшой (рис. 61 А, 64) до значительной (рис. 65). Строение базального слоя является постоянным, практически не меняющимся в различных группах *Heterostraci*. Этот слой развивается на внутренней поверхности пластинок панциря. В пластинках, имеющих две наружные поверхности, например, бранхиальные пластинки, базальный слой не развивается: бранхиальная пластинка состоит из верхнего и нижнего покровных (скульптурных) слоев, а также из слоя между ними (рис. 60 А, 66 В).

\* \* \* \*

К числу важнейших проблем, изучаемых на экзоскелете *Agnatha*, относится происхождение основных скелетных тканей позвоночных животных: дентина, аспидина и кости. Одна из гипотез состоит в следующем (Tarlo, 1964). На материале по ордовикскому *Eriptychius* сделан вывод, что дентин в скульптурных бугорках и подстилающей аспидин состояли из бесклеточной обызвествленной субстанции. Различия между дентином и аспидином в этом случае только в том, что в дентиновых бугорках есть короткие каналцы, маркирующие отростки клеток, производивших субстанцию, тогда как в подстилающей ткани нет таких структур. Отсутствие клеток в аспидине объясняется тем, что отростки клеток и сами клетки перерабатывались (*retreated*) перед обызвествлением. Предполагается, что обе ткани (дентин и аспидин) могли быть на этой стадии бесклеточными, хотя здесь же отмечается, что очень редко в аспидине *Eriptychius* видны веретеновидные участки, указывающие на то, что попадание клеток в обызвествлявшуюся ткань было возможно. Предполагается, что дентин и аспидин это две вариации одной и той же базовой примитивной обызвествленной ткани – возможно, очень примитивного аспидина, который дифференцировался в соответствии с его положением во внешних покровах животного.

Очень различно интерпретировалась ткань в бугорках ордовикского *Astraspis* (*Heterostraci*). Одни и те же структуры в этой ткани трактовались как сходные с шарпеевыми волокнами и как тонкие дентинные каналцы. Однако каналцы у *Astraspis* немного тоньше, они более тесно расположены, чем дентинные каналцы, и более близки к тонким каналцам, известным в некоторых типах аспидина (Tarlo, 1964). Вместе с тем, как сообщает этот же автор, аспидин под бугорками *Astraspis* включал очень немного таких каналцев и это указывает, что обызвествленная ткань в бугорках вероятно ближе к дентину, чем к аспидину.

Приведенные примеры уже дают представление о том, насколько противоречивы и недостаточно убедительны определения вариаций скелетных тканей у древнейших позвоночных и насколько зыбки попытки отнести их к определенным, более точно диагностированным скелетным тканям (к дентину, аспидину) более поздних палеозойских бесчелюстных.

Из известных результатов палеогистологических исследований, достаточно вероятны, по-видимому, следующие выводы, сделанные Тарло (Tarlo, 1964) на основе собственных работ и многих литературных данных. Кость едва ли является базовой обызвествленной тканью, из которой эволюционировали все другие ткани. По Тарло, такая возможность отрицается и предлагается: в качестве более вероятного (и понятного) варианта считать твердые ткани позвоночных произошедшими от очень примитивного типа аспидина, образовавшего в коже фосфатный запас (Pautard, 1962; Tarlo, 1963b; Westoll, 1963). Развитие аспидина может быть объяснено как направленное к состоянию, приближающемуся к настоящей кости. В то же время из первоначальной базовой ткани могли дифференцироваться различные типы дентина (Tarlo, 1964). К сходному выводу приводят данные, полученные на материале по *Syathaspidiformes*.

На тонких пластинках циатаспид (*Syathaspis* cf. *acadica*, *Allocryptaspis laticostata*), отвечающих ранним этапам формирования панциря в онтогенезе, Денисон (Denison, 1964) отмечает вокруг межреберного желобка тонкую пластинку аспидина непрерывно переходящую в пластинку дентина смежного скульптурного гребешка. Это дает основание считать, что обе пластинки образовались одновременно и отличаются только присутствием или отсутствием дентинных канальцев (Denison, 1964, отчасти со ссылкой на Gross, 1961).

Такие примеры, безусловно, поддерживают гипотезу о близости дентина и аспидина, хотя вопрос о времени их появления в эволюции (что раньше?) остается открытым.

## СЕЙСМОСЕНСОРНАЯ СИСТЕМА ГЕТЕРОСТРАКОВ (HETEROSTRACI)

Сейсмосенсорная (также называемая сенсорная) система бесчелюстных, а именно диплорин (*Diplorhina*: *Heterostraci*), сопоставима с системой боковой линии рыб. В сравнительно-морфологическом аспекте ее исследования начались в работах Э. Стеншё (Stensiö, 1926), анализировавшего сенсорные линии гетеростраков (*Pteraspis* и *Poraspis*) и миноги. Позднее Г. Сёве-Сёдерберг (Säve-Söderbargh, 1941) предложил гипотезу о выводимости разнообразия сенсорной системы низших позвоночных из состояния сенсорной системы, близкого к системе гетеростраков. Сравнительно-морфологические исследования гетеростраков и низших позвоночных с привлечением эмбриологических данных проведены Н. Хольмгреном (Holmgren, 1940, 1942). Однако возражения вызывает использование им, в качестве типичных гетеростраков, птераспид – группы уже достаточно специализированной сравнительно, например, с более простыми циатаспидами (*Syathaspidiformes*). Нельзя назвать убедительным и использование Хольмгреном современных миног (*Petromyzontidae*) как сравнительного материала, своеобразного ключа, в интерпретации сейсмосенсорной системы гетеростраков. Исследования многих авторов, главным образом данные, полученные в последние годы, показали, что в строении головы гетеростраков отсутствуют специализации циклостом (A. Heintz, 1962; Tarlo, 1961, Whiting Halstead Tarlo, 1965; Новицкая, 1983, 2002, 2004, 2015a, 2015b; Novitskaya, 1981, 1993, 2015; Новицкая, Каратаютё-Талимаа, 1986 и др.).

Уже отмечалось, что среди гетеростраков относительно примитивной группой являются циатаспиды. Не только существенными, но и фундаментальными признаками строения они (как и другие *Heterostraci*) близки к современным акулам (см. главу о внутреннем строении бесчелюстных).

Далее сейсмосенсорные каналы циатаспид (*Heterostraci*) будут интерпретированы на основе состояний, наблюдаемых в онтогенезе акул. Конеч-



но, при этом возникают трудности, обусловленные другой дифференциацией скелета головы гнатостом, вызванной образованием челюстей. Какой-то элемент гипотезы сохраняется в объяснениях иннервации сейсмочувствительных каналов гетеростраков. (Этот вопрос рассматривается в главе о головном мозге и краниальных нервах гетеростраков).

Исследователями бесчелюстных, в том числе занимавшимися сравнительной эмбриологией, признается гомологичность некоторых сейсмочувствительных линий гетеростраков и низших челюстноротых (Säve-Söderbergh, 1941; Holmgren, 1942; Stensiö, 1958, 1964; Denison, 1964). Выводы основаны на сравнении сенсорных каналов гетеростраков (главным образом птераспид) и относительно высокоорганизованных групп рыб – кистеперых и лучеперых. При таком выборе сравниваемых групп сопоставление оказывается во многом спорным. Этим вызывается необходимость привлечения других, менее специализированных, групп рыб. Мной сделано сравнение гетеростраков, прежде всего *Syathaspidiformes*, с эмбриональными и дефинитивными стадиями современных акул (*Elastobranchii*) (Новицкая, 1983, 2004). Анализ результатов сравнения будет дан в этой главе.

### СΥΑΤΗΑΣΠΙΔΙΦΟΡΜΕΣ. ЦИАТАСПИДЫ

Сенсорные каналы находятся в среднем слое панциря, открываются на его поверхности порами. Нередко на поверхности панциря развиты сенсорные борозды. Обычно сенсорные каналы имеют меньший диаметр, чем призматические камеры канцелярного слоя, располагаются между поверхностным и канцелярным слоями, или между ретикулярным и канцелярным, или между призматическими камерами канцелярного слоя. Довольно редко, если диаметр каналов достаточно большой относительно высоты призматических камер, то расположение каналов может быть отчетливо видно в скульптуре панциря (рис. 67 А). На поверхности дентиновых гребешков поры каналов, иногда образуют двойной ряд (рис. 40 С). В формировании кожного скелета сенсорные каналы циатаспид по-видимому оказывали влияние на расположение дентиновых гребешков на поверхности панциря. Об этом свидетельствует расположение дентиновых гребешков вдоль сенсорных линий: последние иногда окаймляются с одной или с обеих сторон дентиновыми гребешками. Иногда гребешки оканчиваются, окаймляя сенсорные поры, или включают их и продолжают дальше (например, у *Liliaspis*: рис. 40 С, рис. 67 А).

**На ростродорсальном щите** сенсорные каналы (и борозды) образуют продольные и поперечные ряды (рис. 67). Супраорбитальные каналы (soc) следуют из пинеальной области к антеролатеральным углам щита, расходясь по отношению друг к другу очень слабо, почти незаметно (рис. 68 А, С), но могут расходиться вполне отчетливо (рис. 67 А – С, рис. 68 D). Позади супраорбитальных расположены две пары продольных каналов – медиальная и латеральная (mdl,

1d1, рис. 67, 68). Медиальная пара нередко прослеживается вплоть до заднего края дорсальной пластинки, латеральная иногда оканчивается в бранхиальной области или впереди нее (Denison, 1964; Новицкая, 1983). Каналы непрерывны или прерывисты (рис. 68 С, D; В). Продольные дорсолатеральные каналы (1d1) образуют одну линию с инфраорбитальными каналами, помещающимися позади орбит (ifc, рис. 68). На дорсальной стороне панциря инфраорбитальные каналы нередко соединяются с супраорбитальными каналами поперечной супраорбитальной комиссурой (рис. 67, рис. 68 D, cm.so). Эта комиссура может отсутствовать (*Archegonaspis*, *Ptomaspis*, *Americaspis*). Между продольными каналами имеются поперечные комиссуры, обычно четыре пары. В редких случаях может развиваться препинеальная комиссура (рис. 68 D, cm.pp). Описанное состояние сейсмоденситивной системы является вполне типичным для циатаспид, хотя нередко встречаются и отклонения. Так, на одной и той же пластинке могут присутствовать и каналы, и борозды (*Liliaspis*); борозды известны также на вентральной пластинке у *Anglaspis* (Kiaer, 1932). У *Liliaspis*, найденного в нижнедевонских отложениях предполярного Урала, на дорсальной стороне панциря борозды образуют продольные дорсолатеральные линии (рис. 67 А, В, 1d1), инфраорбитальные линии (ifc), латеральные участки супраорбитальных комиссур и четвертой пары дорсолатеральных поперечных комиссур. Взаимный переход борозды и канала осуществляется в одной и той же сенсорной линии. Такое состояние системы боковой линии известно среди рыб (*Placodermi*, *Crossopterygii*, *Elasmobranchii*).

У *Syathaspisidiformes* типичная схема сейсмоденситивных каналов может усложняться, что выражается в появлении коротких веточек на основных линиях (некоторые виды *Poraspis*). Известно появление хорошо выраженного непарного постеродорсального канала (*Liliaspis*: рис. 67 А, В, cpd). Он представляет собой заднее продолжение слившейся третьей пары поперечных комиссур. Этот центральный постеродорсальный канал прослеживается на панцире до его заднего края. Подобный канал неизвестен в других группах гетеростраков. Но слияние последних пар поперечных комиссур, образующих короткий, направленный назад выступ, отмечается у некоторых видов *Poraspis* (*P. subtilis*, *P. cf. elongata*: Kiaer Heintz, 1935). Возможно, такой выступ можно расценить как начальную стадию формирования центрального постеродорсального канала, хотя (насколько это известно) его дальнейшее развитие у *Poraspis* не происходит.

Особенно разветвленной сетью сейсмоденситивных каналов обладали иррегуляреаспиды (*Irregulareaspidae*). Для них характерно появление беспорядочно анастомозирующих коротких веточек, отходящих от основных каналов (рис. 69). Сеть каналов покрывает поверхность панциря. В препинеальной области образуется или густое сплетение каналов (*Irregulareaspis*: рис. 69 В), или на основных каналах возникают дополнительные ветвящиеся каналы (Denison: рис. 69 А).

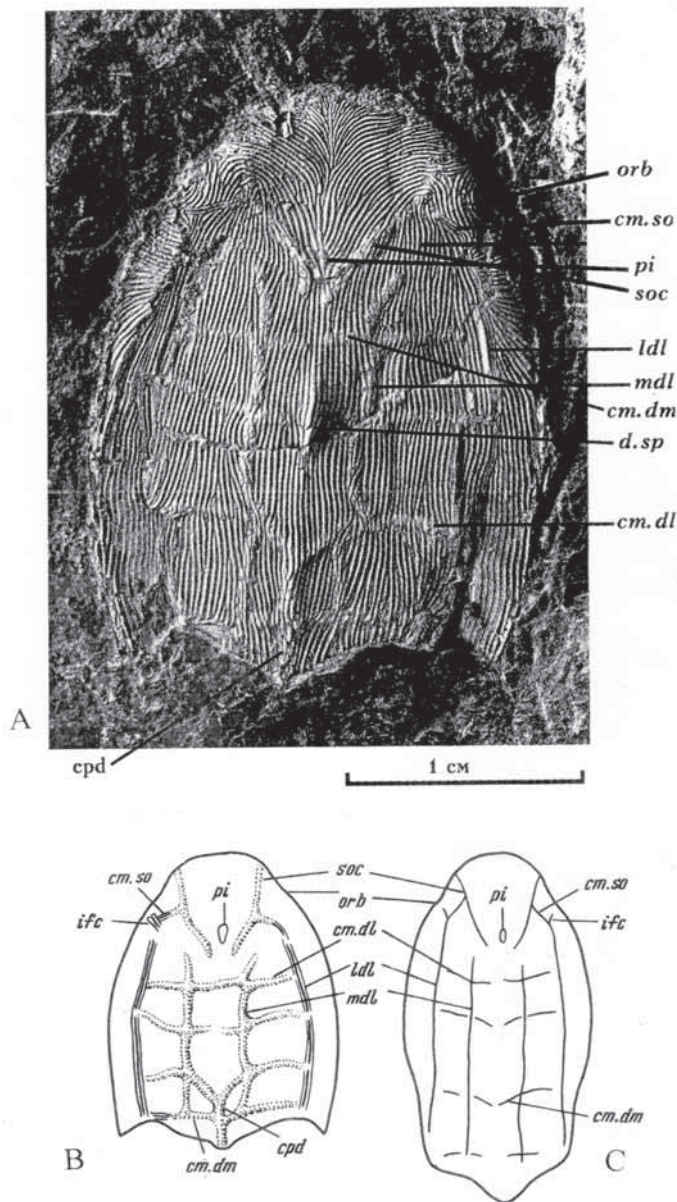


Рис. 67. Сенсорные каналы и борозды на дорсальной стороне панцирей цитатаспид. А – *Liliaspis philippovae* Novitskaya (голотип, ПИН, № 3198/1). Р. Уса, Полярный Урал, Россия; лохков, нижний девон. В – то же самое (схема), С – *Pogaspis Polaris* Kiaer (обобщено по шпицбергенскому материалу, колл. ПИН, № 2558). Обозначения: *cm.dl* – поперечные дорсолатеральные комиссуры, *cm.dm* – поперечные дорсомедиальные комиссуры, *cm.so* – супраорбитальные комиссуры (частично представлены бороздами), *cpd* – центральный постеродорсальный продольный канал, *d.sp* – дорсальный шип, *ifc* – инфраорбитальные каналы, *ldl* – продольные дорсолатеральные борозды, *mdl* – продольные дорсомедиальные каналы, *orb* – орбиты, *pi* – пинеальное пятно, *soc* – супраорбитальные каналы (Новицкая, 1983, 2004)

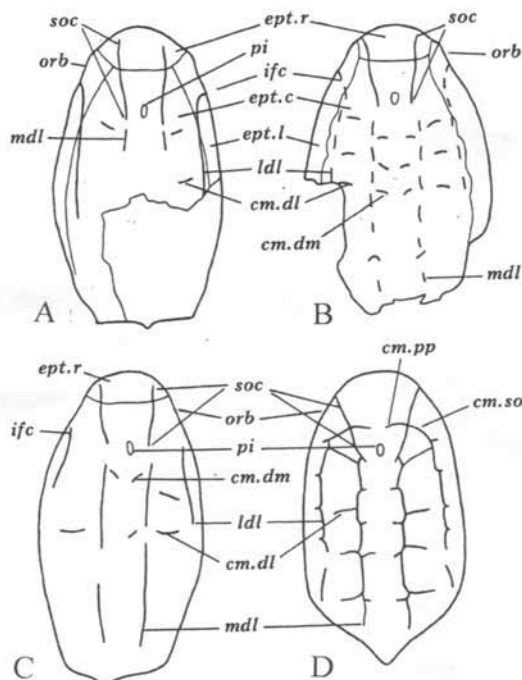


Рис. 68. Схема расположения сейсмочувствительных каналов на дорсальном щите циатаспид. А – *Archegonaspis bimarlis* Novitskaya (голотип, ПИН, № 3048/1), В – *Tolypelepis undulata* Pander (слепок, ПИН, № 257/592), С – *Ptomaspis canadensis* Denison, D – *Dinaspidella robusta* Kiaer. (А – Новицкая, 2004; В – по фотографии из Kiaer, 1932; С – по Denison, 1964; D – из Kiaer, 1932). Обозначения: cm. dl – поперечные дорсолатеральные комиссуры, cm.dm – поперечные дорсомедиальные комиссуры, cm.pp – препинеальная комиссура, cm.so – супраорбитальные комиссуры, ept.c – центральный эпитегум, ept.l – латеральные эпитегумы, ept.r – роstralный эпитегум, ifc – инфраорбитальные каналы, ldl – продольные дорсолатеральные борозды, mdl – продольные дорсомедиальные каналы, orb – орбиты, pi – пинеальное пятно, soc – супраорбитальные каналы (Новицкая, 2004)

**Сенсорные каналы на вентральной стороне панциря.** Обычно имеют следующие каналы (рис. 70). Посторальные каналы (рос) образуют первую поперечную пару позади переднего края вентральной пластинки. Они располагаются V-образно. Каналы прослеживаются в антеролатеральной области вентрального щита и переходят на мелкие пластинки околоротовой области, по-видимому, соединяются с инфраорбитальными каналами (Denison, 1960, 1964, фиг. 152). Линии посторальных каналов непрерывны (правая и левая) или состоят из отрезков. Позади посторальных каналов обычно имеются несколько пар коротких V-образных каналов (vm). Эти каналы могут продолжаться до заднего края вентральной пластинки, но могут почти полностью редуцироваться. Вентролатеральные поперечные комиссуры (рис. 70, см. vl) представлены короткими отрезками, медиальными по отношению к продольным вентролатеральным каналам. Комиссуры (левые и правые) часто не симметричны (рис. 70). От антеролатеральных выемок вентральной пластинки, вдоль ее боковых краев следуют продольные вен-

тролатеральные каналы (рис. 70, lvl). Положение их передних концов дает основание предполагать, что на латеральных пластинках вентролатеральные каналы соединялись с инфраорбитальными каналами, т. е. осуществлялась связь между каналами дорсальной и вентральной пластинок панциря. Такая связь установлена у *Pteraspis* (птераспиды) и *AlloCryptaspis* (циагаспиды) (White, 1935; Denison, 1960).

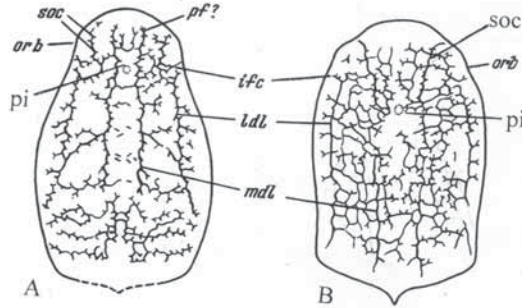


Рис. 69. Схема расположения сейсмочувствительных каналов на дорсальном щите циагаспид. А – *Dikenaspis yukonensis* Denison (из Denison, 1964), В – *Irregulariaspis complicata* (Kiaer) (из Kiaer, 1932). Обозначения: pi – пинеальное пятно, pf? – каналы, иннервируемые, по-видимому, п. profundus (на схеме из Denison, 1964 они обозначены как супраорбитальные, soc). Остальные обозначения как на рис. 68

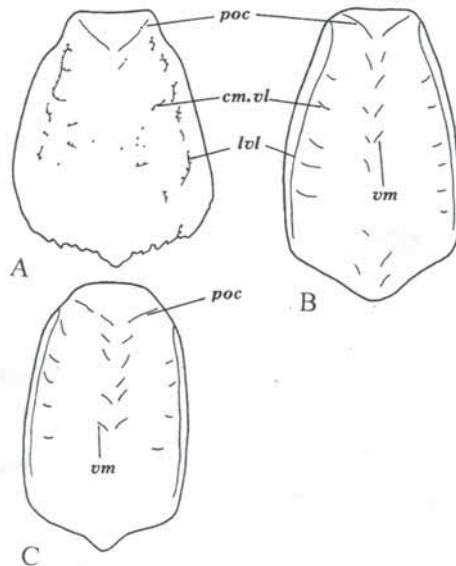


Рис. 70. Схема расположения сейсмочувствительных каналов на вентральном щите циагаспид. А – *Tolypelepis undulata* Pander (частичная реконструкция по данным Märss, 1977), В – *Poraspis polaris* Kiaer (обобщено по шпицбергенскому материалу из коллекций ПИН РАН), С – *Anglaspis insignis* Kiaer (по фотографии из Kiaer, 1932). Обозначения: cm.vl – латеральные вентральные поперечные комиссуры, lvl – вентролатеральные продольные каналы, poc – посторальный канал, vm – вентромедиальные каналы

Таким образом, сейсмодатчик система циатаспид в типичном варианте представлена продольными, косыми и поперечными каналами. Иногда вместе с каналами развиты борозды (*Anglaspis*, *Liliaspis*). Сейсмодатчики каналы нередко частично редуцируются. Редукции особенно подвержены V-образные вентромедиальные линии, иногда они полностью отсутствуют на вентральной пластинке. Расположение главных каналов может маскироваться дополнительными короткими веточками, образующими сеть (*Irregularaspidae*). Тенденция к усилению (усложнению) сети каналов, хотя и заметно более слабая, чем у циатаспид, проявляется также у некоторых амфиаспид (*Argyriaspis*). В целом, системы сенсорных каналов циатаспид и амфиаспид имеют значительное сходство.

**Проблемы гомологизации сенсорных каналов циатаспид.** У циатаспид задние концы супраорбитальных каналов сближаются позади пинеального бугорка (рис. 67 А) или они широко раздвинуты (рис. 68 А, В, соc). Гомологичность передних частей супраорбитальных каналов одноименным каналам других позвоночных не вызывает сомнений (Stensiö, 1926, 1958, 1964; Säve-Söderbargh, 1941; Holmgren, 1942 Denison, 1964; и др.), однако, в отношении их заднего продолжения, называемого также «пинеальный канал», вопрос менее ясен. Его решение определяется, в сущности, трактовкой происхождения этой части каналов. Стеншё выделил у *Poraspis* (= *Palaeaspis*) пинеальный канал, считая его поперечным, соответствующим одноименному поперечному каналу *Pteraspis*, находящемуся на орбитальных пластинках (Stensiö, 1926). Признавая трактовку, предложенную Стеншё, Киэр и Гейнц (*Kjaer, Heintz*, 1935) называют супраорбитальный канал у *Poraspis* «пинеальными ветвями» (*pineal branches*). По Киэру и Гейнцу, пинеальные ветви – это передняя часть дорсомедиальных продольных каналов и остатки поперечной пинеальной комиссуры, смешавшиеся (соединившиеся) вместе. В сущности, такого же мнения придерживался Сёве-Сёдерберг (*Säve-Söderbargh*, 1941), считавший заднюю часть канала (между продольными дорсомедиальными линиями) передней дорсальной комиссурой (см. рис. 71), тогда как остальная часть канала рассматривалась им как продолжение дорсомедиальных продольных каналов и как гомолог передней части супраорбитальных каналов *Gnathostomata*. Хольмгрен (*Holmgren*, 1941) на материале по птераспидам выделяет у гетеростраков поперечный пинеальный канал, т. е. разделяет мнение Стеншё.

Всеми цитированными авторами признается присутствие в супраорбитальных каналах гетеростраков продольных и поперечных элементов. В качестве пинеального канала выделяются поперечные элементы, рассматриваемые как остатки поперечной комиссуры.

В связи с такой трактовкой важен тот факт, что предметом исследований являлись раннедевонские гетеростраки (*Poraspis* и *Pteraspis*), довольно продвинутые в эволюции агнат. Но для решения вопроса о составе и происхождении супраорбитальных каналов необходимо обратиться к морфологии древних форм. Среди *Cyathaspidoformes* это *Tolypelepis* (н. лудлов – н. девон), *Americaspis* (в. силур, лудлов), *Ptomaspis* (н. девон;

возможно, средний лудлов: Denison, 1963), *Archegonaspis* (в. силур, лудлов). Для названных родов общим является следующие (рис. 68 А-С):

1. Задние концы супраорбитальных каналов не соединяются между собой. Они широко раздвинуты и оканчиваются на уровне продольных дорсомедиальных каналов. По расположению супраорбитальные и продольные дорсомедиальные каналы представляют продолжение одной сенсорной линии. (Рис. 68 В, soc, mdl).
- Иногда непосредственная связь между супраорбитальными и продольными дорсомедиальными каналами выражена вполне отчетливо, например, у нижедевонского вида *Dinaspidella robusta* (рис. 68 D, soc, mdl).
2. На уровне задних концов супраорбитальных каналов у древних форм нет поперечных дорсомедиальных комиссур, которые в дальнейшей эволюции могли бы соединиться с супраорбитальными каналами (рис. 68).
3. Важно отметить, что супраорбитальные каналы (правый и левый) не всегда соединяются между собой. Их соединение показано на реконструкциях модельной формы – *Poraspis* (схемы из Stensiö, 1926, Säve-Söderbargh, 1941) (рис. 71). Но на других реконструкциях *Poraspis* супраорбитальные каналы не соединяются (Kjaer, 1932; Denison, 1964, по Kjaer, 1932; Новицкая, 1983, по шпицбергенскому материалу) (рис. 67 С).

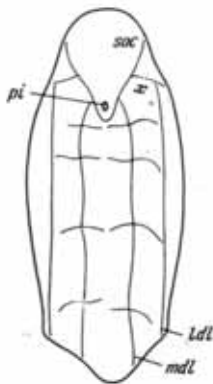


Рис. 71. Сенсорные каналы *Poraspis* (по Säve-Söderbergh, 1941). Обозначения: ldl – продольный дорсолатеральный канал, mdl – продольный дорсомедиальный канал, pi – пинеальное пятно, soc – супраорбитальный канал, x – комиссура между супраорбитальным и продольным дорсолатеральным каналом

Эти факты свидетельствуют в пользу того, что супраорбитальные каналы у *Suathaspidiformes* являются продольными линиями и не содержат поперечных элементов (комиссур). В эволюции *Suathaspidiformes* правая и левая ветви супраорбитального канала сближаются позади пинеального пятна (рис. 67 А, В). Это сближение и смыкание каналов (последнее характерно для птераспид) в эволюции гетеростраков может быть результатом изменения формы (изгибания) первоначально продольных ли-

ний, а не результатом включения в их состав гипотетической пары поперечных комиссур. То есть имеются все основания считать продолжением супраорбитальных каналов циатаспид продольный дорсомедиальный парный ряд сейсмочувствительных линий (рис. 68 soc, mdl). Для выделения в супраорбитальных каналах циатаспид особого пинеального канала нет оснований (Новицкая, 1983).

В пользу отсутствия поперечной (пинеальной) составляющей в супраорбитальных каналах циатаспид (*Cyathaspidiformes*) свидетельствует и несомнненность супраорбитальных каналов у амфиаспид (*Amphiaspidiformes*) – крупной группы бесчелюстных во многом сходной с циатаспидами и филогенетически связанной с ними.

Дискуссия, начавшаяся после публикации статьи Стеншё (Stensiö, 1926), была продолжена, когда Стеншё обратился к проблеме гомологизации каналов боковой линии гетеростраков и других низших позвоночных (Stensiö, 1958, 1964). Придерживаясь прежнего мнения (статья 1926 года), Стеншё использует новые доказательства, основываясь на сопоставлении морфогенеза головы гетеростраков, современных круглоротых и низших гнатостом. Утверждая, что в эмбриогенезе гетеростраков передний конец головы развивается как у миксин, Стеншё предполагает наличие у гетеростраков длинной преназальной части черепа и, соответственно, значительную удаленность носового мешка от переднего края головы. По Стеншё, именно на преназальной части должна располагаться собственно супраорбитальная сенсорная линия, тогда как пинеальная линия следует сзади от нее и переходит на пинеальную часть черепа (Stensiö, 1964, с. 299, 348). В качестве примера гетеростраков им взят *Tolyrelepis*. Его изображение дано на рис. 68 В. Супраорбитальная линия, в соответствии с изложенным, разделена на две части: передняя кончается на уровне задней границы рострального эпитегума (см. рис. 68 В), пинеальная линия следует дальше, к пинеальному бугорку (рис. 68 В). Однако разделение супраорбитальных линий (каналов) по предложенному Стеншё принципу не имеет морфологических оснований, поскольку преназальная часть головы у циатаспид практически не разрасталась. Это доказывается положением носовых капсул у переднего края головы и отсутствием ростра или его совершенно незначительными размерами (Новицкая, 1973, 1974). Ростральный эпитегум циатаспид соответствует не преназальной области, а находится, главным образом, над супраназальной частью этмоида. В тех случаях, когда преназальная область головы гетеростраков разрастается в связи с появлением ростра (птераспиды), расположение сенсорных каналов на ней сходно с таковым у акул, обладающих также развитой преназальной областью (ростром).

Схема развития супраорбитальных каналов по данным эмбриогенеза акул такова. На ранних зародышевых стадиях (эмбрион *Squalus* 16,5 мм; Holmgren, 1940) супраорбитальная сенсорная линия (канал) располагается над глазом, оканчиваясь спереди примерно на половине длины его горизонтального диаметра (рис. 72 В, soc). Заднее окончание канала находится несколько впереди слуховой капсулы,



т. е. примерно на том же уровне, где у *Syathaspidiformes* оканчивается супраорбитальный канал (его «пинеальная» часть, по Стеншю). Таким образом, протяженность супраорбитальной линии на этой стадии эмбриогенеза акул вполне соответствует части супраорбитального канала циатаспид (ср. рис 72 В с рис. 68 В). На более поздней стадии (эмбрион 22 мм) зачаток супраорбитального канала акулы вытягивается вперед, окаймляя глаз сверху и спереди (рис. 72 С, soc). Это состояние сходно со свойственным многим циатаспидам, одноименные каналы которых также проходят над орбитами и вперед (ср. рис. 68 и 72 Е, soc). На этой стадии зачаток супраорбитального канала у эмбрионов акул огибает орбиту снизу, но не смыкается с инфраорбитальным каналом (рис. 72 С). У дефинитивных акул супраорбитальный канал продолжается до переднего конца ростра, где образует петлю и идет назад, к переднему краю глаза, соединяясь под ним с инфраорбитальным каналом (рис. 72 А, D); последний в месте соединения отгибается вниз и уходит на вентральную сторону головы (рис. 72 D). Наличие соединения (под глазом) супраорбитального и инфраорбитального каналов у *Syathaspidiformes* обычно остается под вопросом из-за исключительной редкости находок панцирей с сохранившимися мелкими пластинками в суборбитальной области. Тот факт, что у ряда циатаспид суборбитальные каналы продолжают до переднего края дорсального щита (рис. 67), говорит в пользу их связи с системой вентральных каналов. Достоверно этот контакт известен среди гетеростраков у птераспид (White, 1935); у циатаспид он найден пока только у *Allocryptaspis* (Denison, 1964, fig. 152).

Используя обобщенную схему сенсорных каналов циатаспид (рис. 72 Е) и сравнив ее с системой каналов у акул, я считаю возможным установление следующих гомологий. Супраорбитальная линия на дорсальном диске *Syathaspidiformes* полностью гомологична одноименной линии эмбрионов акул (рис. 72 С: зародыш 24,5 мм, по Holmgren, 1940). Инфраорбитальная линия гетеростраков на дорсальной и суборбитальной пластинках, а также на задней части латеральной пластинки гомологична, судя по положению относительно глаза, инфраорбитальной линии акул (рис. 72 С, Е). Гомолог супраорбитальной комиссуры гетеростраков, соединявшей супраорбитальный и инфраорбитальный каналы (рис. 72 Е, cso), возможно, отсутствует у акул: у них на ранних стадиях эмбриогенеза эти каналы разделены промежуток (рис. 72 С).

Сравнение гетеростраков со взрослыми акулами также дает материал для выявления гомологов (рис. 72 Е, D). Супраорбитальные каналы циатаспид (на дорсальной пластинке) гомологичны дорсальной части одноименных каналов дефинитивных акул (рис. 72 Е, D, А, soc). У тех и других они следуют от антеролатерального конца головы и оканчиваются в области слуховой капсулы. Замечу, что вентральные роstralные линии хорошо развиты среди гетеростраков у птераспид (*Pteraspis* и др.). У них эти каналы переходят на латеральные пластинки и могут соответствовать вентральной части петли, образуемой супраорбитальными каналами акул (рис. 72 А, soc).

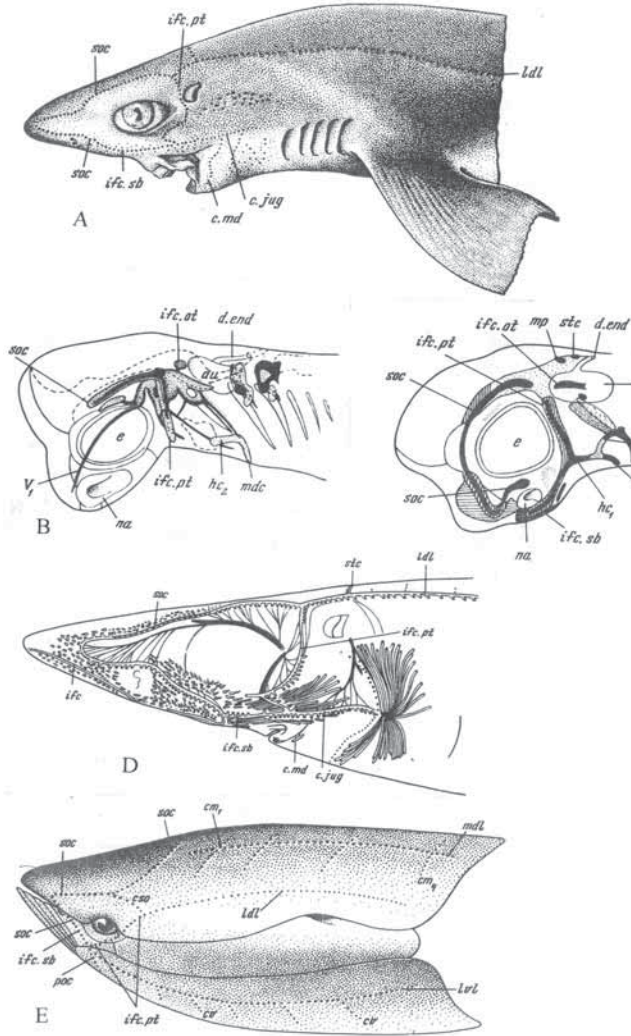


Рис. 72. Сравнительная схема расположения сенсорных линий у гетеростраков и на различных стадиях онтогенеза акул. А – *Squalus acanthias* (L), взрослый экземпляр (из Marinelli, Strenger, 1959; ампулы Лоренцини на переднем конце головы мной не показаны), В, С – эмбрионы *Squalus* (В – 16,5 мм, С – 24,5 мм, по Holmgren, 1940), D – *Squalus acanthias*, взрослый экземпляр (из Дислер, 1977), E – гетерострак (циатгаспида) (из Новицкая, 1983). Обозначения: au – слуховая капсула, cm1-4 – дорсальные поперечные сенсорные комиссуры, c.md – мандибулярный канал, c.jug – югальный канал (супрамаксиллярный, по Хольмгрену), cso – супраорбитальная комиссура, cv – вентральные поперечные комиссуры, d.end – эндолимфатический канал, e – глаз, hc1, hc2 – переднее и среднее подразделения югальной линии, ifc.ot, ifc.pt, ifc.sb – отическая, посторбитальная и суборбитальная части инфраорбитального канала (на fig. В – в основном плакоды), ldl – продольный дорсолатеральный канал, lvl – продольный вентролатеральный канал, mdc – мандибулярная линия (на fig. В – плакода), mdl – продольный дорсомедиальный канал, mp – средняя pitline, na – обонятельная капсула, orp1 – оральная линия, pc – преоперкулярная линия, pos – посторальный канал, soc – супраорбитальный канал, stc – супратемпоральная комиссура, V1 – nervus profundus

В связи со сделанным сравнением следует коснуться существующих интерпретаций ростральных каналов у гетеростраков и акул. У гетеростраков (птераспид) часть петли ростральных каналов, отгибающихся на вентральную сторону ростра, обозначается как инфраорбитальная (Stensiö, 1964). У акул ее относят к супраорбитальным каналам (Дислер, 1977). Выше показано, что ростральные каналы гетеростраков и акул в той их части, о которой идет речь, расположены сходно на ростре и по отношению к глазу. При отсутствии на материале по гетеростракам данных об иннервации сенсорных каналов, сходство в положении каналов является основным критерием, открывающим возможность для гомологизации. В связи с этим следует подчеркнуть, что в положении ростральных каналов гетеростраки обнаруживают несомненно большее сходство с акулами, чем с другими группами рыб, привлекавшимися для сравнения. Данные по эмбриогенезу акул показывают, что нижняя часть ростральных каналов образуется путем удлинения зачатков супраорбитальных каналов, отгибающихся вниз (рис. 72 В, С). Принадлежность отгибающихся вниз каналов к супраорбитальным (в оговоренных границах, т. е. до переднего края глаза) может быть признана и для гетеростраков.

Инфраорбитальные каналы (ifc) у *Cyathaspidoformes* располагаются первыми позади орбиты (рис. 72 Е, ifc.pt). У древних форм (*Tolypelepis*, *Archegonaspis*) отчетливо видно, что они образуют одну линию с дорсолатеральными продольными каналами (рис. 68 А, В, ifc, ldl). На боковых сторонах панциря инфраорбитальные каналы следуют по суборбитальному и латеральным пластинкам (рис. 72 Е). Медиальнее продольных вентролатеральных каналов (lvl) они сменяются посторбитальными (рис. 72 Е, roc). Сравнение с акулами показывает, что части инфраорбитальных каналов циатаспид, расположенной на дорсальной пластинке позади глаза (рис. 72 Е, ifc.pt), у эмбрионов *Squalus* соответствует плакода посторбитальной части инфраорбитальной линии, занимающая такое же положение (рис. 72 В, ifc.pt). На более поздних эмбриональных стадиях инфраорбитальная линия у акул направляется под глаз, образуя ее суборбитальную часть (Holmgren, 1940), хорошо развитую и у взрослых особей (рис. 72 А, D, ifc.sb).

Сопоставление со взрослыми акулами показывает следующее. Инфраорбитальный канал циатаспид (на суборбитальной и латеральной пластинках) соответствует суборбитальной и посторбитальной частям одноименного канала акул (рис. 72 Е, А, ifc.sb, ifc.pt). У циатаспид суборбитальная часть инфраорбитального канала по-видимому соединялась, как и у акул, с супраорбитальным каналом (рис. 72 Е, А, ifc.sb, soc). Инфраорбитальный канал у циатаспид переходит в каудальном направлении в продольный дорсолатеральный канал (рис. 72 Е, ifc.pt, ldl; рис. 68 А, В, ifc, ldl).

Продольный дорсолатеральный канал циатаспид (ldl) по-видимому соответствует главной боковой линии рыб. В пользу этой гомологизации говорит сопоставление с другими группами рыб, показывающее, что инфраорбитальный канал иногда непосредственно сменяется в каудальном направлении главной боковой линией. Это хорошо видно на примере палеонисцид (Gardiner, 1963; Gall, Grauvogel, Lehman, 1974). У акул продольный дорсолатеральный канал (ldl) берет начало в месте соединения инфраорбитального канала (ifc.pt) и супраорбитального (soc) (рис. 72 А, soc, ifc.pt, ldl).

К другому выводу, а именно, о соответствии главной боковой линии много (и гнатостом) продольным дорсомедиальным каналам гетеростраков пришел Хольмгрен (Holmgren, 1942), сравнивший птераспид (*Heterostraci*) с *Petromyzon*. Но такому сопоставлению противоречит уже упоминавшаяся смена инфраорбитальных линий главной боковой линией у рыб (палеонисциды и др.) и продольной дорсолатеральной линией у гетеростраков (см. выше).

Кроме того, в пользу нашего варианта гомологизации свидетельствует описание системы боковой линии у лудловского телодонта *Phlebolepis elegans*. Т. Мярсс (Мярсс, 1979) отмечено сходство в сейсмодатированной системе телодонтов и гетеростраков, в частности циатаспид. Ею установлено, что продольные дорсолатеральные каналы у *Phlebolepis* прослеживаются значительно каудальнее, чем продольные дорсомедиальные. Поры продольных дорсолатеральных каналов обнаружены ею на хвостовом стебле *Ph. elegans*. То есть этот канал, гомологичный продольному дорсолатеральному каналу гетеростраков, по положению и протяженности отвечает главной боковой линии рыб.

Присутствие у акулковых гомологов дорсомедиальных продольных каналов остается под вопросом. У зародышей *Rhinobatos halavi* и *Squalus asanthias* имеются довольно длинные линии дорсальных фолликул, расположенных косо и медиально по отношению к главной боковой линии (Johnson, 1917; Дислер, 1977, со ссылкой на Мелука). Однако относительно их соответствия медиальным элементам сейсмодатированной системы циатаспид едва ли можно сказать что-то определенное.

На голове рыб комиссуры значительно редуцированы, сравнительно с *Syathaspidiformes*. Первая пара поперечных комиссур, расположенная у гетеростраков над областью соединения передних и задних полукружных каналов (рис. 73, см1), сравнивается иногда со средней pit line (mp) кистеперых (*Osteolepis macrolepidotus*) и палеонисцид (*Perleidus madagascariensis*) (Säve-Söderbergh, 1941). Сопоставление со *Squalus* показывает, что примерно в этой же области (над слуховой капсулой, близко к ее середине) на ранних стадиях онтогенеза *Squalus* появляются два зачатка сейсмодатированных органов (рис. 72 С, stc, mp). Н. Хольмгрен объясняет их как зачатки супраорбитальной комиссуры (stc) и средней pit line (mp). По данным С. Джонсона (Johnson, 1917), подтвержденным исследованиями Н.Н. Дислера, передний зачаток (mp, по Хольмгрену) не развивается у взрослых акул в канал, а дает височные фолликулы; из заднего зачатка (stc) развивается супратемпоральная комиссура. Позади нее у акул имеются поперечные группы дополнительных фолликул (Дислер, 1977). Число дорсальных поперечных комиссур у гетеростраков значительно меньше, чем число групп поперечно расположенных фолликул у акул.

Поиски гомологий между сейсмодатированными каналами на вентральной пластинке циатаспид и каналами у *Gnathostomata* едва ли могут дать достаточно однозначный ответ. Специализация челюстного аппарата гнатостом, чрезвычайно высокая, сравнительно с состоянием ротовой области бесчелюстных (гетеростраков), дает основание считать, что на ранних стадиях эмбриогенеза ротовая область гнатостом уже очень существенно отличалась от состояния, свойственного бесчелюстным.

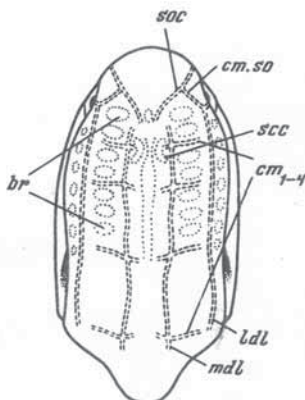


Рис. 73. Сенсорные линии на дорсальном щите *Poraspis* (из Denison, 1964). Обозначения: br – жаберные мешки, cm1-4 – поперечные комиссуры, cm.so – супраорбитальная комиссура, ldl – продольные дорсолатеральные каналы, mdl – продольные дорсомедиальные каналы, scc – полукружные каналы, soc – супраорбитальные каналы

Заканчивая сравнение сейсмосенсорной системы циатаспид (*Heterostraci: Syathaspidiformes*) и акул, мне хотелось бы обратить внимание читателей на следующее.

Во-первых, топографическое расположение основных сейсмосенсорных каналов сходно у циатаспид и у челюстноротых (акул). Это показано в предыдущем тексте. Существенно более простая система каналов у циатаспид отвечает тому уровню строения, на базе которого могло начаться формирование системы каналов в эволюции челюстноротых. В главе о сейсмосенсорной системе речь идет лишь о выяснении соответствия или несоответствия системы сейсмосенсорных каналов древних бесчелюстных (*Diplorhina*) уровню организации исходному для челюстноротых. Циатаспиды (*Syathaspidiformes*) в этом отношении представляют особый интерес, поскольку они являются древнейшими нецефаласпидоморфными бесчелюстными, сейсмосенсорная система которых известна практически полностью. Сравнение показывает, что такая система вполне могла стать базой в эволюции к сейсмосенсорной системе челюстноротых позвоночных.

Во-вторых, поскольку гетеростраки и эласмобранхии сходны в фундаментальных чертах организации (глава о внутреннем строении в этой книге), существование у эмбрионов акул плакод и каналов, топографически сходных с каналами циатаспид, можно признать как сохранение в онтогенезе акул древних состояний. Эти состояния оказываются весьма близкими к осуществившимся у палеозойских двуноздрых бесчелюстных.

## AMPHIASPIDIFORMES. АМФИАСПИДЫ

Сенсорные борозды располагаются на дорсальной и вентральной стороне панциря (как у циатаспид). Борозды с одной или обеих сторон окайм-

лены дентиновыми гребешками (рис. 74, *рос*). У части амфиаспид кроме поверхностной системы борозд имеется система каналов внутри панциря (*Siberiaspis*, *Arguriaspis*, *Olbiaspis* и др.) (рис. 75). Расположение борозд и внутренних каналов не совпадает или совпадает не во всех линиях (рис. 75 А). Диаметр каналов обычно больше, чем высота призматических камер среднего слоя панциря. Это позволяет проследить ход каналов по валикам на поверхности панциря (рис. 75) или по отпечаткам на ядрах. Сенсорные борозды и внутренние каналы расположены в основном продольно и поперечно. Этим, а также самим набором борозд и каналов, амфиаспиды сходны с циатаспидами.

**На дорсальной стороне панциря** сенсорные борозды амфиаспид, включая их высокоспециализированные формы (*Eglonaspidae*), показаны на схематических рисунках 76 и 77. Отчетливо видны медиальные и латеральные парные продольные линии, между ними – комиссуры, расположенные поперечно или V-образно. Имеются инфраорбитальные линии и, обычно, супраорбитальные (отсутствуют у некоторых эглонаспид). Сенсорные линии прерывистые, часто состоят из коротких слабо изогнутых борозд. Этим амфиаспиды напоминают циатаспид, имевших дискретные сенсорные каналы (*Tolypelepis*, *Archegonaspis*).



Рис. 74. Скульптура и посторальная сенсорная борозда на вентральной стороне панциря *Gabreyaspis tarda* Novitskaya. Голотип – ПИН, № 1925/4; Россия, полуостров Таймыр, р. Тарей; нижний девон, усть-тарейский горизонт. Обозначение: *рос* – посторальная сенсорная борозда

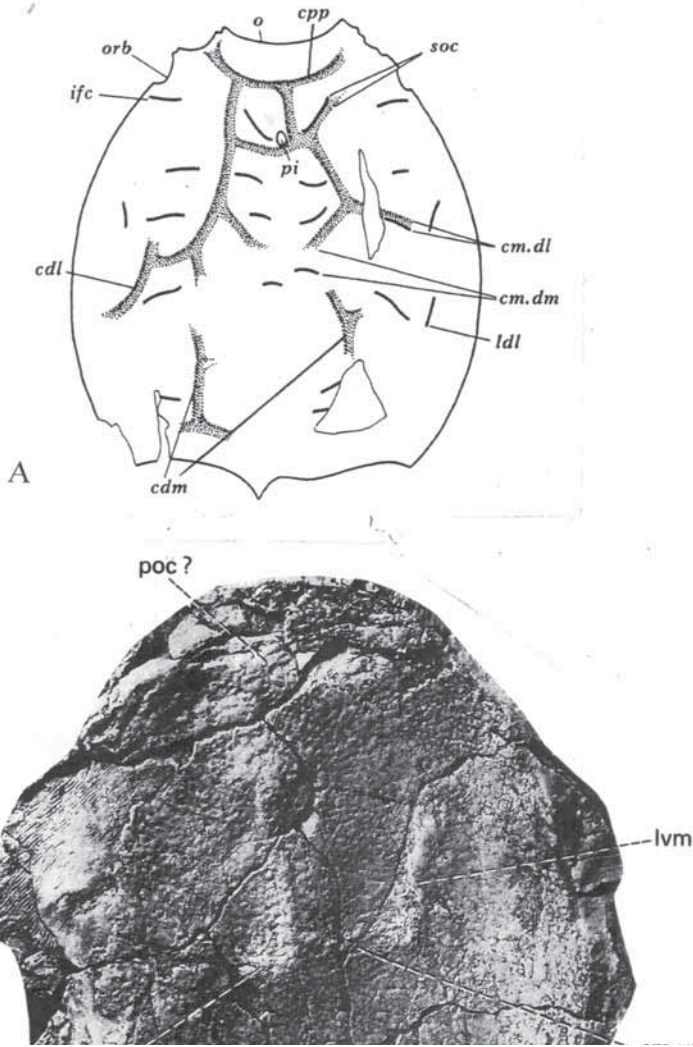


Рис. 75. Расположение сенсорных борозд и каналов на панцирях амфиаспид. А – дорсальная часть панциря *Siberiaspis plana* Obruchev (по голотипу ПИН, № 1489/6), В – валики, показывающие расположение сенсорных каналов на внутренней стороне вентральной части панциря *Angaraspis urvantzevi* Obruchev (ПИН № 2573/2), x1). Борозды показаны линиями, каналы – точками, cdl – дорсолатеральный канал, cdm – дорсомедиальный продольный канал, cpr – препинеальный канал, cm.dl – дорсолатеральные поперечные комиссуры, cm.dm – дорсомедиальные поперечные комиссуры, cm.vl – вентролатеральные поперечные комиссуры, cm.vm – вентромедиальные поперечные комиссуры, ifc – инфраорбитальные сенсорные борозды, ldl – дорсолатеральные сенсорные борозды, lvl – вентролатеральные продольные каналы, lvm – вентромедиальные продольные каналы, o – передний край ротового отверстия, orb – орбитальные вырезки, pi – пинеальное пятно, poc? – посторальный (?) канал, soc – супраорбитальные сенсорные борозды и каналы

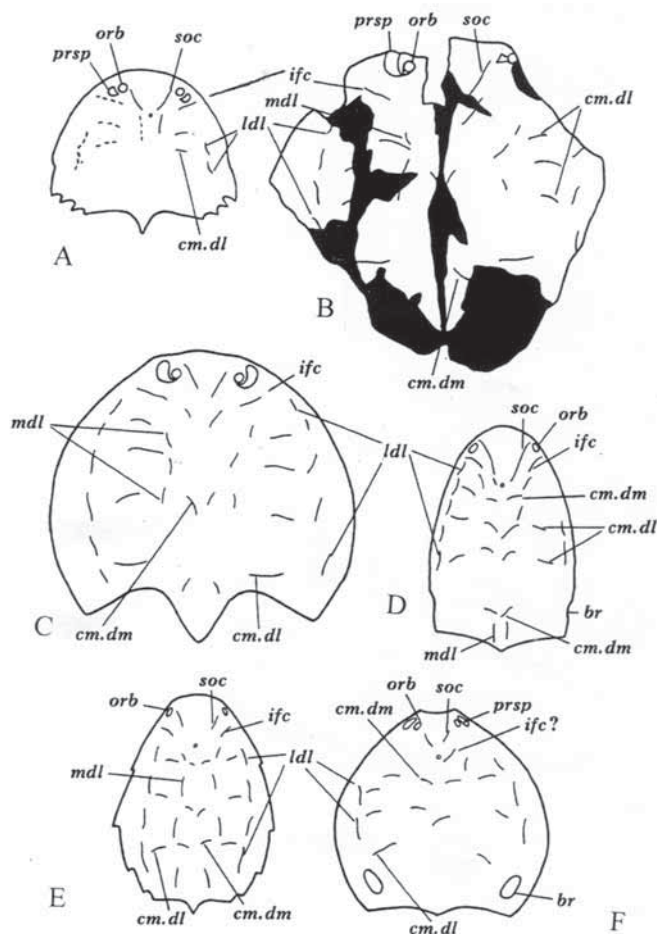


Рис. 76. Схема расположения сенсорных борозд на дорсальной части панциря амфиаспид (Новицкая, 1983). А – *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya (по голотипу, ПИН, № 1925/3), В – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (по голотипу, ПИН, № 1925/4), С – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, реконструкция расположения сенсорных борозд, D – *Putoranaspis prima* Obruchev (по голотипу, ПИН, № 1489/214), E – *Aphatasis kiaeri* Obruchev, реконструкция по экз. ПИН, № 1489/120, F – *Olbiaspis coalscens* Obruchev, реконструкция по голотипу ПИН, № 1489/4 и экземплярам ПИН, № 1489/74 и 76. Обозначения: br – branxialnye otverstiya, mdl – prodolnye dorsomedialnye borozdy, prps – prespirakulyarnye otverstiya. Ostatnyye oznacheniya sm. v ob'яснениях к рис. 75

Супраорбитальные сенсорные борозды расходятся от пинеальной области к передним краям орбит, иногда огибают их спереди, но не переходят на вентральную сторону панциря. Обычно каждая из борозд (правая и левая) непрерывны. У эглонаспид (сем. Eglonaspidae), имеющих орбиты на переднем конце ротовой трубки (*Empedaspis*, *Pelurgaspis*), супраорбитальные борозды отсутствуют (рис. 77 C, D). У эглонаспид, не имеющих орбит (*Lecaniaspis lata*), пара длинных борозд расходится от основания ротовой трубки к ее антеролатеральным углам (рис. 77 B). Сопоставление



*Lecaniaspis* с более древним родом эглонаспид – с *Gerronaspis* (рис. 77 А) дает основание считать, что эта пара борозд у *Lecaniaspis* может соответствовать супраорбитальным бороздам других амфиаспид, имеющих стандартный набор сенсорных линий. Такой вывод основан на присутствии у *Lecaniaspis* задней пары инфраорбитальных каналов (рис. 77 В, ifc), расположенных перед передней парой поперечных дорсомедиальных комиссур, как у *Gerronaspis* (рис. 77 А, В, ifc).

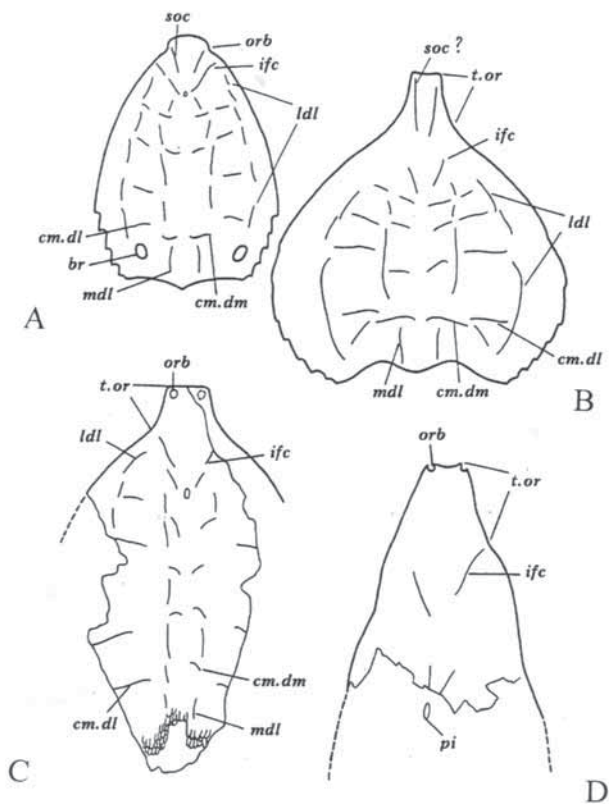


Рис. 77. Схема расположения сенсорных борозд на дорсальной части панциря эглонаспид (*Amphiaspidiformes: Eglonaspidae*). (Новицкая, 1983, с изменениями). А – *Gerronaspis dentata* (Obruchev), реконструкция по экз. ПИН, № 2573/13, В – *Lecaniaspis lata* Novitskaya, реконструкция по голотипу ПИН, № 2573/3 и экземплярам ПИН, № 2918/4 и 1489/308, С – *Empedaspis inermis* Novitskaya, по голотипу ПИН, № 1925/46, D – *Pelurgaspis macrorhyncha* Obruchev, по голотипу ПИН, № 1489/3. Обозначения: br – брахиальные отверстия, t.or – ротовая трубка. Остальные обозначения см. в объяснениях к рис. 75 и 76

У других амфиаспид (без ротовой трубки) инфраорбитальные сенсорные борозды (рис. 76, 77 А, ifc) помещаются позади орбит и существенно варьируют в длине. У амфиаспид с преспиракулярными отверстиями инфраорбитальные борозды расположены позади орбит и праэспиракула (рис. 76 А, В, С, ifc).

Инфраорбитальные борозды амфиаспид иногда оканчиваются далеко от бокового края панциря, приблизительно на уровне продольных дорсолатеральных линий или несколько латеральнее. По-видимому, они не переходят на вентральную сторону панциря. Медиально инфраорбитальные борозды продолжают приблизительно до дорсомедиальных продольных линий (рис. 76). Иногда инфраорбитальные борозды удлиняются и подходят близко, почти вплотную к пинеальному бугорку (рис. 77 A, ifc).

У некоторых амфиаспид, например у *Putoranaspis prima*, к пинеальному бугорку подходят супраорбитальные каналы (рис. 76 D, soc), как у циатаспид. На панцирях амфиаспид иногда вполне отчетливо видно, что инфраорбитальные каналы расположены в одном ряду с продольными дорсомедиальными линиями, как их продолжения (рис. 76 D, E: ifc, mdl). В этом отношении амфиаспиды отличаются от циатаспид.

Дорсолатеральные продольные линии (ldl) амфиаспид проходят по краевой зоне дорсальной стороны панциря, вблизи уплощенной боковой каймы (рис. 76, 77, ldl). Они состоят из коротких, прерывистых, обычно слабо изогнутых борозд. Число борозд в правой и левой линиях часто не совпадает (рис. 76, 77 A, ldl). Правая и левая борозды заметно несимметричны. Число борозд и степень их асимметричности в правой и левой линиях варьируют индивидуально. Полно развитые линии начинаются позади инфраорбитальных линий и заканчиваются близко от заднего края панциря (рис. 76 E, ldl). В редуцированном состоянии они оканчиваются на различных уровнях. Редуцироваться могут как передние, так и задние борозды.

Продольные дорсомедиальные линии (mdl) расположены в центральной (сагиттальной) зоне панциря, в остальном к ним применимо почти всё, сказанное о дорсолатеральных. Составляющие их борозды асимметричны и имеют различную длину, преобладают короткие (рис. 76, 77, mdl). Полно развитые линии начинаются приблизительно на уровне пинеального бугорка и оканчиваются у заднего края панциря. Любые из борозд (передние, задние, средние) могут редуцироваться. Количество борозд и их длина варьируют индивидуально, как и в дорсолатеральных линиях.

Поперечные комиссуры (cm.dl, cm.dm) представлены парными бороздами, расположенными между дорсомедиальными продольными линиями и между ними и дорсолатеральными (рис. 76, 77). Передние комиссуры находятся немного позади пинеального бугорка. Если система борозд развита полно, то в ней обычно насчитывается не больше четырех пар комиссур между дорсомедиальными продольными линиями (mdl) и пяти пар между ними и продольными дорсолатеральными линиями (ldl) (рис. 77 B, C). Нередко число комиссур меньше. Борозды в парных комиссурах обычно асимметричны; дорсомедиальные борозды иногда располагаются V-образно. Любые из борозд могут редуцироваться, но чаще редуцируются дорсомедиальные комиссуры.

**На вентральной стороне панциря** система сенсорных борозд в ее полном варианте представлена парными посторальными, продольными вентролатеральными, вентромедиальными линиями и поперечными комиссурами (рис. 78, 79).

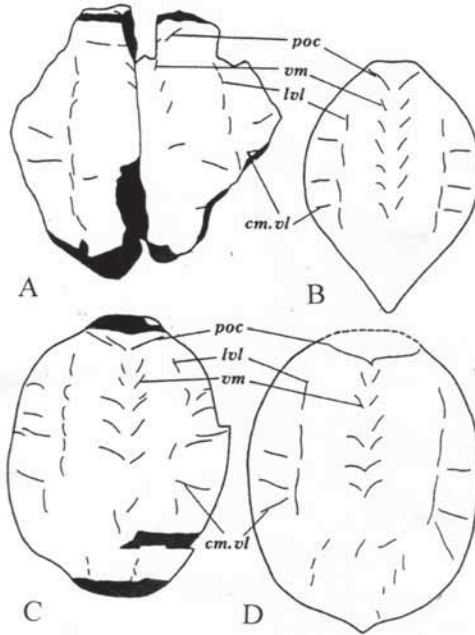


Рис. 78. Схема расположения сенсорных борозд на вентральной части панциря амфиаспид А – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (по голотипу, ПИН, № 1925/4), В – *Olbiaspis coalescens* Obruchev (реконструкция по экз. ПИН, № 1489/76 и 101), С – *Pelaspis teres* Novitskaya (по голотипу ПИН, № 1925/71), D – *Tareyaspis venusta* Novitskaya (реконструкция по экз. ПИН № 1925/10 и 72). Обозначения: *cm.vl* – вентральные поперечные комиссуры, *lvl* – вентролатеральные продольные борозды, *vm* – вентромедиальные сенсорные борозды, *roc* – посторальные сенсорные борозды

Посторальные борозды (*roc*) расходятся V-образно позади переднего края вентральной пластинки (обычно слитой с бранхиальными). Правая и левая ветви посторального канала, как правило, разъединены, редко слиты. Каждая из ветвей может состоять из двух борозд или из одной (рис. 78 С, *roc*). Посторальные борозды амфиаспид расположением и формой вполне сходны с одноименными каналами у *Syathaspidiformes*.

Продольные вентролатеральные линии (*lvl*) состоят из нескольких длинных борозд (*Tareyaspis*, *Lecaniaspis*: рис 78, 79) или из большого числа изогнутых сегментов, несимметричных и часто не совпадающих в числе в правой и левой линиях. Число борозд меняется индивидуально.

Между продольными линиями имеются V-образно расположенные короткие борозды (*vm*), обычно также несимметричные и варьирующие в числе. Они могут продолжаться на постеромедиальный выступ панциря (рис. 79 В, *vm*), но могут полностью отсутствовать. Это наблюдается на экземплярах, принадлежащих одному и тому же виду, например *Lecaniaspis lata*.

Среди особенностей морфологии амфиаспид отмечено наличие на их панцирях поперечных борозд, расположенных латерально относительно вентролатеральных продольных линий (рис. 78, 79, *cm.vl*). Впервые они

были описаны Д.В. Обручевым на материале по *Amphiaspis* (Обручев, 1939, 1964). Их отсутствие у других гетеростраков послужило основанием для предположения о глубоком разрыве между основной частью гетеростраков и амфиаспидами (Stensiö, 1964).

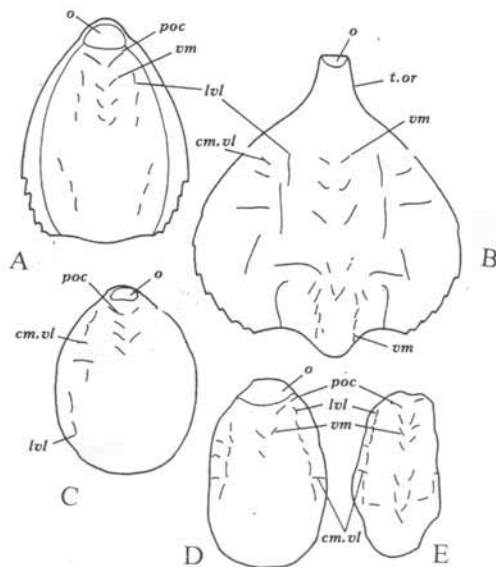


Рис. 79. Схемы расположения сенсорных борозд на вентральной части панциря амфиаспид А – *Gerronaspis dentata* (Обручев), реконструкция по голотипу, ПИН, № 1489/7 и экз. 2574/3; В – *Lecaniaspis lata* Novitskaya, по экз. ПИН, № 2918/4 и 2918/5; С – *Arguriaspis tcherkesovae* Novitskaya, экз. ПИН № 1925/26 и 38; D, E – *Putoranaspis prima* Обручев (D – ПИН, № 1489/232, E – ПИН, № 1489/231): два последних экземпляра показывают внутривидовую изменчивость в наборе сенсорных борозд. Обозначения: o – наружное отверстие ротовой полости, t.or – ротовая трубка. Остальные обозначения объяснены в подписи к рис. 78

Однако изучение массового материала по амфиаспидам показало, что их поперечные борозды не всегда расположены строго латерально относительно латеральных продольных линий (lvl) (Novitskaya, 1971, Новицкая, 1983). Иногда они помещаются одновременно и латерально и медиально по отношению к продольным линиям (рис. 79 С, E, cm. vl). Такая вариабельность, безусловно, уменьшает разрыв по этому признаку между амфиаспидами и остальными Heterostraci, в том числе циатаспидами.

**Внутренние каналы** впервые обнаружены у амфиаспид на сибирском материале (Новицкая, 1968). Каналы расположены в канцеллярном слое. Отчетливо они прослеживаются на немногих экземплярах амфиаспид: на дорсальной стороне панциря *Siberiaspis plana* (голотип, ПИН, № 1489/6) (рис. 75 А) и на вентральной стороне панцирей некоторых экземпляров *Olbiaspis coalescens*, *Angaraspis urvantzevi*, *Arguriaspis tcherkesovae*. Наиболее полно следы внутренних каналов сохранились у *Siberiaspis plana* (рис. 75 А). Параллельно переднему краю дорсальной пластинки расположен поперечный канал (сpp). Он продолжается к антеролатеральным вы-

резкам панциря, находящимся впереди орбит. Канал помещается впереди пинеального бугорка. Это дает основание гомологизировать канал (частично) с препинеальной комиссурой циатаспид (*Dinaspidella robusta*). Во всяком случае определенно гомологичны центральная часть канала (срр) у *Siberiaspis* (находящаяся между передним продолжением *cdm*: рис. 75 А) и препинеальная комиссура у циатаспид. На панцире *Siberiaspis* справа сохранился фрагмент другого канала (*soc*), проходящего сразу позади пинеального бугорка и направляющегося к переднему краю орбиты. Канал находится под супраорбитальной бороздой (*soc*) и следует вдоль борозды (рис. 75 А). Его определение как супраорбитального канала достаточно очевидно. Позади супраорбитального канала и латерально от правого дорсомедиального продольного канала видны следы поперечных каналов. Из них средний проходит под бороздой дорсолатеральной поперечной комиссуры (рис. 75 А, *cm.dl*). Таким образом, по привязкам к поверхностным сенсорным бороздам эти внутренние каналы амфиаспид сопоставимы с одноименными комиссурами у *Suathaspidiformes*. Также достаточно ясна схема сопоставления каналов *cdl* и *cdm* (рис. 75 А). Они являются гомологами продольных дорсолатеральных и дорсомедиальных каналов циатаспид. Поперечные каналы (*cm.dm*), находящиеся между продольными дорсомедиальными (позади супраорбитальными) соответствуют дорсомедиальным поперечным комиссурам у *Suathaspidiformes*.

На вентральной стороне панциря амфиаспид следы внутренних каналов хорошо сохранились у *Olbiaspis coalescens*, *Argyriaspis tcherkesovae* и *Angaraspis urvantzevi* (рис. 80 А, В, С). Положение их каналов, в основном отвечающее схеме расположения сенсорных борозд, дает основание для следующих сопоставлений: у *Olbiaspis coalescens* (рис. 80 А) V-образный канал (*roc*), находящийся позади переднего края вентральной пластинки, формой и положением вполне сходен с посторальным каналом циатаспид (рис. 70, *roc*). Эти каналы гомологичны. Также гомологичны продольные вентролатеральные каналы (*lvl*: рис. 80, 70). У *Olbiaspis coalescens* имеются следы продольных вентромедиальных каналов (рис. 80 А, *lv.m*). Следы поперечных комиссур отсутствуют. Возможно, это связано или с сохранностью материала, или с индивидуальной изменчивостью *Olbiaspis coalescens*.

Более сложна схема расположения внутренних сенсорных каналов на вентральной части панциря *Argyriaspis tcherkesovae* (рис. 80 В). На имеющемся материале они могут быть определены лишь частично.

Гомологичность некоторых каналов *Argyriaspis* каналам других гетеростраков, в том числе *Suathaspidiformes*, может быть намечена в самых общих чертах. Отчетливо идентифицируются фрагменты продольных каналов (рис. 80 В, *lv.m* и *lvl*) и поперечных комиссур (*cm.v.m*). Остальные каналы на известном материале трудно сопоставимы с обычно присутствующими каналами, например, у циатаспид.

Интересно и важно, что схема сенсорных каналов амфиаспид в ее наиболее простом варианте, представленном косыми супраорбитальными линиями, продольными и поперечными линиями, реализована уже у силурийских амфиаспид (*Boothiaspis*) (Broad, 1973). Д. Брод (там же) отмечает, что в целом она близка к схеме сенсорных каналов у *Suathaspidiformes*.

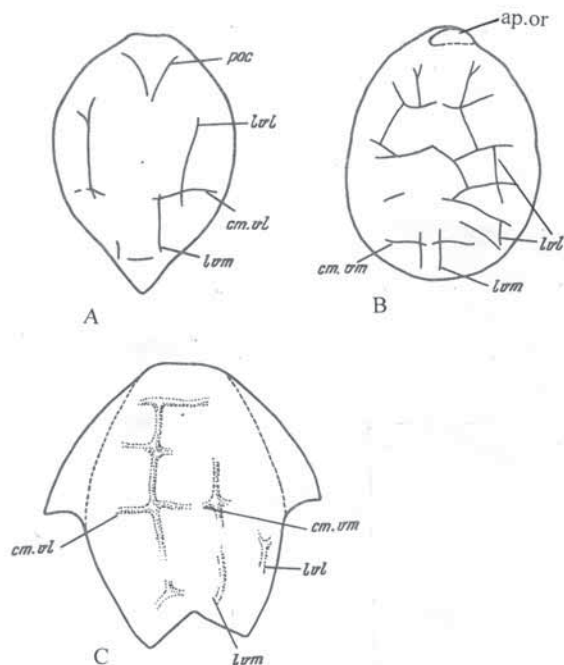


Рис. 80. Схема расположения сенсорных каналов в вентральных пластинках амфиаспид (Новицкая, 1983). А – *Olbiaspis coalescens* Obruchev, ядро экз. ПИН, № 1489/107а, В – *Arguriaspis tcherkesovae* Novitskaya, ядро голотип ПИН, № 1925/26, С – *Angaraspis urvantzevi* Obruchev, внутренняя сторона вентральной пластинки по экз. ПИН, № 2573/12 и ПИН, № 1489/5 (частичная реконструкция). Обозначения: ap.or – ротовое отверстие, cm.v.l. – вентролатеральные поперечные комиссуры, l.v.l. – вентролатеральный продольный канал, l.v.m. – вентромедиальный продольный канал, poc – посторальный канал

### Исследования Amphiaspidiformes приводят к следующим выводам.

Сенсорные линии у амфиаспид расположены в основном сходно с одноименными каналами у *Syathaspidiformes*. Это относится и к внутренним каналам амфиаспид (*Siberiaspis*, *Olbiaspis*, *Angaraspis*).

Однако между отрядами имеются отличия, проявляющиеся не только у узкоспециализированных эглонаспид (*Amphiaspidiformes*: *Eglonaspidae*), не имевших глаз.

У *Amphiaspidiformes* не найдены супраорбитальные сенсорные комиссуры, известные у некоторых циатаспид. Латеральное положение вентральных поперечных комиссур относительно вентролатеральных продольных борозд у *Amphiaspidiformes* отличает их от циатаспид. Но, как отмечалось, существование переходных состояний (комиссуры расположены одновременно и латерально, и медиально по отношению к l.v.l.) означает, что этот признак является проявлением вариабельности в сейсмодатированной системе гетеростраков (амфиаспид). Такая вариабельность известна у амфиаспид на индивидуальном (внутривидовом) уровне.

Несмотря на существование отличий, сходство в составе, положении и рисунке борозд и каналов у *Amphiaspidiformes* и *Syathaspidiformes* дает ос-

нование считать сенсорную систему в этих отрядах гетеростраков, состоящей из, в основном, гомологичных каналов и борозд.

Можно предполагать, что присутствие двойной системы сенсорных линий (борозд и каналов) связано у амфиаспид с условиями их обитания. По результатам литологических исследований, в раннем девоне сибирские бассейны имели очень небольшую глубину и глинистое дно (Матухин, Меннер, 1974). Это значит, что в придонной зоне, населенной амфиаспидами, вода, по всей вероятности, была замутненной. Об этом свидетельствует и прерывистость сенсорных борозд, характерная для рыб, живущих в таких условиях. По-видимому, одной из адаптаций амфиаспид к условиям жизни было появление двойной сенсорной системы. У слепых амфиаспид, имевших ротовую трубку, хорошо развитая система сейсмочувствительных борозд (рис. 77 В, 79 В), вероятно, в какой-то мере компенсировала отсутствие глаз.

### PTERASPIDIFORMES. ПТЕРАСПИДЫ

Система сейсмочувствительных каналов птераспид рассматривается во многих описательных работах (значительная часть их списка дана в монографии: Новицкая, 1983). Гораздо меньше исследований посвящено гомологизации сейсмочувствительных каналов птераспид с каналами других бесчелюстных, а также с каналами челюстноротых. Мнения исследователей сходятся или расходятся в интерпретации отдельных каналов, но филогенетические выводы, основанные на сравнении сенсорных систем, оказываются иногда очень различными. Одно из мнений, сыгравшее значительную роль в представлениях о филогенетических связях гетеростраков, состоит в том, что у птераспид и у миног (петромизонтид) расположение сенсорных каналов в некоторых отношениях «поразительно сходно»; это приводит к выводу о тесной связи птераспид и современных циклостом (Stensiö, 1926). К этому мнению, повторив сравнительно-морфологический анализ сейсмочувствительных линий на голове птераспид и миног, присоединился Хольмгрен (Holmgren, 1942).

Хотя в статье 1926 г. Стеншё не отрицает возможность сравнения системы сенсорных каналов птераспид, эласмобранхий и телеостом, тем не менее он считает систему каналов у птераспид резко отличающейся от системы каналов у рыб. Позднее его взгляды изменились в сторону большего признания гомологий в сенсорной системе гетеростраков и гнатостом, но вывод о связи птераспид (и гетеростраков в целом) с современными Cyclostomata остался тем же (Stensiö, 1958, 1964).

К противоположному заключению пришел Севе-Седерберг (Säve-Söderbergh, 1941). На материалах по Pteraspis, Crossopterygii и Actinopterygii он показал, что у Heterostraci система боковой линии в важных чертах сходна с системой у Gnathostomata, во всяком случае гораздо больше, чем с сенсорной системой цефаласпид. Это поколебало его убежденность в существовании сколько-нибудь тесной связи между Heterostraci и Cyclostomata (Säve-Söderbergh, 1941, стр. 537).

Автором этой книги было предпринято детальное сопоставление сенсорных систем у Pteraspidoformes и Cyathaspidoformes (Новицкая, 1983). Ранее сходство птераспид и циатаспид отмечалось лишь в виде краткого замечания (Stensiö, 1926). Оно явно недостаточно для выводов, при существующих расхождениях во взглядах на филогенетические связи бесчелюстных. Необходимой и важной задачей автора книги стало также сравнение сенсорной системы у птераспид, миног (Cyclostomata) и челюстноротых.

Сейсмочувствительные каналы птераспид находятся в среднем (канцелярном) слое панциря. Их диаметр небольшой или равен высоте канцелярного слоя, или превосходит высоту слоя. От каналов тонкие каналы (tubuli) ведут к порам, открывающимся на дентиновых гребешках. Размеры пор варьируют от очень небольших почти неразличимых до крупных щелевидных (рис. 52 А, С).

**Каналы дорсальной стороны панциря**, за исключением продольных латеральных, имеют более или менее отчетливо выраженное радиальное расположение. Наиболее полно каналы на дорсальной стороне панциря известны у Protopteraspis (Kjaer, 1928), у английских видов Pteraspis (White, 1935) и у некоторых американских птераспид (Bryant, 1933). Достаточно хорошо исследована и показана сейсмочувствительная система подольских птераспид (Новицкая, 1983; Voichyshyn, 2011).

Супраорбитальные каналы на рostrальной пластинке птераспид продольны (Рис. 81, 82 С, soc). На дорсальной пластинке позади них расположены продольные дорсомедиальные каналы (рис. 82 С, mdl), как у циатаспид. На пинеальной пластинке птераспид имеется канал, являющийся, по-видимому, поперечной частью супраорбитальных каналов. Поперечная часть канала образует пологий или резкий изгиб.

Инфраорбитальные каналы огибают орбиту сзади (их посторбитальная часть) и снизу (суборбитальная часть). Позади орбит с инфраорбитальными каналами соединяются продольные дорсолатеральные (ldl), следующие по орбитальным и дорсальной пластинкам (рис. 81, 82). Эти линии переходят на хвостовые чешуи (по данным Stensiö, 1926; White, 1935).

Дорсомедиальные продольные каналы (mdl) продолжают из примордиальной зоны дорсальной пластинки вперед (рис. 83, mdl). Эти каналы расположены почти параллельно друг другу, они слегка расходятся (рис. 83, 81, mdl). В задней области дорсальной пластинки они идут вдоль вырезки для дорсального шипа. Каналы иногда соединены сближенными поперечными комиссурами в области примордиальной дорсальной пластинки (рис. 83, cm.dm). На имеющемся материале (в некоторых случаях) дорсомедиальные и дорсолатеральные продольные каналы соединены тремя парами радиально расходящихся комиссур (рис. 83, cm.dl), иногда дорсолатеральные продольные каналы не видны (рис. 81 С).



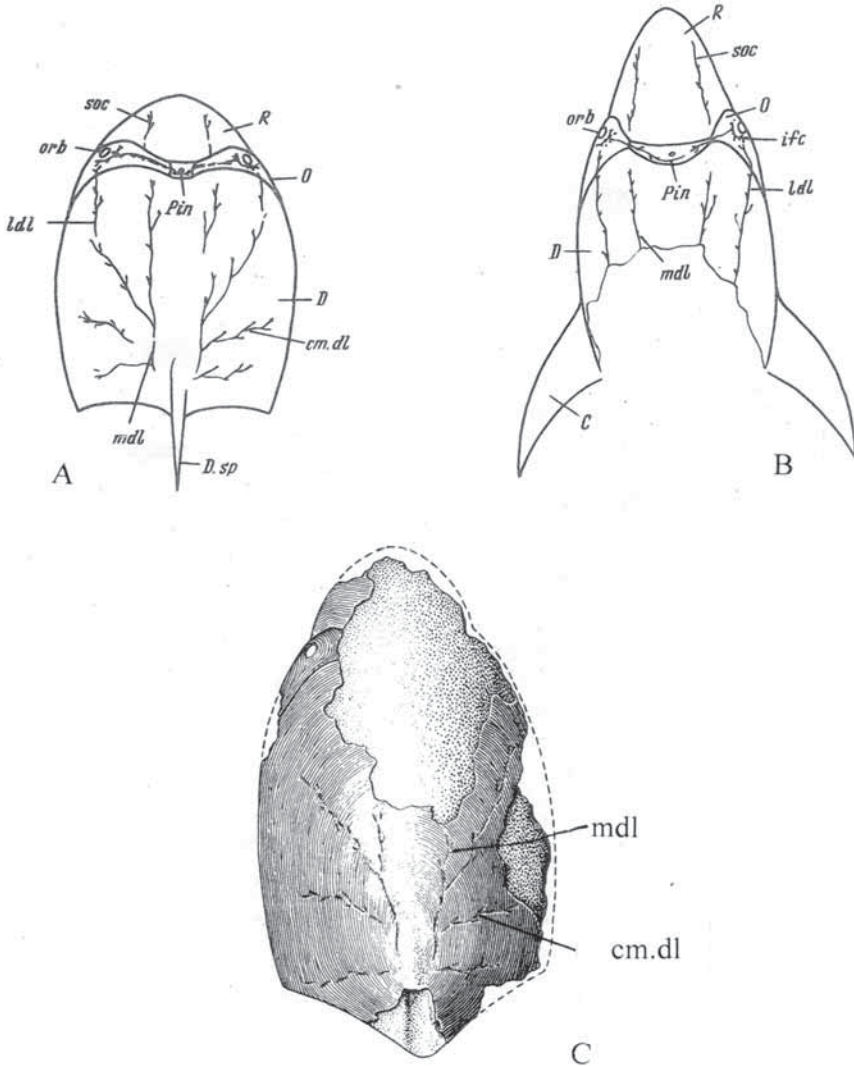


Рис. 81. Сенсорные каналы на дорсальном панцире птераспид. А – *Zascinaspis heintzi* (Brotzen), реконструкция по экз. ПИН, № 3592/22 и 23, В – *Mylopteraspis gracilis* Stensiö, частичная реконструкция преимущественно по экз. ПИН, № 3592/50, С – *Zascinaspis heintzi* (Brotzen) – экз. ПИН, № 3592/23; Подолия, с. Устечко, нижний девон (лохков), днестровская серия. Обозначения: С – корнуальная пластинка, D – дорсальная пластинка, D.sp – вырезка для дорсального шипа, O – орбитальная пластинка, Pin – пинеальная пластинка, R – роstralная пластинка, cm.dl – дорсолатеральные комиссуры, ifc – инфраорбитальный канал, ldl – продольный дорсолатеральный канал, mdl – продольный дорсомедиальный канал, orb – орбита, soc – супраорбитальный канал

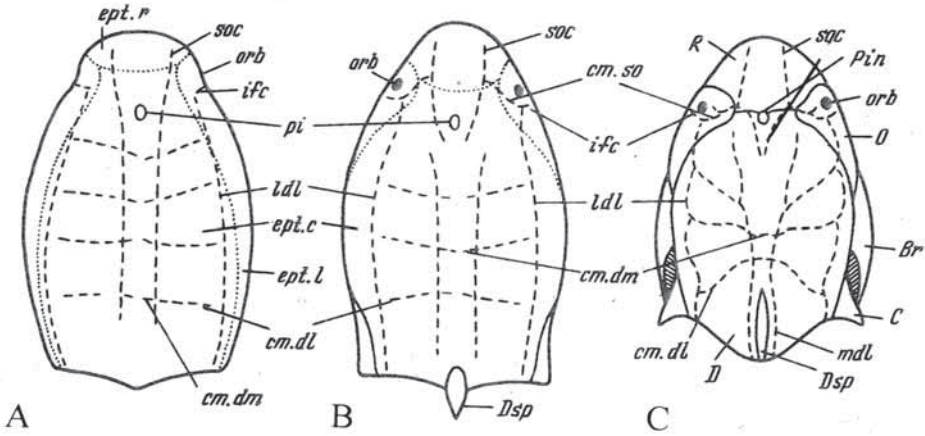


Рис. 82. Схема перехода от сенсорной системы циатаспид к системе птераспид. А – примитивная циатаспида типа Archegonaspis, В – гипотетическая стадия, С – примитивная птераспида, Protopteraspis (С – по Kiaer, 1928). Обозначения: Br – бранхиальная пластинка, С – корнуальная пластинка, D – дорсальная пластинка, Dsp – дорсальный шип, O – орбитальная пластинка, Pin – пинеальная пластинка, R – роstralная пластинка, ept.c – центральный эпитегум, ept.l – латеральный эпитегум, ept.r – роstralный эпитегум, cm.dl – поперечные дорсолатеральные комиссуры, cm.dm – поперечные дорсомедиальные комиссуры, cm.so – супраорбитальные комиссуры, ifc – инфраорбитальный канал, ldl – продольные дорсолатеральные каналы, mdl – продольные дорсомедиальные каналы, orb – орбита, pi – пинеальное пятно, soc – супраорбитальные каналы

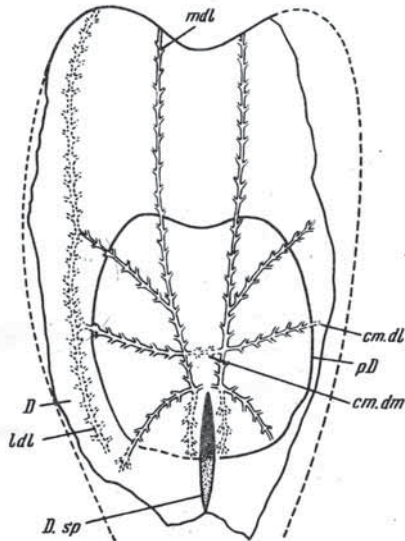


Рис. 83. Сенсорные каналы на дорсальном диске Podolaspis? sp. (экз. ПИН, № 3592/69). D – дорсальная пластинка, D.sp – вырезка для дорсального шипа. pD – контуры ювенильной пластинки, cm.dl – дорсолатеральные комиссуры, cm.dm – дорсомедиальные комиссуры, ldl – продольные дорсолатеральные каналы, mdl – продольные дорсомедиальные каналы

*Система каналов боковой линии на вентральной стороне панциря* известна полностью у немногих птераспид, в том числе, у *Pteraspis* и *Protopteraspis*. Супраорбитальные каналы (рис. 84 В, *soc*) следуют по вентральной стороне ростра, длинной у птераспид. Под орбитами супраорбитальные каналы соединяются с инфраорбитальными каналами (Säve-Söderbergh, 1941). Инфраорбитальные каналы (*ifc. pt*) позади посторбитальных каналов (*roc*) соединяются с продольными вентролатеральными каналами (рис. 84 В, *lv1*). От последних отходят короткие медиальные каналы направленные косо назад (рис. 84 В, *cm. v*). Посторбитальная часть инфраорбитального канала (*ifc. pt*) переходит с орбитальных пластинок на латеральные и соединяется с посторбитальным каналом (*roc*) (White, 1935) (рис. 84 В).

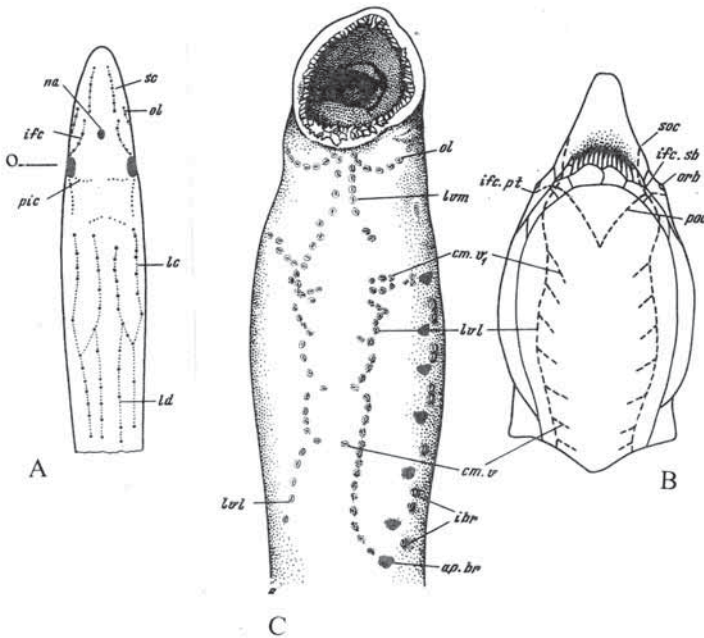


Рис. 84. Сенсорные линии на голове миног и птераспид. А – дорсальная сторона *Petromyzon fluviatilis* (по Stensiö, 1926): *ifc* – инфраорбитальная линия, *lc* – главная боковая линия, *ld* – дорсолатеральная линия, *na* – ноздря, *o* – глаз, *pic* – пинеальная линия, *ol* – околоротовая линия, *sc* – «супраорбитальная», по Шеншё, линия В – вентральная сторона панциря *Pteraspis rostrata* (White, 1935). С – линии невромастов на вентральной стороне *Lampetra fluviatilis* (Новицкая, 1983). Обозначения: *cm.v* – поперечные комиссуры, *cm.v1* – первая пара вентральных поперечных комиссур, *ibr* – невромасты между жаберными отверстиями, *ifc.pt*, *ifc.sb* – посторбитальная и суборбитальная части инфраорбитальных линий, *lv1* – продольная вентролатеральная линия, *lvm* – продольная вентромедиальная линия, *O* – глаз, *orb* – орбита, *roc* – посторбитальные линии, *soc* – супраорбитальный канал

Посторбитальный канал проходит по нижней части латеральных (орогонических) пластинок и располагается на вентральном щите, образуя V-образный изгиб. У некоторых птераспид (*Protopteraspis*) его вершина продолжается в короткий непарный вентромедиальный продольный канал (Kjaer, 1928). Парные вентромедиальные продольные каналы и поперечные комис-

суры между ними, судя по известному материалу, у птераспид отсутствуют. Вентральные каналы соединялись с каналами дорсальной стороны панциря на латеральных пластинках. На них инфраорбитальный сенсорный канал соединялся с посторальным каналом и передней частью продольного вентролатерального (White, 1935; Säve-Söderbergh, 1941).

**О гомологизации сенсорных каналов птераспид.** В наборе сенсорных каналов и их расположении у птераспид заметно сходство с циатаспидами. Если учитывать бóльшую древность циатаспид, как группы в целом, то такое сходство (вместе с другими существенными признаками) дает основание считать систему птераспид производной от системы циатаспид. На рис. 82 (фиг. В) показана предполагаемая промежуточная стадия между системой сенсорных каналов циатаспид и птераспид. Основные различия между древнейшей (исходной) циатаспидной и более поздней птераспидной схемами строения связаны с орбито-пинеальной областью и задними дорсальными комиссурами. В процессе перехода к птераспидному состоянию (рис. 82) менялась форма и длина супраорбитальных каналов, в связи с образованием у птераспид орбито-пинеального пояса, а также менялось положение поперечных комиссур. Они приобрели у птераспид радиальность, обусловленную ростом пластинок панциря (рис. 83, см. dl).

Многими исследователями поперечная часть супраорбитального канала (= «пинеальный» канал птераспид, *pic* по Stensiö. 1926, 1958. 1964; *arc* по Säve-Söderbergh, 1941; *pin. line* по Holmgren, 1942) гомологизируется с «пинеальным» каналом циатаспид и с пинеальной линией миноги. Напомним, что так называемый пинеальный канал гетеростраков объясняется при этом как поперечная комиссура, соединившаяся с продольными линиями супраорбитальных каналов. Но как показано в разделе о циатаспидах, данные по их эволюции не подтверждают это мнение. У примитивных птераспид (рис. 82 С) сохраняется циатаспидная V-образная форма задней части супраорбитальных каналов (ср. с рис. 67 А, В). У более поздних птераспид каналы меняют форму, становясь поперечными между орбитами. Появление поперечной части каналов может быть результатом изменения их формы. Вполне возможно, что у птераспид, как у циатаспид, супраорбитальные каналы не имеют в своем составе поперечных комиссур.

Изменения в количестве и положении поперечных комиссур на дорсальной пластинке панциря при переходе от циатаспидного состояния к птераспидному сводятся к редукции их передних пар и к смещению оставшихся пар в заднюю часть дорсальной пластинки. Смещение вызвано, по-видимому, тем, что у птераспид, приобретших способность к росту пластинок панциря, его рост в переднем направлении происходил значительно быстрее, чем в заднем (рис. 83).

На схеме (рис. 82), иллюстрирующей возможный переход от сенсорной системы циатаспид к системе птераспид, видно соответствие между остальными каналами циатаспид и птераспид.

Гомологичность каналов вентральной пластинки у птераспид и циатаспид (посторальных, продольных вентролатеральных и поперечных комиссур) доказывается их совершенно сходным положением на панцирях у тех и

других (ср. рис. 70 и 84 В). Наблюдаемая у птераспид редукция медиальных комиссур свойственна также многим циатаспидам.

Сходство в системе сенсорных каналов у циатаспид и древних птераспид типа *Protopteraspis* дает основание переносить гомологии, установленные между каналами циатаспид и акул на каналы птераспид (Новицкая, 1983). В цитированной монографии мной даны доказательства того, что супраорбитальные и инфраорбитальные каналы древних птераспид, таких как *Protopteraspis*, как и у циатаспид, гомологичны супраорбитальным и инфраорбитальным каналам акул. Гомолог поперечной части супраорбитальных каналов продвинутых птераспид (рис. 81) у акул не развит (что вполне естественно у акул, не имевших ничего похожего на орбито-пинеальный пояс).

Сходство птераспид и акул в положении и большой длине сенсорных каналов на ростре приобретено теми и другими независимо.

Инфраорбитальные каналы у птераспид образуют пост- и суборбитальные части, как у циатаспид и акул. Посторбитальные каналы птераспид (рис. 84 В), и у циатаспид гомологичны. Возможно, эти каналы гомологичны околотротовому (мандибулярному) каналу акул (рис. 72 А, с. md).

Рассмотренный сравнительный материал дает основание для следующих выводов.

*Система сенсорных каналов птераспид во многом сохраняет сходство с системой каналов у циатаспид.*

Каналы дорсальной и вентральной стороны панциря *Pteraspidiformes* гомологичны каналам *Syathaspidiformes*; они также гомологичны, в основном, сенсорным каналам акул.

В эволюции от морфологического уровня циатаспид к птераспидам и, затем, в эволюции птераспид в сейсмочувствительной системе реализуются следующие тенденции:

удлиняются супраорбитальные каналы, что, возможно, связано с образованием роstra у птераспид;

задняя часть супраорбитальных каналов приобретает поперечное положение, что вызвано образованием у птераспид орбито-пинеального пояса;

редуцируются передние (постпинеальные) дорсальные поперечные комиссуры. Последнее можно объяснить значительным увеличением скорости роста дорсальной пластинки у птераспид, особенно в переднем направлении (рис. 83).

В этой главе уже упоминалось о широко распространенном мнении, признающем сходство в системе сейсмочувствительных органов у птераспид и миноги. Расположение таких органов у миноги известно по работам (Stensiö, 1926; Holmgren, 1942; Marinelli, Strenger, 1954), дающим не вполне совпадающую картину. Автором этой книги был исследован рецентный материал по *Lampetra fluviatilis* (Новицкая, 1983). При этом установлено (по расположению пор), что расположение невроматов в сейсмочувствительных линиях миноги варьирует индивидуально (например, в бронхиальной области), но рисунок, образуемый линиями (схемой расположения пор), в главных чертах остается довольно постоянным. Установлено, что пинеальные линии невроматов, находящиеся у миноги сразу позади глаз и позади заднего конца носового мешка (рис. 85 А, В, см 1), гомологизируемые с «пинеаль-

ным каналом» гетеростраков (Stensiö, 1926 и др.) являются короткими поперечными комиссурами (рис. 85, cm1; рис. 84 A, pic). Их гомологичность поперечной части супраорбитальных каналов гетеростраков не может быть подтверждена по следующей причине. У миног пинеальные комиссуры не имеют никакого отношения к супраорбитальным каналам, т. к. последние у миног отсутствуют. Это – древнее состояние, сохранившееся у миног от предкового уровня цефаласпидоморф (*Cephalaspidomorphi*). Отсутствие супраорбитальных каналов у миног отчетливо видно на материале, рассмотренном автором (Новицкая, 1983) (здесь – рис. 85); на это же указывает Хольмгрен (Holmgren, 1942). Передняя продольная дорсальная линия на голове *Petromyzon*, обозначенная Стеншё (Stensiö, 1926) как супраорбитальная (рис. 84 A, sc), в действительности принадлежит инфраорбитальному ряду сенсорных линий. Это доказывается тем, что линия, о которой говорит Стеншё, является передним продолжением инфраорбитальной линии (рис. 85 A, ifc) и ее иннервацией *n.buccalis VII* (последнее по Allis, 1904; Tretiakoff, 1927; Homgren, 1942).

Сравнение остальных сенсорных линий показывает следующее. Позади инфраорбитальной линии и второй поперечной комиссуры (рис. 85, ifc, cm2) продольная дорсолатеральная линия (*ldl*) прослеживается у миног по единичным порам (рис. 85 A, *ldl*). Она соответствует продольной дорсолатеральной линии гетеростраков (*Heterostraci*) и главной боковой линии рыб. У миног поры в этой линии разделены значительными расстояниями (рис. 85 A, B; *ldl*). Ниже продольной дорсолатеральной линии единичные поры (часто одна-две) расположены между наружными отверстиями жаберных мешков (рис. 85, *ibr*). У гетеростраков обычно гомологи этих каналов отсутствуют. Исключение, возможно, составляют иррегуляреаспиды, от продольных дорсолатеральных каналов которых отходят короткие латеральные веточки (рис. 69). Продольные дорсомедиальные линии невромастов, показанные у миноги Стеншё (Stensiö, 1926; в этой книге рис. 84 A, у Стеншё эти линии обозначены *ld*) на экземплярах, просмотренных автором (Новицкая, 1983), отсутствуют.

У миноги околотовые и продольные вентромедиальные линии невромастов сопоставляются иногда с посторальными каналами гетеростраков (Stensiö, 1926). Но в расположении этих линий у миног и гетеростраков есть существенные различия: продольные вентромедиальные линии невромастов у миног (рис. 84 C, *lvm*) расположены целиком впереди продольных вентролатеральных линий (*lvl*), начинающихся на уровне передних жаберных отверстий (рис. 84 C); у гетеростраков посторальные каналы (рис. 84 B, *roc*) расположены внутри *lvl*. Передние вентромедиальные линии у миног являются (рис. 84 C, *lvm*), по всей вероятности новообразованием, появившимся в связи с формированием специализированного ротового аппарата.

У миног продольные вентральные (вентролатеральные) линии не имеют известного у гетеростраков соединения с инфраорбитальными и околотовыми (посторальными) линиями. У миног продольные задние вентральные линии (рис. 84 C, *lvl*) смещены далеко назад и отделены от околотовых линий невромастов (*ol*) значительным пребранхиальным расстоянием (рис. 84 C). Вентролатеральные линии (*lvl*) миног соответствуют части продольных

вентролатеральных каналов гетеростраков (lv1), расположенной позади первой пары вентральных комиссур (см. v1). Поперечные невромасты миног, помещающиеся медиально по отношению к продольным вентролатеральным линиям гомологичны вентральным комиссурам гетеростраков (рис. 84 С, В, см. v).

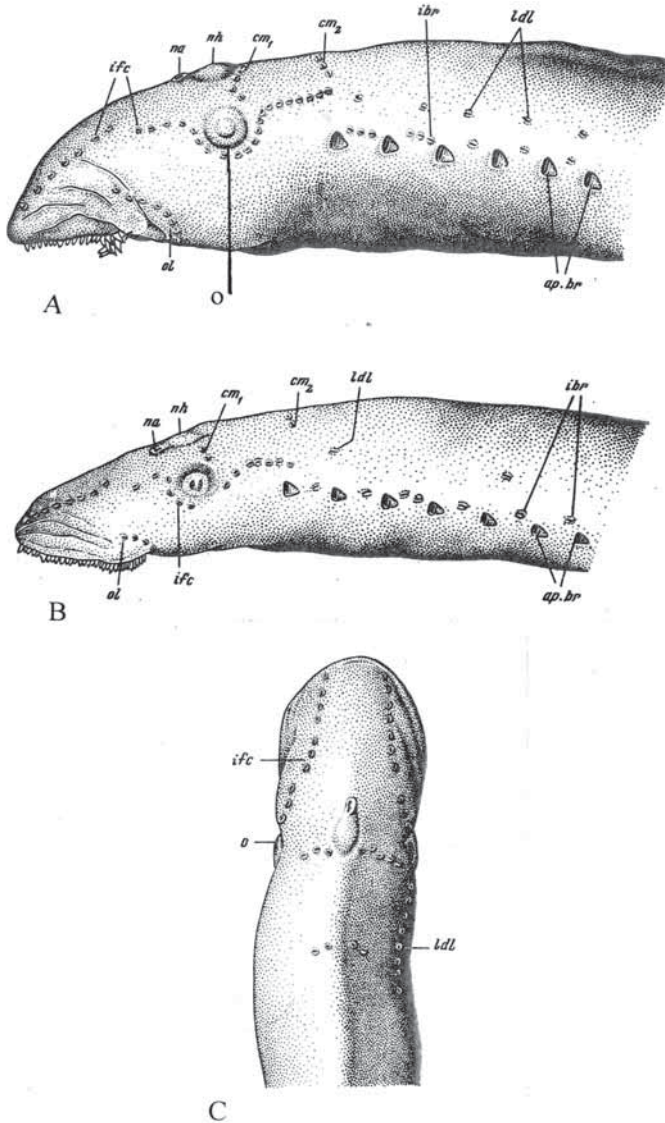


Рис. 85. Расположение сенсорных линий (невроматов) на голове *Lampetra fluviatilis* (L.)  
 А, В – вид сбоку, С – вид сверху. Обозначения: ар.br – бранхиальные отверстия, см1, 2 – поперечные линии (комиссуры), ibr – невромасты между жаберными отверстиями, ifc – инфраорбитальная линия, ldl – продольная дорсолатеральная линия, на – ноздря, nh – назогипофизный мешок, о – глаз, ol – околоротовая линия (Новицкая, 1983)

Таким образом, как видно из сравнения, хотя в расположении сейсмочувствительных линий у миног и гетеростраков есть некоторое сходство, но гораздо существеннее то, что у них имеются значительные различия. Сходство проявляется в признаках, являющихся, по-видимому, наиболее архаичными у позвоночных. Оно состоит главным образом в присутствии продольных и поперечных сенсорных линий и в том, что посторбитальная часть инфраорбитальных линий сменяется в каудальном направлении продольной дорсолатеральной линией. Такое положение этих линий свойственно, насколько известно, водным позвоночным, т. е. не может служить показателем родства. Строение сенсорных линий, состоящих у миног из невромастов (нет каналов) является, возможно, древним состоянием.

Характерными признаками в сейсмочувствительной системе миноги сходны с остеостраками: и у миног, и у остеостраков отсутствуют супраорбитальные каналы, инфраорбитальные каналы продолжают далеко вперед, к переднему краю головы. У миног и остеостраков инфраорбитальные каналы имеют сходную форму. Вместе со сходством миног и остеостраков в важнейших, фундаментальных, чертах строения (монориния, дорсальное назогипофизное отверстие) сходство в сейсмочувствительной системе каналов свидетельствует о том, что у миног сохранились некоторые древние признаки, сформировавшиеся на морфо-эволюционном уровне палеозойских Osteostraci.

*Заканчивая раздел о сейсмочувствительной системе, подчеркну, что ее сравнением у гетеростраков (Heterostraci), низших челюстноротых (акул) и круглоротых (миног) выявлено то или иное сходство в системах всех трех групп позвоночных. Но вместе с тем явно преобладающим является сходство гетеростраков и акул, прослеживаемое как на дефинитивной, так и на эмбриональных стадиях онтогенеза акул.*



## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МЕЖДУ ОТРЯДАМИ ГЕТЕРОСТРАКОВ

История исследований филогенетических отношений внутри гетеростраков (*Heterostraci*) и разнообразие подходов к таким исследованиям рассмотрены в одной из предыдущих монографий автора (Новицкая, 1983). Там же даны критерии, которым должны соответствовать материалы по отрядам для того, чтобы связи между отрядами могли быть достаточно доказательно обоснованы. Этими критериями, эффективными для реконструирования родства внутри гетеростраков, являются следующие:

1. В сближаемых группах экзоскелет должен быть известен достаточно для его полной (или близкой к ней) реконструкции. Должны быть известны: состав пластинок панциря, форма пластинок, их взаимное расположение, сенсорная система (состав и расположение сенсорных каналов), микростроение – прежде всего строение поверхностного (скульптурного) и среднего слоев экзоскелета.
2. Группы, филогенетические связи которых исследуются, должны быть известны в их эволюции. Если представительство какой-то один таксон (им может быть монотипический род, иногда выделяемый в семейство), установление его родственных связей проблематично, хотя сам таксон может быть известен относительно полно.

Группами, отвечающими этим двум основным критериям, являются сравнительно хорошо известные отряды *Syathaspidiformes*, *Amphiaspidiformes* и *Pteraspidiformes*. В какой-то мере этим требованиям отвечает и отряд *Psammosteiformes*. Но обычная фрагментарность остатков псаммостеид делает их менее информативными по отмеченным пунктам.

Среди трех первых отрядов, *Syathaspidiformes* образуют широко расселившуюся группу, эволюционировавшую, в том числе, в направлении слияния эпитегумов и пластинок панциря в щиты.

Сходство некоторых наиболее просто организованных амфиаспид (*Putoranaspis*, *Aphataspis*, *Gerronaspis*) в строении панциря с циатаспидами (см. предыдущие разделы главы «Экзоскелет бесчелюстных») дает основание считать, что амфиаспиды берут начало от циатаспид, развивавшихся в направлении слияния пластинок панциря. Мнения о родстве амфиаспид с другими гетеростраками рассмотрены в работах автора (Novitskaya, 1971; Новицкая, 1977, 1983).

В первом описании амфиаспид Д.В. Обручев отнес один из установленных им родов к циатаспидам, указав тем самым на родство этих групп гетеростраков (Обручев, 1939). Позднее Л.Тарло (Tarlo, 1962a) сблизил известных к тому времени амфиаспид (три рода) с кардипельгидами, считая последних анцестральной группой. Такое сближение не было принято Д.В. Обручевым (Обручев, 1964), отметившим сходство амфиаспид и циатаспид (сем. *Stenaspididae*) в морфологии бронхиальных пластинок и микроструктуре панциря. Возможность сближения амфиаспид с циатаспидами отметил и Стеншё (Stensiö, 1964), хотя в его предыдущей сводке (Stensiö,

1958) амфиаспидам отводилась роль боковой ветви, далекой от основного эволюционного ствола гетеростраков.

Данные, существенно расширяющие представления о морфологии амфиаспид, были получены автором этой книги в результате изучения большой коллекции материалов из Сибири. Среди сибирских находок открыты роды, сходные некоторыми чертами строения с циатаспидами, особенно с ктенаспидами (Новицкая, 1967; Novitskaya, 1971). Детальное сравнение морфологии *Amphiaspidiformes* и *Syathaspidiformes* показало сходство между этими отрядами в характеристиках панциря (Novitskaya, 1971). Наиболее естественно сходство объясняется близким родством, отвечающим схеме предки – потомки. Сравнение амфиаспид по тем же признакам с кардипельгидами показало существенные различия между ними и амфиаспидами (Novitskaya, 1971), т. е. выводы о родстве амфиаспид и циатаспид, не получив серьезных возражений на других материалах, в сущности подтвердились. Позднее к этим выводам присоединились Д. Брод (Broad, 1973) и Л. Холстед (Halstead, 1973 a)<sup>1</sup>. Насколько известно, мнение о том, что амфиаспиды связаны происхождением с *Syathaspidiformes*, практически не оспаривается в работах последнего времени.

На рис. 86 показана схема, иллюстрирующая возможные пути преобразования панциря циатаспид в панцирь амфиаспид. Циатаспида типа *Anglaspis*, помещенная в основание схемы, не обладает слившимися пластинками панциря и не расценивается мной как конкретный род, давший начало амфиаспидам. Среди известных в настоящее время циатаспид едва ли есть виды, которые можно было бы признать бесспорно предковыми для амфиаспид. В то же время морфология панциря *Anglaspis* близка к теоретической модели предка амфиаспид, поскольку присутствие на бронхиальных пластинках *Anglaspis* резкого продольного перегиба делает легким переход от панциря такого типа к панцирю амфиаспид (рис. 86).

Основным условием для морфологического перехода от панциря циатаспид к панцирю амфиаспид является слияние дорсальной пластинки с бронхиальными. У циатаспид случаи такого слияния известны: *Stenaspis*, *Allocryptaspis* (Denison, 1964; Обручев, 1964). Кроме того, при переходе к амфиаспидному состоянию бронхиальные отверстия должны были переместиться из характерного для циатаспид положения между дорсальной и бронхиальными пластинками в известное у амфиаспид положение: на боковом ребре панциря или на его дорсальной стороне (рис. 86 С, Е). Если принять во внимание, что положение бронхиальных отверстий у гетеростраков нестабильно по отношению к пластинкам панциря, то возможность такого перемещения вполне вероятна. То же самое относится к орбитам, которые у амфиаспид иногда находятся на боках панциря, т. е. как у циатаспид, или перемещаются в дорсальное положение (рис. 86). Перемещение орбит на дорсальную сторону панциря известно и у циатаспид (*Listraspis*: Denison, 1964).

Среди гипотез, объясняющих происхождение панциря птераспид, известно несколько вариантов иногда противоположных. Они были мной детально проанализированы (Новицкая, 1983). Здесь я остановлюсь на них очень коротко.

---

<sup>1</sup> L.B. Halstead и L.B. Tarlo (см. выше) – один и тот же автор.

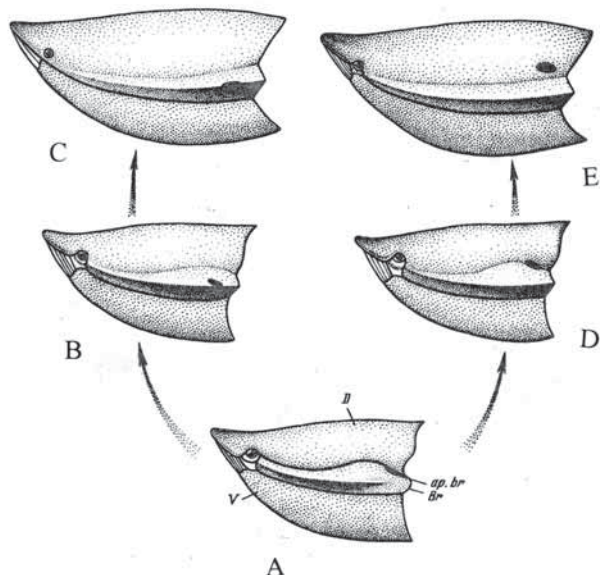


Рис. 86. Схема, иллюстрирующая возможные пути перехода от панциря циатаспидного типа к панцирю амфиаспид. А – циатаспида типа *Anglaspis*: все пластинки панциря разделены. Левая линия: В – промежуточная стадия: дорсальная пластинка слилась с бранхиальными, начинают сливаться суборбитальные и латеральные пластинки, бранхиальные отверстия перемещаются в латеральном направлении, к боковому ребру; С – форма, близкая к *Putoranaspis* (*Amphiaspidiformes*): дорсальная, бранхиальные, суборбитальные и латеральные пластинки слились, бранхиальное отверстие – на боковом ребре. Правая линия: D – промежуточная стадия, как «В» – пластинки панциря сливаются между собой, бранхиальные отверстия оказываются между слившимися дорсальной и бранхиальной пластинками; E – форма как *Gerronaspis* (*Amphiaspidiformes*): в дорсобранхиальной части панциря все пластинки слиты, бранхиальные отверстия перемещаются на дорсальную пластинку. Обозначения: D – дорсальная пластинка, Br – бранхиальная пластинка, V – вентральная пластинка (у амфиаспид может не сливаться с дорсобранхиальной частью панциря), ar.br – бранхиальное отверстие

Предполагается, что панцирь птераспид формировался в результате прогрессивной дифференциации ростродорсального щита циатаспид (Bryant, 1933). Но Стеншё (Stensiö, 1958, 1964), панцирь птераспид это – морфологическая стадия, предшествовавшая более консолидированному панцирю циатаспид. По мнению Холстеда (Tarlo, 1962b; Halstead, 1973a) птераспиды и циатаспиды развивались параллельными линиями от бесчелюстных, имевших тессеры (Halstead, 1973a).

Гипотеза Брайента (Bryant, 1933) убедительна в установленных им гомологиях, но она ошибочна в последовательности морфологических этапов, ведущих к преобразованию циатаспидного панциря в птераспидный. По Брайенту, состояние, соответствующее начальной стадии дифференциации панциря циатаспид в птераспидном направлении, реализовано у *Poraspis* (циатаспиды), более продвинутое – у *Suathaspis*. Следующий этап соответствует уже уровню организации птераспид. В эволюции птераспид, как пример наиболее примитивного состояния, рассматривается *Protaspis*,

промежуточного – *Protopteraspis* (= *Pteraspis* (?) *primaevus*, по Брайенту), завершает эволюцию – *Althaspis* (по Брайенту, *Podolaspis longirostra*). В этой схеме неверен уже исходный пункт. Среди циатаспид пораспиды имели росто-дорсальный диск, в котором утрачены полностью или частично следы разделения на эпитегумы. Но эпитегумы были выражены у наиболее древних членов отряда *Syathaspidiformes*. Следовательно, эволюция пораспид шла в направлении консолидации панциря, т. е. в направлении противоположном, ведущему к образованию панциря птераспидного типа. Это исключает пораспид из числа групп, которые могли бы дать начало птераспидам.

Среди известных циатаспид у *Syathaspididae* и *Tolypelepididae* панцирь четко подразделяется на эпитегумы, что существенно облегчало возможность перехода к панцирю исходных птераспид. Птераспиды не имеют тессер, характерных для *Tolypelepididae*. В этом отношении птераспиды более сходны с *Syathaspididae*. Замечу, что речь идет лишь о наиболее вероятном морфологическом уровне, давшем основу для перехода к птераспидному состоянию. Из известных собственно циатаспид (сем. *Syathaspididae*) роды *Archegonaspis* и *Vernonaspis* более чем другие близки к формам, которые могли быть предковыми для птераспид. *Listraspis*, относимый к этому семейству (Denison, 1964), слишком специализирован в амфиаспидном направлении, что следует хотя бы из положения его глаз. Это исключает его принадлежность к линии развития, ведущей к птераспидам. *Syathaspis* обладает своеобразной скульптурой, существенно отличающейся от дентиновых гребешков птераспид.

Среди птераспид к *Syathaspididae* близок *Protaspis*, выдвигавшийся на эту роль Брайентом, обладает признаками, безусловно соответствующими более высокому эволюционному уровню, сравнительно с *Protopteraspis*: речь идет о строении орбито-пинеальной и бронхиальной областей. Последовательность появления названных птераспид во времени – *Protopteraspis* известен из жедина, *Protaspis* – из зигена (Обручев, 1964; Halstead, Turner, 1973) также говорит не в пользу гипотезы Брайента.

Мной предложена другая схема, показывающая направление морфологических преобразований в эволюции от уровня циатаспид к уровню птераспид (рис. 87). Из циатаспид в ней взят *Archegonaspis*, поскольку он имеет хорошо выраженные эпитегумы, его дентиновые гребешки напоминают скульптуру птераспид, тессеры отсутствуют (кроме пинеальной).

Каким образом могли происходить преобразования панциря циатаспид, таких как *Archegonaspis*, в панцирь птераспид?

Ростральный эпитегум у *Archegonaspis* (циатаспиды) широко закруглен, по форме он сходен с ростральной пластинкой архаичных птераспид. Немного вытянувшись вперед, он мог стать похожим на ростральную пластинку птераспид (рис. 87 А, С). Для преобразования рострального эпитегума циатаспид в ростральную пластинку птераспид (такую как у протоптерасписов) достаточно, чтобы задняя граница рострального эпитегума отодвинулась назад до уровня пинеального пятна. Доказательством того, что в эволюции это могло происходить, служит одна из особенностей роста пластинок: ростральные пластинки птераспид росли присоединением рядов дентиновых гребешков к заднему краю примордиальной закладки (рис. 27 А).

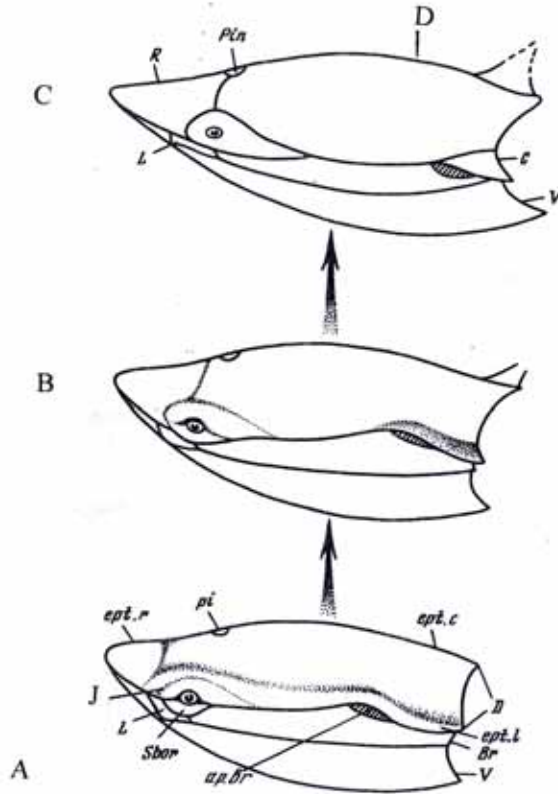


Рис. 87. Схема, иллюстрирующая переход от панциря циатаспид к панцирю птераспид. А – древние циатаспиды типа *Archegonaspis*: панцирь разделен на пластинки и эпитегумы (границы эпитегумов показаны точками), на латеральном эпитегуме заметна граница в орбитальной области (J, по экз. ПИН, № 3048/1 – *A. bimaris*); В – промежуточная форма (гипотетическая): суборбитальная пластинка сливается с дорсальной, в латеральных эпитегумах обособляются орбитальная и брахиальная части, задняя граница рострального эпитегума сдвигается к пинеальному пятну; С – примитивная птераспида типа *Protopteraspis*: дорсальная часть панциря подразделена на ростральную, пинеальную, орбитальные и дорсальную пластинки, сформировались корнуальные пластинки. Обозначения: Вг – брахиальная пластинка, С – корнуальная пластинка, D – дорсальная пластинка, L – латеральная пластинка, Pin – пинеальная пластинка, R – ростральная пластинка, Sbor – суборбитальная пластинка, V – вентральная пластинка, ar.br – брахиальное отверстие, ept.c – центральный эпитегум, ept.l – латеральный эпитегум, ept.g – ростральный эпитегум, j – граница в супраорбитальной зоне латерального эпитегума, pi – пинеальное пятно

Пинеальное пятно древних *Cyathaspididae* представляет собой тессеру (*Archegonaspis*, *Tolypelepis*). У *Protopteraspis* пинеальная пластинка очень невелика и по размерам близка к пинеальному пятну циатаспид. Обособление последнего в результате прогрессирующей дифференциации панциря вполне могло дать пинеальную пластинку такую, как у ранних птераспид. Важно, что у *Protopteraspis* (птераспиды) внутренняя сторона дорсального панциря еще не разделена на пластинки. Их границы различаются лишь в поверхностном слое (шпицбергенский материал; данные из Kiaer, 1928).

Этим *Protopteraspis* близок к циатаспидному состоянию, т. е. степень обособленности его пластинок та же, что и у эпитегумов циатаспид.

Для перехода от циатаспидного уровня к образованию орбитальных пластинок птераспид необходимо следующее (рис. 87): 1) слияние суборбитальных пластинок с дорсальной (фиг. А, В, С), 2), обособление в латеральных эпитегумах циатаспид части, соответствующей орбитальным пластинкам птераспид (их примордиальным закладкам). Пример с *Listraspis* показывает, что слияние суборбитальных пластинок и дорсального щита происходило у некоторых циатаспид. Положение и форма орбитальных пластинок у *Protopteraspis* приблизительно соответствуют передней части латеральных эпитегумов циатаспид (рис. 87 С, А). Важной чертой в их сходстве является отсутствие на орбитальных пластинках *Protopteraspis* медиальных выступов, появляющихся у более продвинутых птераспид. В связи с происхождением орбитальных пластинок важно подчеркнуть также, что в скульптуре латеральных эпитегумов *Archegonaspis bimariss* (ПИН, № 3048/1) различима граница участка, соответствующего ювенильным стадиям в формировании орбитальных пластинок птераспид (рис. 87 А, J). Орбитальные пластинки птераспид и латеральные эпитегумы циатаспид несут инфраорбитальные сенсорные каналы и переднюю часть продольных дорсолатеральных каналов (рис. 82 А, С, ifc, ldl). Это, так же как и сходное положение пластинок и эпитегумов в панцире, свидетельствует в пользу их гомологичности.

Дорсальная пластинка у *Protopteraspis* (птераспиды) гомологична центральному и части латеральных эпитегумов у циатаспид. В эволюции эпитегумы, по всей вероятности, подвергались некоторым изменениям (рис. 87 А, В, С). Передняя и супрабранхиальная части латеральных эпитегумов циатаспид отделились, образовав соответственно часть орбитальных пластинок и корнуальные пластинки. Оставшаяся часть латеральных эпитегумов присоединилась к центральному (фиг. В, С). Таким образом, дорсальная пластинка птераспид становилась вполне гомологичной центральному эпитегуму циатаспид, слившемуся с латеральными эпитегумами, из которых выделились их орбитальная и супрабранхиальные части. Дорсальный диск протоптераспидов, а также центральный эпитегум и присоединившиеся к нему части латеральных эпитегумов циатаспид несут один и тот же набор сенсорных каналов: заднюю часть супраорбитальных, продольные дорсо-медиальные каналы, продольные дорсолатеральные каналы и поперечные комиссуры (рис. 82).

Дорсальный шип, свойственный птераспидам, у циатаспид, как правило, отсутствует. Вероятно, следует согласиться с мнением Денисона (Denison, 1964), отметившего сходство между шипами птераспид и сросшимися чешуями, входящими в вырезку на постеродорсальном крае щита у *Ariaspis* (циатаспиды).

Корнуальные пластинки птераспид ограничивают бронхиальные отверстия сверху и сзади, образуя горизонтальные выступы (рис. 87, фиг. С, с). Иногда их сопоставляют с постбранхиальными лопастями циатаспид (Stensiö, 1964). Однако, по-видимому, корнуальные пластинки птераспид соответствуют не только постбранхиальным лопастям, а всей части лате-

ральных эпитегумов, расположенной у циатаспид над бронхиальным отверстием и позади него (рис. 87).

Из схемы, иллюстрирующей переход от панциря циатаспид к панцирю примитивных птераспид (рис. 87), следует, что все преобразования сводятся в сущности к обычным процессам дифференциации. Простота преобразований в процессе формирования панциря птераспид на основе панциря циатаспид делает вполне реальной возможность таких преобразований в эволюции.

В главе об экзоскелете бесчелюстных рассмотрено его строение у двуноздревых бесчелюстных (*Diplorhina*) на материалах наиболее крупных и хорошо изученных групп (отрядов) гетеростраков: *Syathaspidiformes*, *Amphiaspidiformes*, *Pteraspidae* и, в какой-то мере, *Psammosteiformes*.

Как отмечено в начале главы, экзоскелет может служить базой для разнонаправленных исследований, в том числе филогенетических. Но родственное сближение на основе данных об экзоскелете может быть доказательным только *внутри бесчелюстных (Agnatha)*.

Очень важно отметить еще раз, что данные об экзоскелете, взятые без привлечения фундаментальных признаков внутреннего строения, не являются убедительным материалом для выводов о родстве бесчелюстных (*Agnatha*), с ветвями челюстноротых и круглоротых позвоночных (*Gnathostomata*, *Cyclostomata*).

Для получения однозначных доказательств происхождения челюстноротых от морфо-эволюционного уровня бесчелюстных необходимо сравнительное исследование *фундаментальных признаков внутреннего строения* бесчелюстных и челюстноротых позвоночных.

Внутреннему строению бесчелюстных, главным образом, двуноздревых – *Diplorhina*, посвящена следующая глава книги.

## ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

Начало специальных исследований внутреннего строения бесчелюстных связано с работами Э. Стеншё (Stensiö, 1927, 1932). На материалах из Шпицбергена и Англии им изучались цефаласпиды (семейство Cephalaspidae, по Stensiö, 1927). Эти исследования принадлежат к числу особенно значительных в филогенетическом сближении бесчелюстных, а именно цефаласпид (они же Osteostraci – костнопанцирные), с одной из двух главных ветвей современных позвоночных, с круглоротыми. Внутреннее строение другой крупной группы бесчелюстных, гетеростраков (Heterostraci), стало привлекать внимание палеонтологов и морфологов со второй половины XX века (Watson, 1954; Stensiö, 1958, 1963, 1964, 1968; Heintz, 1963; Tarlo, 1964, Halstead, Whiting, 1965; Whiting, Halstead, 1975; Halstead, 1973; Новицкая, 1973, 1974а, 1983, 2004, 2015; Novitskaya, 1981, 1993; Новицкая, Каратаютеева-Талимаа, 1986; Janvier, 1974, 1975, 1981, 1985; Janvier, Blicek, 1979; и др.). Работы в этом направлении активно продолжаются в настоящее время.

Морфологически и функционально интерпретации следов внутренних органов у гетеростраков оказались принципиально различными. Этим вызваны длительные дискуссии. Их начало уходит к публикациям Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1964). В настоящее время состояние дискуссии таково, что только доказанное на фактическом материале объяснение следов внутренних органов бесчелюстных (Diplorhina – двуноздревых) и их корректное сравнение с органами современных челюстноротых и круглоротых, могут дать однозначные доказательства для решения проблемы происхождения челюстноротых позвоночных (Gnatostomata).

Важно иметь в виду, что внутреннее строение бесчелюстных включает **фундаментальные морфологические признаки**, различно (противоположно) проявляющиеся у двуноздревых и у одноноздревых бесчелюстных. Эти различия в фундаментальных характеристиках строения сохраняются в главных ветвях позвоночных – Gnathostomata и Cyclostomata. Фундаментальные признаки совершенно отчетливо выражены в различиях обонятельного аппарата (два носовых мешка или внешне непарный, один; подробнее в разделе «обонятельный аппарат»), в его отношении к гипофизу (обонятельный аппарат не соединяется с гипофизом или соединяется), в строении головного мозга (в переднем отделе мозга присутствуют обонятельные тракты, tracti olfactorii, или отсутствуют), в типе онтогенеза (осуществлялся у бесчелюстных по схеме гнатостом – акул, или по схеме циклостом – миног). Далее мы проанализируем эти признаки строения бесчелюстных, используя сравнительный материал по челюстноротым и круглоротым. Будут рассмотрены: морфология, ее трактовки и основанные на них реконструкции эндоскелета, обонятельного аппарата, головного мозга и краниальных нервов, типа онтогенеза, висцерального аппарата.



## ЭНДОСКЕЛЕТ

Внутренний скелет бесчелюстных (Agnatha) был хрящевым, в некоторых группах в нем имелись перихондральные окостенения (Osteostraci).

Хрящевой эндоскелет двуноздревых бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti) в ископаемом состоянии не сохраняется. Его реконструкции основаны на следах внутренних органов. Поскольку трактовки некоторых внутренних органов гетеростраков принципиально различны (Stensiö, 1964; Janvier, 1981 и др. – с одной стороны; Новицкая, 1983, 2004; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986 и др. – с другой), это отражается и в реконструкциях эндокrania, особенно его этмоидной области. Например, схематическая реконструкция этмоидной области *Poraspis rompescjkii* Brotzen, сделанная Э. Стеншё (Stensiö, 1964) по образцу миксины, принципиально отличается от реконструкции этмоидной области у циатаспид, сделанной автором этой книги (Новицкая, 1983). Моя реконструкция, по результатам сравнительно-морфологического анализа, сходна со строением акулы. Обе схематические реконструкции показаны на рис. 88, фиг. А, В (ср. также рис. 88 А с рис. 104).

В эндоскелете гетеростраков условно обозначаемый эндокраний может быть также условно подразделен на отделы: этмоидный, орбито-темпоральный, отический и окципитальный. Границы между эндокранием и жаберными дугами не различаются.

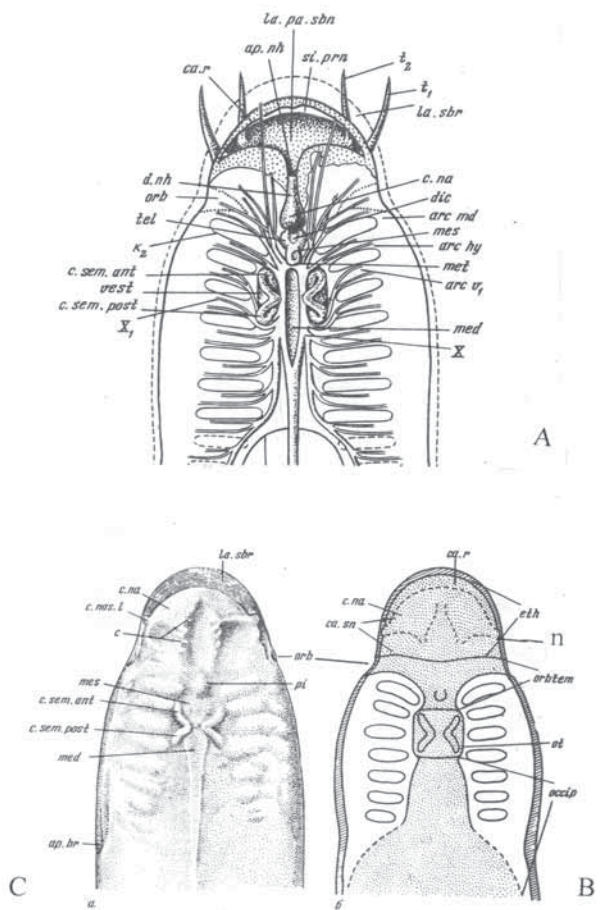


Рис. 88. Реконструкции эндоскелета (на схемах – фиг. А, В его поверхность покрыта точками) и некоторых внутренних органов у гетеростраков (*Syathaspidiformes*: *Poraspis rompckjii* Brotzen). А – реконструкция (фрагмент: область перед жаберными отверстиями) (из Stensiö, 1964, интерпретация органов оставлена по Stensiö), В – схема соотношения отделов эндокrania и положения внутренних органов у того же вида гетеростраков (из Новицкая, 1983), С – ядро со следами внутренних органов у *Poraspis rompckjii*: рисунок сделан на основе фотографии экз. № С 1600 Музея Естественной истории в Стокгольме, опубликованной Стеншё (Stensiö, 1964, Fig. 81 А), интерпретация органов на фиг. С, В дана мной (Новицкая, 1983). Обозначения: ap.br – жаберное отверстие, ap.nh – переднее отверстие назогиофизного хода, открывающееся в преназальный синус (по Stensiö, 1964), arc.hy – место гиодной дуги, arc.v1 – место первой жаберной дуги, c.na – носовой мешок, c.nas.l – боковой канал, ведущий из носового мешка к ноздре, c.sem.ant, c.sem.post – передние и задние полукружные каналы, ca.r – роstralный хрящ, с – обонятельные тракты, ca.sn – супраназальный хрящ, dic – diencephalon, d.nh – назогиофизный ход, eth – этmoidный отдел, k2 – место переднего жаберного отделения (жаберного мешка), la.pa.sbn – палатосубназальная пластинка (хрящевая – по Stensiö), la.sbr – место суброstralной каймы роstralной пластинки, med – myelencephalon, mes – mesencephalon, met – metencephalon, № – ноздря, orb – место глазной капсулы, orbtem – орбито-темпоральный отдел, occip – окципитальный отдел, ot – отический отдел, si.prn – преназальный синус (по Stensiö), t1 t2 – гипотетические щупальца (по Stensiö), tel – telencephalon, vest – стенка перепончатого лабиринта. (Здесь и дальше в подписях к рисункам разъяснены обозначения тех морфологических элементов, которые рассматриваются в тексте раздела)

## ЭНДОКРАНИЙ

## DIPLORHINA (ДВУНОЗДРЕВЫЕ): HETEROSTRACI

## Этмоидный отдел

В литературе известны две трактовки обонятельного аппарата гетеростраков (см. также раздел об обонятельном аппарате). От выбора одной из них зависит представление об этмоидном отделе этих бесчелюстных.

Сторонники одной из точек зрения считают, что Heterostraci имели два носовых мешка, открывавшихся отдельными ноздрями. Такое мнение принималось и принимается многими авторами в XX-XXI веке. Однако это мнение высказывалось как предположение или как констатация факта, не сопровождавшаяся специальным морфологическим анализом обонятельного аппарата этих бесчелюстных (Kiaer, 1930, 1932; Kiaer, Heintz, 1935, Wills, 1935, White, 1935; Säve-Söderbergh, 1941; Romer, 1945; Wangsiö, 1952; Балабай, 1956 а, б; Tarlo, 1961, 1964; Heintz, 1962; Gross, 1963; Denison, 1964, 1970; и др.). В некоторых из указанных работ отмечалась проблематичность трактовки обонятельного аппарата у Heterostraci.

Совсем другое объяснение обонятельного аппарата гетеростраков и их этмоидного отдела выдвинуто Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1964). В его трактовке гетеростраки имели непарную носовую капсулу, помещавшуюся далеко позади переднего края головы (рис. 88А, 89, с.на). Связь капсулы с наружной средой осуществлялась через более или менее длинный назогипофизный ход (d.nh), открывавшийся впереди в двулопастной преназальный синус (si.prn).

В качестве преназального синуса интерпретируются парные выпуклости у переднего края головы. (Согласно первой точке зрения, эти выпуклости – следы носовых мешков). Преназальный синус, по Стеншё, открывался наружу позади ростра, над ротовым отверстием, отделяясь от него палатосубназальной пластинкой (рис. 88 А, 89, 90 la.pa.sbn). Последняя, как предполагается, развивалась в онтогенезе в постгипофизной складке, как и соответствующая ей хрящевая пластинка миксин. Основываясь на таком предположении, Стеншё делает вывод о сходстве гетеростраков (Heterostraci) с миксинами (Cyclostomi). По мнению Стеншё (Stensiö, 1958, 1964: *Traité de Zoologie, Traité de Paleontologie*), сходство состоит в значительной величине этмоидного отдела, в его делении на два крупных хряща – ростральный и супраназальный и в происхождении ростра, формирующегося из преольфакторной части этмоида, а не из висцерального скелета. По Стеншё, перечисленные признаки отличают гетеростраков от остеоостраков, относящихся к группе бесчелюстных, давшей начало миногам. На этих же признаках основывается его вывод: план организации миксин и миног сформировался на морфологическом уровне гетеростраков и остеоостраков. Позднее Стеншё (Stensiö, 1968) несколько изменил представление о носовой капсуле гетеростраков, учитывая сохраняющиеся признаки первоначальной парности носовых мешков в онтогенезе современных Cyclostomi. Но его вывод о пре-

назальном синусе остался прежним. Идеи о родстве гетеростраков и миксин нашли развитие в несколько измененном виде, в работах Ф. Жанвье (Janvier, 1974, 1975, 1981).

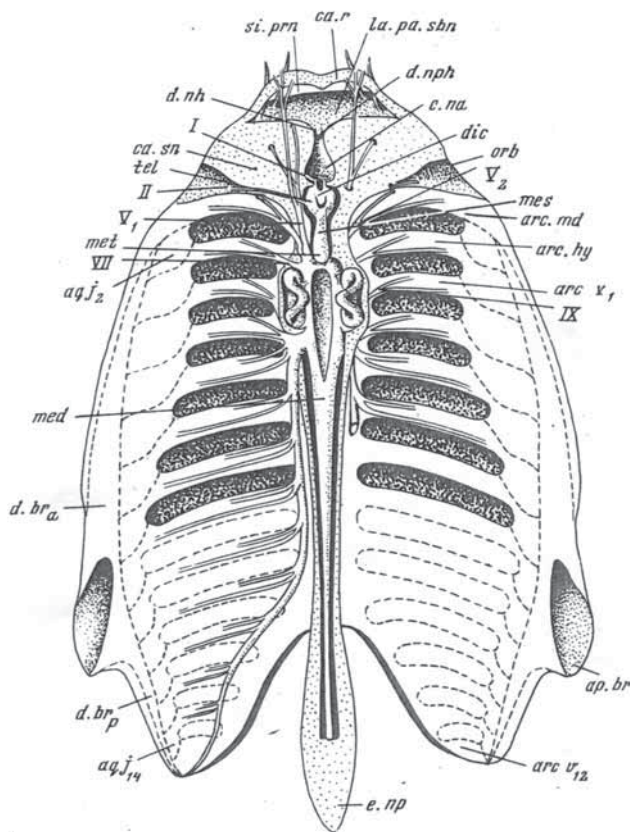


Рис. 89. Реконструкция формы эндокrania и внутренних органов гетерострака *Protopteraspis* (=Simopteraspis) *primaeva* (Kiaer) (из Stensiö, 1958). Хрящ эндокrania покрыт мелкими точками. Интерпретация органов оставлена по Stensiö. Обозначения: arc.hy – гиодная дуга, arc.md – мандибулярная дуга, adj2-adj14 – место экстрабранхиальных атриумов, arc.v1-arc.v12 – место постгиодных жаберных дуг, ca.sn – супраназальный хрящ, d.br.a, d.br.p – место переднего и заднего общего жаберного канала, d.nph – назофарингеальный ход (по Stensiö), e.np – нотопиннарная составляющая затылочного отдела эндокrania. Остальные обозначения см. в подписи к рис. 88

Гипотеза Э. Стеншё в ее части, относящейся к ротовой области гетеростраков, проанализирована А. Гейнцем (Heintz, 1962). Им исследован материал по *Protopteraspis vogti* (=Simopteraspis, по Heintz) и *Anglaspis heintzi*. Возражения Гейнца против гипотезы Стеншё состоят в том, что 1) непарность преназального синуса не согласуется с парностью его наружного отверстия («ноздри») и с парностью отпечатков, оставляемых синусом; 2) между ротовыми и восходящей пластинками отсутствует место для выхо-

да преназального синуса; 3) сведения о находке каких-либо следов палатосубназальной пластинки отсутствуют.

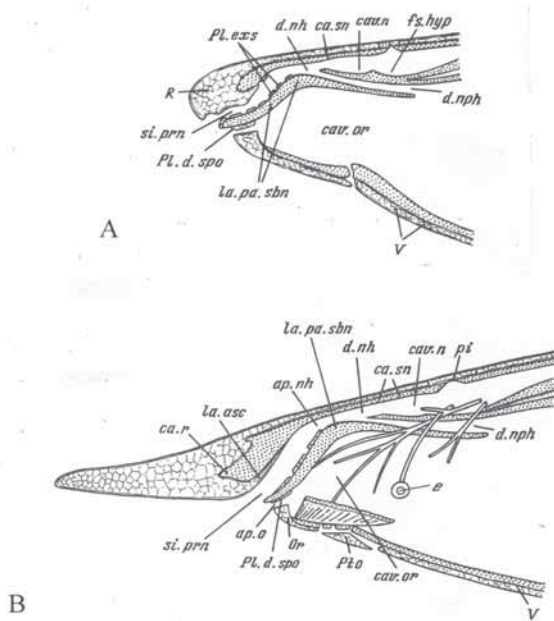


Рис. 90. Продольное гипотетическое сечение передней части головы гетерострака: А – cf. *Simopteraspis primaeva*, В – форма, напоминающая *Mylopteraspis* (из Stensiö, 1964). Место хряща покрыто точками. Интерпретация оставлена по Stensiö. Обозначения: Pl.d.spo – лабиальная озубленная пластинка, R – роstralная пластинка, V – вентральный диск, ap.o – ротовое отверстие, ca.sn – супраназальный хрящ, cav.n – носовая полость, cav.or – ротовая полость, d.nh – назогипофизный канал, d.nph – назофарингеальный ход, e – глаз, fs.hyp – гипофизная ямка, la.pa.sbn – палатосубназальная пластинка, si.prn – преназальный синус (даны разъяснения обозначений элементов строения, упоминаемых в тексте)

К этим аргументам, в общем, сводятся возражения большинства авторов, касавшихся так или иначе гипотезы о преназальном синусе (Denison, 1961; Tarlo, 1961, White, 1961, Heintz, 1962, 1963; Обручев, 1964).

На поставленные вопросы Э. Стеншё даны ответы, не исключающие возможность другого объяснения некоторых морфологических элементов. Важно, что для обоснования выдвинутых им идей требуется обязательное введение гипотетических структур. В результате дискуссии количество доводов в защиту «преназального синуса» выросло (Stensiö, 1968; Janvier, 1974, 1975, 1981). Тем не менее суть дискуссии вокруг «миксиноидной» гипотезы, т. е. трактовки строения гетеростраков по образцу миксин, практически сводится к следующим пунктам: 1) к установлению действительного положения и строения носовых капсул (мешков) у гетеростраков; от ответа на этот вопрос зависит решение проблемы существования или отсутствия у гетеростраков преназального синуса; 2) к решению вопроса о наличии или отсутствии у гетеростраков палатосубназальной пластинки; 3) к пра-

вильной интерпретации положения и размеров отделов головного мозга у гетеростраков.

Вполне определенный ответ на каждый из вопросов дают некоторые экземпляры циатаспид, а именно те, на которых исключительно хорошо сохранились следы внутренних органов. К числу хорошо сохранившихся, в этом отношении, принадлежат также отдельные экземпляры птераспид и амфиаспид.

На таких материалах положение парных носовых мешков у переднего края головы гетеростраков видно совершенно отчетливо (рис. 100, s.na – мое обозначение, 103 C, D с.na – мое обозначение). О том, что это именно носовые мешки, а не что-то другое (например, не преназальный синус), свидетельствует морфология парных органов, читающаяся по их следам, и связь парных органов с передним отделом мозга. (см. раздел «Обонятельный аппарат»: подраздел – Результаты сравнительно-морфологических исследований обонятельной области гетеростраков и акул).

В более позднем варианте гипотезы Стеншё (Stensiö, 1968), предполагая, что парные носовые отверстия прорезали переднюю стенку носовой капсулы и открывались в преназальный синус, базируется исключительно на морфологии современных Cyclostomi. Но строение циклостом не имеет сходства со строением гетеростраков (Новицкая, 1983, 2002, 2004, 2015 а, б; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986).

В коллекциях Палеонтологического института РАН на нескольких экземплярах *Podolaspis* (птераспиды) сохранились четкие естественные слепки парных хрящей над носовыми капсулами. Судя по положению, это – супраназальные хрящи (рис. 91, ca.sn). Слепки хрящей изогнуты по форме носовых мешков. Впереди мешков на внутренней части ростра иногда видны довольно крупные валики (рис. 92, ca.rl). Наибольшая высота валиков находится перед передней стенкой носовых капсул. К переднему концу ростра валики постепенно сходят на нет. Наиболее естественным образом их можно объяснить как следы хрящей, составлявших внутренний скелет ростра. Похожие ростральные хрящи имеются у современных акул. Иногда заметна перегородка, отделяющая ростральные хрящи гетеростраков от носовых капсул. Она имеет вид гладкой стенки и состоит, по-видимому, из аспидина. Стеншё упоминает такой морфологический элемент как переднюю стенку рострального пространства (Stensiö, 1964, fig.91: *Zascinaspis* sp).

У некоторых экземпляров птераспид, имеющих в коллекциях Палеонтологического института РАН, поверхность ядра образует над носовыми капсулами короткий, выступающий вперед козырек (рис. 91, ca.d). Он, как и хрящи над носовыми капсулами, принадлежит супраназальной части этмоида. Положение «козырька» относительно носовых капсул показывает, что они находились в основном под утолщенной дорсальной стенкой эндоскелета. Продолжаясь в каудальном направлении, эндоскелет обычно полностью скрывал следы других внутренних органов птераспид. Заметным мог оставаться отчетливо выступавший вверх пинеальный бугорок. (Последний находится уже в пределах орбито-темпорального отдела эндокrania).

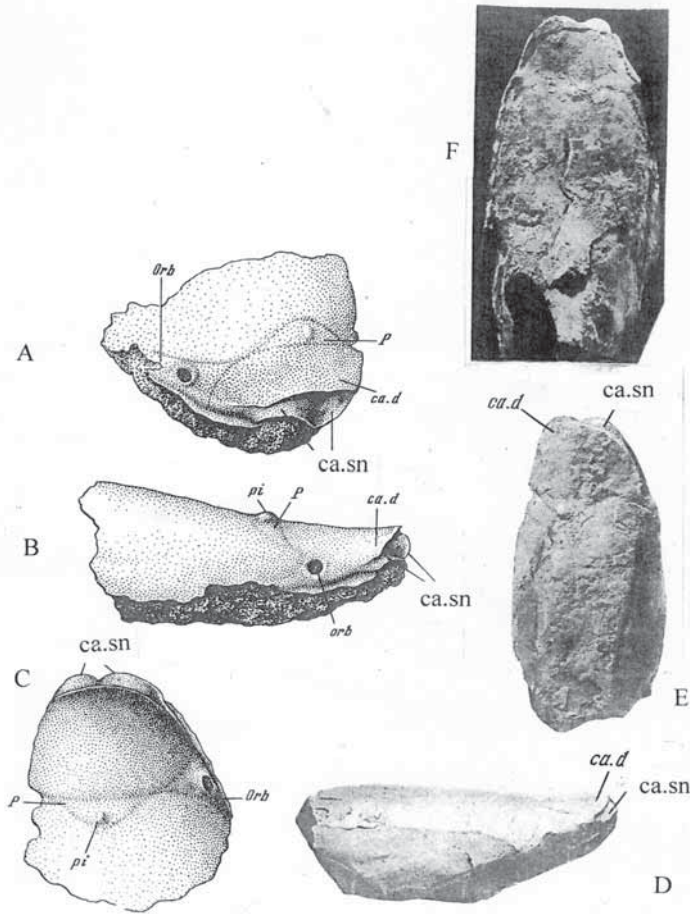


Рис. 91. Поверхность ядра, представляющая естественный слепок эндоскелета в области этмоида. А – Е, *Podolaspis lerichei* (Zuch), экз. ПИН, № 3592/32. А – вид спереди, В – сбоку, С – сверху, D, E – тот же экземпляр, вид сбоку и сверху, нат. вел. Украина, Подолия, с. Устечко; нижний девон, днестровская серия. F, *Pteraspis iwaniensis* Brotzen, экз. ПИН, № 3592/59, ядро сверху,  $\times \frac{3}{4}$ ; Украина, с. Иване; нижний девон, иваневский горизонт. Обозначения: Orb – место орбитальной пластинки, P – пинеальной пластинки, ca.d – дорсальный хрящ, образующий «козырек» над носовыми капсулами, ca.sn – слепки хряща, покрывавшего сверху носовые капсулы (видны крупные размеры последних и их парность), orb – орбита, pi – пинеальный бугорок

Обычно этмоидный отдел гетеростраков был образован роstralным и супраназальным хрящами (рис. 88B, eth), но иногда роstralный хрящ отсутствовал. Например, у амфиаспид с ротовой трубкой: *Hibernaspis*, *Empedaspis* (рис. 93, фиг. C, D). У многих циатаспид и некоторых амфиаспид роstralный хрящ был коротким, значительно короче супраназального (93 B, ca.r, ca. sn). Размеры супраназального хряща зависели от размеров носовых мешков. Он мог быть очень крупным (рис. 88 B, ca.sn: *Pogaspis*, *Suathaspidiformes*), но мог быть и совсем небольшим (рис. 93 C, D, ca.sn). Последнее характерно для амфиаспид с ротовой трубкой (тот же рисунок).

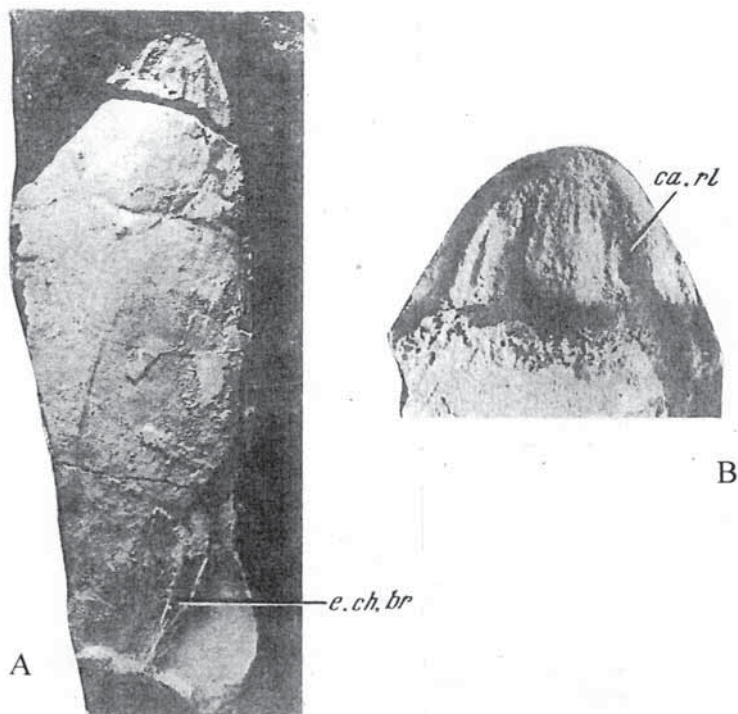


Рис.92. Слпки роcтральных хрящей на вентральной поверхности роcтра (изнутри). А – *Podolaspis podolica* (Alth). Ядро панциря с дорсальной стороны, экз. ПИН, № 3592/31. Нат. вел. Украина, с. Устечко, нижний девон, днестровская серия. В – *Podolaspis lerichei* (Zych). Вентральная поверхность роcтра изнутри, х3. Украина, Подолия, с. Устечко, нижний девон, днестровская серия. Обозначения: ca.rl – слпки роcтральных хрящей, e.ch.br – слпок хряща в основании корнуальной пластинки

Этмоидный отдел гетероcтраков продолжался от переднего края эндокрания (от переднего края головы) до передней границы орбито-темпорального отдела. Напомню, что границы между отделами эндоскелета у гетероcтраков (и у бесчелюстных, в целом) условны. Задняя граница этмоида гетероcтраков определяется по заднему окончанию носовых капсул. Этмоидный отдел мог быть как короче орбито-темпорального, так и длиннее его.

Роcтр гетероcтраков, по Стеншё (Stensiö, 1964), образован только этмоидом. Сделанные позднее находки гетероcтраков с praespiracula дают основание считать, что передняя часть их головы (преорбитальная область) включала не только краниальную составляющую, но и висцеральные составляющие, а именно, эпитрематические части премандибулярных висцеральных дуг (рис. 93 А: участки, покрытые косыми штрихами) (Новицкая, 1983, 2004). (Подробнее см. гл. «Экзоскелет бесчелюстных», раздел «Amphiaspidiformes»: преспиракулярные отверстия). Возможно, что такой состав эндоскелета в предглазничной области головы был свойственным и гетероcтракам, не имевшим преспиракулярных отверстий.



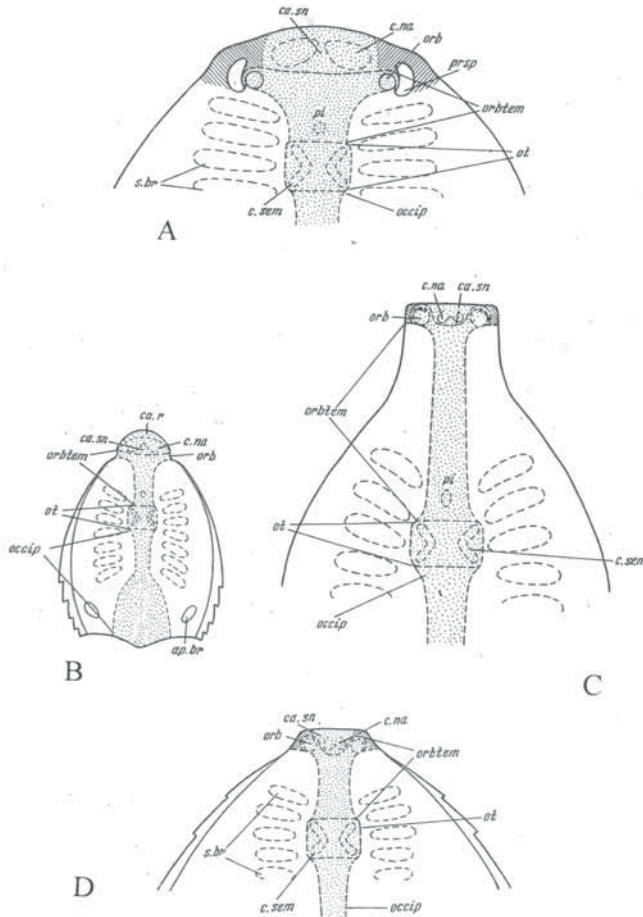


Рис. 93. Схематическая реконструкция формы отделов эндокrania. Точками обозначен хрящ эндокrania, косой штриховкой – место, занимаемое премандибулярными висцеральными дугами. А – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, В – *Gerronaspis dentata* (Obruchev), С – *Empedaspis inermis* Novitskaya, D – *Hibernaspis macrolepis* Obruchev. Обозначения: ap.br – бронхиальные отверстия, c.na – носовые капсулы, ca.r – ростральный хрящ, ca.sn – супраназальный хрящ, c.sem – полукружные каналы, orb – орбиты, orbtem – орбитотемпоральный отдел эндокrania, ot – отический отдел, occip – окципитальный отдел, pi – место пинеального бугорка, prsp – преспиракулярные отверстия, s.br – место жаберных мешков

### Орбито-темпоральный отдел

Как уже отмечалось, деление эндокrania на отделы условно. Можно считать, что орбито-темпоральный (глазнично-височный) отдел начинался на уровне переднего края орбит и заканчивался перед полукружными каналами (рис. 88 В, 93, orbtem). Наибольшая ширина орбито-темпорального отдела приходится на уровень орбит. Далее назад, в каудальном направлении, он довольно быстро сужается, приобретает форму более или менее длинного стержня, и достигает ширины отического отдела.

В целом форма орбито-темпорального отдела близка к Т-образной. Длина орбито-темпорального отдела может значительно меняться. Иногда она уступает длине этмоидного отдела (некоторые циатаспиды: рис. 88 В), но иногда существенно превосходит длину этмоидного. Особенной длины орбито-темпоральный отдел достигал у амфиаспид, имевших хорошо развитую ротовую трубку, например, у *Empedaspis inermis* (рис.93 С, orbtem).

### Отический отдел

Отический (ушной) отдел сливается спереди с орбито-темпоральным, сзади – с окципитальным (затылочным) (рис. 88 В; 93, ot). Это самый небольшой отдел эндокrania. Отический отдел включает следы полукружных каналов. Сохраняются следы (отпечатки или естественные слепки) только вертикальных полукружных каналов – передних и задних. Судя по отпечаткам, передние и задние каналы сливались между собой, образуя в месте слияния изгиб (рис. 88 С, В, с.sem.ant, с.sem.post, рис. 93).

Гетеростраки напоминают современных *Cyclostomi* (больше миног, чем миксин) присутствием только вертикальных каналов и очень небольшими размерами слуховой камеры. У миксин лабиринт крайне упрощен (возможно вторично), в нем имеется одно наружное полукольцо, соединяющееся с внутренним полукольцом (Marinelli, Strenger, 1956). У миног развиты передний и задний утолщенные полукружные каналы, соединяющиеся один с другим (Marinelli, Strenger, 1954). Каналы миног формой и образуемым ими рисунком напоминают полукружные каналы гетеростраков. Этими же признаками миноги еще более сходны с остеостраками. Но у остеостраков имела особая специализация лабиринта, состоявшая в существовании крупных, свойственных только этой группе позвоночных, каналов, отходивших от лабиринта к дорсальному и латеральным полям («champ sensoriel», по Stensiö, 1964; см. здесь рис. 105, sel; 106, с.sel1–5).

Поскольку древнейшей известной группой бесчелюстных являются *Heterostraci*, вполне вероятно, что присутствие у них только вертикальных полукружных каналов представляет примитивное состояние в эволюции позвоночных. Предположение о возможном существовании у гетеростраков также горизонтальных каналов, которые не оставляют следов, т. к. расположены более глубоко (Denison, 1964), гипотетично.

### Окципитальный отдел

Окципитальный (затылочный) отдел – наиболее длинный в эндокрании. Он начинается позади отического отдела и продолжается вдоль следов продолговатого мозга (myelencephalon, med) (рис. 88 В, С; 93 В, occip).

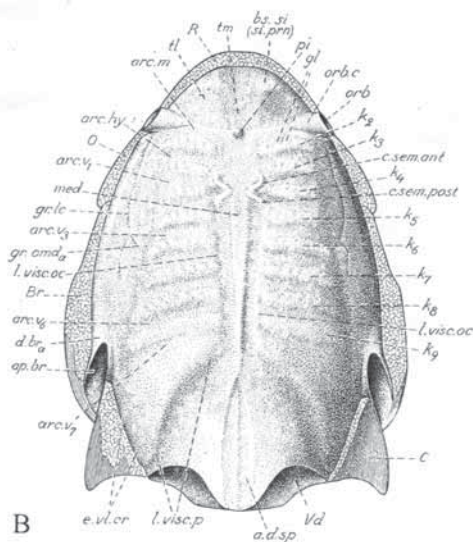
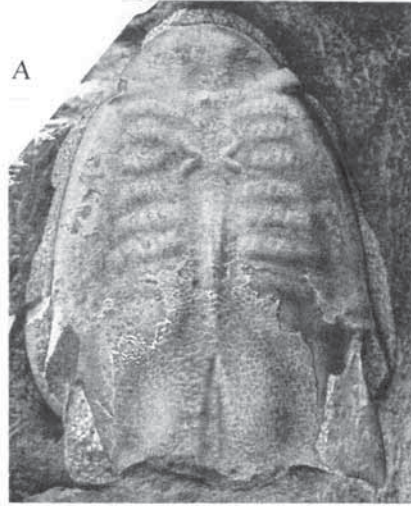


Рис. 94. Внутреннее строение птераспиды *Simopteraspis primaeva* (Kiaer) (из Stensiö, 1964). А – экз. n°С1552, дунтон Шпицбергена,  $\times 1,5$  (приблизительно), В – реконструкция, в основном по экземпляру, изображенному на фиг. А. Обозначения: a.d.sp – место основания дорсального шипа, ar.br – наружное бранхиальное отверстие, arc.hy – место эпитрематической половины гидной дуги, arc.m – место эпитрематической половины мандибулярной дуги, bs.si (si.prn) – отпечаток дорсальной стенки преназального синуса, c.sem.ant, c.sem.post – отпечатки хрящей полукружных каналов, gl – отпечатки жаберных пластинок, k2-k9 – эпитрематические половины бранхиальных ямок, l.visc.oc, l.visc.p – уступы (gradins), отмечающие дорсомедиальную и заднюю протяженность висцерального эндоскелета, med – отпечаток крыши туеленсепhalon, orb – орбита, pi – место пинеального органа, tl, tm – медианное (tm) и латеральные (tl) утолщения нижней поверхности дорсальной пластинки и рostrальной пластинки (пояснения буквенных обозначений даны автором книги выборочно. Буквенные обозначения сделаны Стеншё. Stensiö, 1964)

Позади жаберных мешков в рельефе, оставленном эндоскелетом, у птераспид выражена центральная площадка, несущая следы основания дорсального шипа (рис. 94, a.d.sp). Уступ, окаймляющий эту площадку (рис. 94, l.visc.p) маркирует границы висцерального эндоскелета (Stensiö, 1964). Центральная площадка непосредственно переходит в окципитальный отдел эндокrania (рис. 94, med). Форма окципитального отдела может быть приблизительно опеределена по расположению медиальных концов жаберных мешков (рис. 94 A). Можно сказать, что отдел был сравнительно узким и длинным в своей передней части, но расширялся в своей задней части (рис. 93 B, occip). О том, что у гетеростраков такое расширение существовало, свидетельствует отчетливо выраженный уступ (gradin, по Stensiö, 1964, Fig. 102 A, B, l. visc. p; здесь рис. 94). Он заметен в задней области эндоскелета между его краниальной и висцеральной частями.

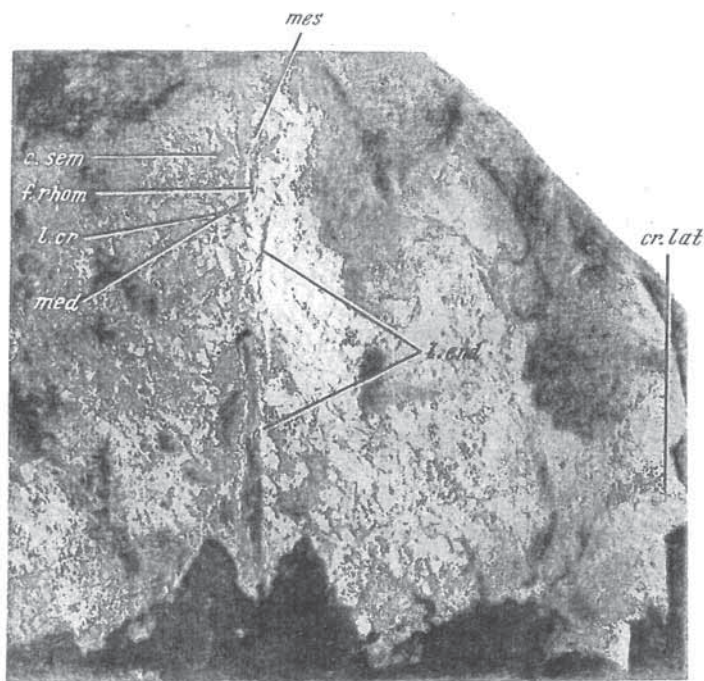


Рис. 95. Отпечатки внутренних органов у *Hibernaspis* sp. (Amphiaspidiformes). Дорсальная часть панциря изнутри. Голотип – ПИН, № 2573/20, x1; северо-запад Сибирской платформы, р. Курейка, нижний девон, курейский горизонт. Обозначения: c.sem – полукружные каналы, cr.lat – зубцы на боковой кайме панциря, f.rhom – ромбоидальная ямка, l.cr – отпечаток крыши мозга, l.end – отпечаток затылочного отдела эндокраниальной полости, med – отпечаток продолговатого отдела мозга, mes – отпечаток среднего отдела мозга

В настоящее время сведений о затылочном отделе амфиаспид (отр. Amphiaspidiformes) мало. Отпечаток позади полукружных каналов сохранился на центральной части панциря, на внутренней стороне дорсального щита *Hibernaspis tenuicristata* (гол. ПИН, № 2573/20). Отпечаток имеет

вид узкого длинного углубления (рис. 95, l.end). Борозда, ограничивающая углубление, начинается немного позади сохранившейся части *fossa rhomboidalis* (на *myelencephalon*) и продолжается далее назад. В своей передней части, близко от полукружных каналов (т. е. от отического отдела), углубление расширяется. Возможно, передняя часть окципитального отдела достигала ширины отического отдела. В целом, форма окципитального отдела эндокrania у *Hibernaspis* не ясна.

Обзор данных об эндокрании приводит к заключению: у гетеростраков в эндокрании могут быть условно выделены отделы, обычные для челюстноротых позвоночных (*Gnathostomata*). Отделы эндокrania гетеростраков могут быть намечены по положению носовых капсул (этмоидный), орбит (орбито-темпоральный), полукружных каналов (отический); каудально от него располагался окципитальный отдел.

В целом эндоскелет взрослых гетеростраков представлял собой хрящевую капсулу, облегавшую прекаудальную часть тела. Относительно крупные внутренние органы, расположенные близко к поверхности тела, оставляли следы на внутренней стороне эндокrania (рис. 96). Эти следы являются основой для реконструкций отделов эндокrania.

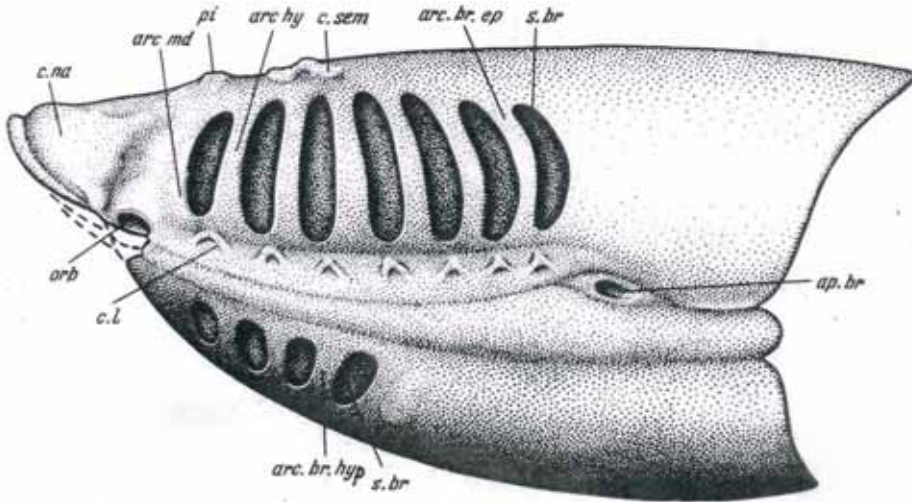


Рис. 96. Реконструкция эндоскелета циатаспид (*Poraspis*) (из Новицкая, 1983). Обозначения: *ap.br* – наружное отверстие общего выводящего жаберного канала, *arc.br.ep* – эпитрематические части висцеральных дуг, *arc.br.hyp* – гипотрематические части висцеральных дуг, *arc.hy* – гиоидная дуга, *arc.md* – мандибулярная дуга, *c.l* – валики над каналами, соединяющими выводящие каналы отдельных жаберных мешков с общим выводящим жаберным каналом, *c.na* – эндоскелет над левым носовым мешком, *c.sem* – эндоскелет над полукружными каналами, *orb* – орбита, *pi* – эндоскелет на пинеальном бугорке, *s.br* – прорези над жаберными отделениями, вмещавшими жаберные мешки

## ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

### НЕТЕРОСТРАЦИ, ОСТЕОСТРАЦИ

Различия в строении обонятельного аппарата являются фундаментальными морфологическими признаками, разделившими позвоночных в их эволюции на две основные дивергентные ветви. Эти различия в обонятельном (ольфакторном) аппарате уже присутствуют на морфо-эволюционном уровне бесчелюстных (Agnatha).

В начале главы «Внутреннее строение» отмечены резкие расхождения в интерпретации обонятельного аппарата гетеростраков, существующие в литературе. Эти расхождения, начавшиеся после опубликования Э. Стеншё гипотезы о дифилетическом происхождении круглоротых (остеостраки – миноги, гетеростраки – миксины) (Stensiö, 1958, 1964, 1968), остаются устойчивыми и в настоящее время. Точка зрения Э. Стеншё, сблизившего гетеростраков и миксин, опубликованная в хорошо известных изданиях (Stensiö, 1958 – *Traité de Zoologie*, 1964 – *Traité de Paleontologie*, 1968 – *Current problems of lower vertebrate phylogeny*), поддержанная таким крупным авторитетом в палеонтологии как Э. Ярвик (Jarvik 1980 – монография “Basic Structure and Evolution of Vertebrates”), активно развиваемая Ф. Жанвье (Janvier, 1974, 1981 и др.), была принята и принимается многими авторами, особенно теми, кто далек от работы непосредственно с материалами по бесчелюстным.

Однако за прошедшее время появились безусловные доказательства глубоких (принципиальных) морфологических отличий гетеростраков от миксин в строении обонятельного аппарата. Появились также безусловные доказательства фундаментального сходства его строения у гетеростраков и акул (Novitskaya, 1975, 1981, 1993, Новицкая, 1983, 2004, 2015 а,б; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986).

Далее, в разделе об обонятельном аппарате мной будут проанализированы обе точки зрения.

Наряду с материалами по Heterostraci, имеющимися в коллекциях Палеонтологического института РАН, мной использованы фотографии материала и реконструкции, опубликованные в работах Э. Стеншё.

### **Интерпретация обонятельной области гетеростраков по схеме строения миксин**

Реконструкции гетеростраков, сделанные по этой схеме (Stensiö, 1958, 1964) детально аргументированы их автором. Учитывая это, хочу сразу привлечь внимание к следующему: 1. Для обоснования сходства гетеростраков и миксин Э. Стеншё введены в реконструкции гетеростраков важные гипотетические элементы строения. 2. Существование таких морфологических элементов не подтверждается фактическим материалом. Фактический материал определенно свидетельствует об их отсутствии.

Если сравнить одну из реконструкций гетеростраков, сделанных Э. Стеншё (рис. 97 А), со строением миксин (рис. 97 В), то создается иллюзия их принципиального сходства. Носовой мешок (рис. 97 А, *sac.n*) показан Стеншё, у гетеростраков довольно крупным (сравнительно с первыми отделами мозга), внешне непарным, удлинённым, расположенным по центральной оси тела. Всеми этими признаками он сходен с носовым мешком миксин (рис. 97 В, *sa.na*). На реконструкции у гетеростраков, как и у миксин, носовой мешок почти вплотную подходит к переднему отделу головного мозга (рис. 97, фиг. А, В, *tel*). Спереди носовой мешок переходит в назогипофизный ход, имеющий вид трубки (рис. 97 А, *d.nh*; В, *d.nas*). Назогипофизный ход миксин (их носовая трубка: фиг. В, *d.nas*) открывается наружу на переднем конце головы. У гетеростраков, по Стеншё, назогипофизный ход (рис. 97 А, *d.nh*), гомологичный носовой трубке миксин, открывался в широкий преназальный синус (фиг. А, *si.prn*). Преназальный синус занимает все внутреннее пространство переднего конца головы гетеростраков. Синус непарный, двулопастной. Его дно образовано уплощенной палатосубназальной пластинкой (рис. 97 А, *la.pa.sbn*). Реконструкцию гетеростраков дополняют гипотетические щупальца, такие как у миксины (рис. 97 А, *t1,2*, В, *t*; рис. 98, *t1,2*).

Форма и размеры носового мешка, его положение относительно пинеального бугорка (*pi*) и относительно *telencephalon*, а также назогипофизный ход реконструированы Стеншё вполне ясно. Обратимся к палеонтологическому материалу.

На одном из хорошо сохранившихся экземпляров циатаспид (рис. 99) четко видны область пинеального бугорка, а также естественные слепки отделов головного мозга и полукружных каналов. Положение пинеального бугорка (*pi*) указывает на место промежуточного отдела мозга (*diencephalon*, *dien*), на котором пинеальный бугорок расположен, и на место переднего отдела мозга (*telencephalon*, *tel*), примыкавшего к передней части *diencephalon*. Если предположить, что реконструкции гетеростраков по схеме строения миксин верны (рис. 97 А, 98), то, судя по размерам открытой части ядра *Prompescjji* (рис. 99), перед пинеальным бугорком должны быть видны следы задней части носового мешка.

Но на материале в области перед пинеальным бугорком, т. е. там, где, по Стеншё, находился крупный носовой мешок, нет никаких следов такого мешка (сравните рис. 97 А с рис. 99). Отсутствие всяких следов носового мешка в области перед пинеальным органом (то есть перед *diencephalon* и *telencephalon*) ясно видно на хорошо сохранившихся экземплярах гетеростраков (например, рис. 100, область перед *pi*).

Эти факты свидетельствуют об отсутствии у гетеростраков непарного центрального носового мешка. Тем самым они доказывают, что *в обонятельной области Heterostraci не было признаков строения, сближающих их с круглоротыми (Cyclostomata)*.

Отсутствие у *Heterostraci* центрального носового мешка, отодвинутого от переднего края головы, указывает также на отсутствие у гетеростраков назогипофизного хода и гипотетических морфологических элементов: преназального синуса и палатосубназальной пластинки (см. далее).

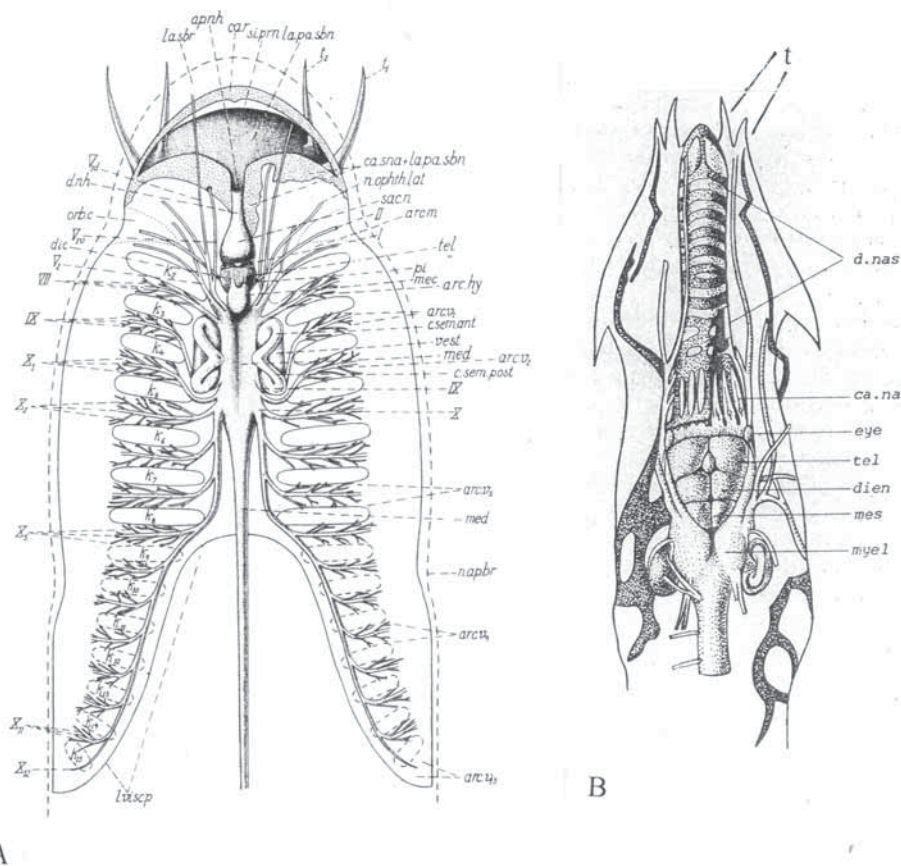


Рис. 97. Внутреннее строение гетерострака и миксины. А – гетерострак *Poraspis rotpeckjii* Brotzen, дорсальная сторона (реконструкция: из Stensiö, 1964). В – миксина, обонятельная область и мозг *Muxina glutinosa* L. (по Marinelli and Strenger, 1956, упрощено). На фиг. А сохранены буквенные обозначения, сделанные Стеншё (Stensiö, 1964), из них объяснены только необходимые по тексту разделов книги. Обозначения: ar.nh – переднее отверстие назогипофизного хода (открывается в преназальный синус, arc.hy – место эпитрематической части гиодной дуги, arc.m – место эпитрематической части мандибулярной дуги, arc.v1 – arc.v13 – висцеральные дуги, ca.na – носовой мешок (капсула), ca.r – роstralный хрящ, ca.sna + la.pa.sbn – часть супраназального хряща, сливающаяся с палатосубназальной пластинкой, c.sem.ant, c.sem.post – передний и задний полукружные каналы, dic – diencephalon, d.nas – носовая трубка (назогипофизный ход), d.nh – назогипофизный ход, la.pa.sbn – палатосубназальная пластинка (хрящевая), la.sbr – место суброstralной пластинки, мес, mes, med, met: отделы мозга: мес (фиг. А), mes (фиг. В) – mesencephalon, med – myelencephalon, met – metencephalon, orb.c – место орбитальной впадины, pi – пинеальный орган, sac.n – носовой мешок, si.prn – преназальный синус, t – щупальцы миксин, t1, t2 – гипотетические щупальцы, tel – telencephalon, vest – вестибулярное отделение лабиринта. Фиг. В. ca.na – носовая капсула (мешок), d.nas – назогипофизный ход (носовая трубка), dien – diencephalon, eye – глаз, mes – mesencephalon, myel – myelencephalon, tel – telencephalon



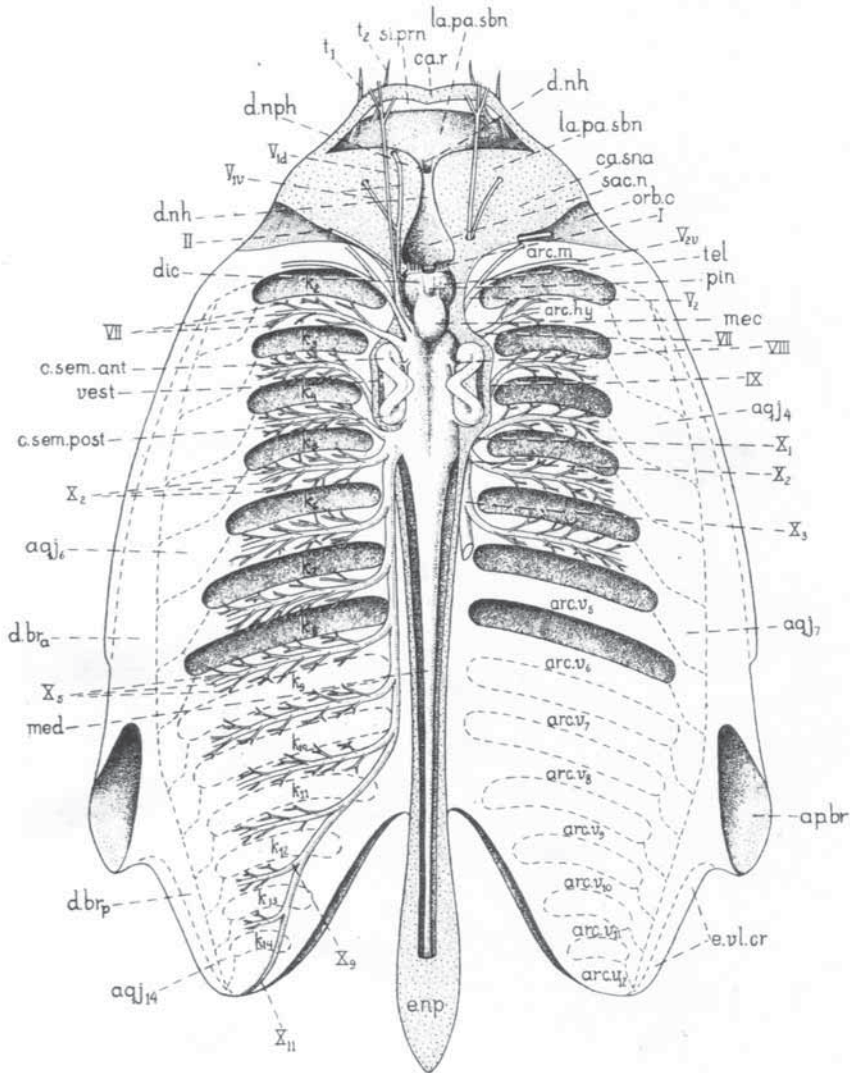


Рис. 98. Реконструкция эндокрания гетерострака *Simopteraspis primaeva* (Kiaer) (Stensiö, 1964). Буквенные обозначения даны по Stensiö, 1964. Обозначения: ap.br – наружное жаберное отверстие, arc.hy – гиоидная дуга, arc.m – мандибулярная дуга, ca.r – роstralный хрящ, ca.sna – супраназальный хрящ, c.sem.ant, c.sem.post – передний и задний полукружные каналы, dic – diencerealon, d.nh – назогипофизный ход, d.nph – назофарингеальный ход, e.pr – нотопиннарная составляющая окципитального отдела эндокрания, k2-8 – положение жаберных мешков, la.pa.sbn – палатосубназальная пластинка (хрящевая), mec – mesencephalon, med – myelencephalon (medulla oblongata), orb.c – глазничная полость, pin – пинеальный орган, si.prn – преназальный синус, t1, t2 – гипотетические щупальцы, tel – telencephalon, vest – вестибулярная часть лабиринта

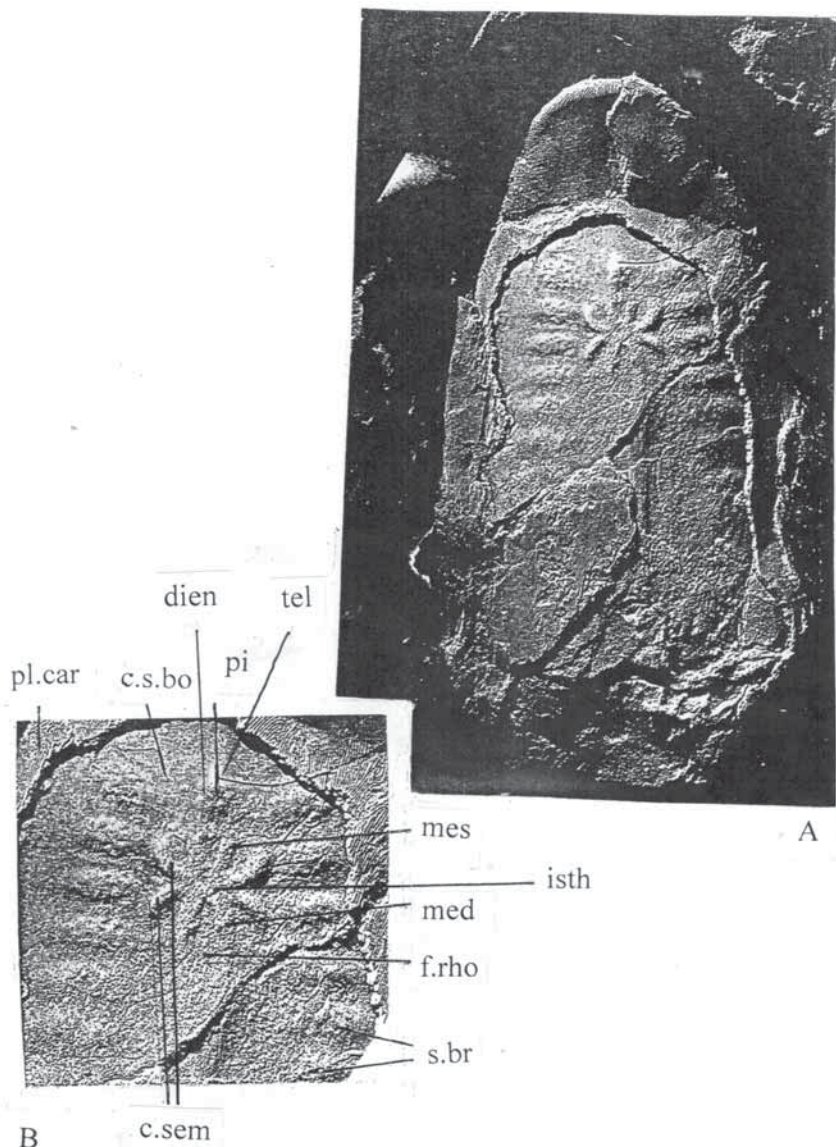


Рис. 99. Естественные слепки внутренних органов у бесчелюстных (гетеростраков). *Poraspis rotrepsckji* (Brotzen), ядро с фрагментами панциря. Экз. ПИН, № 3592/76, село Залещики, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. (Новицкая, 2004, 2015a). А – общий вид, х2; В – область головного мозга. Тот же экземпляр, х3. Обозначения: c.sem – полукружные каналы, c.s.bo – слепок поверхности эндоскелета, f.rho – fossa rhomboidalis, isth – isthmus, mes – mesencephalon, med – myelencephalon, pi – пинеальный орган, pl.car – пластинка панциря, sac.br – жаберные мешки

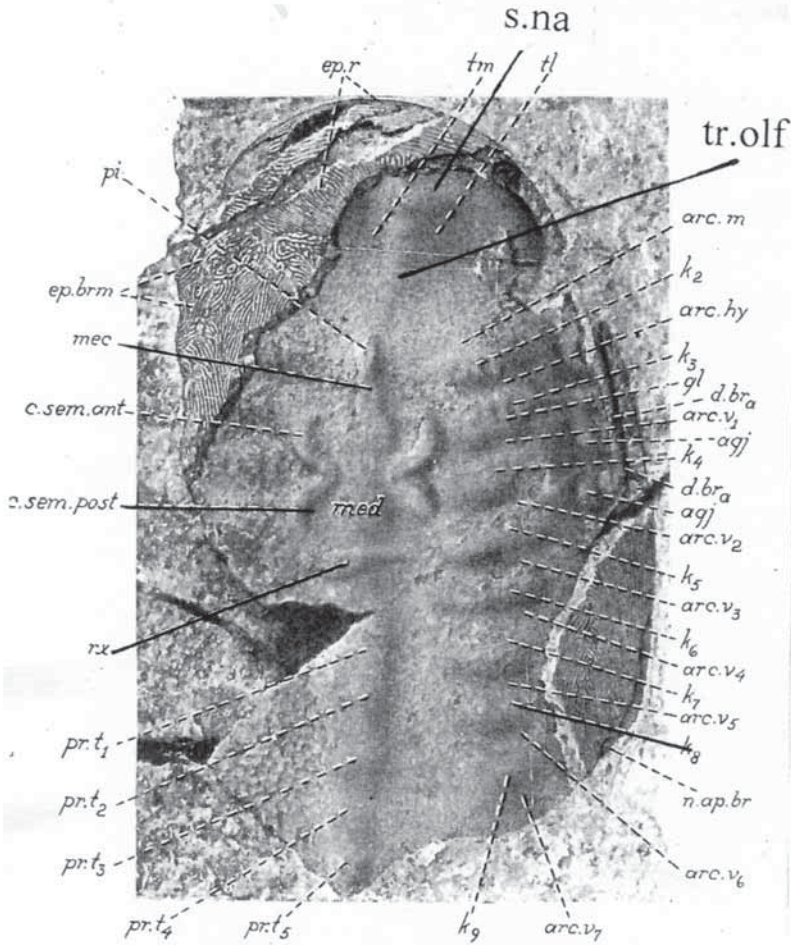


Рис. 100. Хорошо сохранившаяся поверхность ядра *Seretaspis zychi* Stensiö. Heterostraci. Даунтон Подолии. Украина. Голотип n° C1618, Музей в Стокгольме (Stensiö, 1964). Оставлены буквенные обозначения, сделанные Э. Стеншё (Stensiö, 1964). Из них здесь поясняются только упоминаемые в тексте этой книги. Обозначения s.na, tr.olf сделаны Л. Новицкой. Обозначения: aqj – следы жаберных атриумов, c.sem.ant, c.sem.post – следы передних и задних полукружных каналов, k2-k9 – следы жаберных мешков, mec – следы mesencephalon, med – следы myelencephalon, n.ap.br – жаберные вырезки, pi – пинеальное пятно, pr.t1 – pr.t5 – следы утолщений на туловищной интербранхиальной составляющей окципитального отдела, s.na – следы носовых (парных) мешков, tl, tm – отпечатки медианного и латеральных утолщений на нижней поверхности дорсальной пластинки рostrального эпитегума, tr.olf – следы обонятельных трактов

Появление новых измененных реконструкций головы гетеростраков, также сходных со схемой строения миксины (Janvier, 1974), делает полезным анализ предлагаемых обновленных «миксинных» вариантов.

На реконструкции головы гетерострака, представленной Ф. Жанвье (Janvier, 1974), наиболее существенные отличия от реконструкций, опубликованных Э. Стеншё (Stensiö, 1964), состоят в положении носового

мешка. По Жанвье, носовой мешок гетеростраков был сдвинут вперед, в ростр (ср. рис. 101 А, с.па – носовой мешок с рис. 90 А, сав.п – место носового мешка). На схеме, данной Ф. Жанвье (рис. 101А), отделы мозга не указаны, но по контуру мозга (br – место мозга покрыто мелкими точками) они читаются вполне определенно: отдел, подходящий к носовому мешку (к с.па) и соединяющийся с носовым мешком короткими обонятельными нервами это – telencephalon, за ним в рельефе мозга выделен diencephalon, затем – mesencephalon (в качестве ориентира можно использовать входящий в него указатель br), за ним очень небольшой (metencephalon?) и дальше myelencephalon (medulla oblongata), переходящий в спинной мозг. Эти отделы мозга вполне соответствуют отделам, свойственным позвоночным. Но положение и строение переднего отдела мозга на схеме Жанвье резко отличается от того, что показывает палеонтологический материал по гетеростракам (рис. 101, сравните фиг. А и В: с.па и tel). На фиг. А telencephalon (первый отдел мозга), как отмечалось, сближен с носовой капсулой – с.па. На материале по гетеростракам, использованном в моей схеме (рис. 101 В), носовые капсулы (с.па) и первый отдел мозга (tel) разделены существенным расстоянием равным длине ольфакторных трактов (tr.olf). Схема строения головного мозга гетеростраков, основанная на фактических палеонтологических данных, опубликована (Novitskaya, 1975, 1981, Новицкая, 1983, 2002, 2004, Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986; Novitskaya, Turner, 1998). Подробнее она (рис. 104) будет рассмотрена здесь в разделе о головном мозге и краνιαльных нервах.

Если мысленно сделать продольное вертикальное сечение через голову гетеростраков, используя материал по Pteraspidoformes, то мы получим основание для реконструкции (отчасти уже рассмотренной) (рис. 101 В). Крупные парные носовые мешки помещались позади ростра (птераспиды: рис. 101 В, с.па). Каждый носовой мешок соединялся каналом со своей ноздрей (o.lat – отверстие канала, ведущего из носового мешка к ноздре). Ноздри открывались наружу на боковых сторонах головы. Носовые мешки (с.па) соединялись с передним отделом головного мозга (tel) более или менее длинными обонятельными трактами (рис. 101 В, tr.olf, см. также рис. 103 А, С, D, tr.olf, рис. 104, tr.olf).

*Сделанное сравнение обонятельной области гетеростраков, реконструированной по схеме строения миксины, с палеонтологическим материалом показывает, что какие-либо следы центрального носового мешка миксиньего типа у гетеростраков отсутствуют.*

Между носовыми мешками и передним отделом мозга (telencephalon) у гетеростраков находились обонятельные тракты (tr.olf). То есть сближенность обонятельного органа и telencephalon – особенность строения, свойственная миксинам (и Cyclostomata в целом), у гетеростраков отсутствовала.

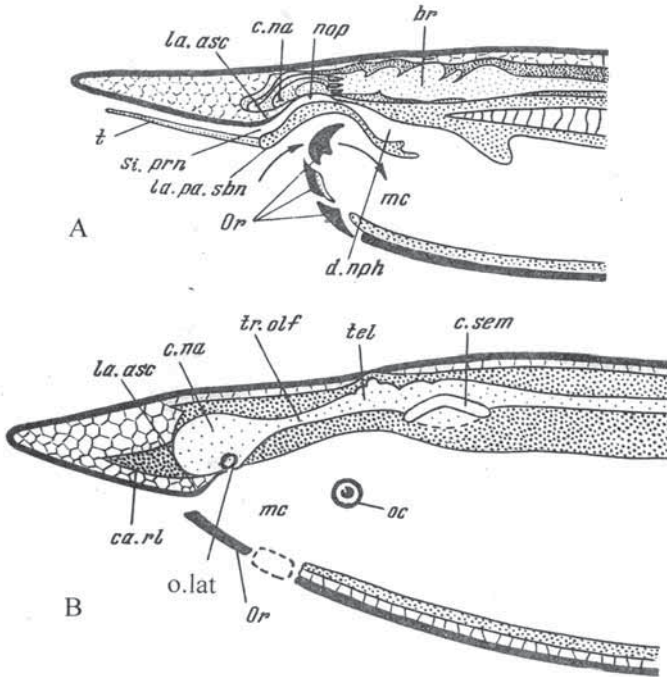


Рис. 101. Схемы продольного сечения через голову птераспид. А – (Janvier, 1974), В – (Новицкая, 1983. Рисунок дополнен). Обозначения: br – мозг, c.na – носовая капсула, ca.rl – парные роstralные хрящи, c.sem – полукружные каналы, d.nph – назофарингеальный ход, la.asc – восходящая полоска, la.pa.sbn – палатосубназальная пластинка, mc – ротовая полость, nop – отверстие носового мешка, o.lat – отверстие носового мешка, oc – глаз, Or – оральные пластинки, si.prn – преназальный синус, t – щупальце, tel – передний мозг (telencephalon), tr.olf – ольфакторные тракты

Отсутствие у гетеростраков центрального непарного носового мешка означает, что у гетеростраков отсутствовал и назогипофизный ход. У современных круглоротых (Cyclostomata) назогипофизный ход формируется как уникальная особенность этих позвоночных, состоящая в том, что на ранних стадиях их онтогенеза гипофизный и носовой мешки развиваются в одном кармане – в мешке Ратке. В результате образуется один внешне непарный мешок, открывающийся наружу общим назогипофизным ходом. У гетеростраков развитие обонятельного аппарата в онтогенезе осуществлялось по совсем другой схеме. (Подробнее в разделе о реконструкциях онтогенеза палеозойских бесчелюстных).

Отсутствие у Heterostraci непарного носового мешка и назогипофизного хода это – достаточные основания, чтобы отказаться от интерпретации переднего внутреннего пространства их головы в качестве преназального синуса. Это очевидно, поскольку есть вполне однозначные фактические доказательства того, что пространство в передней части головы было занято обычными для основной массы позвоночных парными носовыми мешками. (См. следующий раздел о сравнительно-морфологических исследованиях обонятельной области гетеростраков и акул).

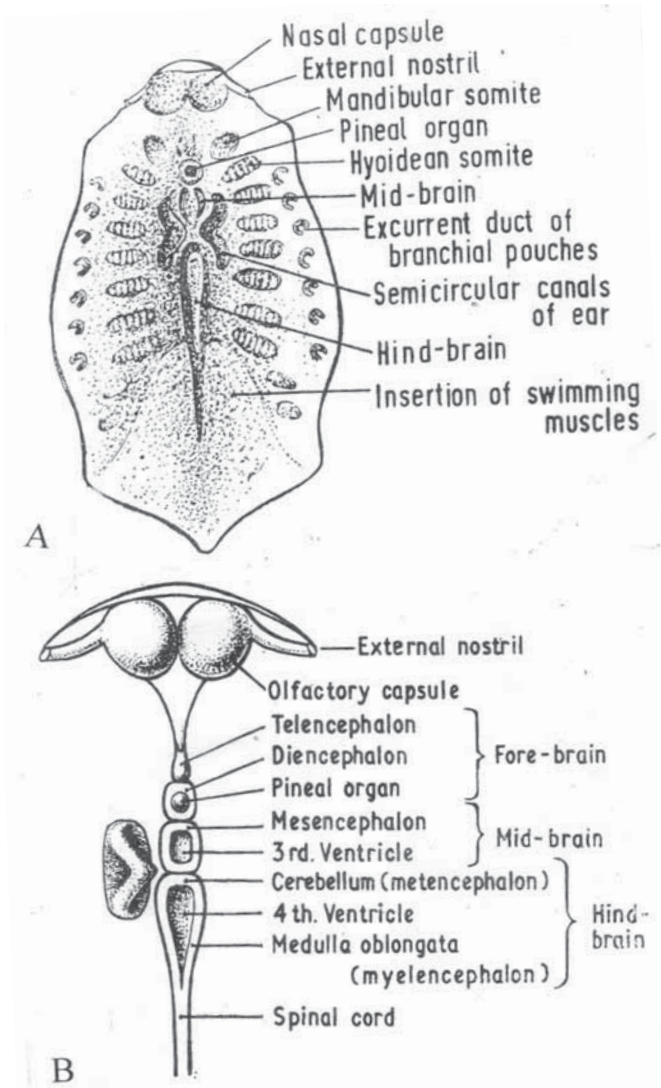


Рис. 102. Диаграммы отпечатков мягких органов на внутренней поверхности медианных пластинок Heterostraci. А – дорсальная палстинка, В – реконструкция центральной нервной системы (Tarlo, 1964). Пояснения к рисункам сделаны Тарло (Tarlo, 1964)

Как уже отмечалось в предыдущих разделах книги (раздел о преспиракулярных отверстиях), отсутствие преназального синуса делает функционально ненужным существование палатосубназальной пластинки, отделяющей, по Стеншё, дно преназального синуса от ротовой полости (рис. 97 А, la.pa.sbn; рис. 101 А, la.pa.sbn, si.prn).

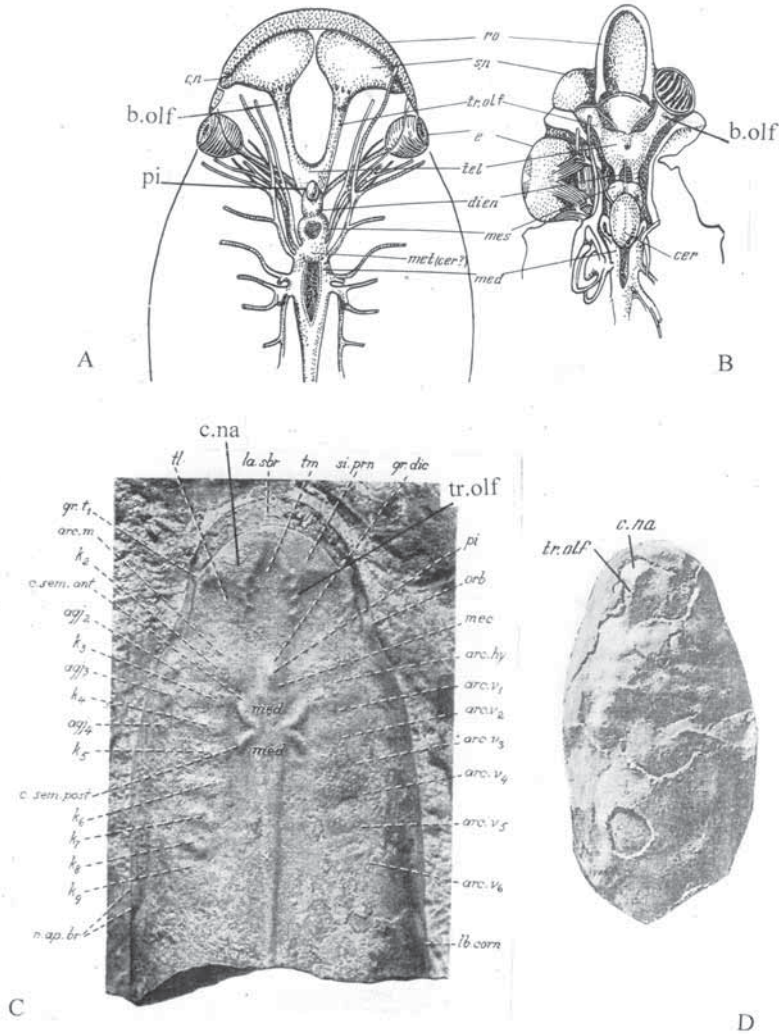


Рис. 103. Сравнительная схема внутреннего строения гетерострака и акулы, фотографии материала по Heterostraci. А, В – сравнительная схема (из Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986: А – Новицкая, 1974, В – Marinelli, Strenger, 1959, упрощено); С – *Poraspis rompеккji* Brotzen (Stensiö, 1964. Fig. 81A): все обозначения, данные Стеншё, сохранены; из них в подписи к рисунку объясняются только обсуждаемые в тексте. D – *Poraspis rompеккji* (Brotzen) (Новицкая, 1983). Обозначения: aqj2-4 – следы жаберных атриумов, b.olf – обонятельные луковичи (bulbi olfactorii), c.n – канал, ведущий из носового мешка к ноздре, c.na (s.n) – носовые мешки, c.sem.ant, c.sem.post – передние и задние полукружные каналы, cer – cerebellum (мозжечок), dien – diencephalon, gr.dic – утолщение, вероятно, показывающее положение передней части diencephalon (фиг. С), gr.tl – отпечаток борозды, вмещавшей, возможно, щупальце, e – глаз, k2-9 – следы жаберных мешков, mes – mesencephalon, met – metencephalon (?), n.ap.br – жаберное отверстие, orb – орбитальная вырезка, pi – пинеальный бугорок, s.n – носовой мешок, si.prn – преназальный синус (в моей трактовке носовые мешки, фиг. С, c.na), tl, tm – отпечатки боковых и медианного утолщений дорсальной пластинки панциря, tel – telencephalon, tr.olf – ольфакторные (обонятельные) тракты; на фигуре С обозначения c.na – носовой мешок и tr.olf – ольфакторные тракты сделаны Л. Новицкой

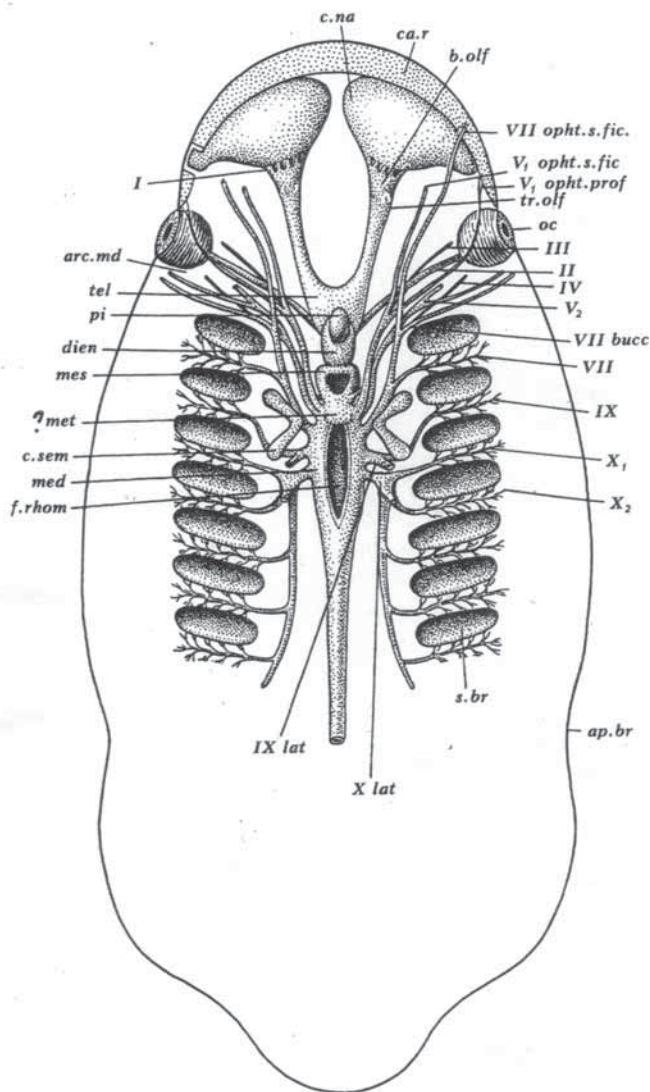


Рис. 104. Реконструкция мозга и краниальных нервов *Poraspis* (Новицкая, 1974, 1983, 2004, 2015). Обозначения: ap.br – брахиальное отверстие, arc.md – место мандибулярной дуги, b.olf – обонятельные луковицы, c.na – носовая капсула (носовой мешок; см. рис. 103, фиг. С, c.na), ca.r – рostrальный хрящ, c.sem – полукружные каналы, dien – diencephalon, f.rhom – ромбоидальная ямка, med – myelencephalon, mes – mesencephalon, ?met – ?metencephalon, oc – глаз, tr.olf – ольфакторный тракт, pi – пинеальный орган, s.br – место брахиальных мешков, tel – telencephalon, I – ольфакторные нервы, II – зрительный нерв, III – n.oculomotorius, IV – n.trochlearis, V1opt.prof – n. ophtalmicus profundus V1; V1opt.s.fic – n.ophtalmicus superficialis V1, V2 – nervus trigeminus2, VII – n.facialis VII, VII bucc – n.buccalis VII, V1opt.s.fic. – n.ophtalmicus superficialis VII, IX – брахиальная ветвь языкоглоточного нерва, иннервирующая первую постгиодную жаберную дугу, IXlat – ветвь языкоглоточного нерва, иннервирующая сенсорную систему задней половины головы, X1, X2 и т. д. – ветви блуждающего нерва, иннервирующие жаберные дуги, X lat – ветвь блуждающего нерва, иннервирующая сенсорные органы задней половины головы (Новицкая, 1983)



## Результаты сравнительно-морфологических исследований обонятельной области гетеростраков и акул

Понимание строения обонятельного аппарата гетеростраков значительно упрощается и не требует введения гипотетических элементов, если не пытаться найти в строении этих бесчелюстных соответствие схеме обонятельного аппарата миксин (циклостом).

Уже известно, что мнение о присутствии у гетеростраков двух носовых мешков высказывалось неоднократно (Jaekael, 1926; Zych, 1931; Kiaer, Heintz, 1935; Wills, 1935; Heintz, 1962, Tarlo, 1965; и др.). Но на протяжении многих десятилетий оно оставалось не более, чем одним из предположительных вариантов, объясняющих крупные парные отпечатки на переднем конце головы гетеростраков. Аргументы в пользу этой точки зрения отсутствовали или не были убедительными. Во всяком случае они явно уступали захватывающим, хотя и гипотетическим, построениям миксиноидной гипотезы.

Крайне упрощенно схема внутреннего строения гетеростраков, включающая носовые мешки, дана в монографии Тарло (Tarlo, 1964) (рис. 102). На рисунке 102 В обонятельные органы (olfactory capsule) и мозг изображены очень схематически, скорее, символически. Их естественная форма и особенности их положения не показаны. В монографии ничего не говорится об обонятельных трактах (tracti olfactorii) у гетеростраков. В строении гетеростраков эти тракты еще не были открыты. Доказательством парности носовых органов гетеростраков Тарло считает присутствие ольфакторных борозд (olfactory grooves) на вентральной стороне ростра некоторых птераспид. Эти борозды птераспид могут быть сопоставлены с носо-ротовыми бороздами на вентральной стороне головы низших позвоночных. Такие борозды (каналы) имеются на вентральной стороне ростра акул (Шмальгаузен, 1947, рис. 277, по Видерсгейму). Но к обонятельным трактам (tracti olfactorii), соединяющим обонятельные мешки с мозгом, эти борозды не имеют никакого отношения.

Как и в анализе предыдущей гипотезы, сближающей гетеростраков и миксин, обратимся непосредственно к палеонтологическому материалу. Для сравнения с ним мной использовано строение акул (Gnathostomata, Elasmobranchii).

Фотография экземпляра гетеростраков (*Cyathaspidiformes: Poraspis rompescij* Brotzen), на котором следы внутренних органов сохранились особенно хорошо, помещена на рис. 103 С. На фотографии оставлены все буквенные обозначения, сделанные Э. Стеншэ (Stensiö. 1964: Fig.81A). Для морфологических элементов, которые Стеншэ не поясняет (или трактовка которых, у Стеншэ, не совпадает с моей), мной даны соответствующие объяснения в тексте этого раздела. На самой фотографии (рис. 103 С) мной обозначены носовые мешки (с.na) и обонятельные тракты (tr.olf).

У переднего конца головы, сразу позади субростральной пластинки (рис. 103 С, la.sbr) расположены два крупных носовых мешка. Мной они обозначены с.na (capsule nasal); у Стеншэ они объяснены как преназаль-

ный синус: рис. 103 С, si.prn). На моей реконструкции (рис. 103 А) носовые мешки обозначены s.n. Каждый из носовых мешков открывается наружу ноздрей. К ней ведет короткий боковой канал. На моей реконструкции эти каналы обозначены с.n (рис. 103 А). Стеншэ их обозначает gr.t1 (Рис. 103 С) и считает отпечатком борозды, вмещавшей, вероятно, щупальце (tentacule), как у миксин (рис. 103 С; рис. 97 А, 98, t1, t2).

У гетеростраков от переднего отдела мозга (от telencephalon, tel) в направлении к носовым мешкам (на моей реконструкции рис. 103 А от tel к s.n) прослеживаются хорошо выраженные валики. Мной они интерпретированы как следы ольфакторных трактов (tracti olfactorii, рис. 103 А, tr.olf) (Novitskaya, 1975, 1981, Новицкая, 2004, 2015). На фотографии материала (рис. 103 С) на этих валиках (tr.olf – мое обозначение) заметны следы мелких кровеносных каналов. Кровеносные каналы известны и на ольфакторных трактах (стебельках) современных рыб. У акул (рис. 103 В) от telencephalon (tel) к носовым мешкам (s.n) протягиваются довольно сильные обонятельные тракты (рис. 103 В, tr olf).

На фотографии гетерострака (рис. 103 С) валики (тракты), о которых идет речь (tr.olf), Э. Стеншэ никак не поясняет.

Сделанный сравнительный анализ материала показывает, что в строении гетерострака (рис. 103 С) нет сходства с миксиной (сравните с рис. 97 А, В). Тогда как сходство строения гетеростраков и акул очевидно (рис. 103, сравните фиг. С с А, В). Полная реконструкция внутреннего строения гетеростраков, включающая системы органов, которые могут быть схематически восстановлены по материалам, изученным в настоящее время, показана на рис. 104 (Novitskaya, 1975, 1981, Новицкая, 1983, 2004, 2015). Эта реконструкция принципиально отличается от строения миксин (сравните рис. 104, 103 А, С с рис. 97 А, В).

Отмечу *основные, фундаментальные, признаки сходства Heterostraci и акул.*

Крупные парные носовые мешки. Их следы различной степени сохранности не так уж редко встречаются в коллекциях Heterostraci. Один из таких экземпляров изображен на рис. 103 D, с.na. Нередко сохраняются и следы обонятельных трактов (рис. 103 D, tr.olf). В разделе об обонятельном аппарате нельзя не вернуться к тому, о чем уже говорилось в разделе об эндокрании (этмоидный отдел).

*Тот факт, что следы парных органов у переднего конца головы гетеростраков (Heterostraci) оставлены носовыми мешками однозначно доказывается* следующим. 1. *Присутствием каналов, ведущих из мешков к ноздрям* (рис. 103 А, с.n; на рис. 103 С это – gr.t<sub>1</sub>, по Stensiö). 2. *Присутствием обонятельных трактов* (tracti olfactorii, рис. 103 А, С, D, tr. olf), соединяющих у челюстноротых позвоночных передний отдел головного мозга (telencephalon) с носовыми мешками.

На материале хорошо видна передняя часть обонятельных трактов, подходящая к носовым мешкам (рис. 103С, D, рис. 100). Задняя часть трактов углублена. Напомню, что обонятельные тракты являются выростами переднего отдела мозга. Отсутствие их следов вблизи переднего мозга можно объяснить тем, что telencephalon располагался немного

ниже верхней поверхности других отделов мозга, прежде всего, ниже *diencerphalon*. Поэтому *telencerphalon* не оставлял следов на верхней поверхности ядра. Такое (несколько углубленное) положение переднего отдела мозга наблюдается у современных позвоночных – миног (Fontaine, 1958). По положению ольфакторных валиков (трактов) у гетеростраков видно, что они продолжают в область *telencerphalon* (на рис. 100 и 103 С, *tr.olf* – мое обозначение).

Что касается небольших каналов и отверстий, расположенных по бокам головы, впереди орбит (рис. 103 С, у Стеншэ – *gr.t<sub>1</sub>*). По Стеншэ, они предназначены для выхода щупалец, располагавшихся на переднем конце головы гетеростраков так же, как у миксин (рис. 97 А, *t<sub>1</sub>*, *t<sub>2</sub>*; рис. 97 В, *t*). На реконструкции Стеншэ связывает основание щупалец с палатосубназальной пластинкой (рис. 97 А, *t<sub>1</sub>*, *t<sub>2</sub>*, *la.pa.sbn*). Но на материале совершенно отчетливо видно, что наружное отверстие (рис. 103 С, по Стеншэ, *gr.t<sub>1</sub>*) связано коротким каналом (*s.n* на фиг. А) с носовым мешком. Отсюда следует, что ничем другим, кроме ноздри, эта вырезка быть не может.

Итак, анализ данных об обонятельном аппарате *Heterostraci* приводит к выводу: палеонтологический материал вполне четко показывает фундаментальное сходство обонятельного аппарата гетеростраков со схемой строения обонятельного аппарата челюстноротых позвоночных (*Gnathostomata: Elasmobranchii*). У тех и других парные носовые мешки открываются каждый своей ноздрей (раздельно); естественно, что при этом связь носовых мешков с гипофизом и назогипофизный ход отсутствуют<sup>2</sup>.

### **О строении обонятельного аппарата (назогипофизного комплекса) у одноноздревых бесчелюстных. *Monorhina: Osteostraci***

В предыдущей части этого раздела проанализировано строение обонятельного аппарата взрослых двуноздревых бесчелюстных (*Heterostraci*) и даны однозначные доказательства его явного сходства с обонятельным аппаратом челюстноротых (акул). Здесь будут кратко рассмотрены особенности строения обонятельного аппарата одноноздревых (*Osteostraci*). Важно подчеркнуть, что главные, фундаментальные, признаки строения остеоостраков, сохраняются в строении современных круглоротых. Сходство остеоостраков и миног показано, прежде всего, Э. Стеншэ (Stensiö, 1927, 1931, 1958, 1964, 1968).

На рис. 105 изображена дорсальная сторона слепка полостей и каналов эндокрания остеоострака; мной оставлены все буквенные обозначения, данные Стеншэ (Stensiö, 1964, Fig. 16 А). В подрисуночные подписи вынесены главным образом буквенные обозначения элементов морфологии, обсуждаемых в тексте книги.

<sup>2</sup> У китов (челюстноротые) носовой орган открывается одной ноздрей. Но это – результат очень сложной специализации. Их обонятельный орган с гипофизом не связан.



Обонятельный аппарат остеостраков расположен по центральной продольной оси головотуловищного отдела (рис. 105,  $na_1$ ,  $na_2$ ; рис. 106 A,  $hu.s$ ,  $fs$ ,  $hyp$ ). Назогипофизное отверстие (выход назогипофизного комплекса наружу) помещается на дорсальной стороне головотуловищного панциря, между орбитами, слегка впереди орбит (рис. 107 A,  $na_1$ ,  $na_2$ ). Назогипофизное отверстие находится приблизительно на середине головотуловищного щита, иногда отверстие сдвинуто вперед или назад (рис. 107).

Назогипофизный комплекс состоит из обонятельного медианного мешка, объединенного с гипофизным мешком в одном общем кармане (рис. 111 A,  $n$ ,  $h$ ; B,  $n+h$ ). Объединение происходит на ранних стадиях онтогенеза. (Stensiö, 1964, по Dohrn).

Назогипофизное отверстие имеет удлиненную довольно узкую форму (рис. 105,  $na_1$ ,  $na_2$ ; рис. 106 B,  $d.hyp$ ,  $d.na$ ). Его передний и задний концы слегка расширяются. Переднее отверстие (рис. 105,  $na_1$ ; рис. 106 B  $d.hyp$ ) является наружным выходом гипофизного мешка, заднее отверстие – выходом собственно носового мешка (рис. 105  $na_2$ ; 106 B,  $d.na$ ). На муляже, представленном Э. Стеншё (рис. 105), пространство, занимаемое обонятельным органом ( $olfc$ ) (т. е. обонятельный мешок) расположено вплотную к переднему отделу мозга ( $telencephalon$ ,  $tel$ ). Между ними отсутствует какой-либо промежуток (рис. 105,  $olfc$ ,  $tel$ ; рис. 106 B,  $olf$ ,  $tel$ ). Такую же плотную сближенность обонятельного органа и переднего отдела мозга показывает слепок мозговой области *Mimetaspis*, вид сбоку (Stensiö, 1964: fig. 18). То есть у остеостраков отсутствовали обонятельные тракты (для них нет места). Вентральная сторона назогипофизного комплекса остеостраков образована антеровентральным трубкообразным отделом этмоидной полости, занятой гипофизным мешком (назогипофизным ходом, пояснения Стеншё) (Stensiö, 1964) (рис. 106 A,  $hu.s$ ). Ход соединяется с гипофизной ямкой (рис. 106 A,  $fs$ ,  $hyp$ ).

Как видно из очень краткого описания, у остеостраков морфология обонятельного аппарата, являющегося частью назогипофизного комплекса, принципиально отлична от строения обонятельного аппарата у двуноздревых агнат (гетеростраков).

Основными, фундаментальными, отличиями являются:

1. Внешняя непарность носового мешка у *Osteostraci*, его центральное положение – на медианной линии головотуловищного отдела.
2. Соединение у остеостраков носового мешка с гипофизом (рис. 106 B). Судя по сходству строения назогипофизного комплекса взрослых остеостраков и взрослых миног, соединение зачатков гипофизного и носового мешков у остеостраков происходило на самых ранних стадиях онтогенеза, как у современных круглоротых – миног (рис. 111 A,  $n$ ,  $h$ ).

Признаки, указанные выше (1, 2) принципиально отличают остеостраков от гетеростраков и от челюстноротых позвоночных. Это важно для филогенетических выводов. Эти же признаки свидетельствуют о сходствах морфогенезов в онтогенезе *Osteostraci* и ветви *Cyclostomata* (главным образом – миног, *Petromyzontida*).

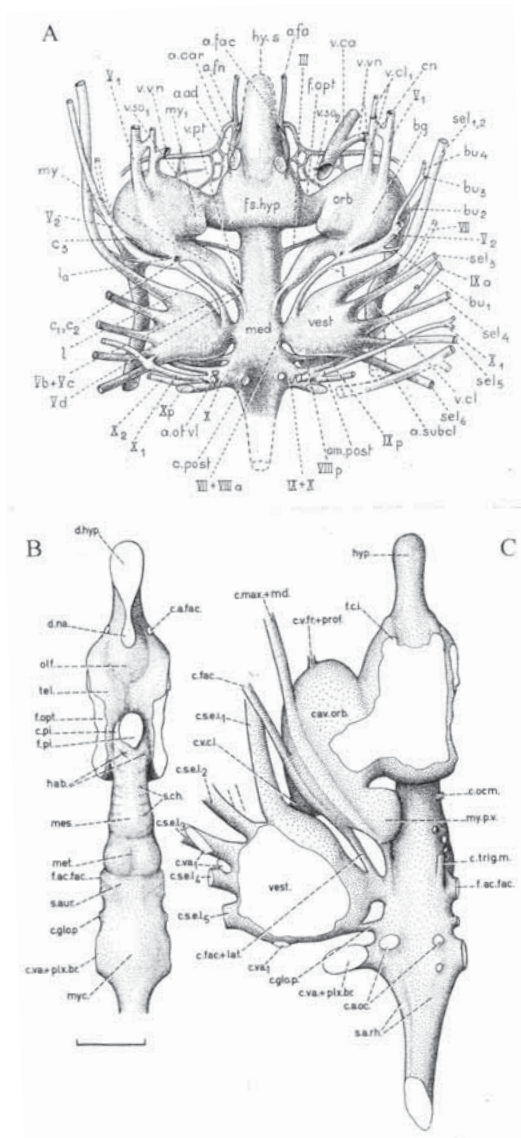


Рис. 106. Слепок полостей и каналов эндокrania остеоостраков (*Osteostraci*). А – *Nectaspis areolata* Wängsjö, вентральная сторона (Stensjö, 1964). Пояснения некоторых буквенных обозначений даны в подписи к рисунку 105. В, С – слепок мозговых и этмоидной полостей у *Boreaspididae* gen. et sp. indet, формация Wood Bay, Шпицберген. (Janvier, 1985): В – дорсальный вид (правая сторона реконструирована по левой), С – вентральный вид (со слепками полостей орбит и лабиринта). Fig. B (расшифровка буквенных обозначений дана по Janvier, 1985), с. pi – пинеальное отверстие, d.hyp – гипофизное отделение назогипофизного отверстия, d.na – носовое отделение назогипофизного отверстия, f. pi – пинеальное отверстие, f. opt – оптическое окно (fenestre optique), hab – отросток хабенулярного ганглия, mes – мезенцефалическое подразделение полости мозга, met – метенцефалическое подразделение полости мозга, тус – мизленцефалическое подразделение полости мозга, tel – теленцефалическое подразделение полости мозга. Fig. C: cav. orb – орбитальная полость, hyp – гипофизное отделение этмоидной полости, c.s.e.l. 1 – 5 – латеральные каналы «s.e.l.», vest – вестибулярное отделение этмоидного лабиринта

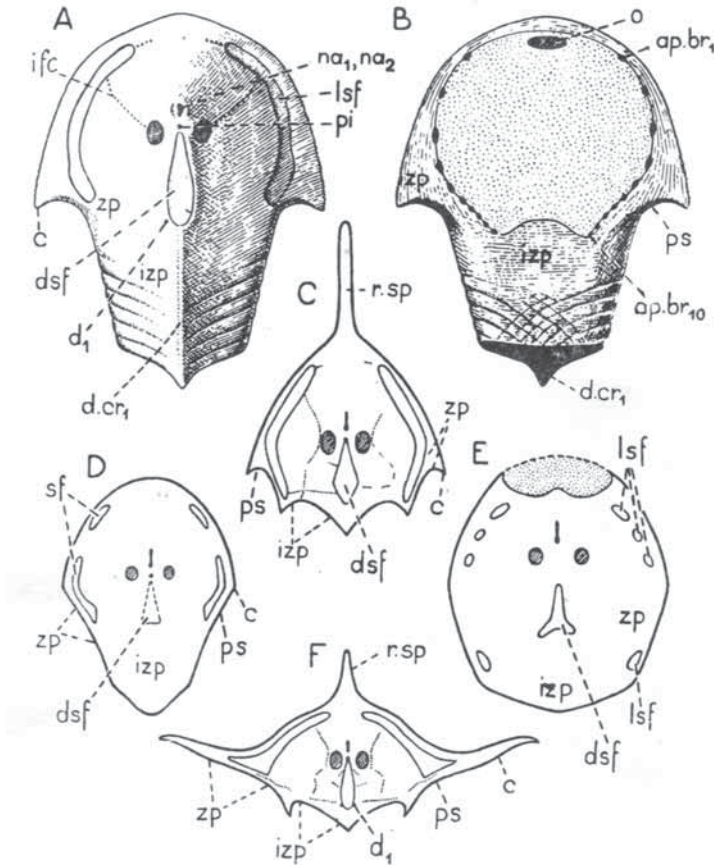


Рис. 107. Головные щиты остеостраков (Osteostraci): В – с вентральной стороны, остальные с дорсальной (из Stensiö, 1964). А, В – *Kiaerapis auchenaspidoides* Stensiö, С – *Boreaspis robusta* Wängsjö, D – *Axinaspis whitei* Wängsjö, E – *Acrotomaspis trinodis* Wängsjö, F – *Hoelaspis angulata* Stensiö (Stensiö, 1964: С – E по Wängsjö, 1952). Обозначения: ap.br1, ap.br10 – бронхиальные наружные отверстия (1–10), с – корнуальные выступы, d.cr – дорсальный гребень, dsf – дорсальное сенсорное (по Stensiö) поле, ifc – сенсорная инфраорбитальная линия, izp – интерзональная часть головного щита, lsf, sf – латеральное сенсорное поле, na1, na2 – назогипофизное отверстие, o – ротовое отверстие, orb – орбита, pi – пинеальное отверстие, ps – пекторальный синус (занятый грудным плавником), r.sp – роstralный шип (выступ), zp – зональная часть головного панциря

## ГОЛОВНОЙ МОЗГ И КРАНИАЛЬНЫЕ НЕРВЫ

Детальные реконструкции внутреннего строения гетеростраков, включающие строение мозга, появились и привлекают внимание исследователей с середины XX века. Главным образом, это – работы Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1963b, 1964, 1968). Его идея о сходстве гетеростраков с миксинами отчасти уже обсуждалась в книге.

Другая реконструкция головного мозга и обонятельного аппарата гетеростраков предложена Б.Холстедом (Tarlo) и Ф. Уайтингом (Tarlo, 1964; Whiting, Halstead, 1965; Halstead, 1973a).

Уайтинг и Холстед присоединили к промежуточному мозгу (diencephalon) гетеростраков очень маленький передний мозг (telencephalon), расположив его весь непосредственно перед промежуточным мозгом (рис. 102 В). Крупные носовые капсулы помещены ими по центральной продольной оси тела. От них латерально отходят длинные каналы, ведущие к ноздрям (рис. 102 В). Такая схема не подтверждена ее авторами палеонтологическим материалом. Вместе с тем авторы схемы считают, что передний мозг (telencephalon) у гетеростраков (циатаспид) мог занимать и другое положение: он мог помещаться в крупной центральной выемке перед пинеальным бугорком. У Э. Стеншэ эта выемка обозначена “tm” (рис. 100, 103 С). Уайтинг и Холстед отмечают также, что положение носовых капсул у *Heterostraci* точно не известно. Тем самым Уайтинг и Холстед, как уже отмечалось, лишили свою схему всякой доказательности, то есть свели ее к гипотезе.

Детальная (для современного уровня знаний) схема внутреннего строения гетеростраков, имеющая в своей основе палеонтологический материал и результаты его сравнения со строением акул, миног и миксин, опубликована (Новицкая, 1974, 1983, 2004, 2015a, Novitskaya, 1975, 1981). Здесь реконструкция (рис. 104), о которой идет речь, используется и поясняется в главах о внутреннем строении и филогенетических связях бесчелюстных.

Реконструкция обонятельного аппарата и отделов мозга у гетеростраков, доказанная исследованиями фактической морфологии, важна для решения многих вопросов в изучении бесчелюстных. Взаимосвязанность обсуждаемых вопросов делает неизбежными некоторые повторы в разделах книги, где анализируются спорные мнения относительно строения и родства древних групп (раздел об эндокрании, об обонятельном аппарате, о головном мозге, глава о филогенетических связях бесчелюстных).

Замечу, что поскольку строение telencephalon у бесчелюстных связано с его положением относительно обонятельного аппарата, обсуждавшегося в предыдущем разделе, считаю целесообразным начинать раздел «Мозг и краниальные нервы» с переднего отдела мозга (telencephalon), а не с продолговатого (myelencephalon), как это обычно делается.

## ГОЛОВНОЙ МОЗГ ДВУНОЗДРЕВЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ HETEROSTRACI

Передний отдел мозга (telencephalon, tel). О размерах и положении telencephalon у гетеростраков можно судить косвенно. На его положение указывает пинеальный бугорок, обычно хорошо заметный на материале, помещающийся на верхней поверхности промежуточного отдела мозга (diencephalon). Напомню, что diencephalon у всех позвоночных



расположен непосредственно после telencephalon. То есть telencephalon примыкал к diencephalon перед пинеальным бугорком (рис. 103 А). У гетеростраков telencephalon, как и остальные отделы мозга, небольшой. На поверхности фоссилизованных ядер его границы не выражены. Перед ним иногда заметны следы (валики) обонятельных трактов (tracti olfactorii). Тракты, как упоминалось, являются передними выростами telencephalon (рис. 103, фиг. А: tel, tr. olf). Передняя часть telencephalon, переходившая в тракты, немного выступала вперед относительно передней границы diencephalon. Эта граница обозначена Э. Стеншё (Stensiö, 1964) – gr.dic (в этой книге рис. 103 С). Как следует из углубленности задних частей обонятельных трактов (тот же рис., tr.olf), telencephalon находился несколько ниже поверхности diencephalon. Вероятно, передний мозг заканчивался в области середины или задней половины diencephalon, ниже поверхности последнего. Как уже упоминалось, такое положение переднего мозга известно у миног (Fontaine, 1958).

Наличие у гетеростраков крупных носовых мешков и сильных обонятельных трактов (рис. 103 С, с.на, tr. olf – мои обозначения) свидетельствует в пользу того, что реакция telencephalon на обонятельные раздражители (разнообразные запахи) была основной функцией этого отдела мозга.

Обонятельные тракты гетеростраков расширяются вблизи носовых капсул, так же как у современных позвоночных, имеющих обонятельные луковицы (bulbi olfactorii). То есть у Heterostraci передний мозг был уже дифференцирован на обонятельные доли (lobi) – часть telencephalon позади обонятельных трактов, на tracti и bulbi olfactorii. Присутствием обонятельных трактов и луковиц гетеростраки сходны с современными акулами (рис. 103 А, В, b.olf, tr.olf). Интересно, что обонятельные тракты, сходные с тракатами гетеростраков, так же дифференцированные на собственно тракты и луковицы, есть и у человека (Новицкая, 2015а, б). Этот факт важен для исследования филогенетических связей бесчелюстных и ветви челюстноротых позвоночных. (Глава «Ранние этапы дивергентной эволюции позвоночных...»).

Анализируя морфологию гетеростраков, Э. Стеншё никак не выделяет обонятельные тракты (Stensiö, 1964). Они не обозначены им и на фотографиях материала (здесь рис. 100, рис. 103 С). На фотографиях Стеншё указывает центральное углубление “tm” (рис. 103 С). Оно оставлено, по Стеншё, утолщением внутренней поверхности ростродорсального диска. Подобные выемки заметны и в латеральном положении по отношению к обонятельным трактам. Стеншё отмечает эти выемки, как следы рельефа внутреннего скелета (tl, tm, рис. 103 С).

У Heterostraci длина обонятельных трактов варьировала в зависимости от расстояния между носовыми мешками и передним отделом мозга (telencephalon) (рис. 103 А, С, рис. 108, 109, tr.olf). Это расстояние существенно увеличивалось у гетеростраков, имевших ротовую трубку (амфиаспиды, рис. 108), образование которой было вызвано разрастанием препинеальной области головы.

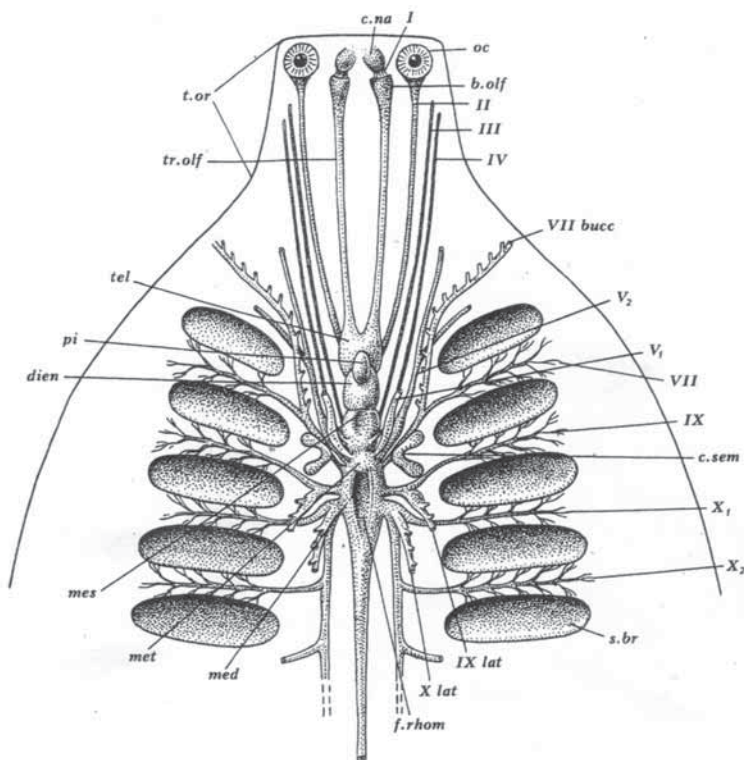


Рис. 108. Обобщенная реконструкция мозга и краниальных нервов амфиаспиды, имевшей ротовую трубку (гетеростраки). Реконструкция основана на *Empedaspis inermis* Novitskaya (голотип ПИН, № 1925/46), использованы *Hibernaspis macrolepis* Obruchev (экз. ПИН, № 1489/1) и *H.tenuicristata* Novitskaya (экз. ПИН, № 2573/30) (Новицкая, 1974, 2004). Обозначения: b.olf – обонятельные луковицы, с.na – носовая капсула, с.sem – полукружные каналы, dien – diencephalon, f.rhom – ромбоидальная ямка, med – myelencephalon, mes – mesencephalon, met – (?)metencephalon, oc – глаз, tel – telencephalon, tr.olf – ольфакторный тракт, pi – пинеальный орган, s.br – место жаберных мешков, t.or – ротовая трубка, tel – telencephalon, I – ольфакторные нервы, II – зрительный нерв (n.opticus), III – n.oculomotorius, IV – n.trochlearis, V1 – n.ophtalmicus profundus V1, V2 – n.trigeminus 2, VII – n.facialis, VII bucc – n.buccalis VII, IX lat – ветвь языкоглоточного нерва, иннервирующая сенсорную систему задней половины головы, IX – брахиальная ветвь языкоглоточного нерва, иннервирующего первую постгиодную жаберную дугу, X1, X2 и т. д. – ветви блуждающего нерва, иннервирующие жаберные дуги, X lat – ветвь блуждающего нерва, иннервировавшая сенсорные органы задней половины головы

**Промежуточный отдел мозга** (diencephalon, dien) находился сразу перед средним отделом мозга, был небольшим, по размеру близок к среднему мозгу (рис. 103 А, 104, dien). Верхняя поверхность diencephalon помещалась немного выше, чем верхняя поверхность telencephalon (см. раздел о telencephalon). Пинеальный бугорок обычно хорошо заметен на палеонтологическом материале. У циатаспид – гетеростраков, следы внутренних органов которых иногда хорошо сохраняются, пинеальный орган расположен на поверхности передней половины diencephalon, на уровне передних жаберных мешков (рис. 99, 100, 103 pi). Исходя из этого, можно предполагать,

что pineальный орган практически не перемещался относительно поверхности *dienserphalon*: он или не имел стебелька, или стебелек был коротким.

У гетеростраков в панцире над pineальным бугорком иногда имеется сквозное отверстие (*Siberiaspis*, амфиаспиды). Но обычно pineальный орган закрыт пластинкой панциря, хотя и более тонкой, чем на примыкающих к нему участках экзоскелета. Во втором случае pineальный орган не мог выполнять функцию светочувствительного органа, каким он является у миног (Карамян, 1976). У пескоройки (*Ammocoetes* – личинки миног) он обеспечивает суточный цикл смены окраски (Fontaine, 1958). Существует мнение, что у гетеростраков довольно крупный pineальный орган мог воспринимать какие-то изменения в окружающей среде через находившуюся над ним пластинку панциря. Считается также, что у гетеростраков pineальный орган мог служить фоторецептором, как у современных миног, но выполнял эту функцию только на личиночных, допанцирных, стадиях.

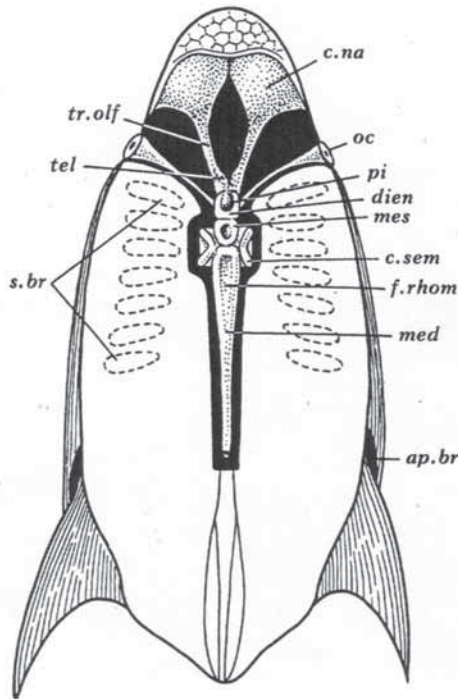


Рис. 109. Схема расположения внутренних органов у птераспид (на примере *Podolaspis*). (Heterostraci) (Новицкая, 1983). Обозначение: *ap.br* – жаберное отверстие. Остальные обозначения как на рис. 108

Средний отдел мозга (*mesencephalon*, *mes*) расположен сразу позади *dienserphalon*, между передними полукруглыми каналами (рис. 99, рис. 104, *mes*).

Передняя граница среднего мозга иногда заметна, как короткая поперечная борозда, между пинеальным бугорком и передними концами полукружных каналов. Задняя граница *mesencephalon* приходится на уровень медиальных выступов в месте соединения передних и задних полукружных каналов – *isthmus* (рис. 99, 110, *isth*). На некоторых естественных слепках ядер в *mesencephalon* отчетливо видна центральная ямка (желудочек) (рис. 99, 110, *mes*, *f.mes*). Отдел среднего мозга короткий. В передней части он немного шире промежуточного мозга (*diencephalon*), к заднему краю *mesencephalon* сужается (рис. 99, рис. 103 А, *mes*). Небольшие размеры *mesencephalon*, вероятно, связаны со слабым развитием зрительных долей (Новицкая, 1983). Предполагается, что в истории позвоночных средний мозг образовался как первичный зрительный и сейсмочувствительный центр (Савельев, 2001).

В интерпретации Стеншё (Stensiö, 1958, 1954), между передними полукружными каналами у гетеростраков находится не *mesencephalon*, а сюда продолжается *myelencephalon* (отдел продолговатого мозга) (рис. 97, 98, 103 С, *med*). В качестве *mesencephalon* Стеншё выделяет очень небольшой суженный участок мозга, лежащий перед полукружными каналами, не имеющий своего желудочка (рис. 97 А, 103 С, *mes*). Но этот участок, судя по его положению относительно пинеального бугорка (*pi*), принадлежит не *mesencephalon*, а *diencephalon* (рис. 104, *dien*).

Объяснению отделов мозга гетеростраков, данному Э. Стеншё, противоречит следующее:

1. Наличие у гетеростраков четкого сужения (*isthmus* – перешеек, рис. 99, 110, *isth*). *Isthmus* отделяет у позвоночных полость среднего мозга (*mesencephalon*) от полости заднего мозга (*metencephalon*), а если *metencephalon* отсутствует, то от полости продолговатого мозга (*myelencephalon*) (Шмальгаузен, 1947). Такое сужение (*isthmus*) не свойственно миксинам, но оно совершенно отчетливо видно на материале по гетеростракам. Сужение находится на уровне соединения передних и задних полукружных каналов (рис. 99, 110, *isth*).
2. Второй пункт тесно связан с первым. Э. Стеншё реконструировал у гетеростраков продолжение полости *myelencephalon* в область передних полукружных каналов (Stensiö, 1958). В *Traité de Paleontologie* (Stensiö, 1964) полость заменена непрерывной щелью. Однако обе реконструкции противоречат материалу по гетеростракам. В области полукружных каналов у гетеростраков имеются не одна, а две полости (рис. 99). Одна помещается между передними полукружными каналами и принадлежит, как отмечалось, *mesencephalon* (рис. 99, *mes*). Вторая отделена от мезенцефалической полости существенным расстоянием. Передняя граница второй полости находится на уровне задних полукружных каналов. Эта полость, соответствует ромбоидальной ямке в *myelencephalon* позвоночных, полость продолжается назад (рис. 99 В, *f.rho*; см. также реконструкцию этого экземпляра: рис. 110, *med*, *f.rhom*).

Различная форма слепков мозга между передними и задними полукружными каналами (рис. 99, 110) также указывает на то, что это – следы двух отделов. Из них форму, типичную для *myelencephalon*, имеет только слепок между задними полукружными каналами (Новицкая, 1983).

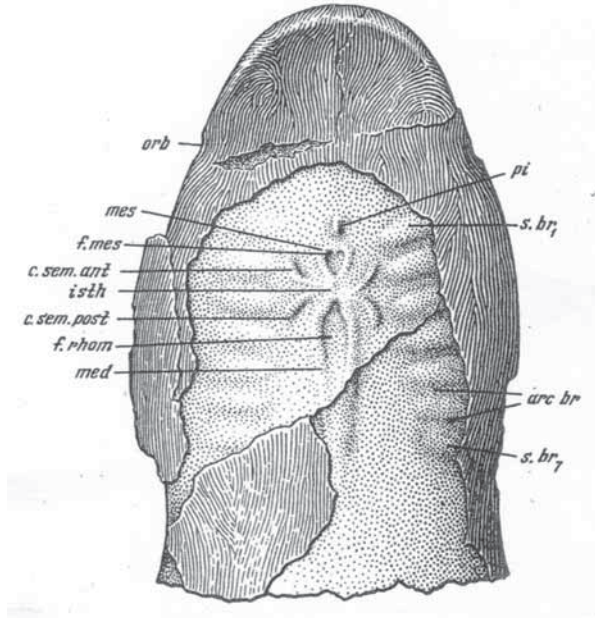


Рис. 110. Слпки внутренних органов на естественном ядре. *Poraspis rompnecki* (экз. ПИН, № 3592/76). (Гетеростраки). Обозначения: arc.br – отпечатки жаберных дуг, c.sem.ant – передние полукружные каналы, c.sem.post – задние полукружные каналы, f.mes – желудочек среднего мозга, f.rhom – ромбоидальная ямка, isth – isthmus, med – myelencephalon, mes – mesencephalon, orb – орбита, pi – пинеальный бугорок, s.br<sub>1-7</sub> – естественные слпки жаберных мешков

Задний отдел мозга (metencephalon, met) у гетеростраков, по всей вероятности, отсутствовал. Можно предположить, что он был в зачаточном состоянии и не оставлял следов на фосилизированном материале. Но такое предположение практически не имеет шансов быть доказанным. Во всяком случае он не выражен как самостоятельный, читающийся в морфологии, отдел. Косвенно на отсутствие metencephalon у гетеростраков указывает их еще крайне слабая, для позвоночных, адаптированность к движению (плаванию). Об этом свидетельствует отсутствие у них парных плавников. Возможность движения создавалась только работой хвостового плавника. Возможность маневрирования была слабой, определявшейся формой тела (формой панциря, обеспечивавшего жесткость тела и немногие гидродинамические качества животного). Для таких пловцов, какими были гетеростраки, metencephalon, управляющий сложным движением рыб, был еще не нужен (Новицкая, 2015б). (См. «Продолговатый отдел мозга»).

Продолговатый отдел мозга (myelencephalon, rhombencephalon, medulla oblongata, med). На фотографии материала, опубликованной Э. Стеншэ (рис. 103 С, med), и у гетеростраков в целом, к передней части myelencephalon можно отнести только часть мозга, находящуюся между задними полукружными каналами. Интерпретация Стеншэ в качестве myelencephalon (med) части мозга, помещающейся между передними полукружными каналами

(рис. 103 C, med), ошибочна. (См. раздел о среднем мозге – *mesencephalon*). Позади задних полукружных каналов назад *myelencephalon* постепенно сужается и переходит в спинной мозг (рис. 99, 104 med).

В передней части продолговатого мозга (находящейся между задними полукружными каналами) располагается крупный удлиненный желудочек – *fossa rhomboidalis* (рис. 99, 104, f.rhom). На реконструкциях гетеростраков, сделанных Э.Стеншё по типу миксины (обновленных), вместо ямки показана щель (*Stensiö, 1964*) (здесь рис. 97 A, med). Но на некоторых хорошо сохранившихся экземплярах гетеростраков видно, что ямка, расположенная позади *isthmus*, довольно широкая, сужается каудально (рис. 99, f.rho), как и сам отдел мозга.

Замечу, что в трактовке Э. Стеншё *myelencephalon* (продолговатый отдел) становится самым крупным отделом мозга гетеростраков, как бы охватывающим отделы, расположенные перед ним. Это делает мозг гетеростраков похожим на мозг миксин (рис. 97 A, B). Однако фактический материал не дает никаких оснований для такой интерпретации *myelencephalon* у гетеростраков. Их *myelencephalon* из области задних полукружных каналов продолжается только назад (рис. 99, med).

## КРАНИАЛЬНЫЕ НЕРВЫ. HETEROSTRACI

Краниальные нервы, называемые также черепно-мозговыми, реконструируются у бесчелюстных на основе пространственных соотношений между следами отделов мозга и других (иннервируемых) органов. К числу последних относятся сейсмочувствительные каналы и борозды, глаза, носовые мешки, висцеральные дуги и др. В этом разделе речь идет о принципиальных схемах иннервации. Как известно, у гетеростраков нервные стволы не были окружены перихондральными окостенениями.

Резкие различия между схемами иннервации гетеростраков, опубликованными Э. Стеншё (*Stensiö, 1958, 1964*) и сделанными мной (*Novitskaya, 1975, Новицкая, 1983, 2004*), связаны с различной интерпретацией отделов мозга (предыдущий раздел этой главы) и с глубокими различиями в интерпретации следов, оставленных мягкими органами гетеростраков, прежде всего, их носовыми мешками (раздел «Обонятельный аппарат»).

В разделе «Головной мозг и краниальные нервы» использованы материалы, главным образом, по циатаспидам (*Cyathaspidiformes*) и амфиаспидам (*Amphiaspidiformes*).

**Обонятельные нервы (*n.olfactorii, I*)** были развиты между выростами переднего отдела мозга, т. е. между ольфакторными трактами, и носовыми мешками (капсулами). Поскольку обонятельные тракты (*tracti olfactorii*) на передних концах расширялись, образуя луковицы (*bulbi olfactorii*), то обонятельные нервы находились между обонятельными луковицами и носовыми мешками (рис. 104, I). Обонятельные нервы были очень короткими. Короткими они оставались и у специализированных амфиаспид с вытянутой ротовой трубкой. У этих амфиаспид в процесс образования ротовой трубки резко увеличивалась длина обонятельных трактов. Длина их обонятельных

нервов ограничивалась расстоянием между передними концами трактов и носовыми мешками (рис. 104, 108, I).

Короткими обонятельные нервы остаются и у акул (Gnathostomata), имеющих обонятельные тракты и луковицы подходящие почти вплотную к обонятельным мешкам (рис. 103 B, tr.olf, b.olf, s.n).

Зрительные нервы (n.optici, II) гетеростраков, по всей вероятности, отходили, как и у других позвоночных, от дна diencephalon (рис. 104, II). Гетеростраки имели очень небольшие глаза, сравнимые по размерам с глазами современных миног. Возможно, что глазодвигательные нервы были сходны с теми же нервами миног. У современных миног n.oculomotorius (III) имеет собственный корешок и является вентральным нервом сегмента trigeminus V<sub>1</sub> (profundus), проходит под n.abducens (VI) (Кольцов, 1904; Tretjakoff, 1927; Lindström, 1949). По аналогии с современными позвоночными (данные из Шмальгаузен, 1947) можно предположить существование у гетеростраков нервов, двигавших развитие в какой-то мере мышцы глаза – блокового нерва (n.trochlearis, IV) и отводящего (n.abducens, VI). Такое сравнительно примитивное состояние могло реализоваться уже у палеозойских бесчелюстных, включая гетеростраков. На основе данных по примитивным позвоночным положение названных нервов показано на схеме (рис. 104: III n.oculomotorius, V<sub>1</sub> ophr.prof., IV n.trochlearis).

На палеонтологическом материале расстояние между орбитами и отпечатками передних отделов мозга означает, что у гетеростраков (циатаспиды, птераспиды, основная часть амфиаспид) зрительные и остальные нервы, подходящие к глазу, были умеренной длины (рис. 104: II, III, IV). Но эти же нервы резко удлинились у амфиаспид (Amphiaspidiformes), имевших глаза на переднем конце ротовой трубки (Empedaspis, Pelurgaspis) (рис. 108, II, III, IV). В этих случаях длина нервов, обслуживавших глаза, могла достигать 1/3 длины эндокrania. Зрительные и глазодвигательные нервы редуцировались, вероятно полностью, у слепых амфиаспид (Eglonaspis, Lecanaspis). Отсутствие на их панцирях всяких следов орбит позволяет предполагать, что и сами глаза подвергались полной или очень значительной редукции.

Тройничный нерв (trigeminus V) у позвоночных отходит от переднебоковой стенки myelencephalon (Шмальгаузен, 1947; Cordier, 1954). Считать, что у Heterostraci было иначе – нет оснований. У гетеростраков о дифференциации тройничного нерва и протяженности его ветвей можно судить по аналогии с другими позвоночными животными. Для этого необходима корректная идентификация органов у ископаемых животных.

Одной из главных ветвей тройничного нерва является глубокий тройничный нерв (n.opthalmicus profundus V<sub>1</sub>). Он проходит через глазницу; перед глазницей от него отделяется поверхностная ветвь (n.opthalmicus superficialis V<sub>1</sub>), проходящая над глазом близко к одноименной ветви лицевого нерва; та и другая ветви следуют к коже головы (Шмальгаузен, 1947; Северцов, 1948 – материал по миногам). Функции глубокого тройничного нерва просты и необходимы уже на самом низком уровне организации позвоночных. По всей вероятности, глубокий тройничный нерв (V<sub>1</sub>) был развит у гетеростраков.

Орбиты гетеростраков (*Heterostraci*) находятся обычно близко от переднего конца головы (рис. 104, ос – глаз), далеко от *myelencephalon* (рис. 104, med), от которого берет начало тройничный нерв. Естественно, что ветви тройничного нерва должны были быть длинными (рис. 104, *ophl.prof V<sub>1</sub>*, *ophths.fic V<sub>1</sub>*). Этим гетеростраки существенно отличаются от остеоостраков, имевших, по Стеншё (*Stensiö*, 1964), короткие ветви глубокого нерва (*n.profundus*), заканчивавшиеся далеко от переднего края головного щита, на уровне назогипофизного отверстия. На рисунке 106 А показана сближенность продолговатого мозга (med) и орбит у остеоостраков. Этой сближенностью определяется очень небольшая длина тройничного нерва отходящего от продолговатого мозга в направлении к орбите и дающего ветвь (*V<sub>1</sub>*), проходящую у позвоночных через орбиту.

Среди гетеростраков у видов, имевших ротовую трубку и глаза, помещавшиеся у ее переднего края, глубокий глазничный нерв (*n.ophthalmicus profundus*) должен был достигать особенной длины, как и остальные нервы, связанные с орбитальной областью (рис. 108, II, III, IV, V).

Нет оснований сомневаться в том, что собственно тройничный нерв (*n.trigeminus II*) гетеростраков включал «мандибулярную» ветвь. (Она соответствует мандибулярной ветви челюстноротых позвоночных). Что касается «максиллярной» ветви, то в морфологии гетеростраков становятся известными факты, свидетельствующие о ее присутствии.

Мандибулярная ветвь (*n.trigeminus II*) иннервировала переднюю пару жаберных мешков, находившуюся между мандибулярной и гиоидной жаберными дугами. Как уже отмечалось ранее, мандибулярной дугой у гетеростраков принято считать первую жаберную дугу, ограничивавшую орбиту сзади (*Säve-Soderbergh*, 1941; *Stensiö*, 1958, 1964; *Denison*, 1964; Новицкая, 1983, 2004; и др.). Передняя полужабра первой пары мешков должна была иннервироваться нервом, проходившим по мандибулярной дуге, т. е. мандибулярной ветвью *n.trigeminus II* (рис. 104, *V<sub>2</sub>*).

Очевидно, что гетеростраки, имевшие преспиракулярные (премандибулярные) отверстия, должны были иметь ветвь, иннервировавшую переднюю стенку *praespiraculum* (амфиаспиды: *Gabreyaspis*, *Prosarctaspis*, *Olbiaspis*, *Angaraspis* и др.). Ветвь, иннервировавшая *praespiraculum* спереди, проходила по премандибулярной висцеральной дуге; она соответствовала максиллярной ветви *n.trigeminus II* (Новицкая, 1983). Наличием у гетеростраков максиллярной ветви тройничного нерва снимается одно из существенных предполагавшихся различий между гетеростраками и остеоостраками: как считал Э. Стеншё (*Stensiö*, 1964), у гетеростраков максиллярная ветвь *n.trigeminus II* отсутствовала. Вполне вероятно, что у гетеростраков, не имевших преспиракулярных отверстий (например, у *Cyathaspidiformes*, *Pteraspidiformes*), максиллярная ветвь тройничного нерва иннервировала ротовую полость.

Лицевой нерв (*n.facialis*, VII), слуховой нерв (*n.acusticus* VIII), языкоглоточный нерв (*n.glossopharyngeus*, IX), блуждающий нерв (*n.vagus*, X). У гетеростраков сведения о существовании этих нервов и их длине можно получить, основываясь на положении сенсорных каналов (борозд) и жаберных дуг. Отпечатки дуг нередко хорошо заметны на естественных ядрах между



выпуклостями, оставленными жаберными мешками (рис. 99, sac.br). Сенсорные борозды (иногда сочетающиеся с системой внутренних сенсорных каналов) видны на панцирях многих гетеростраков (*Amphiaspidiformes*, *Suathaspidiformes*, *Pteraspidiiformes*) (раздел «Сейсмочувствительная система гетеростраков»).

Лицевой нерв (n.facialis, VII) отходит от передне-боковых стенок *myelencephalon* сразу позади тройничного нерва и у низших позвоночных (рыб, амфибий) нередко связан с тройничным нервом несколькими корешками (Шмальгаузен, 1947). У низших позвоночных сенсорные линии переднего конца головы снабжаются боковой ветвью лицевого нерва (*n.lateralis VII*) (Шмальгаузен, 1947). Есть все основания предполагать, что эта ветвь была развита и у гетеростраков: в основной массе гетеростраки, за исключением некоторых амфиаспид, имели супраорбитальные сенсорные каналы. По-видимому, как и в других группах позвоночных, эти каналы иннервировались поверхностной глазничной ветвью бокового нерва (*n.ophthalmicus superficialis VII*) (рис. 104, VII *ophth.s.fic*). В случае утраты супраорбитальных сенсорных линий (амфиаспиды, имевшие ротовую трубку: *Empedaspis*, *Pelurgaspis*) эта ветвь лицевого нерва редуцировалась. Развитые инфраорбитальные сенсорные линии, имеющиеся, насколько известно, у всех гетеростраков, указывают на существование щечной ветви бокового нерва (*n.buccalis VII*) (рис. 104, VII *bucc*, рис. 108, VII *bucc*). Эта же ветвь, по-видимому, иннервировала и ротовую полость. С лицевым нервом, возможно, были слиты слуховые нервы (*n.acusticus VIII*). Такое состояние отмечено у современных циклостом (Fontaine, 1958).

Остальные сейсмочувствительные линии (каналы и борозды) могли обслуживаться ветвями языкоглоточного (*n.glossopharyngeus IX*) и блуждающего (*n.vagus X*) нервов, снабжающих каналы в постпинеальной области головы у миног (Северцов, 1948) и рыб.

Собственно лицевой нерв (VII) иннервировал гиодную дугу, языкоглоточный (IX) – первую жаберную дугу, блуждающий – следующие за ней жаберные дуги (рис. 104, 108, VII, IX, X<sub>1</sub>, X<sub>2</sub>, Xlat). Так как иннервация этих дуг указанными нервами свойственна позвоночным, в том числе *Osteostraci* (Stensiö, 1958), ее экстраполяция на гетеростраков вполне возможна.

Итак, установлено, что передний отдел головного мозга (*telencephalon*) гетеростраков имел хорошо развитые обонятельные тракты (*tracti olfactorii*) (Novitskaya, 1975, 1981; Новицкая, 1983, 2015). Их присутствие у *Heterostraci* ранее исследователями не отмечалось. Присутствием обонятельных трактов доказываемается совершенно однозначно, что гетеростраки имели парные носовые мешки, помещавшиеся у переднего конца головы, далеко (сравнительно с размерами органов) от основного тела *telencephalon* (рис. 104, c.na, tel, tr.olf).

Положение промежуточного мозга (*diencephalon*) определяется по месту, занимаемому пинеальным бугорком. Он помещается обычно у передней границы *diencephalon* или на ней (рис. 104, pi, dien).

На фактическом материале доказано, что у гетеростраков средний мозг (mesencephalon) помещался не перед передними полукружными каналами, как это иногда реконструируется (Stensiö, 1964), а между ними. Об этом свидетельствует присутствие отдельного желудочка (ямки) в mesencephalon и наличие isthmus – сужения между mesencephalon и отделом, расположенным позади него (рис. 104, mes; Рис. 99, mes, isth).

Различимые следы заднего мозга (metencephalon) у гетеростраков не обнаружены.

Позади mesencephalon между задними полукружными каналами, на палеонтологическом материале отчетливо видны следы продолговатого мозга (myelencephalon), переходившего в спинной мозг (рис. 104, 99, med).

В целом мозг Heterostraci дает вполне четкое представление о схеме строения мозга у предшественников челюстноротых позвоночных (Gnathostomata, рыб). О сходстве мозга гетеростраков с мозгом именно челюстноротых свидетельствует присутствие у тех других tracti olfactorii. У остальных позвоночных (однооздревых бесчелюстных – Monorhina и у циклостом) обонятельные тракты отсутствуют. Данные о циклостомах получены из исследований их онтогенеза (Карамян, 1976).

В реконструкции гетеростраков мной использованы данные об иннервации у современных первичноводных позвоночных (рыб).

## О СТРОЕНИИ МОЗГА У ОДНОНОЗДРЕВЫЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ. OSTEOSTRACI

Наиболее полное представление о головном мозге остеоостраков дают изображения слепков их эндокrania (Stensiö, 1927, 1964). В этой главе изображения мозга остеоостраков, опубликованные Э. Стеншё, показаны на рисунках 105 и 106 А.

Судя по слепкам, с дорсальной стороны мозг остеоостраков представлял собой последовательное соединение его отделов, в основном не имеющих четко выраженных границ (рис. 105: telencephalon, tel; diencephalon, dic; mesencephalon, mes; metencephalon, met; myelencephalon, med).

На одном из слепков Э. Стеншё указывает пространство, занимаемое носовым мешком (рис. 105, olfc: справа от na2). Носовой мешок соприкасался с передним отделом мозга (telencephalon) (рис. 105, olfc, tel): между ними нет никакого промежутка. Непосредственное налегание носового мешка (olf) на telencephalon (tel) показано на изображениях муляжей остеоостраков в работах Ф. Жанвье (Janvier, 1985) (рис. 106 В, olf, tel). Жанвье поясняет, что у остеоостраков обонятельный орган, непарный как у миног, помещался в маленькой грушевидной полости, расположенной антеро-дорсально относительно telencephalon; полости для обонятельного органа широко сообщается (communiqué largement) с telencephalon (Janvier, 1985). То есть и рисунки, и текст говорят о том, что тракты (tracti olfactorii) у остеоостраков явно отсутствовали.

Граница между передним и промежуточным (diencephalon) отделом мозга (tel, dic) на слепках практически не заметна (рис. 105, tel, dic). Но на рисунке, сделанном Ф. Жанвье, она показана вполне четко (рис. 106 В, tel, f.pi, hab – хабенулярные ганглии, относящиеся к diencephalon). Пинеальный орган находится на передней границе промежуточного мозга (рис. 105, dic) или заходит в область переднего мозга. В области промежуточного мозга (diencephalon) видна выпуклость, объясняемая Стеншё как утолщение, образованное правым хабенулярным ганглием (рис. 105, hab.r – ganglion habénulaire de droite). У современных позвоночных сразу позади комиссуры, связывающей парные несимметричные ганглии (ganglia habenulae) располагаются непарные придатки (железы); иногда такие придатки имеют строение органов зрения (Шмальгаузен, 1947). Более крупный пузырек представляет собой пинеальный орган (glandulla pinealis) (рис. 105, pin, dic; рис. 106 В, f.pi).

Средний отдел мозга (mesencephalon, mes; у Стеншё – mes) у остеоостраков довольно крупный, расположен между промежуточным и задним отделами (рис. 105 mes, dic, met). Граница между mesencephalon и следующим за ним задним отделом мозга (metencephalon, met) находится приблизительно на уровне передней области передних полукружных каналов (рис. 105, c.sem.ant). Как было показано в предыдущем разделе, у гетеростраков (Heterostraci) средний отдел мозга помещался между передними полукружными каналами (рис. 104, mes); в среднем мозге гетеростраков имелся хорошо развитый желудочек (рис. 99, рис. 104, mes). Следует заметить, что присутствие крупной полости в среднем мозге характерно для низших по-

звоночных (Шмальгаузен, 1947). Дальше в эволюции у наземных позвоночных полость сужается и превращается в узкий канал – силвиев водопровод (*aquaeductus Sylvii*) (Шмальгаузен, там же). У остеостраков полость в среднем отделе мозга на рисунках не показана (Stensiö, 1964; рис. 105, mes; Janvier, 1985: рис. 106 B, mes).

Остеостраки, судя по реконструкциям, в отличие от гетеростраков, имели сравнительно крупный, вполне сопоставимый с предыдущими отделами, задний мозг (*metencephalon*, *met*). Задний отдел мозга остеостраков отчетливо отделяется бороздой от *mesencephalon* (рис. 105, 106 B, *met*). Вместе с тем интерпретация дорсального утолщения, называемого “*division métencéphalique*”, дискуссионна, что отражено в монографии Жанвье (Janvier, 1985).

На реконструкциях остеостраков не выражено или едва намечено характерное для позвоночных сужение (*isthmus*) между средним и задним отделами мозга (рис. 105, *mes*, *met*; 106 B, *mes*, *met*). Что касается гетеростраков, то у них, не имевших заднего мозга (во всяком случае, морфологически заметного), отчетливое сужение приходилось на уровень границы между *mesencephalon* и *myelencephalon* (рис. 99, *isth*).

Metencephalon находился у остеостраков между передними полукружными каналами (рис. 105, *met*, *c.sem.ant*). Напомню, что у гетеростраков между передними полукружными каналами помещался средний отдел мозга (Novitskaya, 1975; Новицкая, 2004, 2015б) (рис. 99, *c.sem. ant*, *mes*).

Крупные (относительно других отделов мозга) размеры *metencephalon* у остеостраков можно объяснить способностью этих бесчелюстных к более сложному движению, сравнительно с гетеростраками. Усложнение движения обеспечивалось у остеостраков появлением парных грудных плавников и двух, хотя и очень примитивных, спинных плавников (первый имел вид гребня). Возможно, какую-то роль в совершенствовании движения и равновесия у остеостраков (а соответственно – в развитии *metencephalon*) сыграл и характерный для них гетероцеркный (эпицеркный) хвостовой плавник (ось тела отгибалась в верхнюю лопасть плавника).

Продолговатый отдел мозга (*myelencephalon*, *medulla oblongata*, *med*) у остеостраков, как и у других позвоночных являлся продолжением спинного мозга. По всей вероятности, *myelencephalon* остеостраков, как и в других группах позвоночных, например, рыб, дал начало образованию довольно крупного, морфологически оформленного отдела мозга – заднего мозга (см. выше). Задний мозг (*metencephalon*) позвоночных развивается из крыши передней стенки *myelencephalon* (эмбриологические данные). То есть эти два отдела мозга тесно связаны между собой. Как отмечалось, у *Heterostraci* задний мозг (*metencephalon*) отсутствовал или он был в зачаточном состоянии, то есть был морфологически неразличимым на ископаемом материале.

На слепке мозга остеостраков (рис. 105) *metencephalon* находится между передними полукружными каналами (*c.sem.ant*). Это значит, что у остеостраков *myelencephalon* должен был продолжаться вперед – дальше уровня медианных выступов полукружных каналов, поскольку *metencephalon* является производным крыши передней стенки *myelencephalon* (см. выше). Если сравнить с гетеростраками (*Heterostraci*), то во всех известных случаях

передний конец myelencephalon расположен у гетеростраков сразу позади медианных выступов полукружных каналов (позади isthmus: рис. 99, 110, isth, med); myelencephalon (продолговатый мозг) гетеростраков в область передних полукружных каналов не продолжается. В этом (в положении myelencephalon) одно из существенных различий в строении мозга у остеоостраков и у гетеростраков.

Замечания о краниальных нервах у остеоостраков. О латеральных органах. Расположение краниальных нервов у остеоостраков и иннервация ими внутренних структур головотуловищной области, особенно ротожаберного аппарата, неоднократно анализировались исследователями. Точки зрения менялись и далеко не всегда совпадали (Stensiö, 1927, 1958, 1964; Wängsiö, 1952; Janvier, 1975, 1977, 1981, 1985b; Афанасьева, 1998). Обзор мнений в основных чертах сделан О.Б. Афанасьевой (Афанасьева, 2004). Перечисленные работы названных авторов я рекомендую читателям, желающим вникнуть в обсуждаемые вопросы.

С моей стороны этот шаг (переадресация читателей) продиктован тем, что иннервация внутренних органов у Osteostraci не имеет непосредственного отношения к проблемам, анализируемым в этой книге. Кроме того, интерпретация следов конкретных нервов у остеоостраков на фактическом материале не всегда может быть убедительной.

Достаточно определенно можно составить представление о зрительных нервах (II) и в какой-то мере о нервах, участвовавших в движении глаз: III, IV, VI. Нет сомнений в том, что у всех остеоостраков они были короткими, т. к. остеоостракам свойственно очень близкое положение глаз к отделам мозга (рис.105, orb – слепки глаз, dic – diencephalon, mes – mesencephalon, med – myelencephalon). Орбиты остеоостраков сближены между собой, находятся близко к центру голово-туловищного щита (рис. 107).

Для сравнения напомним, что у гетеростраков расстояние между глазами яблоками (орбитами на материале) и отделами головного мозга (diencephalon, mesencephalon) могло существенно варьировать. Обычно орбиты гетеростраков помещались на переднем конце головы и расстояние от глаз до мозга было значительным (рис. 104, 109, 110). Оно могло резко возрастать (рис. 108, oc, II, III, IV). То есть в том, что касается длины зрительных и глазодвигательных нервов, план строения остеоостраков был существенно более постоянным сравнительно с гетеростраками.

У остеоостраков трудно установить место отделения от мозга и дальнейшее следование черепно-мозговых нервов, поскольку в орбитальной области слепки внутренних органов тесно сближены (рис. 105). Исследования краниальных нервов у остеоостраков известны главным образом по работам Э. Стеншё (Stensiö, 1964; и др.) и Ф. Жанвье (1985; и др.).

О «латеральных» органах. Рядом с черепно-мозговыми нервами у остеоостраков в области лабиринта размещались крупные каналы неизвестные у других ископаемых и современных позвоночных. Каналы отходили от вестибулярного отделения полости лабиринта (рис. 105, 106 A, C, vest; sel<sub>1-6</sub>; c.s.e.l.<sub>1-5</sub>). В своей дистальной части каналы дихотомировали (Janvier, 1985). Каналы подходили к латеральным и дорсальному полям, расположенным на

панцире остеостраков. Представления о том, чем были заполнены каналы, и представления о функции полей различны. Распространенными являются мнения, что каналы вмещали электрические нервы, а поля были своеобразными электрическими органами. По всей вероятности поля не могли выполнять функцию защиты или нападения, т. к. были слишком малы, но, возможно, могли служить для ориентации. Предполагается, что поля были поверхностными сенсорными органами, что они могли вмещать органы, подобные ампулам Лоренцини у акул. Высказано мнение, что реснитчатые камеры лабиринта миног (*Petromyzontida*) являются рудиментами стато-акустических органов остеостраков. Подробнее краткий обзор вариантов интерпретации латеральных полей и каналов у остеостраков дан в монографии о цефаласпидах Шпицбергена (Janvier, 1985).

По-видимому, вопрос о функциональном значении каналов (обозначаемых s.e.l. или c.s.e.l., рис. 105, 106) и полей, к которым они вели, хотя и может вновь обсуждаться с появлением новых гипотез или новых аргументов, его окончательное решение маловероятно. Но очевидно, что существование у *Osteostraci* таких органов является примером активных адаптивных поисков на морфо-эволюционном уровне бесчелюстных позвоночных. Судя по известным на сегодня данным, эксперимент с латеральными полями не получил продолжения в эволюции. Он закончился вместе с историей остеостраков.

## РЕКОНСТРУКЦИИ ОНТОГЕНЕЗА ПАЛЕОЗОЙСКИХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ. OSTEOSTRACI. HETEROSTRACI

В процессе исследования внутреннего строения бесчелюстных (двуноздревых и одноноздревых) оказалось возможным реконструировать схемы их онтогенеза (Novitskaya, 1993; Новицкая, 2004). Для этой цели необходим сравнительно-морфологический анализ бесчелюстных, современных круглоротых (Cyclostomata) и челюстноротых (Gnathostomata). Из круглоротых в сравнениях используются миноги (иногда привлекаются миксины), из челюстноротых – обычно акулы. Современные виды изучаются на различных онтогенетических стадиях: от самых ранних эмбриональных до взрослых. Исследования бесчелюстных возможны только по их взрослым стадиям.

Фундаментальные различия современных позвоночных в строении обонятельной области (присутствие назо-гипофизного комплекса или его отсутствие) являются основанием для разделения позвоночных на две ветви – челюстноротых (Gnathostomata) и круглоротых (Cyclostomata) и для их сближения с бесчелюстными.

Бесчелюстные (остеостраки и гетеростраки) обладали теми же признаками, которые характерны для основных филогенетических ветвей современных позвоночных: назо-гипофизный комплекс имелся у остеостраков и отсутствовал у гетеростраков.

Глубокое (фундаментальное) морфологическое сходство взрослых современных Cyclostomata (миног) со взрослыми Osteostraci (Agnatha) дает основание считать, что сходство циклостом с остеостраками могло быть только результатом принципиального сходства их онтогенезов. О сходстве онтогенезов этих групп упоминал Э. Стеншё (Stensiö, 1968). Позднее было сделано сравнение взрослых гнатостом с взрослыми гетеростраками (Novitskaya, 1981, 1993).

Если в сопоставлении морфологии палеозойских остеостраков с современными циклостомами (миногами) в основном многое ясно, т. е. их филогенетическая близость не вызывает сомнений (Stensiö, 1968), то сравнение гетеростраков с современными челюстноротыми (акулами) требует специального пояснения. Дело в том, что в современной мировой палеонтологической литературе, как уже говорилось в книге, существуют два принципиально различных варианта сближения гетеростраков. Это – вариант их сближения с миксинами (Cyclostomata): аргументы приводятся в работах Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1964, 1968), а также Ф. Жанвье (Janvier, 1981 и др.) и вариант сближения гетеростраков с акулами (Gnathostomata). Хотя предположения о близости челюстноротых к гетеростракам, не сопровождающиеся достаточно убедительными аргументами, высказывались неоднократно (Heintz, 1962; Tarlo, 1965 и др.), фундаментальные (относящиеся к основам строения) морфологические доказательства филогенетической близости этих групп появились позд-

нее (Novitskaya, 1975, 1981, 1993; Новицкая, 1983, 2002, 2004, 2015а, б; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986).

Дальше, в этом разделе об онтогенезе, будут прослежены стадии онтогенеза акул, начиная от ранних эмбриональных состояний и кончая морфологией дефинитивных (взрослых) форм. Будет дан сравнительный анализ морфологии головы взрослых гетеростраков и взрослых акул. То же самое будет сделано в анализе онтогенеза миног и остеоостраков.

На рис. 112 видно принципиальное сходство в формировании назогипофизного комплекса циклостом (А, В – миноги, С, D – миксины). Носовой орган миног (рис. 112 А, *sn*) и миксин (рис. 112 С, *np*), а также их гипофиз (*hy*), формируются в общем назогипофизном мешке. У тех и других этот мешок сзади ограничен постгипофизной складкой (А, С, *phy*).

Рядом помещена схема ранней эмбриональной стадии гнатостом (рис. 112 Е). На рисунке 112 видны принципиальные различия в образовании обонятельного аппарата в двух главных ветвях позвоночных – у *Gnathostomata* (Е-Ф) и у *Cyclostomata* (А-С). Уже на самых ранних эмбриональных стадиях у миног и миксин (*Cyclostomata*) носовой мешок закладывается в стенке гипофизного мешка (мешка Ратке) (рис. 111 А, *n*; рис. 112, фиг. А, *sn*, С, *np*), тогда как у гнатостом (рис. 112 Е) носовые мешки (*np*) и гипофиз (*hy*) формируются отдельно.

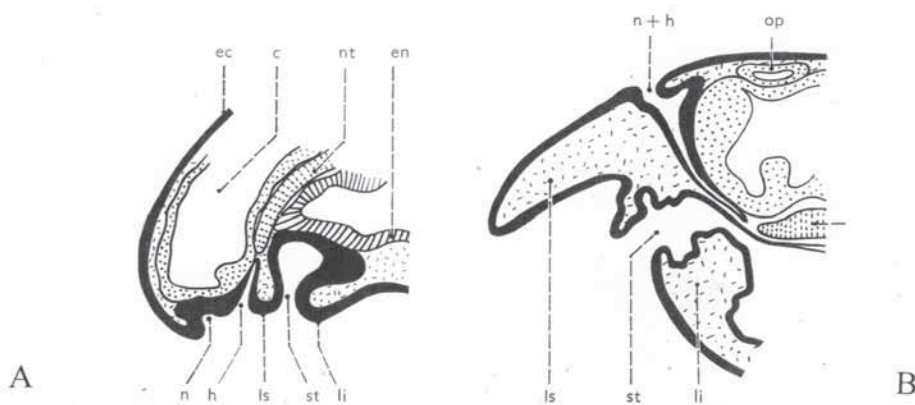


Рис. 111. Развитие передней части головы у миног, *Petromyzon*. А – ранняя стадия, В – более поздняя (Stensiö, 1964, по Dohrn). Обозначения: с – мозг, *ec* – эктодерма, *en* – энтодерма, *h* – гипофизный мешок, *li* – нижняя губа, *ls* – верхняя губа, *№* – обонятельный орган, *n+h* – назогипофизное отверстие, *op* – пинеальный орган, *st* – ротовая полость (*stomodaeum*)

На рисунке 113 дана сравнительная схема состояний в онтогенезах современных круглоротых (*Cyclostomata*: миног), челюстноротых (*Gnathostomata*: акул) и показаны взрослые состояния палеозойских бесчелюстных (*Agnoatha*: *Osteostraci*, *Heterostraci*) (Novitskaya, 1993).



Слева на вертикальной линии А, на фиг. А<sub>1</sub>, дана схема продольного медианного сечения через назогипофизный комплекс и передний отдел мозга остеоострака (Janvier, 1974). Это – дефинитивное состояние. Носовой мешок (ns) и аденогипофизная трубка (ht) соединяются и открываются наружу общим назогипофизным отверстием (nho<sub>1</sub>, первичным, по Janvier). Носовой мешок (ns) и передний отдел мозга (tel) расположены почти вплотную один к другому. Фиг. А<sub>2</sub> показывает назогипофизный комплекс и головной мозг взрослого остеоострака, вид сверху (из Jarvik, 1980 по рисунку Janvier, подробнее в подрисуночной подписи). Видно то же самое, что на фиг. А<sub>1</sub>: носовой мешок (ns) и аденогипофизная трубка (ht), открываются общим назогипофизным отверстием (nho<sub>1</sub>).

Линия В. Минога (Cyclostomata). Фиг. В<sub>1</sub>. Схема сагиттального сечения через голову миноги на ранней эмбриональной стадии (Gorbman, Tamarin, 1986). Обонятельный орган (o) и аденогипофиз (a) (см. также рис. 112 А) закладываются в общем кармане, открываемом общим назогипофизным отверстием (nho<sub>1</sub>). Сразу позади аденогипофиза (a) (рис. 113 В<sub>1</sub>) начинает формироваться первая складка (F<sub>1</sub>) (позднее она становится дорсальной губой = постгипофизной складкой, по Gorbman, Tamarin, 1986). Позади эмбриональной постгипофизной складки (F<sub>1</sub>) начинает формироваться ротовая полость (S). Показано эмбриональное положение infundibulum (I) – воронки на вентральной стороне промежуточного отдела мозга (diencephalon).

Фиг. В<sub>2</sub>. Схема сагиттального сечения через голову миноги на более поздней стадии онтогенеза (по Gorbman and Tamarin, 1986). Дорсальная губа (=верхняя губа), она же постгипофизная складка (F<sub>1</sub>), значительно разрастается и тем самым передвигает зачаточное назогипофизное отверстие (nho<sub>1</sub>) из вентрального положения более ранней онтогенетической стадии (фиг. В<sub>1</sub>) на дорсальную сторону головы. Носовой мешок оказывается на дорсальной стороне (фиг. В<sub>2</sub>, o), удлиняется назогипофизный ход (nhd). Фиг. В<sub>3</sub>. Схема сагиттального сечения через голову взрослой миноги (по Vjering, 1989, упрощено: показаны назогипофизная область и область мозга). На этой стадии носовой мешок (ns) уже полностью сформировался, он соединяется с назогипофизной фундулой (nhf). Назогипофизный ход сформировался и удлинился, открывается наружу вторичным назогипофизным отверстием (nho<sub>2</sub>). Головной мозг находится совсем близко от носового мешка. Фигуры В<sub>4</sub> и А<sub>2</sub> являются двумя частями одного сравнительно-морфологического рисунка Ф. Жанвье (Janvier), опубликованного Ярвиком (Jarvik, 1980). Видно поразительное сходство формы и положения носового мешка (ns), назогипофизной фундулы (nhf, фиг. В<sub>4</sub>; аденогипофизной трубки ht, фиг. А<sub>2</sub>) и тесно сближенного с ними мозга у взрослых остеоостраков (А<sub>2</sub>) и взрослых миног (В<sub>4</sub>).

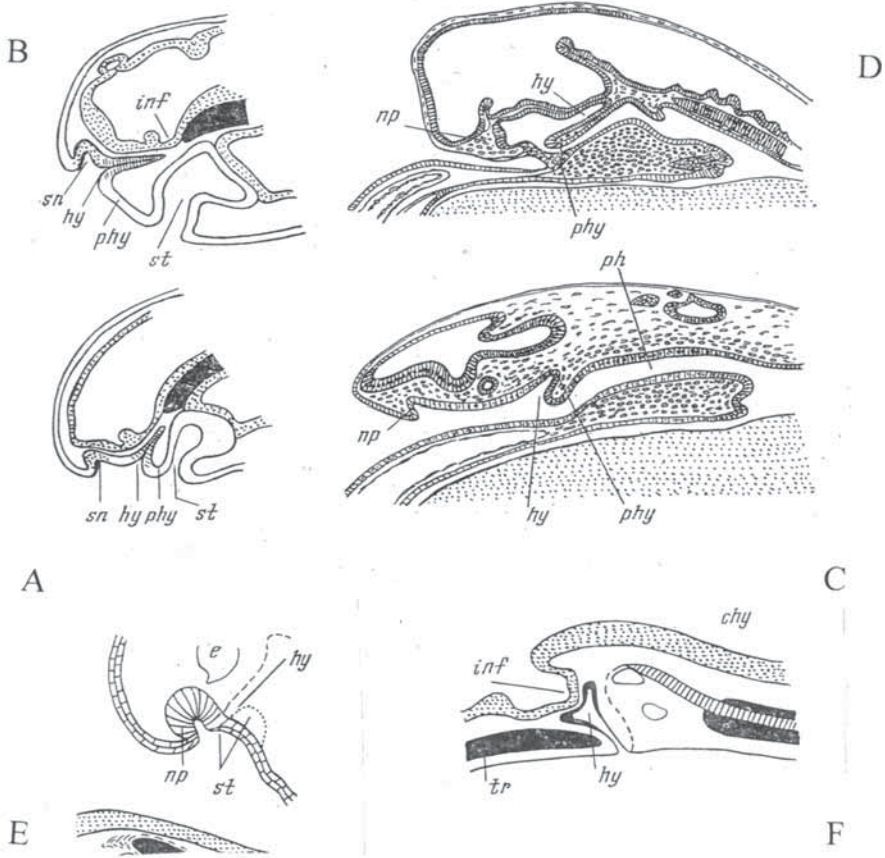


Рис. 112. Ранние стадии онтогенеза у круглоротых (Cyclostomata) и челюстноротых (Gnathostomata). Cyclostomata: А, В – последовательные стадии в развитии гипофизного мешка (мешка Рагке) у миноги (Petromyzon: Pasteels, 1958, со ссылкой на Дорна, Паркера и Хасвелла); С, D – последовательные стадии в развитии головы миксины, сагиттальный разрез (Bdellostoma: Pasteels, 1958, со ссылкой на Купфера). Gnathostomata: E – сагиттальный разрез через носовую область эмбриона Neoceratodus forsteri (Dipnoi. Эмбрион 8,6 мм по Bertmar, 1968); F – эмбрион акулы: гипофиз (hy), растущий по направлению к infundibulum (inf) (по Devillers, 1958, со ссылкой на Гудрича). Обозначения: e – глаз, hy – гипофизное впячивание (мешок Рагке), inf – infundibulum, np – обонятельная плакода, ph – глотка, phy – постгипофизная складка, sn носовой мешок, st – stomodaeum

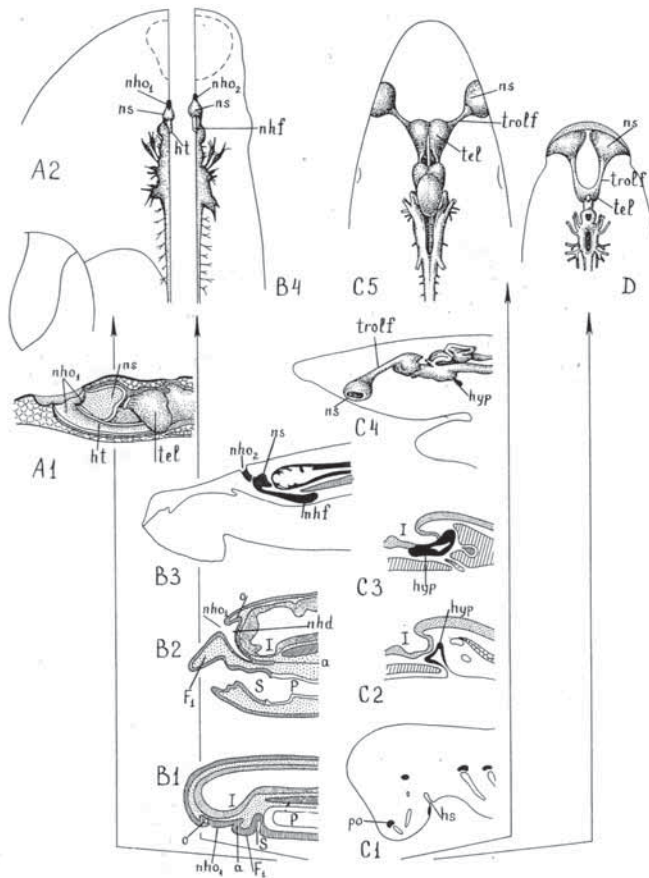


Рис. 113. Сравнительная схема онтогенезов круглоротых – современной миноги (линия В) и челюстноротых – акулы (линия С); включены данные по бесчелюстным: остеоостракам (линия А) и гетеростракам (линия D) (Novitskaya, 1993; Новицкая, 2004). Линия А показывает дефинитивную морфологию палеозойского остеоострака, линия D – дефинитивную морфологию палеозойского гетерострака. А1, продольное медианное сечение через назо-гипофизную область остеоострака (из Janvier, 1974); А2, этмоидная область и мозг дефинитивного остеоострака (из Jarvik, 1980, по рисунку сделанному Janvier, упрощено); В1, В2, схематические сагитальные сечения двух последовательных стадий через голову эмбриона миноги (из Gorbman and Tamarin, 1986); В1, носовой мешок (о) закладывается в стенке гипофизного мешка; В2, стадия, на которой постгипофизная складка (F1) значительно увеличилась, передвинув назогипофизное отверстие (nho1) на дорсальную поверхность головы, назогипофизный ход – nhd – удлинился; В3, сагитальное сечение головы взрослой миноги; В4, этмоидная область и мозг взрослой миноги (из Jarvik, 1980, по рисунку сделанному Janvier, упрощено); С1, схема сагитального сечения головы эмбриона *Squalus acanthias* (из Bjerring, 1989); С2 – развитие гипофиза в онтогенезе акулы (по Devillers, 1958): эмбриональная стадия: гипофизный мешок растет к infundibulum; С3, взрослая акула: гипофиз соединился с infundibulum, С4, С5, дефинитивные стадии *Squalus acanthias* (из Marinelli and Strenger, 1959, упрощено); D, взрослый палеозойский гетерострак (из циатаспид): реконструированы носовые мешки (n.s), ольфакторные тракты и мозг (Novitskaya, 1981, упрощено). Буквенные сокращения: F1 первая поверхностная складка на голове эмбриона миноги (позже – дорсальная губа – постгипофизная складка); I, infundibulum; P, pharynx; S, stomodeum; a, аденогипофизная часть назогипофизного хода; nho1, nho2, первичное и вторичное назогипофизное отверстие; nhf – назогипофизная фундула; ns, носовой мешок; o, плакода ольфакторного органа; ro, ольфакторная плакода; tel – telencephalon; trolf, ольфакторные тракты.

Дальше будут рассмотрены челюстноротые (Gnathostomata), на примере акулы и гетеростраки (Heterostraci) (тот же рис. 113).

Линия С. Материал по акулам. Фиг. С<sub>1</sub>. Схема сагиттального сечения головы зародыша акулы (*Squalus acanthias*) на ранней эмбриональной стадии (из Bjerring, 1989). Плакоды обонятельных органов (po) расположены на переднем конце головы с двух ее сторон. Эмбриональный гипофизный мешочек (hs) находится далеко от обонятельных плакод, не имеет с ними связи. Фигуры С<sub>2</sub> и С<sub>3</sub> представляют более позднюю и дефинитивную онтогенетические стадии. Показана область гипофиза. Фиг. С<sub>2</sub>. Гипофиз (hyp) развивается и растет в сторону infundibulum (I) – выступа на вентральной стороне промежуточного отдела мозга (diencephalon) (Devillers, 1958). Фиг. С<sub>3</sub>. У взрослой акулы гипофиз (hyp) соединяется с infundibulum (I) (Devillers, 1958). Фиг. С<sub>4</sub>. Медианное сечение через голову акулы *Squalus acanthias*, взрослая стадия (из Marinelli and Strenger, 1959, упрощено). Носовой мешок (ns) соединяется с мозгом длинными обонятельными трактами (trolf). Гипофиз (hyp) соединен с вентральной поверхностью diencephalon (с infundibulum). Фиг. С<sub>5</sub>. Схема строения головы дефинитивной акулы (*Squalus acanthias*) (из Marinelli and Strenger, 1959, упрощено). Вид сверху. Носовые мешки (ns) парные, широко раздвинуты, соединяются с telencephalon (tel) обонятельными трактами (trolf). Фиг. D. Гетерострак (бесчелюстные, циатаспиды, взрослое состояние), вид сверху (Novitskaya, 1993). Носовые мешки (ns) парные, расположены у переднего конца головы, соединяются с передним отделом мозга (tel) обонятельными трактами (trolf).

Если сравнить схемы строения головы взрослой акулы (фиг. С<sub>5</sub>) и взрослого гетерострака (фиг. D), то сходство в положении носовых мешков (ns) на переднем конце головы и в их связи с telencephalon (tel) через обонятельные тракты (tracti olfactorii) окажется полным. Положение носовых мешков (ns) относительно гипофиза (hyp) можно увидеть на медианном сечении через голову современной акулы (фиг. С<sub>4</sub>, ns, hyp). Сверху гипофиз не виден (фиг. С<sub>5</sub>), поскольку он находится на вентральной стороне мозга.

У гетеростраков имеются парные раздвинутые носовые мешки акульего типа (рис. 113 D, ns). Морфологически присутствие таких мешков несовместимо с наличием назогипофизного отверстия (так как появление отверстия является результатом соединения обонятельного аппарата с гипофизом). Но это соединение в онтогенезе акул (и у челюстноротых в целом) не происходит. Присутствие носовых мешков акульего типа означает, что у гетеростраков гипофиз мог находиться только на вентральной стороне мозга, как у челюстноротых позвоночных.

Из сравнительно-морфологической схемы (рис. 113) с очевидностью следует: онтогенез такого типа, как у миноги (линия В<sub>1-4</sub>), не может сформировать голову такую, как у взрослой акулы (С<sub>5</sub>) и наоборот – онтогенез такого типа как у акулы (линия С<sub>1</sub> – С<sub>5</sub>) не может сформировать голову взрослой миноги (фиг. В<sub>4</sub>). Это очень важно для филогенетических выводов.

На морфо-эволюционном уровне бесчелюстных (*Agnatha*) уже реализовались две принципиально различные схемы онтогенеза. Схема онтогенеза двуноздревых бесчелюстных (*Heterostraci*) сохранилась в дальнейшей эволюции позвоночных у челюстноротых (*Gnathostomata*); схема онтогенеза одноноздревых бесчелюстных (*Osteostraci*) сохранилась в эволюции у круглоротых позвоночных (*Cyclostomata*).

Рассмотренная сравнительная схема онтогенезов (рис. 113) позволяет оценить наблюдающееся в последние десятилетия сближение в филогенетических реконструкциях челюстноротых (*Gnathostomata*) с остеоотраками (крупная статья Janvier, 1981; и др.) как невероятное.

То есть ***происхождение челюстноротых (*Gnathostomata*) от бесчелюстных, онтогенез которых формирует назогипофизный комплекс, невозможно.***

Фундаментальное сходство в строении головы взрослых современных челюстноротых (акул) и взрослых гетеростраков безусловно является результатом фундаментального сходства их онтогенезов.

В предыдущей части раздела мной сопоставлены схемы онтогенеза современных гнатостом (акул) и циклостом (миног). Как показано, между схемами имеются глубокие фундаментальные различия. В связи с этим чрезвычайно интересны данные, полученные эмбриологами на материалах по современным миногам. Исследователи отмечают присутствие очень маленького аденогипофиза на вентральной поверхности мозга миног.

По данным эмбриологов, в эмбриогенезе миноги (рис. 114) назогипофизный канал (ход, duct, *nho1*) удлиняется, поскольку дорсальная губа (=posthyphophysial fold, F1) растет и начинает покрывать пространство поверхностной эктодермы уже контактирующей, медиально, с *infundifulum* (I) (Gorbman and Tamarin, 1986) (здесь рис. 114). Те же авторы отмечают дальше, что дорсальный слой назогипофизного хода имеет этот контакт первоначально и всегда (*originally and all times*), тогда как вентральный слой никогда не имеет прямого контакта с мозгом. На более поздних стадиях онтогенеза, когда индивидуальный возраст миноги достигает шести лет (Gorbman and Tamarin, 1986; Bjerring, 1989 со ссылкой на Sholdice and McMillan, 1985), маленькая часть дорсальной стенки назогипофизного мешка миноги дифференцируется в аденогипофиз. Он имеется у взрослых миног (рис. 115 A, *adh*). У взрослых миног гипофизный мешок ювенильных стадий становится назогипофизной фундулой (по Bjerring, 1989: рис. 115 A, *nhf*). Фундула получает секрецию от аденогипофиза и служит для насасывания воды к обонятельному органу (см. также Janvier, 1981). Замечу, что из рисунка, опубликованного Бьеррингом (Bjerring, 1989; здесь рис. 115 A), не ясно – каким образом секреция поступала из аденогипофиза (*adh*) в назогипофизный вырост (фундулу, *nhf*), не имевший, судя по рисунку, связи с аденогипофизом.

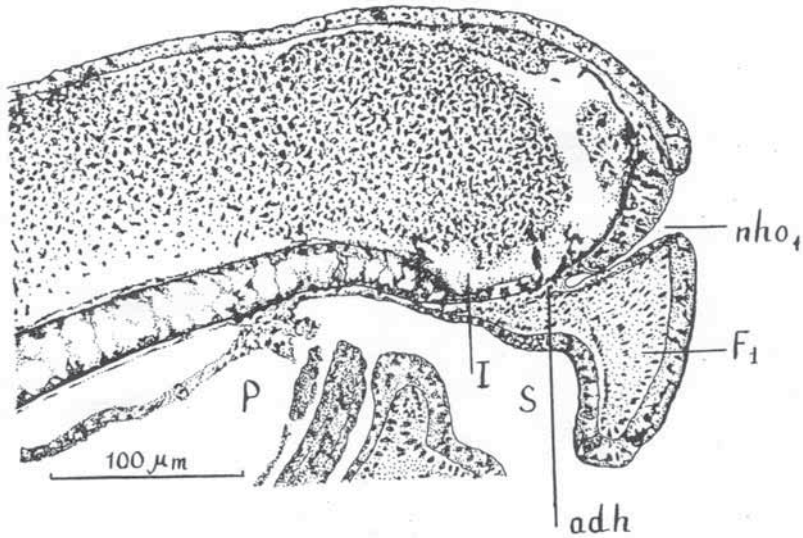


Рис.114. Сагитальное сечение через голову эмбриона миноги (Gorbman and Tamarin, 1986). Обозначения: F1, первая головная складка (=dorsal lip; posthypophysial fold); I, infundibulum; P, глотка; S, stomodeum; adh, аденогипофизная часть назогипофизного хода

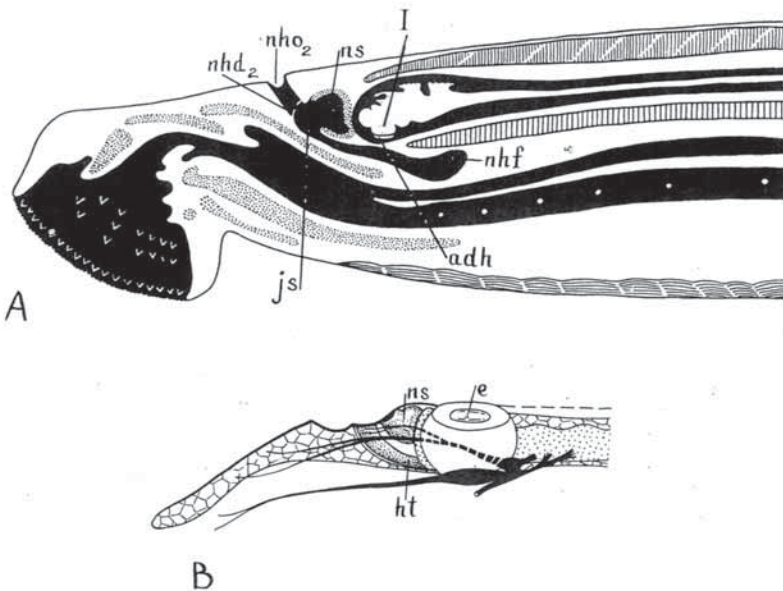


Рис. 115. Схема строения назогипофизной области у миног и у некоторых остеоостраков. А, схема сагитального сечения передней части тела взрослой миноги *Lampetra fluviatilis* (из Vjerring, 1989); В, схематическое сагитальное сечение передней части тела остеоострака (из Janvier, 1975). Обозначения: adh, экто-аденогипофиз; е, глаз; ht, аденогипофизная трубка, js, юкста-назальный синус; nhd2, вторичный назогипофизный ход; nhf, назогипофизная фундула, nho2, назогипофизное отверстие; ns, носовой мешок

У некоторых остеостраков носовое и гипофизное отверстие разделены очень узким расстоянием (рис. 115 В ns, ht). Важно, что у остеостраков эти отверстия, если не соединены, то всегда тесно сближены и расположены по центральной оси панциря, на его дорсальной стороне, далеко от переднего края головы. Положением на голове обонятельный орган и гипофиз остеостраков (назогипофизный комплекс, рис. 113 А2) радикально отличаются от обонятельного органа и гипофиза гетеростраков и челюстноротых (акул) (рис. 113 С5, D). Эти отличия сохраняются даже в том случае, если на вентральной стороне мозга (diencephalon) у остеостраков имелся очень маленький аденогипофиз.

Из рассмотренных данных особое внимание привлекает дифференциация назогипофизного мешка у миног.

Прежде всего, как малоизвестное наблюдение, отмечу контакт аденогипофиза с infundibulum у взрослых миног (рис. 115 А, adh, I – обозначение к infundibulum сделано мной). Уже упоминалось, что аденогипофиз взрослых миног, по данным некоторых исследователей, представляет собой очень небольшую часть дорсальной стенки назогипофизного мешка (см. выше).

Если, исходя из сказанного, сформулировать вопрос – устраняются ли фундаментальные различия в развитии гипофиза миног и челюстноротых сведениями о существовании небольшого аденогипофиза у миног – то ответ, по-видимому, сведется к следующему. Не устраняются: если данные о соединении гипофиза с infundibulum у взрослых миног верны, то и челюстноротые, и в какой-то, минимальной, мере миноги обладают таким соединением, но, что важно, оно осуществляется совсем разными морфогенезами. У миног с infundibulum соединяется лишь очень небольшая часть дорсальной поверхности назогипофизного мешка (рис. 114 adh, I), тогда как у гнатостом – весь гипофизный мешок (рис. 113 С2, С3, I, hyp). Это значит, что у миног соединение аденогипофиза с инфундибулум, является результатом совершенно другой схемы онтогенеза, сравнительно со схемой онтогенеза челюстноротых. Важно, что у миног, кроме маленького аденогипофиза, образуется большой назогипофизный мешок (fundula), выполняющий механическую функцию (рис. 115, nhf); у челюстноротых такой орган не образуется.

Необходимо также иметь в виду, что у миног очень небольшой аденогипофиз дифференцируется и соединяется с мозгом только через несколько лет жизни миноги (см. предыдущий текст). Следовательно, если можно говорить о некотором сходстве миног с гнатостомами в этом отношении, то надо иметь в виду только взрослых миног.

Сходство взрослых миног с гнатостомами по рассматриваемому признаку не является филогенетическим, указывающим на родство, поскольку в этих двух группах соединение аденогипофиза с infundibulum осуществляется различно, разными способами. У миног аденогипофиз образуется деламинацией эктодермы на дорсальной стороне назогипофизного хода, на площадке, где ход приближается к infundibulum очень близко (рис. 114, adh, I) (Gorbman and Tamarin, 1986 со ссылкой на Sholdice and

McMillan, 1958). У всех других позвоночных (челюстноротых) гипофиз образуется из эпителия стомодеальной крыши и растет по направлению к infundibulum (рис. 113 C<sub>1-4</sub>, hs, hyp, I). Следовательно, процесс образования аденогипофиза, местоположение его примордиума и способ его соединения с infundibulum (деламинация – отслоение у миног, рост у гнатостом) отличают миног от гнатостом (Gorbman and Tamarin, 1986; Novitskaya, 1993).

Гипофиз и зачаток носового мешка объединены у миног в одном мешке (гипофизном) уже на самых ранних ювенильных стадиях (рис. 113 B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, a, o). Ничего подобного не происходит в онтогенезе гнатостом. Это значит, что появление у взрослых миног маленького аденогипофиза (если оно происходит), как своеобразного дополнения к уже имеющейся крупной назогипофизной фундуле, не касается фундаментальных отличий в схемах онтогенезов круглоротых (миног) и челюстноротых (акул).

---

Заканчивая раздел об онтогенезе, выделю следующее.

Сравнение палеозойских бесчелюстных (Heterostraci, Osteostraci) с современными акулами и миногами дает очевидные свидетельства того, что оба типа онтогенеза – «гнатостомный» и «циклостомный» – консервативны в главных признаках. Для гетеростраков характерен онтогенез гнатостомного (акульего) типа, для остеостраков – циклостомного типа, хорошо изученного у миног. Этот консерватизм свидетельствует о ранней дивергенции типов (схем) онтогенеза в эволюции позвоночных.

Среди круглоротых (Cyclostomata) миксины выделяются особенностями своего строения. Так, их обонятельный орган (rhynal sac: Vjereing, 1989) и аденогипофиз интерпретируются как имеющие эндодермальное происхождение (Gorbman and Tamarin, 1989; Vjerring, 1989). Надо заметить, что эти особенности миксин не дают основания считать их близкородственными гетеростракам. Поскольку данные, которые могли бы указывать на эндодермальное происхождение обонятельных органов у гетеростраков, отсутствуют, то возможное использование этого признака в филогенетических схемах было бы не корректно, а на фоне уже рассмотренных признаков – бездоказательно.

Как уже было показано в предыдущем обсуждении, возможное присутствие у взрослых миног очень небольшого аденогипофиза, соединяющегося с мозгом, не устраняет фундаментальные различия в морфологии и онтогенезе гнатостомных и циклостомных позвоночных. Фундаментальным различием по-прежнему остается отсутствие соединения между носовыми мешками и гипофизом у Gnathostomata, тогда как связь гипофизного и носовых мешков является важнейшим признаком Cyclostomata.

Итак, на морфо-эволюционном уровне древнейших бесчелюстных позвоночных (Agnatha) отчетливо различаются группы, принадлежа-



щие к двум дивергентным направлениям эволюции – к гнатостомному и циклостомному. Оба направления четко отличаются одно от другого схемой онтогенеза. В эволюции эти различия известны в интервале геологического времени от низов палеозоя (кембрий?, ордовик – силур) до современности, то есть приблизительно на протяжении 500 миллионов лет (геохронологические данные, по Михайлова, Бондаренко, 1997: табл. 2).

## ВИСЦЕРАЛЬНАЯ СИСТЕМА ДВУНОЗДРЕВЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ. HETEROSTRACI. THELODONTI

Реконструирование перехода от висцеральной системы палеозойских бесчелюстных (Agnatha) к висцеральной системе челюстноротых (Gnathostomata) является одной из наиболее сложных задач в исследованиях морфологической эволюции позвоночных. Сложность состоит в объяснении перехода от жаберного аппарата энтобранхиального типа к жаберному аппарату эктобранхиального типа. Жаберные лепестки у бесчелюстных располагались по отношению к жаберным дугам внутрь и, как принято считать, лепестки формировались из энтодермы. У челюстноротых жаберные лепестки располагаются, как известно, снаружи от жаберных дуг и образуются из эктодермы. Эти различия рассматриваются как определившие дивергентное развитие позвоночных от протокраниат к современным энтобранхиатам (миногам и миксинам) и к эктобранхиатам (рыбам) (Северцов, 1967). История мнений по этому вопросу подробно изложена в статье Дж. Мэллэта (Mallatt, 1984). Здесь отмечу лишь, что различия в жаберном аппарате (указанные выше) на протяжении многих лет оценивались как непреодолимое препятствие для того, чтобы считать морфологический план строения бесчелюстных («циклостом» *sensu largo*) исходным для плана строения гнатостом (Jarvik, 1960). Позднее появились исследования, в которых возможность происхождения челюстноротых (Gnathostomata) от той или другой группы древних бесчелюстных анализируется разносторонне (Новицкая, 1974, 1983, 1998, 2002, 2004; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986; Novitskaya, 1975, 1981, 1993; Janvier, Blicek, 1979; Janvier, 1981; Forey, 1984, Turner, 1985, 1991; и др.). Однако выводы, к которым приходят авторы исследований, остаются различными.

Мной изучены материалы в основном по гетеростракам (Новицкая, 1983; Novitskaya 1998) и, в значительно меньшей мере – по телодонтам (Novitskaya and Turner, 1998). Известно, что у некоторых телодонтов жаберные мешки открывались раздельно (Märss, Ritchie, 1998), но в целом сведений о висцеральной системе этих бесчелюстных мало (Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004).

Проблема перехода от висцеральной системы агнат к висцеральной системе гнатостом включает два главных вопроса: 1) гомологизацию жаберных мешков и жаберных дуг у агнат и рыб, 2) объяснение возможных морфологических преобразований в процессе формирования висцеральной системы челюстноротых (Gnathostomata) на базе строения висцеральной системы бесчелюстных (Agnatha).

Но прежде чем переходить к этим вопросам, необходимо составить себе представление о фактических материалах, известных о жаберной системе бесчелюстных, и о имеющихся попытках ее реконструкции.

**Морфология висцеральной системы бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti).** На внутренней стороне дорсальной и вентральной пласти-

нок панциря гетеростраков нередко сохраняются следы жаберных мешков. Это – овальные углубления, расположенные поперечно или косопоперечно, симметрично по отношению к продольной оси панциря, близко от нее. На ядрах им соответствуют выпуклости (рис. 116 А, s.br<sub>1-5</sub>, В, s.br<sub>1-7</sub>; рис. 99 s.br; рис. 100 k<sub>2</sub>-k<sub>8-9</sub>). На вентральной пластинке гетеростраков обычно различаются не более 4–5 пар отпечатков жаберных мешков. На дорсальной стороне гетеростраков (на ядрах или на внутренней стороне дорсальной пластинки) следы первой пары мешков расположены позади орбит и перед передней парой полукружных каналов. Мешки направлены слегка антеролатерально. Последняя пара жаберных мешков помещалась напротив жаберных отверстий или впереди них (рис. 103 С, k<sub>2</sub>-k<sub>9</sub> – нумерация Stensiö, n.ap.br; рис. 104, s.br, ap.br).

Относительно числа жаберных мешков у гетеростраков мнения расходятся: от 10–11 пар (Watson, 1954: Anglaspis) до, иногда, 15 пар (Stensiö, 1958, 1964). По Стеншё, число мешков Heterostraci сходны с миксинями. На реконструкциях гетеростраков к действительно различным семи парам мешков (по Стеншё, k<sub>2</sub>-k<sub>9</sub>) им добавлено несколько гипотетических пар; они оконтурены прерывистой линией (рис. 97 А: k<sub>9</sub>-k<sub>15</sub>; рис. 98, k<sub>9-14</sub>). Однако существует мнение, подтвержденное многими фактическими данными, что число жаберных мешков у Cyathaspidiformes составляло семь (иногда восемь?) пар. Эти результаты подтверждены и изучением фотографий циатаспид, опубликованных в литературе (например, рис. 103 С, k<sub>2</sub>-k<sub>9</sub>). На исследованных экземплярах Poraspis с хорошо сохранившимися естественными слепками жаберных мешков (изучено девять экземпляров) позади общего выводящего бронхиального отверстия следов жаберных мешков нет. То есть известный фактический материал не подтверждает существование постбронхиальных жаберных мешков. Это показано на реконструкции внутреннего строения гетеростраков (рис. 104, s.br).

На следах жаберных мешков циатаспид, иногда сохраняются валики и желобки, расположенные поперечно, имеющие короткие ответвления (рис. 116 А, с.s.br). То же самое видно на некоторых фотографиях циатаспид из других коллекционных материалов (Kjaer, Heintz, 1935, табл. XXX, фиг. 3). Киэр и Гейнц, отмечая поперечное положение отпечатков на жаберных мешках, не предлагают для них объяснений. Возможно, это – следы каналов – кровеносных или нервных. Об их возможной принадлежности к кровеносным каналам упоминал Р. Денисон, допуская также, что следы могли быть оставлены жаберным эндоскелетом (Denison, 1964), но оба варианта им не аргументированы.

Слепки жаберных мешков разделены на ядра короткими «балками», представляющими следы жаберных дуг (рис. 116 А, arc.br). Латеральнее следов жаберных мешков могут сохраняться небольшие валики (или отпечатки), располагающиеся примерно на уровне соответствующих им жаберных мешков (рис. 116 А, с.1). Варианты объяснения латеральных отпечатков будут проанализированы позже.

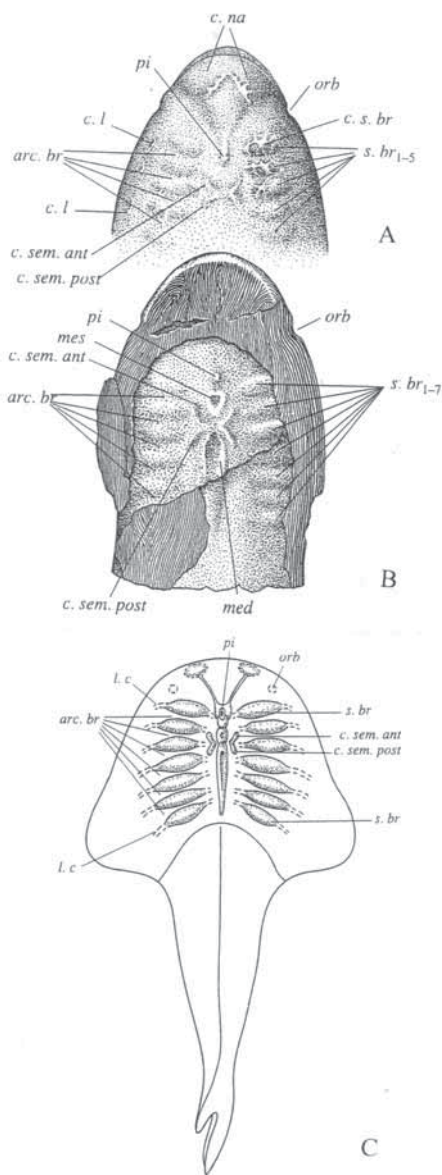


Рис. 116. Естественные слепки жаберных мешков на ядрах гетеростраков (Cyathaspidiformes). А – *Poraspis polaris* Kiaer, экз. ПИН № 2573/20, Шпицберген; нижний девон, серия Ред-Бэй; В – *P. rompneckji* Brotzen, экз. ПИН, № 3592/76; Подолия, нижний девон, иваневский горизонт (Новицкая, 2004); С – *Turinia pagei* (Powrie), по слепку голотипа, хранящегося в Queensland Museum, № RSM18 (Брисбен, Австралия) (по Novitskaya and Turner, 1998). Обозначения: arc. br – следы жаберных дуг, с.l – следы висцеральных структур, латеральных по отношению к жаберным мешкам, с.na – носовые капсулы, с.s.br – следы кровеносных каналов на жаберных мешках, с.sem.ant – передние полукружные каналы, с.sem.post – задние полукружные каналы, l.c – выводные каналы жаберных мешков, med – продолговатый мозг (myelencephalon), mes – средний мозг (mesencephalon), orb – орбитальные вырезки, pi – пинеальный бугорок, s.br, s.br1-15, s.br1-7 – выпуклости, показывающие положение жаберных мешков

Приведенными сведениями практически исчерпываются данные по фактическим материалам, относящиеся к висцеральному аппарату *Suathaspidiformes*. В других крупных отрядах гетеростраков, у *Amphiaspidiformes* и *Pteraspidiformes*, форма отпечатков жаберных мешков и их расположение относительно лабиринта похожи на свойственные *Suathaspidiformes*.

Сравнительно с циатаспидами, висцеральная система амфиаспид более разнообразна. Прежде всего, у части амфиаспид присутствуют преспиракулярные отверстия (рис. 14, 15, 16). Их морфологический и функциональный анализ дан в главе об экзоскелете, поскольку именно экзоскелет наиболее информативен в этом отношении. Следует напомнить также своеобразное положение наружных выводных жаберных отверстий у некоторых амфиаспид. Отверстия могут находиться примерно на середине длины панциря, на границе центральной дорсальной пластинки и боковой каймы (*Hibernaspis macrolepis*: рис. 19 A, B, ap.br). Иногда жаберные отверстия амфиаспид находятся на дорсальной пластинке, вблизи ее центральной продольной оси (рис. 18 A, *Edaphaspis*), иногда они расположены косо (рис. 17 C, D, 18 B, ap.br).

В целом, следы висцерального аппарата гетеростраков объясняются различно. Большинство специалистов считает медиальные ряды овальных отпечатков следами жаберных камер или жаберных мешков (Kiaer, 1930, 1932; Kiaer, Heintz; 1935; Zych, 1931; Watson, 1954; Stensiö, 1958, 1964, 1968; Denison, 1964; Обручев, 1964; Новицкая, 1968; Novitskaya, 1971, 2004). Менее крупные отпечатки, расположенные латерально к мешкам, объясняются как следы проток, ведущих из жаберных мешков к общему выводному жаберному каналу (Watson, 1954; Обручев, 1964), или как экстрабранхиальные атриумы (Stensiö, 1958, 1964, 1968) (рис. 100, aqj). По Уотсону, форма жаберных мешков циатаспид сходна с формой мешков современных *Cyclostomi*: у циатаспид вода проталкивалась по системе мешков колебаниями крупного мускульного велюма, как у *Cyclostomi*, но в отличие от последних, у циатаспид жаберные мешки не сжимались и не расширялись. По мнению Стеншё, у *Heterostraci* жаберная область разделялась на жаберные отделения (*compartiments branchiaux*) высокие и широкие, но короткие в rostroкаудальном направлении, т. е. такие же, как у *Osteostraci* (Stensiö, 1964); как у остеоостраков, жаберные отделения гетеростраков переходили в экстрабранхиальные атриумы, открывавшиеся в общий выводящий жаберный канал (т. е. атриумы не открывались наружу индивидуально). Почти все цитированные авторы (И. Кизр, А. Гейнц, В. Зых, Р. Денисон, Э. Стеншё, Д.В. Обручев и др.), несмотря на ряд расхождений, сходны в том, что следы крупных медиальных образований у *Heterostraci* оставлены или жаберными мешками, или жаберными отделениями, а латеральные так или иначе относятся к выводящим каналам.

Другое объяснение висцеральной системы гетеростраков (*Heterostraci*) предложено Б. Холстедом и Уайтингом (Halstead, Whiting, 1965; Halstead, 1969, 1973 a,b). Медиальные ряды крупных отпечатков тракуются авторами как оставленные головными миотомы, а латеральные ряды – жаберными дугами.

В монографии «Морфология древних бесчелюстных» мной детально рассмотрены аргументы, выдвинутые Холстедом и Уайтингом в поддержку их гипотезы (Новицкая, 1983). Здесь я очень коротко остановлюсь лишь на наиболее спорных ее обоснованиях.

Доказательством того, что медиальные овальные крупные отпечатки являются следами миотомов служит присутствие на их поверхности продольных борозд, представляющих собой границы между мускульными сегментами (Halstead, Whiting, 1965; Halstead, 1973). Авторами отмечается сходство в этом отношении гетеростраков с миногами, имеющими мускульные пластинки на голове и туловище. По мнению Холстеда, у гетеростраков и миног сходно даже число таких пластинок (Halstead, 1973 b).

Вместе с тем приводятся аргументы самого общего плана. Например, поскольку у позвоночных есть серия миотомов между висцеральным аппаратом и дорсальной поверхностью тела, то такая серия должна быть и у гетеростраков.

Надо отметить, что подчеркиваемое Холстедом и Уайтингом (Halstead Whiting, 1965; Halstead, 1973 b) сходство с миногами ничего не доказывает уже потому, что гетеростраки, как это отмечает и Холстед (Halstead, 1973), ничего общего с миногами не имеют. Гетеростраки и миноги обладают глубоко различным планом организации. Хотя возможность присутствия у гетеростраков на жаберных мешках тонкого мускульного слоя тоже нельзя отрицать. Разумеется, его возможное присутствие не означает сродства (как показателя родства) гетеростраков с миногами. Возможно, присутствие мускульного слоя на жаберных мешках гетеростраков (если такой слой у них существовал) помогало воде, поступавшей в систему мешков (рис. 117), не задерживаться в каждом из мешков; мускульный слой мог функционировать как убыстряющий попадание воды в общий выводящий канал.

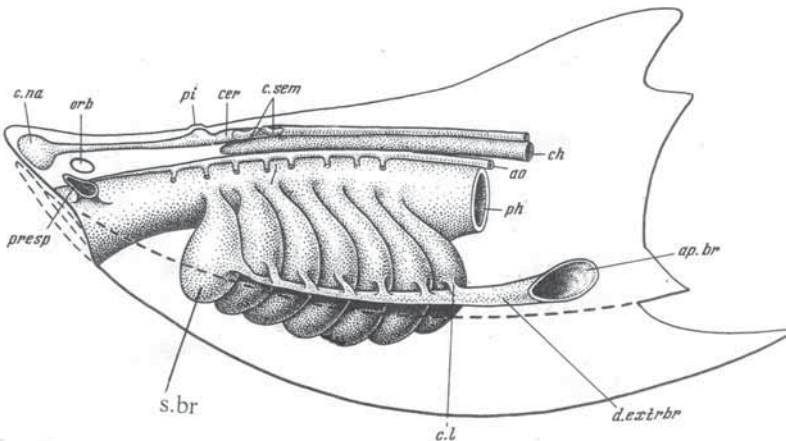


Рис. 117. Система жаберных мешков у амфиаспиды (Heterostraci) с преспиракулярными отверстиями (Новицкая, 1983). Обозначения: ao – аорта, cer – мозг, ch – хорда, c.na – носовая капсула, presp – преспиракулярные отверстия, s.br – жаберные мешки. Остальные обозначения как на рис. 119

Как считает Холстед, на личиночных допанцирных стадиях циатаспиды (гетеростраки) имели план строения, сходный с базальным планом организации позвоночных. Возможно, в строении личинок циатаспид были следы строения каких-то более древних позвоночных. Однако следует заметить, что, судя по имеющимся морфологическим данным, гетеростраки, хотя они были еще относительно примитивны, близки не к базальному уровню строения позвоночных вообще, а к базальному уровню строения челюстноротых (Новицкая, 1983, 2004, 2015).

В гипотезе Холстеда один из основных аргументов в пользу мускульной природы отпечатков на жаберных мешках заключается в том, что все известные позвоночные имеют серию миотомов над висцеральными структурами. Поэтому миотомы должны присутствовать и у гетеростраков. Но над висцеральными структурами миотомы имеются не у всех позвоночных. Например, миотомов нет над жаберными мешками современных акул (рис. 118).

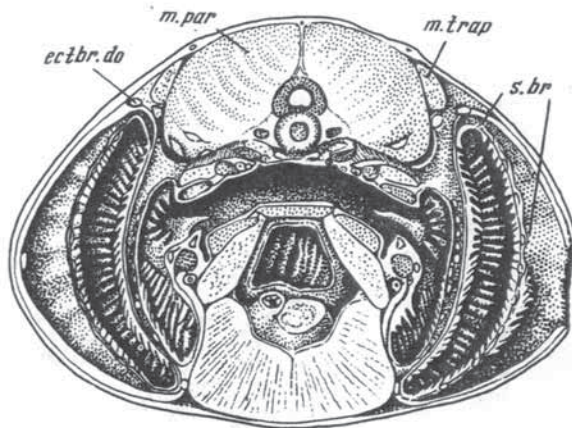


Рис. 118. Поперечный разрез в жаберной области *Squalus acanthias* L. (из Marinelli, Strenger, 1959). Обозначения: ectbr.do – дорсальные эктобранхиалии, m.par – musculus parietalis, m.trap – musculus trapezius, s.br – жаберный мешок

В морфологическом описании висцеральной системы гетеростраков отмечу следующее:

жаберные мешки бесчелюстных были исходным морфологическим типом строения органов дыхания в эволюции позвоночных животных.

Жаберные мешки гетеростраков помещались внутри жаберного скелета не полностью: у циатаспид верхняя часть мешков (на ископаемом материале их естественных слепков) поднималась над поверхностью жаберных дуг (рис. 119, s.br, arc br.er). Это видно на ядрах хорошо сохранившихся экземпляров (рис. 99, 100, 103 С).

Строение висцеральной системы бесчелюстных могло существенно варьировать: у некоторых амфиаспид (*Amphiaspidiformes*) имелись преспиракулярные отверстия (рис. 117, presp.); менялся способ вывода воды из жаберных мешков: из каждого жаберного мешка вода поступала в общий

выводящий жаберный канал и из него выбрасывалась наружу (рис. 117, *ap.br*) или каждый жаберный мешок открывался наружу своим жаберным отверстием (например, южноамериканский *Sacabambaspis*).

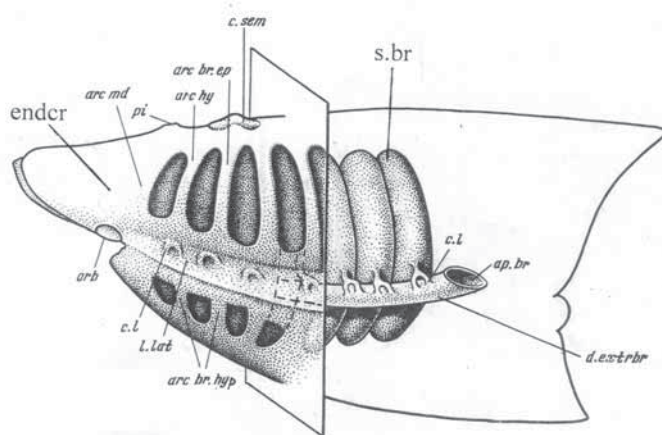


Рис. 119. Реконструкция висцерального аппарата циатаспид (Heterostraci). Позади вертикальной плоскости эндоскелет не показан (Новицкая, 1983). Обозначения: *ap.br* – наружное отверстие общего жаберного выводящего канала, *arc br.ep* – эпитремагические части висцеральных дуг, *arc br.hy* – гипотремагические части висцеральных дуг, *arc hu* – гиодная дуга, *arc md* – мандибулярная дуга, *c.l* – индивидуальные выводящие каналы жаберных мешков (перед вертикальной плоскостью – эндоскелетные валики над ними), *c.sem* – полукружные каналы, *d.extbr* – общий выводящий жаберный канал, *endcr* – эндокраний, *l.lat* – уплощенная боковая кайма эндоскелета, *orb* – орбита, *pi* – пинеальный бугорок, *s.br* – жаберные мешки

Присутствие общего выводного жаберного отверстия у гетеростраков долгое время считалось важной чертой их морфологической характеристики. Обычно отмечалось их сходство по этому признаку с миксинами. Однако, если учитывать другие морфологические характеристики гетеростраков и миксин (см. предыдущие разделы книги), то становится очевидным, что это сходство не связано с родством. Оно не является даже конвергентным, поскольку образ жизни гетеростраков и миксин совершенно различен. По-видимому, в данном случае, причину сходства (присутствие общего выводного жаберного канала и общего отверстия) можно определить как проявление одного из конструктивных решений в функционировании дыхательной системы водных позвоночных.

**Гомологизация жаберных мешков и жаберных дуг.** Возможность идентификации жаберных мешков и жаберных дуг у гетеростраков и челюстноротых была проанализирована в предыдущих публикациях (Новицкая, 1983, 1998). Мое мнение по поставленным вопросам практически не изменилось, поэтому здесь они будут рассмотрены коротко.

У гетеростраков сохраняется постоянно в расположении передних пар жаберных мешков относительно полукружных каналов. Первая пара мешков помещается впереди передних концов передних полукружных каналов, вто-



рая пара на уровне этих концов (рис. 99, s.br; 100, 103). Стеншё (на рис. 100, 103 и др.) обозначил первый жаберный мешок –  $k_2$ , второй –  $k_3$  и т. д.).

Первой висцеральной дугой, несущей жабры, является первая заглазничная дуга (рис. 96, 119, 120 А, arc md; рис. 94, arc.m). Хотя это уже отмечалось, напомним, что она интерпретируется как мандибулярная (Säve-Söderbergh, 1941). Аргументы Сёве-Сёдерберга состоят в следующем. Предположив, что у примитивных позвоночных структуры, находящиеся на одном поперечном уровне, должны принадлежать одному сегменту, Сёве-Сёдерберг сопоставил первую поперечную сенсорную комиссуру гетеростраков со средней pit line Gnathostomata. Он основывался на том, что та и другая линии проходят над лабиринтом (рис. 73,  $cm_1$ ). Поскольку средняя pit line гнатостом принадлежит глоссофарингеальному сегменту, несущему n.glossopharyngeus IX, иннервирующий первую жаберную дугу, то делается вывод о принадлежности к этому сегменту и первой поперечной комиссуры гетеростраков (рис. 73,  $cm_{1-4}$ , scc). Если это так, то первая заглазничная дуга у гетеростраков должна быть мандибулярной (рис. 119, arc md) (см. также Stensiö, 1958, 1964; Jarvick, 1960).

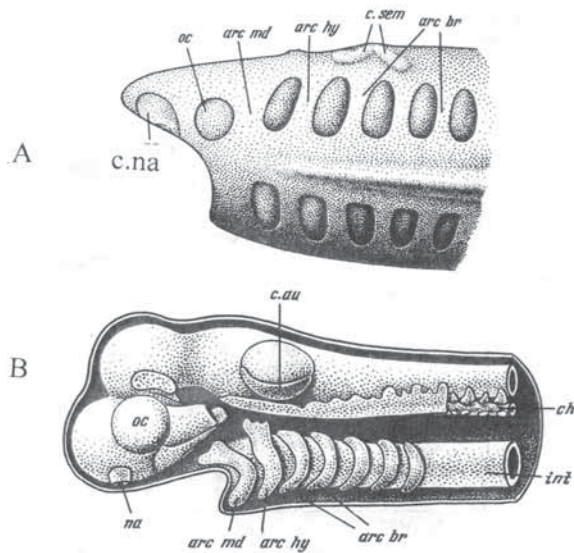


Рис. 120. Передняя часть хрящевого черепа гетерострака и челюстноротого. А – гетерострак (циатаспида) (по Новицкая, 1998), В – эмбрион акулы (по Шмальгаузен, 1947). Обозначения: arc.br – жаберные дуги, arc.hy – гиоидная дуга, arc.md – мандибулярная дуга, c.au – слуховая капсула, c.na – носовая капсула, c.sem – полукружные каналы, ch – хорда, int – кишка, na – ноздря, oc – глаз

По мнению Р. Денисона (Denison, 1964), гиоидной может быть вторая или третья дуга. В последнем случае первая заглазничная дуга гетеростраков должна считаться премандибулярной дугой. Это допускал и Сёве-Сёдерберг (Säve-Söderbergh, 1941, p. 531). Я присоединяюсь к первому варианту его гипотезы и считаю возможным добавить следующее к приведенным

им доводам. Если гетеростраков сравнить с эмбрионами современных акул (рис. 120 А, В), то оказывается, что первая заглазничная дуга гетеростраков вполне сходна по положению с мандибулярной дугой челюстноротых: та и другая расположены позади глаза и впереди переднего края слуховой капсулы (рис. 120 А, В, сравните взаимное положение *os*, *arc md*, *s.sem* [с.ау] на фигурах А, В). У гетеростраков и у челюстноротых гиоидная дуга находится на уровне переднего края слуховой капсулы (рис. 120, *arc hy*), т. е. гетеростраки и эмбрионы гнатостом вполне сходны положением первых заглазничных дуг – мандибулярной и гиоидной. Это дает основание для их гомологизации.

В висцеральном скелете гетеростраков мандибулярная дуга имеет заметно большую ростокаудальную протяженность, чем остальные жаберные дуги (рис. 119, 120 А, *arc md*). Способность мандибулярной дуги к интенсивному росту особенно ярко проявляется у амфиаспид (отр. *Amphiaspidiformes*), обладавших ротовой трубкой. Напомню, что орбиты (если они имелись), помещались у переднего края трубки (рис. 7, 46 А, *orb*). Интересно, что разрастание мандибулярной дуги имеет место и у миног (Кольцов, 1901). Но этот факт, казалось бы, привлекательный в плане филогенетических построений, является лишь одним из проявлений параллелизмов в развитии птераспидоморфной (=Heterostraci) и цефаласпидоморфно-циклостомной ветвей позвоночных животных.

**Thelodonti.** Судя по слепку голотипа *Turinia pagei* (Powrie), у телодонтов жаберные мешки располагались относительно полукружных каналов так же, как у гетеростраков (рис. 116 А – С). Об орбитах у многих телодонтов или нет данных, или нет достаточно четких данных. В какой-то мере для ориентации в положении жаберных мешков у гетеростраков и телодонтов может использоваться пинеальный бугорок. Он помещался впереди полукружных каналов и, насколько можно судить по материалу, на уровне передней пары жаберных мешков (рис. 116). Положением передних жаберных мешков относительно пинеального бугорка телодонты сходны с гетеростраками (рис. 116). Вполне возможно, что их передние жаберные мешки гомологичны.

---

Если у гетеростраков (*Syathaspidiformes*), телодонтов (*Turinia pagei*) и эмбрионов акул сравнить расположение передних жаберных мешков и разделяющих их жаберных дуг относительно ближайших к ним органов, то можно отметить следующее. Висцеральная дуга, ограничивающая спереди передний функционирующий жаберный мешок у гетеростраков, как показано в предыдущем тексте, определяется обычно у гетеростраков в качестве мандибулярной дуги (Säve-Söderbergh, 1941; Stensiö, 1964; Jarvik, 1980; Новицкая, 1983, 1998 и др.). Эта дуга должна обозначаться также в качестве мандибулярной дуги у телодонтов (см. выше) (рис. 116 А – С). Дуга, о которой идет речь, гомологична и мандибулярной дуге акул. Вывод основан на том, что у эмбрионов акул, как и у сопоставляемых агнат, мандибулярная

дуга – это первая (передняя) висцеральная дуга, находящаяся позади глазной капсулы (рис. 120 А, В, arc md).

Мандибулярная дуга гетеростраков и, по-видимому, телодонтов представляла собой недифференцированный участок капсулы хрящевого эндоскелета. У акул на ранних стадиях эмбриогенеза челюстная дуга отличается от остальных висцеральных дуг в сущности только тем, что ее верхняя и нижняя части образуют угол более выраженный, чем у дуг, следующих за ней (рис. 120 В, arc md). У эмбрионов акул, в отличие от бесчелюстных, челюстная дуга (и остальные висцеральные дуги, следующие за мандибулярной) представляет собой сепаратный элемент скелета, не слитый с хрящевым черепом (рис. 120 В). У акул большая, чем у бесчелюстных, сдвинутость мандибулярной дуги назад вызвана преобразованиями в ротовой области, связанными с формированием челюстей. Результатом их образования является и более заднее положение всех жаберных дуг у взрослых акул.

Гиодная дуга циатаспид (и, вероятно, телодонтов) по положению относительно полукружных каналов близка к гиодной дуге эмбрионов акул. У бесчелюстных проксимальная часть гиодной дуги находится немного впереди или на уровне передних концов передних полукружных каналов (рис. 119, arc hu, рис. 120 А, arc hu, с.sem). У акул гиодная дуга располагается на уровне передней части лабиринта (рис. 120 В, arc hu, с.au). Висцеральная дуга, помещающаяся на уровне соединения передних и задних полукружных каналов в сравниваемых группах бесчелюстных (гетеростраков и телодонтов) соответствует первой жаберной дуге у эмбрионов акул (рис. 120 А, В). Если сравнить положение первой жаберной дуги у бесчелюстного – фиг. А (первая дуга находится позади arc hu) с такой же дугой (первой после arc hu) у эмбрионов акул, то очевидно, что их расположение сходно. Сходство в расположении висцеральных дуг у гетеростраков и у эмбрионов акул дает основание для гомологизации жаберных дуг и соответствующих им жаберных мешков в этих группах позвоночных (Новицкая, 1998). Как уже отмечалось, вывод о гомологичности жаберных дуг у гетеростраков и челюстноротых был сделан также Г. Сёве-Сёдербергом (Säve-Söderbergh, 1941) на основе сопоставления находящейся над лабиринтом первой поперечной сенсорной комиссуры у гетеростраков и средней *pi line* у челюстноротых. Исходя из сделанных гомологий, первый (передний) жаберный мешок у гетеростраков (и телодонтов), расположенный позади орбиты, следует считать мандибулярным (спиракулярным) жаберным мешком, гомологичным спиракулярному жаберному мешку акул. Спиракулярный мешок акул помещается между мандибулярной и гиодной дугами (Шмальгаузен, 1947). Также гомологичны жаберные мешки, следующие за спиракулярным мешком. Как отмечалось в предыдущих разделах книги, некоторые гетеростраки (раннедевонские амфиаспиды: *Gabreyaspis*, *Prosarctaspis*, *Angaraspis* и др.) обладали преспиракулярными отверстиями, располагавшимися латерально по отношению к орбитам, между мандибулярной и премандибулярной жаберными дугами (Новиц-

кая, 1968, 1983, 2004, 2015a; Novitskaya, 1971). У циатаспид, а также у телодонтов, такие отверстия, насколько это известно в настоящее время, не обнаружены. Замечу, что, возможно, преспиракулярные отверстия, судя по некоторым иллюстрациям, есть у питуриаспид.

Сам факт присутствия *praespiracula* у гетеростраков свидетельствует об архаичности строения их висцеральной системы. К архаичным признакам относятся, также, нерасчлененность (недифференцированность) жаберных дуг, слияние их верхних и нижних концов с хрящевой капсулой эндоскелета, покрывавшего голову-туловищный отдел, и отсутствие каких-либо границ между мандибулярной дугой и эндоскелетом головы (рис. 119: передняя часть эндоскелета, перед вертикальной плоскостью).

**Об особенностях строения жаберных мешков *Heterostraci*.** Судя по материалу по гетеростракам, их жаберные мешки несколько выступали над поверхностью эндоскелета (рис. 119, s.br; рис. 99, s.br; рис. 100  $k_2 - k_8$ ), но основная масса мешка находилась внутри жаберного скелета. Эта особенность жаберных мешков (их частичное положение вне эндоскелета) отличает агнат от циклостом и от акул.

У циклостом жаберные мешки помещаются внутри жаберного скелета (миноги) (рис. 121 А, ext. br. arc – наружная жаберная дуга); также внутри от жаберного скелета (от жаберных дуг) расположены кровеносные каналы (тот же рис., aff.br.art, eff.br.art). Таким образом, у циклостом (миног) жаберный скелет находится снаружи от жаберных артерий.

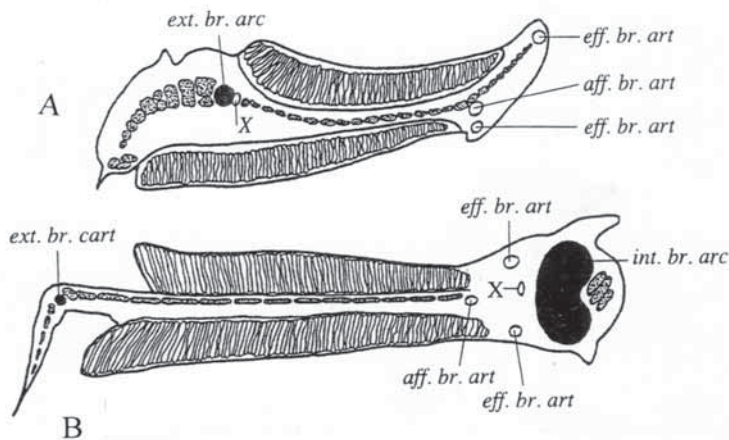


Рис. 121. Жабры миноги (круглоротые) и акулы (челюстноротые) во фронтальном сечении (Mallatt, 1984). А – взрослая минога *Petromyzon marinus*, В – акула. Обозначения: aff.br.art – афферентные (приносящие) жаберные артерии, eff.br.art – эфферентные (выносящие) жаберные артерии, ext.br.arc – (наружные) жаберные дуги миног, ext.br.cart – экстрабранхиальный хрящ акул, int.br.arc – (внутренние) жаберные дуги челюстноротых, X – жаберный нерв (ветвь *postrematicus* у акул)

У акул (рис. 121 В) жаберные лепестки, сидящие на стенках жаберных мешков, расположены снаружи от жаберных дуг (рис. 121 В, int.br.arc); также снаружи от жаберного скелета расположены кровеносные каналы

(рис. 121 В, aff.br.art, eff.br.art). То есть у гнатостом (челюстноротых) жаберный скелет находится внутри по отношению к жаберным артериям.

Взаимное расположение жаберного скелета и жаберных мешков у современных циклостом и акул проиллюстрировано в монографиях В. Маринелли и А. Шренгера (Marinelli, Strenger, 1954, 1956, 1959), посвященных анатомии *Lametra fluviatilis*, *Muxine glutinosa* и *Squalus acanthias*.

Принадлежность *Heterostraci* и *Thelodonti* к наиболее древним группам позвоночных дает основание оценивать морфологию жаберной системы этих агнат (а именно, присутствие жаберных мешков, их положение относительно жаберного скелета), как древнейшее состояние в эволюции позвоночных. Несмотря на, казалось бы, радикальные отличия морфологии висцерального аппарата акул от морфологии висцерального аппарата исследуемых групп агнат, морфология агнат, как это будет показано далее, могла послужить базой для эволюции в направлении сформировавшем челюстноротых (*Gnathostomata*). Напомню, что в реконструкции перехода от морфологии висцеральной системы палеозойских агнат к морфологии гнатостом наиболее сложным является объяснение изменений в положении жаберных дуг. У миног и у палеозойских агнат жаберные дуги занимают наружное положение относительно жаберных мешков (рис. 121 А, ext.br.arc). Жаберные лепестки гетеростраков считаются имевшими энтодермальное происхождение. У гнатостом (акул) жаберные дуги занимают внутреннее положение относительно жаберных мешков (рис. 121 В, int.br.arc), их жаберные лепестки имеют эктодермальное происхождение. Каким образом такая смена могла осуществиться в эволюции?

Обратимся к эмбриологическим данным по морфогенезу жаберных мешков у современных позвоночных.

Формирование жаберных мешков начинается как выпячивание стенки глотки и впячивание внутрь наружной стенки тела, растущих по направлению друг к другу и соединяющихся между собой; в результате образуется жаберный мешок (Шмальгаузен, 1947). Жаберный мешок состоит, таким образом, из двух частей: энтобранхиальной (образованной глоткой) и эктобранхиальной (образованной стенкой тела) (рис. 122 А, В). Такая простая схема формирования жаберных мешков, по всей вероятности, была универсальной для позвоночных. Т. е. в эмбриогенезе палеозойских агнат их жаберные мешки формировались и состояли из тех же двух частей – энтодермальной и эктодермальной. Поскольку жаберные мешки свойственны древнейшим группам первичноводных позвоночных (агнатам: гетеростракам, телодонтам, остеоостракам, галеаспидам и др.), то морфогенез жаберных мешков, осуществляющийся по описанной схеме, по-видимому, следует признать древнейшим в формировании органов дыхания у позвоночных.

Среди современных челюстноротых жаберные мешки сохраняются у акул – группы, обладающей целым комплексом архаичных признаков, сходных с признаками двуноздревых бесчелюстных (Новицкая, 1983). Жаберные мешки имеются также у миног и миксин (*Cyclostomata*), но висцеральная система циклостом существенно отличается от висцеральной системы гетеростраков (подробнее в той же цитированной работе).

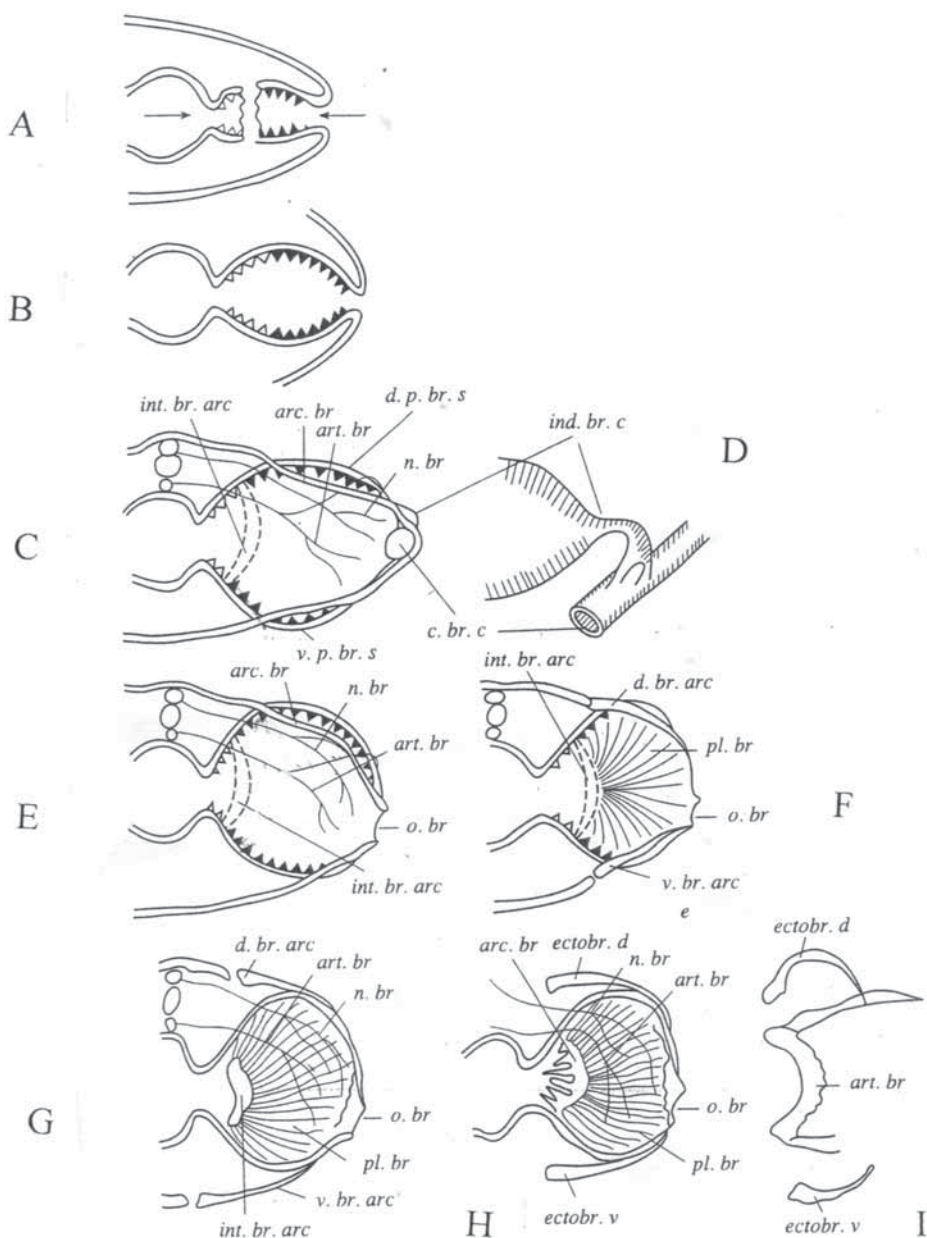


Рис. 122. Схема, иллюстрирующая гипотезу перехода от жаберной системы энтоэктобраниального типа (бесчелюстные) к жаберной системе эктобраниального типа (челюстноротые) (из Новицкая, 1998). А – ранняя стадия эмбриогенеза позвоночных, на которой происходит выпячивание стенки глотки (энтодермальная составляющая будущего жаберного мешка) и впячивание внутрь наружной стенки тела (эктодермальная составляющая будущего жаберного мешка); В – сформировавшийся жаберный мешок, образованный энто- и эктодермальными составляющими; С – соотношение жаберных мешков и хрящевого жаберного

скелета у гетеростраков: жаберные мешки частично выходят за пределы жаберного скелета, жаберные артерии и нервы находятся в основном внутри жаберного скелета, прерывистой линией показано положение гипотетической внутренней жаберной дуги, формирующейся на границе энто- и эктобранхиальной составляющей жаберного мешка; D – соединение индивидуальных жаберных мешков гетеростраков с общим вводным жаберным каналом; E – соотношение жаберных мешков и хрящевого жаберного скелета у телодонтов: соотношение то же, что у гетеростраков (см. C), но жаберные мешки открываются непосредственно наружу, а не в общий канал; F – стадия, соответствующая в эволюции позвоночных отделению наружных жаберных дуг (d.br, arc, v.br, arc) от центральных (дорсальной и вентральной) продольных областей эндоскелета; G – гипотетическая стадия, заканчивающая переход от висцеральной системы такого типа, как у агнат (гетеростраков, телодонтов) к жаберной системе челюстноротых: «наружные» хрящевые дуги (d.br, arc, v.br, arc – гомологи эктобранхиалий акул) отделились от осевых зон эндоскелета и заметно редуцировались, жаберные лепестки занимают положение наружное по отношению к жаберной дуге (int.br.arc), жаберные артерии и нервы также занимают положение наружное по отношению к жаберной дуге (сравните с фиг. H, I); H – латеральный разрез через жаберный мешок акулы (использованы рисунки из Marinelli, Strenger, 1959, fig. 156, 158); I – взаимное расположение жаберных дуг и эктобранхиалий у акулы *Squalus acanthias* L. по Marinelli, Strenger, 1959, fig. 218). Обозначения: arc.br – жаберная дуга, art.br – жаберная артерия, c.br.c – разрез через общий выводной жаберный канал, d.br.arc – дорсальная жаберная дуга, d.p.br.s – дорсальная часть жаберного мешка, выступающая за пределы жаберного эндоскелета, ectobr.d – дорсальная эктобранхиалия, ectobr.v – вентральная эктобранхиалия, ind.br.c – канал соединяющий жаберный мешок с общим выводным каналом, int.br.arc – внутренняя жаберная дуга (гипотетическая), n.br – жаберные нервы, o.br – наружное жаберное отверстие, pl.br – жаберные складки (и жаберные лепестки), v.br.arc – вентральная жаберная дуга, v.p.br.s – вентральная часть жаберного мешка, выступающая за пределы эндоскелета. Белыми треугольниками обозначена энтодермальная составляющая жаберного мешка, черными треугольниками – его эктодермальная составляющая (fig. A – C, E, F)

**Реконструкция перехода от висцеральной системы агнат (Agnatha) к висцеральной системе гнатоостом (Gnathostomata).** В предыдущем разделе главы о висцеральной системе показано, что висцеральная система гетеростраков была представлена крупными жаберными мешками, помещавшимися в основном внутри жаберного скелета (рис. 122 C, E). Жаберные мешки включали энто- и эктодермальную составляющую, что следует из механизма формирования жаберных мешков у позвоночных (рис. 122 A, B). Жаберные мешки были разделены хрящевыми балками (жаберными дугами) без каких-либо признаков дифференциации жаберных дуг. Дуги сливались с эндоскелетом, покрывавшим дорсальную, вентральную и латеральные области головоуловищного отдела (рис. 119).

Переход от висцеральной системы такого типа к висцеральной системе челюстноротых можно достаточно просто объяснить, если предположить, что у агнат, или у их части, в эмбриогенезе на границе энто- и эктобранхиальной составляющих жаберных мешков закладывалась и развивалась серия внутренних жаберных дуг (Новицкая, 1998) (рис. 122 C, E, F, int.br.arc). Присутствие внутренних жаберных дуг было обнаружено Н. Хольмгреном (Holmgren, 1942) у эмбрионов миксин и этот факт делает высказанное предположение (Новицкая, 1998) вполне реальным.

По данным Хольмгрена, у эмбриона *Muxine glutinosa* ясно видно, что вторая бронхиальная дуга развивается близко к эпителию бронхиальной области кишки и, следовательно, должна рассматриваться как внутренняя жаберная дуга (Holmgren, 1942).

Присутствие внутренних жаберных дуг у эмбрионов миксин может быть проявлением состояния, свойственного древнейшим позвоночным. Вполне вероятно, что оно реализовалось уже у палеозойских агнат или у их части. Замечу, что признак – присутствие внутренних дуг – не дает оснований для филогенетического сближения миксин с гетеростраками, так как различия между этими группами относятся к фундаментальным признакам их строения, что исключает возможность близкого родства (Новицкая, 1974, 1983, 2002, 2004; Novitskaya, 1981). Хольмгрен отмечает присутствие у миксин внутренней жаберной дуги, обозначенной им как «вторая». У палеозойских агнат могла закладываться серия таких дуг, соответствовавших числу жаберных мешков. К сожалению, вероятность находок их следов у гетеростраков или у телодонтов слишком мала, поскольку внутренние хрящевые органы, располагавшиеся в глубине тела (ядра), не сохраняются в процессе фоссилизации.

Если иметь в виду существование у палеозойских агнат серии внутренних хрящевых жаберных дуг, помещавшихся между энто- и эктодермальной составляющей жаберных мешков (рис. 122 С, Е, F, int.br.arc), то дальнейшее развитие к состоянию, характерному для гнатостом (акул), можно представить себе следующим образом.

Достаточно очевидно, что формирование у позвоночных признаков гнатостом, а именно формирование челюстей, прежде всего, нижней челюсти, неразрывно связано с глубокими функциональными преобразованиями жаберной системы. Образование челюстей и изменения в жаберной системе это – проявления единого морфо-эволюционного процесса. В этот процесс входило и преобразование «наружной» серии хрящевых жаберных дуг. Речь идет о дугах, следы которых сохраняются на естественных слепках (на ядрах) между выпуклостями жаберных мешков у гетеростраков (рис. 99, 110, 119). Изменения в морфогенезе этих жаберных дуг не могли не осуществляться, поскольку материалом для челюстей служила передняя часть хрящевой коробки эндоскелета, непосредственно переходившего далее назад в жаберные дуги. То есть речь идет о единой морфологической структуре.

Основные преобразования жаберных дуг, следующих за мандибулярной, состояли, по-видимому, в том что их эпитрематические и гипотрематические части отделялись от коробки эндоскелета (рис. 122 F, G, d.br.arc, v.br.arc). Одновременно с этими процессами усиливались внутренние жаберные дуги (рис. 122 F, int.br.arc, фиг. H, arc br), выполнявшие главную роль в поддержке жаберного аппарата. В результате этих изменений эктодермальная составляющая жаберных мешков, помещаясь снаружи по отношению к внутренним жаберным дугам (рис. 122 F, int.br.arc), формировала жабры (рис. 122 F, pl.br). Таким образом, жаберные лепестки этих позвоночных имели только эктодермальное происхождение (рис. 122, H, pl.br), что свойственно челюстноротым (Gnathostomata).



Реализация описанных преобразований приводила к тому, что ветви языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) нервов, а также ветви кровеносных артерий, снабжавших жаберные мешки и находившихся у агнат в основном внутри капсулы эндоскелета, то есть внутри по отношению к «наружным» жаберным дугам (рис. 122 С, art.br, n.br), занимали теперь наружное положение относительно внутренних жаберных дуг, ставших главной частью жаберного скелета (рис. 122 E, art.br, n.br, int.br.arc). Таким образом, висцеральная система приобретала все признаки висцеральной системы гнатостом. Практически все ее структурные элементы сопоставимы с висцеральной системой акул (рис. 122, ср. F и H).

Из анализа возможных преобразований в жаберной системе, определивших переход от морфологического состояния агнат к состоянию гнатостом, ясно соответствие серии внутренних хрящевых жаберных дуг агнат жаберным дугами акул. В этом случае редуцированным «наружным» жаберным дугам предков акул должны соответствовать ectobranchialia акул (рис. 122 F, d.br.arc, v.br.arc; фиг. H, I, ectobr. d, ectobr.v). Серия эктобранхиалий у акул начинается с гиодной и продолжается до конца ряда жаберных дуг (Marinelli, Strenger, 1959).

Поскольку «наружные» жаберные дуги форм, занимающих промежуточное положение в эволюции от агнат к гнатостомам, гомологичны не самим жаберным дугам акул, а их эктобранхиалиям, может возникнуть вопрос о правомочности заключений, сделанных в разделе о гомологизации висцеральных структур. Сделанные выводы вызывают необходимость дополнительных пояснений.

Во-первых, ранее, в предыдущей части раздела был проанализирован только фактический материал. В него не были введены гипотетические элементы (имеются в виду внутренние жаберные дуги). В том, что касается жаберных дуг, у агнат фактический материал представлен только отпечатками дуг (наружных), разделявших наиболее выступающие части жаберных мешков. Таким образом, исходя из имеющихся фактических данных, жаберные дуги акул можно сравнивать на сохраняющемся материале только с этими следами жаберных дуг у агнат (гетеростраков, телодонтов: раздел о гомологиях).

Во-вторых, в эволюции позвоночных остается неясным время появления внутренних хрящевых жаберных дуг. Они могли появиться у форм, переходных от агнатного к гнатостомному морфо-эволюционному состоянию, но могли существовать уже у агнат. В первом случае определение гомологов жаберных «наружных» дуг рассмотренных бесчелюстных (еще не обладавших внутренними жаберными дугами) и акул отвечает схеме, принятой в разделе о гомологиях. Во втором случае (если у агнат уже имелись внутренние жаберные дуги) гомология жаберного скелета у агнат и акул может быть расценена как аугментативная (по Шмальгаузену, 1947), включающая две серии жаберных дуг – внутреннюю и наружную (дополнительную, представленную эктобранхиалиями у акул).

В эволюции от бесчелюстных к челюстноротым преобразования в ротовой области (образование челюстей) и изменения в жаберной области про-

исходили, по всей вероятности, одновременно с развитием органов движения – парных и непарных плавников. Изменения в ротовой и жаберной области вызвали в эволюции акул рыб смещение закладок хряща, формирующего внутренний скелет грудных плавников. Их закладка сместилась в более заднее и нижнее положение. Например, у телодонтов (бесчелюстные) основания пекторальных выступов находились, по данным Ричи (Ritchie, 1968), над наружными жаберными отверстиями. Тогда как у акул хрящевой скелет грудных плавников (propterygium, mesopterygium; *Squalus acanthias*, по Marinelli, Strenger, 1959) располагается на уровне наружных отверстий жаберных мешков (рис. 72 А).

---

В целом, из раздела о висцеральной системе двуноздревых бесчелюстных, можно сделать следующие выводы.

В реконструкции перехода от висцеральной системы агнат к висцеральной системе гнатостом значительную (ключевую) роль играет предполагаемое наличие у агнат серии внутренних хрящевых жаберных дуг. Подобные дуги существуют у современных миксин (Holmgren, 1942). Миксины оцениваются в филогенезе краниат как группа, корни которой уходят глубоко в кембрий. Предполагается, что миксины могли быть сестринской группой для остальных позвоночных (Janvier, Bliok, 1979; Janvier, 1981), хотя это мнение едва ли имеет существенную поддержку, основанную на морфологии. Важно другое, а именно: наличие у эмбрионов современных миксин внутренних жаберных дуг может быть показателем того, что присутствие такой серии (внутренних жаберных дуг) было свойственно уже древнейшим позвоночным.

Вместе с тем, бесчелюстные (Heterostraci: например, Cyathaspidiformes) показывают полное отсутствие следов дифференциации эндоскелета (жаберных дуг) в ротовой области. То есть на морфо-эволюционном уровне двуноздревых бесчелюстных еще не было никаких адаптаций к совершенствованию способа питания, которые можно было бы оценить как начало формирования челюстей. Адаптации к питанию у двуноздревых бесчелюстных выражались в том, что экзоскелет в ротовой области дифференцировался на мелкие оральные и посторальные пластинки (см. раздел «Экзоскелет»), действовавшие как совок. Иногда, довольно редко, формировалась ротовая трубка. Ее можно оценить как проявление узкой специализации в питании.

## РАННИЕ ЭТАПЫ ДИВЕРГЕНТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ (от морфо-эволюционного уровня бесчелюстных)

В работах многих авторов с той или другой степенью детальности рассмотрены варианты филогенетических отношений агнат и современных цикlostом (Stensiö, 1927, 1932, 1958, 1964; Sewertzoff, 1928; Gross, 1933; White, 1935; Heitz, 1938, 1939, 1962; Westoll, 1945, 1958; Обручев, 1945; 1949a, 1964; Балабай, 1948, 1956; Denison, 1951; Wangsjö, 1952; Быстров, 1955, 1956; и др.). Вопрос о родственных связях бесчелюстных с челюстноротыми позвоночными стал обсуждаться в литературе позже.

Во второй половине XX века и в первые десятилетия XXI-го исследования филогенетических отношений между бесчелюстными (Agnatha) и челюстноротыми (Gnathostomata) ведутся главным образом кладистическим методом – выделением в сравниваемых группах сходных, синапоморфных, признаков. Метод, разработанный В. Хеннигом (Hennig, 1953, 1966), широко используется в работах палеонтологов и неонтологов. Однако применение кладистического метода сопровождалось и сопровождается нарушениями разработанных для него правил. Прежде всего, это касается выбора синапоморфий (признаков специализации), являющихся основанием для филогенетического сближения групп. Выбираемые, как синапоморфные, признаки часто не отвечают требованиям, предъявляемым к синапоморфиям. На материале по бесчелюстным это показано в статье о кладистическом анализе и гипотезе миоптеригий (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986). Филогенетическое сближение групп нередко аргументируется наличием «общих» признаков, имеющих в той и другой группе. «Синапоморфность» таких признаков основывается на самом факте их присутствия (присутствия какого-то сходства). Этим создаются ситуации, когда в качестве синапоморфных указываются признаки, появившиеся конвергентно, или отражающие общие, широко реализующиеся тенденции в эволюции позвоночных.

Меняются требования к рангу сравниваемых групп. Например, в качестве сестринских групп сопоставляются таксоны не только резко различные иерархически, но и, что особенно важно, резко различные по их морфологическому разнообразию. Например, ветвь челюстноротых (jawed vertebrates), содержащая, уже на уровне рыб, несколько крупных классов, сближается с родом бесчелюстных – *Eriprhythichius* (рис. 128). В свое время Хенниг указывал на то, что таксономически обе сестринские группы должны быть равны. Но в современных кладистических исследованиях, это правило становится все более нарушаемым.

Обращу внимание читателя также на следующее: сестринской группой для бесчелюстных может быть та древняя группа челюстноротых, в которой есть (сохранились) признаки, свойственные бесчелюстным. В этом случае повышается возможность выделения действительно унаследованных сходных признаков. Такой группой гнатостом являются среди рыб, прежде

всего, акулообразные (Elasmobranchii). Именно с ними должно производиться сравнение группы агнат. (Подробнее: Новицкая, 1983. Относительно Placodermi см. там же).

В современных кладограммах челюстноротые (Gnathostomata) нередко сближаются с остеостраками (Osteostraci), как сестринские группы. Эти группы сближаются в филогенетических схемах вопреки тому, что основные признаки внутреннего строения у остеостраков и у челюстноротых (акул) глубоко, *фундаментально*, различны.

У остеостраков (Osteostraci): носовой мешок внешне непарный, открывается назо-гипофизным отверстием;

есть назогипофизный комплекс (носовой мешок связан с гипофизом);

нет обонятельных трактов (tracti olfactoii);

онтогенез циклостомного типа. (Гипофиз и носовой мешок закладываются в одном кармане).

У челюстноротых (Gnathostomata): носовые мешки парные, открываются раздельно;

нет назогипофизного комплекса (носовой мешок не связан с гипофизом);

есть обонятельные тракты (tracti olfactorii);

онтогенез гнатостомного типа. (Гипофиз и носовой орган закладываются и развиваются раздельно).

Перечисленные признаки детально рассмотрены в разделах главы «Внутреннее строение».

Признаки, указанные у челюстноротых (см. выше), сохраняются у них от морфологического уровня рыб и дальше, включая млекопитающих (и человека). Этими признаками Gnathostomata сходны с двуноздревыми бесчелюстными (Heterostraci).

Некоторыми палеонтологами парные носовые мешки гетеростраков оцениваются как плезиоморфный признак (Janvier, 1981). Поскольку, по Хеннигу (Hennig, 1953), плезиоморфные признаки (древние, примитивные) не имеют филогенетического значения, частью авторов носовые мешки гетеростраков не рассматриваются в анализе родства (Janvier, 1981; Forey, Janvier, 1993). С этим нельзя согласиться. Такое мнение противоречит реальной, длящейся сотни миллионов лет, дивергентной эволюции позвоночных. Одним из важнейших, постоянно присутствующих, отличий в морфологии расходящихся ветвей (гнатостом и циклостом) является, прежде всего, строение обонятельного аппарата и его отношение к гипофизу (развиваются вместе или раздельно).

Уже опубликованные материалы показывают, что ответ на вопрос о происхождении челюстноротых вполне очевиден (Новицкая, 1983, 2004, 2015 а, б). Об этом говорят результаты исследований, рассмотренные в этой книге в главе «Внутреннее строение». Тем не менее тупиковость сложившейся ситуации, в которой другой ответ (сближение челюстноротых с остеостраками) уже не доказывается в мировой литературе, а утверждается, требует анализа используемых признаков.

Далее мной, с привлечением новых данных (касающихся, например, строения отделов мозга), будут рассмотрены признаки, на основе которых

в недавних публикациях и публикациях последнего времени Gnathostomata (челюстноротые) сближаются или с остеостраками (Osteostraci), или с гетеростраками (Heterostraci).

### OSTEOSTRACI – ПРЕДПОЛАГАЕМАЯ СЕСТРИНСКАЯ ГРУППА ДЛЯ GNATHOSTOMATA

Идея объединения в составе миоптеригий (Myopterygii) следующих групп – миног (Petromyzontida), бесчелюстных (Osteostraci, Anaspida), некоторых малоизвестных бесчелюстных (*Jamoytius kerwoodi*, *Endeiolepis aneri*) и челюстноротых (Chondrichthyes, Osteichthyes) – разработана Ф. Жанвье (Janvier, 1981) (рис. 123, 126). Она была выдвинута Ф. Жанвье и А. Бликом в 1979 г. (Janvier, Blicek, 1979). На кладограммах остеостраки (Ost.) и челюстноротые (Gnath.) сближены в качестве сестринских групп (рис. 123 В, 126).

Объединение Myopterygii основано на двух допущениях. Одно состоит в том, что челюстноротые разделяют с остеостраками несколько синапоморфий. Второе сводится к признанию назогипофизного комплекса плезиоморфным состоянием в эволюции позвоночных.

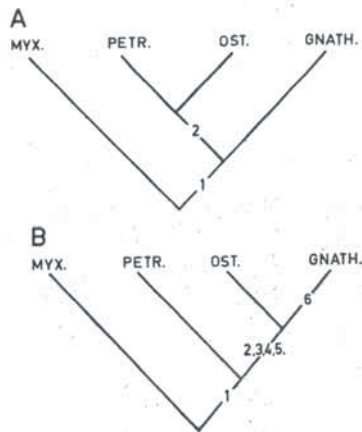


Рис. 123. Две схемы (А, В) родственных связей Osteostraci (Ost.) (Janvier, 1981, Fig.10)

Проанализируем оба допущения. Вместе с тем отмечу, что их анализ уже был сделан (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986). Однако, поскольку в книге, представленной вниманию читателей, ставится вопрос о доказательности аргументов, предложенных для сближения Gnathostomata с Osteostraci и делается вывод против филогенетического сближения этих групп, необходимо еще раз и более подробно рассмотреть оба допущения, на которых построена гипотеза миоптеригий. Необходимость такого анализа возрастает, поскольку в литературе филогенетического направления в последние годы сближение Gnathostomata с Osteostraci все чаще принимается как что-то само собой разумеющееся – доказанное и не требующее обоснований. Но это совсем не так.

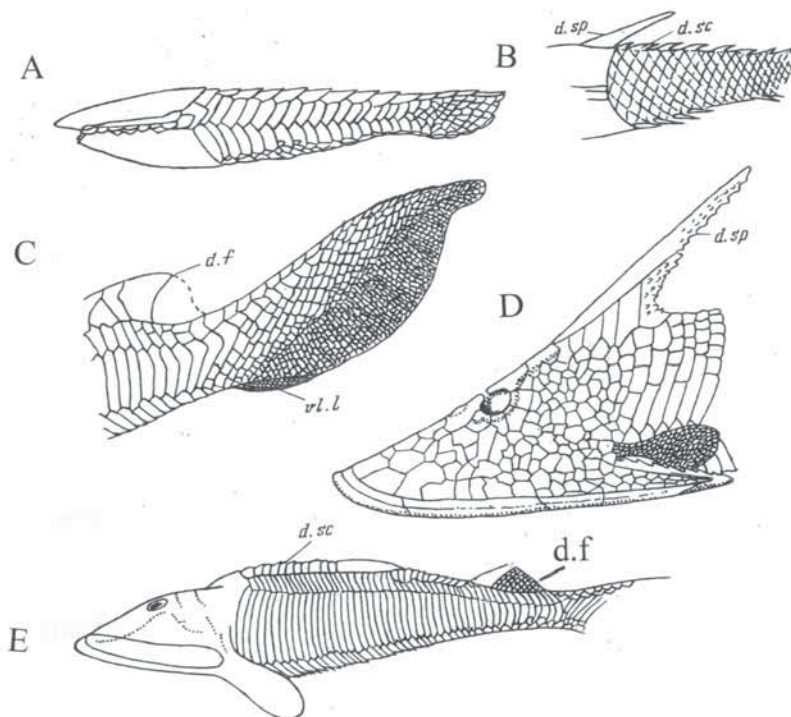


Рис. 124. Плавники гетеростраков и остеоостраков. А – хвостовой плавник гетеростраков (*Nahanniaspis mackenziei* по Dineley, Loeffler, 1976); В – гетерострак (*Pteraspis rostrata*, по White, 1935); С – эпицеркальный хвостовой плавник у остеоостраков (*Hemicyclaspis murchisoni*, по Heintz, 1967; D – остеоострак (*Cephalaspis gabrielsei*, по Dineley, Loeffler, 1976); E – остеоострак, в качестве гомолога первого спинного плавника интерпретируются чешуи, образующие гребень (*Hemicyclaspis murchisoni*, по Stensiö, 1964). Обозначения: d.f – второй спинной плавник у остеоостраков, d.sc – дорсальные чешуи (первый спинной плавник у остеоостраков, fig. E), d.sp – дорсальный гребень, vl.l – вентро-латеральная лопасть

В гипотезе миоптеригий выделено семь признаков, разделяемых (derived) остеоостраками и челюстноротыми как синапоморфные (Janvier, 1981).

1. Эпицеркальный (эпицеркный) хвостовой плавник. По Ф. Жанвье, нет причин считать, что эпицеркия у Osteostraci и Gnathostomata не гомологична.

Возможно, это так. Но вместе с тем Osteostraci обладали особенностями строения хвостового плавника, свойственными только им.

Хвостовой плавник остеоостраков можно и нужно считать аутапоморфным, поскольку у его основания развиты парные вентральные лопасти, не имеющие гомологов (отсутствующие) у остальных позвоночных (рис. 124 С, vl.l). Хотя, по Хеннигу, аутапоморфии не препятствуют филогенетическому сближению групп (Hennig, 1953), но они и не свидетельствуют в пользу сближения. Принимая это во внимание, следует признать, что эпицеркальный хвостовой плавник остеоостраков ничего не дает для выяснения степени родства с другими группами. В данном случае с Gnathostomata.

Кроме того, заслуживает внимания тот факт, что хвостовые плавники водных позвоночных, являющиеся важнейшей адаптацией к движению в воде, могут быть сходными в филогенетически далеких группах. Так, гипоцеркальный хвостовой плавник (позвоночник отклоняется вниз), обычный для некоторых групп бесчелюстных (*Heterostraci*, *Thelodonti*), известен и у мезозойских ихтиозавров (*Ichthyosaurus*, *Mixosaurus*, *Macropterygius* и др.). Данные об ихтиозаврах из Л.П. Татаринова (Татаринов, 1964).

Этот пример показывает, что хвостовые плавники не являются признаками, доказательными для родственного сближения групп.

2. Два спинных плавника. Как отмечает Ф. Жанвье (Janvier, 1981), присутствие двух спинных плавников у остеоотраков и челюстноротых имеет наиболее сомнительную ценность в их сближении, так как двумя плавниками обладают и миноги.

Отсюда следует вполне определенный вывод: этот признак не является синапоморфией остеоотраков и челюстноротых, поскольку он свойствен и третьей группе – миногам.

Автор гипотезы миоптеригий (Janvier, 1981) предлагает своеобразную интерпретацию второго спинного плавника у остеоотраков и челюстноротых. У тех и других второй спинной плавник рассматривается Ф. Жанвье как возможный гомолог эпихордальной лопасти хвостового плавника телодонтов, анаспид и миног (Janvier, 1981). Но в таком сложном объяснении нет необходимости. У телодонтов, плавники которых известны, имеется один спинной плавник, помещающийся в прекаудальной области. Это отражено и на рисунке у Жанвье (Janvier, 1981, Fig. 8E). У остеоотраков первый спинной плавник развит значительно слабее, чем второй. В качестве первого спинного плавника остеоотраков обычно рассматривают ряд коньковых чешуй, сменяющихся очень низким гребнем (рис. 124 E, d.sc). Плавником эти чешуи можно назвать лишь очень условно. Настоящим плавником, имеющим мембрану и передний шип, у остеоотраков является второй спинной плавник (Stensiö, 1932; Heintz, 1967) (рис. 124 C, E, d.f). Положением относительно хвостового плавника он сходен с единственным, насколько это известно по *Phlebolepis*, спинным плавником телодонтов, которому, по всей вероятности, гомологичен.

3. Открытые эндолимфатические каналы. Упомянув различные группы рыб, Ф. Жанвье сообщает, что у *Chondrichthyes* и *Placodermi* открытые отверстия эндолимфатических каналов явно присутствуют, но не ясно – имеются ли они у *Acanthodii*. Автор гипотезы отмечает, что, эндолимфатические ходы не открываются (наружу) у ныне существующих *Muxinoidea* (миксины) и *Petromyzontida* (миноги) или у палеозойских *Heterostraci*, *Galeaspida* и, возможно, *Anaspida* (три последние группы являются бесчелюстными). Затем Ф. Жанвье сообщает, что из эмбриологии известно, что эндолимфатический ход не является остатком первичной инвагинации лабиринта. Это – новообразование, появляющееся относительно поздно в онтогенезе бесчелюстных краниат, так же как у гнатостом (Janvier, 1981).

В тексте этого пункта (3), как и в других, используются различные группы бесчелюстных и различные группы рыб (гнатостом). Надо отметить, что такое количество групп дает возможность сопоставлять самые разные при-

знаки, включая филогенетически малопоказательные и непоказательные. Подобное использование многих групп бесперспективно для целей решения филогенетических проблем.

В палеонтологических исследованиях эндолимфатические каналы слишком малоинформативны как материал для изучения строения групп позвоночных. Присутствие эндолимфатических отверстий означает лишь, что каналы открывались наружу. Фактических данных о строении лабиринта это не дает. Признак – открытые эндолимфатические каналы – не может быть отнесен к показательным в том, что касается родственных связей.

4. Окостеневшее кольцо склеротики. По мнению Ф. Жанвье (Janvier, 1981), это – сомнительный признак, поскольку существующие миноги не имеют дермального скелета. Как отмечает Жанвье, склеротические окостенения первоначально (primitively) присутствуют у Gnathostomata (как следует из состояния у Acanthodii, ископаемых Elasmobranchii, Placodermi и примитивных Teleostomi). Но такие окостенения, по Жанвье, и насколько это известно, никогда не были найдены у Heterostraci, Galeaspida и Thelodonti. Окостенения вокруг глаз некоторых анаспид (Anaspida), по-видимому, являются циркуморбитальными щитками (Kjaer, 1924). Жанвье отмечает, что у некоторых Osteostraci (Janvier, 1980) и некоторых Placodermi (со ссылкой на Stensiö, 1969; Goujet, 1978) склеротические окостенения не только экзоскелетные, но также эндоскелетные: глазное яблоко полностью инкапсулировано.

Конечно, эти данные дополняют сведения о деталях строения некоторых бесчелюстных и рыб, но не имеют никакого отношения к доказательству родственных связей между остеостраками (Osteostraci) и челюстноротыми (Gnathostomata).

У позвоночных склеротика появляется с приобретением ими способности к более интенсивной скелетизации, захватившей не только наружный, но и внутренний скелет. Хотя эти процессы не всегда жестко скоррелированы (например, у некоторых акул). В эволюции позвоночных способность к защите жизненно важных мягких органов, контактирующих с внешней средой, проявляется сравнительно рано (Северцов, 1945). В этом отношении присутствие колец склеротики у остеостраков и некоторых челюстноротых является не столько сходной специализацией (синапоморфией), сколько свидетельствует о достижении ими определенного уровня в общем процессе усиливающейся скелетизации на ранних этапах эволюции позвоночных.

5. Перихондральная кость (окостенения). Маловероятно (unlikely), как отмечает Жанвье, что перихондральные окостенения являются синапоморфией Osteostraci (остеостраков) и Gnathostomata (челюстноротых), поскольку такие окостенения присутствуют, возможно, у Galeaspida (галеаспид). То есть этот признак имеется не только в предполагаемых сестринских группах. Говоря о галеаспидах, Жанвье (Janvier, 1981) ссылается на Liu (1975) и P'an, Wang и Liu (1975).

6. Значение бесклеточной кости – много дебатировавшаяся проблема и от ее решения зависит вывод относительно появления клеточной кости.

Если примитивность бесклеточной кости у бесчелюстных позвоночных принять, то клеточная кость должна рассматриваться как производное



состояние. Оно реализуется у *Osteostraci* (исключая некоторые поздние формы вернувшиеся к бесклеточному состоянию; Ørvig, 1967, 1968) и у *Gnathostomata* (Janvier, 1981).

В этом пункте отмечу следующее. Если появление остеоцитов – синапоморфия для остеостраков и челюстноротых то, следуя Хеннигу, невозможно объяснить отсутствие настоящей (клеточной) кости у акул – специализированной и вместе с тем наиболее архаичной группы челюстноротых (Новицкая, 1983; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986).

Присутствие (или отсутствие) костных клеток нередко используется среди основных характеристик таксонов высокого ранга. В филогенетике эти признаки расцениваются как показатели родства. Но на материалах, найденных в силуре Западной Монголии, в небольшой группе монголепид (*Mongolepida*, *Chondrichthyes?*), описаны чешуи, в которых костные клетки или имеются (*Teslepis*), или отсутствуют (*Mongolepis*, *Sodolepis*) (Каратаюте-Талимаа, Новицкая, 1992, 1997). Отсутствие структурного перерыва между мезодентином и клеточной костной тканью показано исследованием мелкофрагментарных остатков древних позвоночных (Ricqles, 1995). Такие результаты и такие находки (как на материале монголепид) свидетельствуют о необходимости специального изучения проявлений варибельности строения древних тканей у позвоночных. Становится все более ясным, что в качестве показателя филогенетических связей этот признак может применяться в сочетании с фундаментальными признаками строения и с большой осторожностью (Новицкая, 2002).

7. Присутствие хорошо обозначенных (defined) грудных плавников, по Ф. Жанвье (Janvier, 1981), может быть достоверным признаком (may be a reliable character). (По-видимому, имеется в виду – для филогенетического сближения остеостраков и гнатостом). Жанвье отмечает, что грудные плавники наиболее примитивных *Osteostraci* были широкими проксимально, тогда как таковые анцестрального морфотипа *Gnathostomata* были стенобазальными (с узким основанием, данные по *Acanthodii*). Здесь же отмечается, что, кроме *Osteostraci*, среди бесчелюстных *Anaspida* обладали подвижными парными плавниками.

Но в морфологии грудных плавников важно следующее. Пекторальные плавники остеостраков состояли из двух крупных мускульных антагонистов (Wangsiö, 1952); внутри плавников не было скелетных образований (Janvier, 1977). Имелась лишь небольшая эндоскелетная площадка, к которой крепилось основание плавника (Stensiö, 1964, fig. 12C). Плавниковой перепонки не было. Исходя из очень своеобразной морфологии грудных плавников остеостраков (являвшихся мускульными образованиями), плавники остеостраков можно расценивать только как аутапоморфные. Аутапоморфные грудные плавники остеостраков не могут быть оценены как филогенетически показательные. Они имеют лишь нейтральное, в филогенетическом смысле, значение.

В рассмотренных пунктах (1 – 7), передавая текст статьи Ф. Жанвье близко к оригиналу, я руководствовалась следующим: 1. В литературе последних десятилетий, среди точек зрения, представляющих гетеро-

страков группой далеко удаленной от челюстноротых, а остеоостраков – группой близкой к челюстноротым, эта статья (Janvier, 1981) является наиболее обосновываемой. Ее автор не пренебрегает доказательствами в пользу своего мнения и для этого использует самые разные группы бесчелюстных и рыб. 2. Важно привлечь внимание исследователей к тому, что для выяснения проблемы родства челюстноротых (Gnathostomata) с бесчелюстными – (с двуноздревыми или одноноздревыми) – требуется только одна группа челюстноротых позвоночных (рыб). Ею должна быть древняя группа, имеющая в своем строении (главным образом, внутреннем) показательные, *фундаментальные*, признаки, присущие и бесчелюстным. Такой группой являются Elasmobranchii (акуловые). Об этом уже говорилось (начало главы «Ранние этапы дивергентной эволюции»).

В подходе к решению проблемы родства, применяемом Жанвье, используются различные группы челюстноротых, рыб. Но такой подход бесперспективен. Он ведет к все большему увеличению числа признаков «сходства» разного генезиса и значения. Такие признаки сходства, взятые из самых разных групп, не являются и не могут быть доказательными. Они лишь размывают картину родства.

В гипотезе, аргументируемой Жанвье (Janvier, 1981), предполагаемые филогенетические отношения между группами бесчелюстных (Osteostraci, Ost.), круглоротых (миног, миксин) и челюстноротых показаны в виде вариантов кладограм (например, рис. 123).

Два варианта отражают теоретические представления о филогенетических отношениях Osteostraci (рис. 123).

В кладограме (рис. 123, вариант В) дорсальное положение назогипофизного отверстия у Osteostraci и Petromyzontida могло быть, по Жанвье, или конвергентным, или плезиоморфным для Gnathostomata+Osteostraci (рис. 123В). Объяснение, как конвергентное, поддерживается, по Жанвье, тем, что миграция назогипофизного отверстия у Osteostraci коррелировалась с миграцией бронхиального (жаберного) аппарата вперед. Тогда как у Petromyzontida миграция назогипофизного отверстия связывалась с развитием ротового капюшона (oral hood. Janvier, 1981, p.137).

Однако, судя по онтогенезу современных миног и по сходству конечного результата онтогенеза у миног и у остеоостраков, перемещение назогипофизного комплекса на дорсальную сторону головы происходило в обеих группах под действием разраставшейся постгипофизной складки (рис. 113 В<sub>1</sub> – В<sub>2</sub>: F<sub>1</sub>). То есть признак – перемещение назогипофизного отверстия (комплекса) на дорсальную сторону головы – не является конвергентным у остеоостраков и миног (Petromyzontida), а отражает их родство. Тогда как челюстноротые (Gnath. на рис. 123), не имеющие назогипофизного комплекса, уже по этой причине не могут быть сближены с остеоостраками (Ost. на рис. 123).

Как отмечает Жанвье, гипотеза (Gnathostomata происходят от форм, имевших дорсальное назогипофизное отверстие) шокирует (horrify, ужасает) многих зоологов и палеонтологов, поскольку нет пути, которым строение гнатостом могло бы произойти (наследоваться – be derived) от состоя-

ния, в котором имеется назогипофизное отверстие (то есть развит назогипофизный комплекс).

В своей статье Жанвье предполагает, что переход от краниат с назогипофизным комплексом, таким как у остеостраков или у миног, к гнатостомам (с носовыми мешками независимыми от гипофиза – мешка Ратке) мог осуществиться путем ретардации (задержки) в росте вентральной губы мешка Ратке (Janvier, 1981, p. 138) (рис. 125, фиг. F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, г.р). В это же время (одновременно с ретардацией г.р), носовые мешки должны были продолжать их миграцию по направлению к ростральному концу головы и вверх (Janvier, 1981) (сравните: рис. 125 фиг. F<sub>1</sub>, olf.р и фиг. F<sub>2</sub>, olf.).

Предложенная гипотеза маловероятна, скорее она невероятна.

Если процессы в развитии нижней (по Janvier) губы мешка Ратке, о которых говорит Ф. Жанвье (Janvier, 1981), попытаться представить себе на материале ранних эмбриональных стадий миноги, то получится следующее. Ретардация в развитии нижней губы мешка Ратке (Рис. 125 фиг. F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, г.р) должна была сочетаться с одновременным интенсивным разрастанием пространства (рис. 125 фиг. F<sub>2</sub>, m.nb.g), находящегося между гипофизом (фиг. F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, г.р) и формирующимся носовым мешком (фиг. F1, olf.р и фиг. F2, olf). Таким образом, в очень небольшой морфологической структуре, в исходном назогипофизном мешке (рис. 125 фиг. F<sub>1</sub>, мешок, включающий г.р и olf.р) должны были одновременно осуществляться два противоположно направленных процесса: задержка в развитии г.р и ускоренное разрастание m.nb.g (рис. 125 фиг. F<sub>2</sub>): это трудно объяснить естественным ходом индивидуального развития. Остается совершенно неясным, каким образом гипофиз мог соединиться с infundibulum при переходе к состоянию гнатостом от состояния, в котором уже присутствует назогипофизное отверстие (рис. 125 фиг. F<sub>1</sub>: это – отверстие, которым г.р и olf. р открываются наружу). Известно, что у гнатостом происходит полное соединение гипофиза с infundibulum (с воронкой на вентральной стороне diencephalon).

Состояние, показанное Ф. Жанвье (рис. 125 фиг. F<sub>1</sub>) вполне соответствует ранней стадии эмбриогенеза миног (рис. 125 А). Дальнейшее естественное (действительное) развитие этого состояния осуществляется с активным участием постгипофизной складки (рис. 125 А, В, рhy). Попытка теоретически заменить разрастание постгипофизной складки на гипотетическую ретардацию в ее развитии (Janvier, 1981) не может привести к объяснению образования строения, такого как у гнатостом, на базе строения позвоночных, имевших назогипофизный комплекс.

*Но главное, что необходимо подчеркнуть, состоит в следующем.* Нужда в «ретардации» полностью отпадает, если учесть что в низах палеозоя уже существовали бесчелюстные, имевшие вполне гнатостомную схему строения. Их наиболее исследованной группой являются гетеростраки (Heterostraci). Морфология взрослых экземпляров таких бесчелюстных, без назогипофизного отверстия, однозначно свидетельствует о гнатостомном (как у акул) типе их онтогенеза. (Подробнее в главе «Внутреннее строение», раздел «Реконструкции онтогенезов палеозойских бесчелюстных. Osteostraci, Heterostraci»).

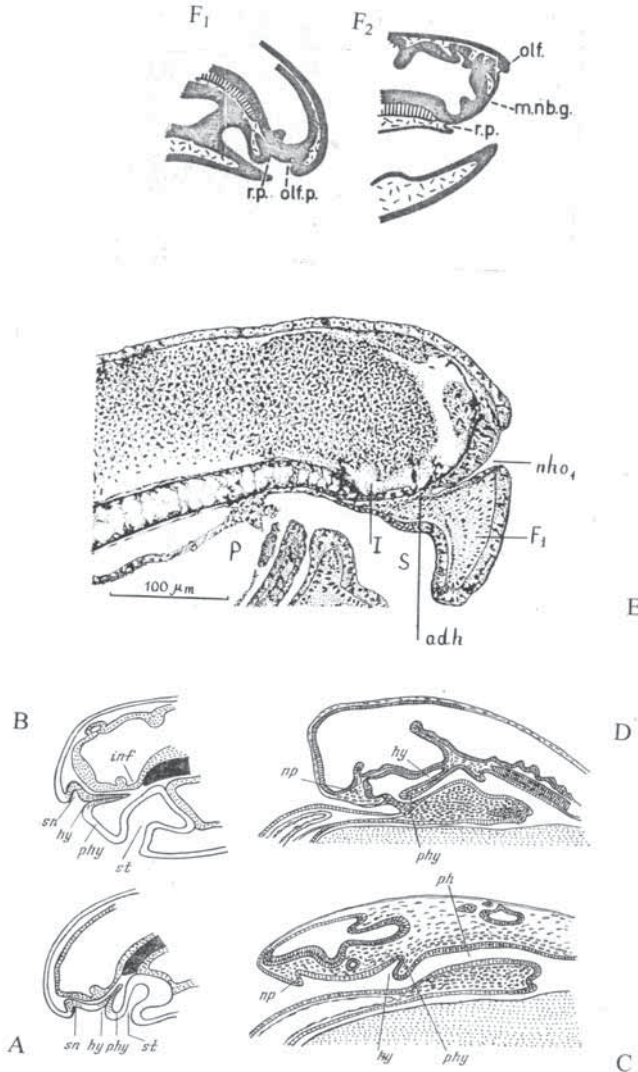


Рис. 125. Эмбриональные стадии в развитии головы современных циклостом. А, В – ранняя и более поздняя стадии эмбриогенеза головы современной миноги, С, D – миксины. (А, В из Pasteels, 1958); С, D: *Bdellostoma* из Pasteels, 1958). Обозначения: hy – гипофизное впячивание (мешок Ратке), inf – infundibulum, np – обонятельная плакода, ph – глотка, phy – постгипофизная складка, sn – носовой мешок, st – stomadaeum.

Е – сагиттальный разрез через голову эмбриона миноги (из Gorbman and Tamarin, 1986). Обозначения: F1 – первая головная складка (dorsal lip; posthypophysial); I – infundibulum; P – pharynx; S – stomodeum; adh – adenohipophysial region of the nasohypophysial duct (аденогипофизная область назогипофизного хода); nho1 – nasohypophysial opening (назогипофизное отверстие).

F1, F2 – продольные сечения через голову раннего (F1) и более позднего (F2) эмбрионов гипотетического миногоподобного краниатного существа, иллюстрирующие гипотезу о ретардации нижней губы мешка Ратке (Fig. F1, F2 из Janvier, 1981, Fig. 15). Обозначения: m.nb.g. – гипотетическая медианная носоротовая борозда (hypothetical median nasobuccal groove), olf. – обонятельный орган (olfactory organ), olf.p – примордиум обонятельного органа (olfactory primordium), r.p. – мешок Ратке (Rathke's pouch) (из Janvier, 1981, Fig. 15)

В целом анализ морфологии и типов онтогенеза бесчелюстных приводит к выводу: *эволюция от бесчелюстных к челюстноротым могла осуществляться и, можно утверждать, осуществлялась на уже готовой, фундаментально сходной со строением гнатостом (акул) морфологической основе двуноздревых бесчелюстных* (Heterostraci, Thelodonti). Напомню, в том, что касается внутренней морфологии, телодонты остаются значительно менее изученными, чем гетеростраки.

**Назогипофизный комплекс** – важнейшая структура, определяющая особенности организации Cyclostomata (круглоротых). Несмотря на существенные различия в строении миног и миксин, *на самых ранних стадиях эмбриогенеза их назогипофизные комплексы сходны между собой*. Так, у миног (рис. 125 А) и миксин (рис. 125 С) формируется относительно протяженный эктодермальный карман (гипофизный мешок, *hy*, мешок Ратке). На его переднем конце закладывается носовой орган (*sn*, *np*), позади кармана (позади гипофиза) образуется постгипофизная складка (рис. 125 А – D, *phy*).

Ископаемые находки круглоротых (Cyclostomata: миног) известны из середины – верхов палеозоя (девон, карбон) (Bardack, Zangerl, 1968; Chang, Zhang, Miao, 2006; Gess, Coates, Rubidge, 2006). Круглоротые – ископаемые и современные – представляют собой своеобразную, очень небольшую по систематическому составу ветвь позвоночных животных. Ее корни уходят в низы палеозоя (возможно, в силури или глубже) к моноринным бесчелюстным (Mopoghina, одноноздревые).

**Миоптеригии (Myopterygii) как объединение неродственных групп.** В качестве миоптеригий в гипотезе объединены *явно* филогенетически далекие группы, например, остеоостраки и челюстноротые (рис. 126, Муорт.). Рассмотрим аргументы, приводимые в обоснование миоптеригий и филогенетической схемы на рис. 126.

По Жанвье, предложенное объединение Myopterygii характеризуется настоящими (*true*) парными плавниками и имеющими мускулы непарными плавниками (Janvier, 1981).

В этой главе в разделе «Osteostraci – предполагаемая сестринская группа для Gnathostomata» мной дан анализ признаков, использованных (Janvier, 1981) в качестве синапоморфных для Osteostraci и Gnathostomata. Как оказалось, некоторые из признаков аутапоморфны (признаки: 1, 7); сходство части признаков разделяется не только остеоостраками и гнатостомами, но также и другими группами позвоночных (признаки: 2, 5, 7); или оно приобретено, по всей вероятности, независимо остеоостраками и гнатостомами (6 и, возможно, 3), иногда сходство отражает определенный эволюционный уровень в развитии признаков у позвоночных (4).

Важно, что рассмотренные признаки, как и признаки, характеризующие объединение Myopterygii (см. выше), не касаются основ строения объединенных групп. Например, остеоостраков и челюстноротых. Значительная часть «синапоморфных» признаков (три из семи) относится к высокоадаптивным и морфологически пластичным органам (плавникам). Уже само по себе это делает сомнительной пригодность использованных признаков для того, чтобы быть показателями родства. Анализ признаков приводит к вы-

воду, что они не дают оснований для сближения Gnathostomata с Osteostraci (Новицкая, Каратагюте-Талимаа, 1986; текст этой главы).

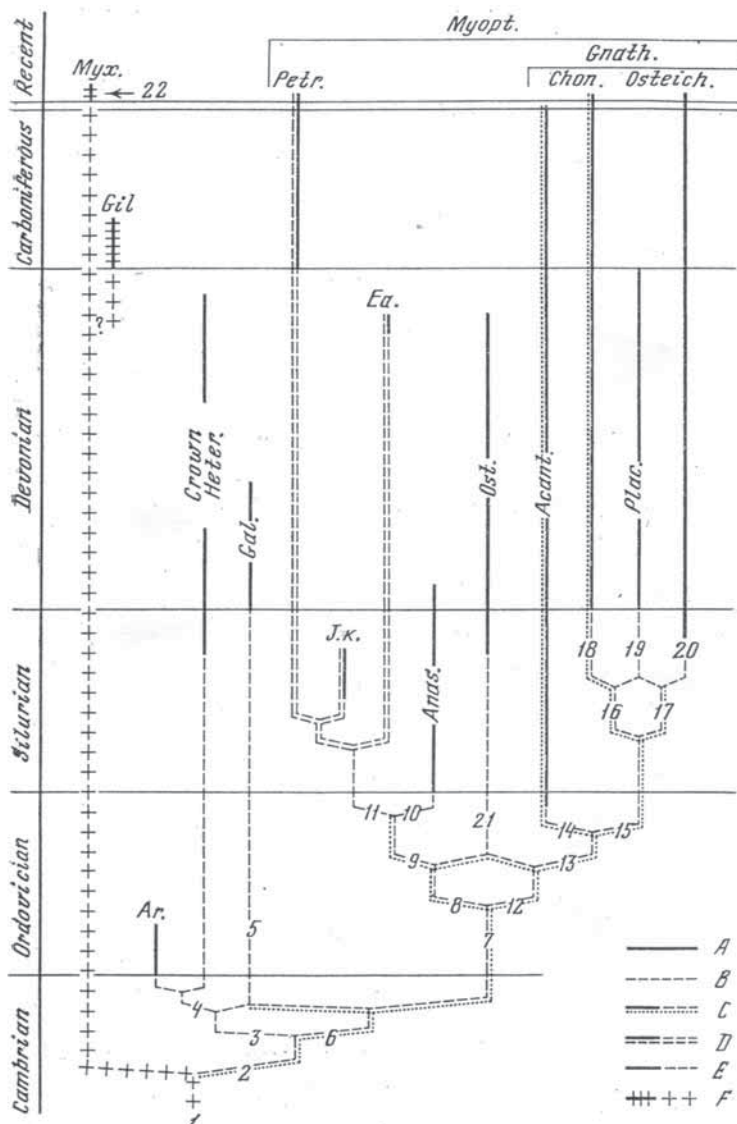


Рис. 126. Филогения краниат. Кладограмма (Janvier, 1981). А – стратиграфическое распространение, В – нет ископаемых остатков, С – формы с микромерным или микромерозмерным экзоскелетом, D – формы с вторично редуцированным или отсутствующим экзоскелетом, E – не посягается (Janvier, 1981), F – формы, первично (primitively) лишённые минерализованного экзоскелета. Обозначения: Acant. – Acanthodii, Anas. – Anaspidida, Ar. – Arandaspida, Chon. – Chondrichthyes, E.a. – Endeiolepis aneri, Gal. – Galeaspida, Gil – Gilpichthys, Gnath. – Gnathostomata, Crown Heter. – Heterostraci, J.k. – Jamoytius kerwoodi, Myopt. – Myopterygii, Myx. – Myxinoidea, Ost. – Osteostraci, Osteich. – Osteichthyes, Petr. – Petromyzontida, Plac. – Placodermi

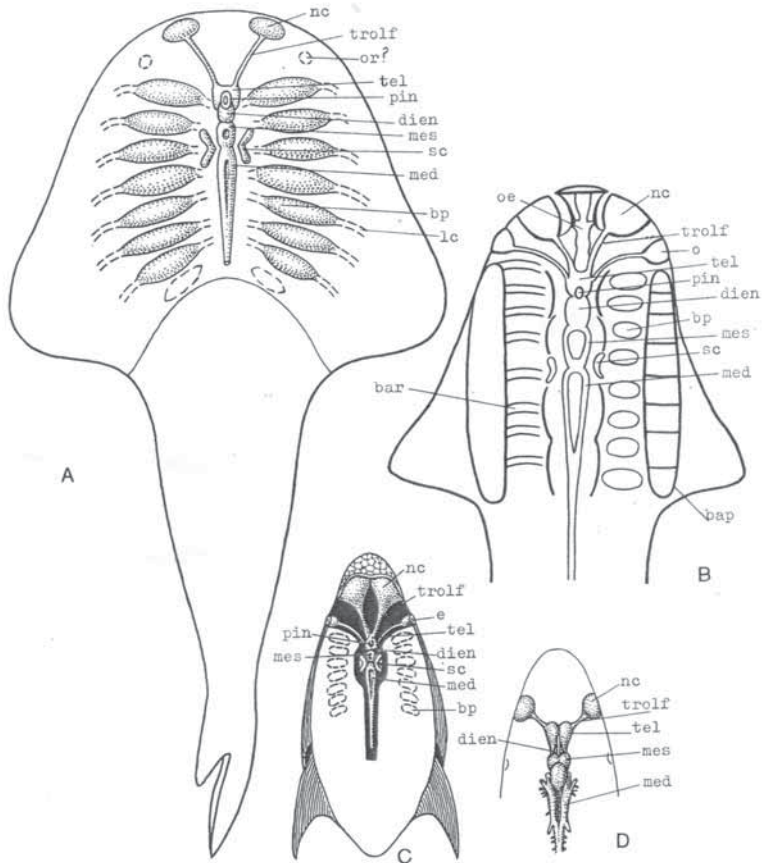


Рис. 127. Схематические реконструкции внутреннего строения телодонтов (А, В), гетеростраков (С) и акул (D) (Novitskaya, Turner, 1998). А – телодонт *Turinia pagei* (Powrie), по слепку голотипа (RSM 1891.92.133; Museum of Scotland, Edinburgh); В – телодонт *Lanarkia horrida* (из Turner and van der Bruggen, 1993); С – птераспидный гетерострак типа *Podolaspis* (по Новицкая, 1983); D – акула *Squalus acantias* (по Marinelli and Strenger, 1959, упрощено). Обозначения: bp – жаберные мешки, dien – diencephalon, e – глаз, med – medulla oblongata (myelencephalon), mes – mesencephalon, nc – носовые капсулы, o, orf – орбиты, pin – пинеальное пятно, sc – полукружные каналы, tel – telencephalon, trof – ольфакторные тракты (стебельки)

Обсуждая значение крупных групп Agnatha в филогенезе краниат, автор схемы (рис. 126, Crown Heter.) помещает гетеростраков далеко от гнатостом (там же, Gnath.) (Janvier, 1981). При этом гетеростраки помещены совсем близко от миксин (там же: Crown Heter, Мух). По Жанвье, Heterostraci отличаются от Gnathostomata, Osteostraci и Anaspida (т. е. от Myopterygii, Myopt.) отсутствием парных плавников и имеющего перепонку хвостового плавника, а также сохраняющимся преанальным гребнем медианных вентральных чешуй и чрезвычайно маленькими глазами. Насколько эти признаки показательны в филогенетическом смысле? *Фундаментальных признаков внутреннего строения среди них нет.*

Очевидно, что отсутствие парных плавников у гетеростраков – это древний, примитивный (классический «плезиоморфный», в терминах Хеннига) признак. В эволюции бесчелюстных осуществлялись разнообразные попытки формирования образований аналогичных плавникам. Активно плавающим животным были необходимы органы, контролирующие направление движения. Такими адаптациями к движению были грудные плавники некоторых остеоостраков, в очень небольшой мере – постбранхиальные колочки анаспид, короткие (по-видимому мягкие) выступы (ventral «fin flaps») фуркакаудид. Грудные плавники реконструируются также на материале по *Thelodonti* (*Phlebolepis elegans*, Мярсс, 1979; Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). У *Heterostraci* – группы, демонстрирующей самое древнее, доплавниковое, состояние в эволюции позвоночных, тоже иногда появлялись образования, функционально в какой-то мере предвосхищавшие парные плавники. Например, корнуальные пластинки птераспид, боковая кайма амфиаспид (*Angaraspis urvantzevi* Obruchev) (рис. 17 D). То есть разнообразные примитивные образования, так или иначе функционально напоминавшие плавники рыб, появлялись в различных группах бесчелюстных – и у двуноздревых, и у одноноздревых.

Конечно, на морфо-эволюционном уровне бесчелюстных отсутствие парных плавников указывает не на родство (или его отсутствие), а на низкий морфо-эволюционный уровень в истории позвоночных.

Также древним признаком является преанальный гребень вентральных чешуй.

Что касается хвостовых плавников, то их высокая адаптивность и способность приобретать сходство в совсем не родственных группах (см. предыдущий текст – гипоцеркия у гетеростраков и у ихтиозавров), дает основание не считать хвостовые плавники доказательными признаками в исследовании филогенетических отношений (во всяком случае, если речь идет о таксонах высокого ранга).

Маленький размер глаз (*extremely small eyes*), в числе других, уже рассмотренных признаков, отличает *Heterostraci* от *Gnathostomata*, *Osteostraci* и *Anaspida* (Janvier, 1981).

Но глаза у гетеростраков были не только маленькими, но и занимали очень разное положение, могли отсутствовать (см. главу «Экзоскелет», рис. 2, фиг. 1 – 4).

Нестабильность в их положении по всей вероятности объясняется адаптивными вариантами в ранней эволюции позвоночных (Novitskaya, 1971, 1975). Возможно, с нестабильным положением связаны небольшие размеры глаз. Как уже отмечалось, высокая адаптивность признака не делает его доказательным в исследовании филогенетических связей.

В целом, признаки, выделенные (Janvier, 1981) как отличающие *Heterostraci* от *Gnathostomata*, *Osteostraci* и *Anaspida*, являются примитивными и высокоадаптивными. *Они не влияют на признание или на отрицание родства*. Напомню, что и по правилам кладистического анализа примитивные (плезиоморфные) признаки не влияют на выводы о родстве.



По Жанвье, Heterostraci разделяют с Myopterygii по крайней мере два унаследованных признака: два вертикальных полукружных канала и хорошо развитую систему сенсорных линий. Рассмотрим эти признаки.

Два вертикальных полукружных канала – древний признак в эволюции слухового аппарата позвоночных. В группах бесчелюстных (Heterostraci, Osteostraci, Anaspida, Galeaspida) и круглоротых (Petromyzontida), по известным данным, слуховой аппарат остается таким (примитивным) на всем протяжении существования ископаемых и современных (Petromyzontida) групп.

У Gnathostomata, представляющих, сравнительно с Agnatha, более высокий уровень эволюции, к двум парам вертикальных каналов добавляется третья – горизонтальные каналы. Но появление горизонтальных каналов не указывает на родство Gnathostomata с какой-то конкретной группой Agnatha. Как отмечалось, присутствие у бесчелюстных (Heterostraci, Osteostraci и др.) в слуховом аппарате только двух вертикальных каналов свидетельствует лишь о низком уровне их эволюции. Если судить по этому признаку, то определить предковую для челюстноротых группу бесчелюстных невозможно. Этот признак не является филогенетически значимым.

Второй признак, разделяемый, по Жанвье (Janvier, 1981), гетеростраками и миоптеригиями – хорошо развитая система сенсорных линий. Но этот признак обычен для низших позвоночных, живущих только в воде. Среди бесчелюстных хорошо развитая система сенсорных линий свойственна не только гетеростракам (Heterostraci), но, в той же мере, и галеаспидам (Galeaspida). Система сенсорных органов (борозд, каналов) легко меняется, адаптируясь к условиям среды. Например, по числу борозд сенсорная система варьирует даже на индивидуальном (внутривидовом) уровне (Новицкая, 1983, 1986). (Раздел о сейсмочувствительной системе гетеростраков в главе «Экзоскелет бесчелюстных» в этой книге).

По этим причинам в филогенетических исследованиях система сенсорных органов может использоваться не как один из основных признаков, а лишь как один из дополнительных в сочетании с фундаментальными признаками строения.

### **Гипотеза миоптеригий, основные выводы**

Заканчивая анализ гипотезы Myopterygii, хочу привлечь внимание читателей к вполне определенному выводу: миоптеригии представляют собой искусственное объединение групп, имеющих фундаментально различное строение.

Это следует из присутствия в составе миоптеригий групп, имеющих назогипофизный комплекс (Osteostraci, Petromyzontida) и групп его не имеющих (Gnathostomata) (рис. 126). Искусственность объединения Myopterygii делает его непригодным для использования в филогенетических или других исследованиях.

Итак, сближение челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) с одноноздревыми бесчелюстными (Osteostraci) не имеет доказательного сравнительно-морфологического обоснования. В сравнительном морфологическом анализе челюстноротых позвоночных и остеостраков (Janvier, 1981), как уже подчеркивалось и что важно, не используются фундаментальные признаки, определяющие основные особенности строения этих групп.

Без использования фундаментальных признаков строения выводы о родстве челюстноротых (Gnathostomata) с бесчелюстными (Agnatha) не могут быть обоснованы.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛЮСТНОРОТЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

### ДВУНОЗДРЕВЫЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ – ИСХОДНЫЙ УРОВЕНЬ ФОРМИРОВАНИЯ GNATHOSTOMATA

**Фундаментальные признаки строения – основной критерий родства.** Сложная морфология позвоночных животных и возрастающие технические возможности ее исследований способствуют увеличению информации о группах. В кладограммах нередко используются десятки признаков и обычно среди них не выделяются более значимые, т. е. те, которым авторы придают особое значение в изучении тех или других проблем. Таким образом, все признаки оказываются как бы филогенетически равнозначными. С этим нельзя согласиться, во всяком случае, если речь идет о проблемах родства таксонов высшего ранга, например, о родственных связях ветвей челюстноротых и круглоротых позвоночных с морфо-эволюционным уровнем бесчелюстных.

В решении этих проблем *признаки, используемые для реконструирования родства, не равны по своему значению.*

Именно поэтому оценка значения признаков, как показателей родства, становится необходимым элементом (частью) филогенетических исследований. Под значением признаков (в филогенетическом смысле) я понимаю их принадлежность к числу признаков (характеристик), составляющих морфологические особенности таксона высшего ранга (подкласса, класса, ветви); эти особенности прослеживаются на протяжении длительного, геологического, времени существования таксона высшего ранга.

В кладограммах генезис сходства признаков, выделяемых как синапоморфные, обычно остается невыясненным. В связи с этим отмечу, что в критике кладистического метода исследований Л.И. Татариновым (Татаринов, 1984) уже говорилось, что неясность генезиса сходства может иметь следствием занижение роли процессов параллелизма и конвергенции. Следует добавить, что невыясненность генезиса сходства признаков лишает доказательности вывод о родстве сближаемых групп.

Практика современных кладистических исследований делает очевидным, что выделение признаков в качестве «синапоморфных» или в качестве «плезиоморфных» необходимо доказывать. Просто объявлять их таковыми недостаточно, и часто неверно. Это следует отметить, поскольку в некоторых публикациях последнего времени применение кладистического анализа считается чем-то обязательным (Elliott, Lassiter, Blieck, 2018), но при этом не анализируются ни сами признаки, ни результаты их применения.

Известно, что выявление синапоморфий имеет сложности. Среди них – отсутствие ясных критериев, позволяющих отделить синапоморфии (сходство специализаций) от симплезиоморфий (сходство примитивных, древних, признаков). В этом причина проявления субъективизма при отнесении

того или другого признака к одной из названных категорий. Таким образом, дифференциация признаков в немалой степени зависит от позиции конкретного исследователя. Ярким примером диаметрально различных решений такого плана может служить оценка миграции глаз на конец ротовой трубки у гетеростраков (*Amphiaspidiformes*: *Empedaspis*, рис. 7). Широко известная среди палеонтологов и зоологов гипотеза Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1964) о прямом родстве гетеростраков и миксин дала повод считать миграцию глаз у гетеростраков к переднему краю ротовой трубки доказательством большой простоты строения их глазных яблок, т. е. доказательством примитивного (*плезиоморфного*) состояния, сходного со свойственным миксинам (Janvier, 1981). Другая филогенетическая позиция, сближающая *Heterostraci* с *Gnathostomata*, делает естественным сравнение гетеростраков с акулами. У некоторых акул глаза мигрируют на боковые выступы ростра, образующего «молот» у высокоспециализированных молот-рыб (*Sphyrnidae*). По аналогии с акулами, миграцию глаз у гетеростраков, имеющих ротовую трубку, можно расценить как проявление специализаций (*синапоморфий*). (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986).

Выделение синапоморфий особенно осложняется в таксонах высоко-го ранга. Это связано с эволюцией признаков на протяжении длительной истории таксона. Если какой-то признак (или комплекс признаков) у продвинутых форм сравнить с его состоянием у более архаичных, то оказывается, что по мере углубления во времени апоморфные признаки могут деспециализоваться, становясь все более «плезиоморфными» (Новицкая, 2002). В этом отношении показателен пример жаберного аппарата рыб. У лучеперых (*Actinopterygii*) присутствует жаберная крышка, число жаберных дуг невелико (обычно 5 пар), жаберные мешки отсутствуют. Все эти признаки делают состояние висцеральной (жаберной) системы лучеперых специализированным (апоморфным) сравнительно с жаберной системой акул (*Elasmobranchii*). Акулы, как отмечалось, характеризуются архаичными признаками: первичным отсутствием жаберной крышки, большим числом жаберных дуг (до 7 пар), наличием жаберных мешков. По этим признакам висцеральная система акул плезиоморфна по отношению к ее состоянию у лучеперых (актиноптеригий). Вместе с тем жаберный аппарат акул, имеющих дифференцированный висцеральный скелет, апоморфен (специализирован) относительно жаберного аппарата бесчелюстных, послужившего морфологической базой, на которой в эволюции позвоночных сформировалась жаберная система акул (Новицкая, 1998, 2002).

Изменения в висцеральной системе показывают, что выделение в естественном непрерывном процессе филогенеза группы животных плезиоморфного и апоморфного состояний того или иного признака (того или иного органа или системы органов) является в значительной мере условным. Принимая это во внимание, нельзя согласиться (Новицкая, 2002) с одним из основных положений кладистического подхода – не рассматривать «плезиоморфные» признаки в реконструкциях филогенетических связей.

Ранее мы говорили об этом вопросе (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986), но ввиду его важности и поскольку он остается актуальным, такую позицию целесообразно пояснить.

Признаки, оцениваемые иногда как «плезиоморфные», могут быть *фундаментальными* (Новицкая, 2002, 2005). Это особенно важно для реконструкций филогенетических связей таксонов, имеющих длительную историю в геологическом времени.

Что понимается под фундаментальными признаками? Фундаментальные признаки отражают основы строения, обеспечивающие характерные особенности группы (групп) высокого таксономического ранга (подклассов, классов, ветвей); фундаментальные признаки прослеживаются на протяжении всей длительной эволюционной истории таксона высшего ранга.

Примером фундаментальных признаков могут служить парные носовые мешки. Нередко они объявляются плезиоморфиями (Janvier, 1981; и др.) и поэтому не принимаются в расчет в филогенетических построениях. Однако именно парные носовые мешки, открывающиеся отдельными ноздрями, принадлежат к числу базовых, фундаментальных, признаков, отличающих ветвь челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) от ветви круглоротых (Cyclostomata). Известно, что циклостомы обладали и обладают небольшим внешне непарным носовым мешком и непарным наружным назогипофизным отверстием. Тип строения носовых мешков (гнатостомный или циклостомный), а также другие признаки строения, обусловленные реализацией двух принципиально различных типов онтогенеза, сохраняются в эволюции гнатостом и циклостом от палеозоя до современности. (Подробнее: глава «Внутреннее строение», раздел «Реконструкции онтогенезов...»).

Игнорирование таких фундаментальных признаков или неверная оценка их значения в филогенезе приводит к искусственному сближению явно неродственных групп, имеющих глубоко различное внутреннее строение. Именно такое *ошибочное сближение* предлагается в гипотезах, где Gnathostomata рассматриваются в качестве сестринской группы для Osteostraci или для Petromyzontida.

Для решения проблемы филогенетического сближения крупных групп важен также вопрос об эволюции признаков. (В какой-то мере мы его уже касались на примере висцеральной системы рыб и бесчелюстных). Вполне возможно, что на ранних этапах становления позвоночных их носовые органы имели вид примитивных обонятельных ямок. Но на морфоэволюционном уровне гетеростраков (Heterostraci) уже существовали крупные парные носовые мешки (рис. 103 С, на фотографии они обозначены Э. Стеншё как si.pgn, преназальный синус; но в действительности – это естественные слепки носовых мешков; см. раздел «Обонятельный аппарат»). Степень специализированности носовых мешков гетеростраков вполне сопоставима со специализированностью носовых мешков акул. У акул значительные размеры носовых мешков отчасти компенсируют их слабое зрение. То же самое по-видимому происходило у гетеростраков.

Очевидно, что в течение долгого существования крупных таксонов в геологическом времени изменяются (эволюционируют) признаки, относимые как к «плезиоморфным», так и к «синапоморфным».

На фоне множества меняющихся признаков, для обнаружения среди них филогенетически показательных малоэффективен подход, состоящий в выявлении все большего числа признаков, «разделяемых» агнатами и гнатостомами и дифференцируемых исследователями на синапоморфные и симплезиоморфные. **Необходимо выделение и сравнение фундаментальных признаков. То есть в изучении проблемы происхождения гнатостом необходимо выделение признаков, составляющих морфологическую основу, определяющую принадлежность к Gnathostomata.** Разумеется, как отмечалось, фундаментальные признаки строения должны присутствовать (читаться) в сближаемой с гнатостомами группе агнат. Такие фундаментальные признаки, сходные у гнатостом и двуноздревых бесчелюстных (гетеростраков), рассмотрены в главе «Внутреннее строение». Для гнатостом (челюстноротых) они перечислены в начале этой главы («Ранние этапы дивергентной эволюции позвоночных»).

**Следы формирования основных дивергирующих ветвей (челюстноротых, круглоротых) в эволюции позвоночных.** Со второй половины XX века заметно увеличивается количество находок древнейших позвоночных (Agnatha), как территориально, так и в пределах определенного геологического возраста. В отложениях нижнего-среднего ордовика Шпицбергена найдены остатки *Anatolepis* (Bockelie, Fortey, 1976), позднее открытого также в отложениях, относимых к верхнему кембрию Северной Америки (Repetski, 1978). По исследованиям скелетообразующей ткани высказано мнение о возможной принадлежности *Anatolepis* к прегнатостомным позвоночным (Smith, Sansom, 1995). В ордовикских отложениях США сделаны новые находки древнейших гетеростраков, отнесенные к *Astraspis* и *Eriptychius* (Elliott, Blicek, Gagnier, 1991; Blicek, Elliott, Gagnier, 1991). В Австралии найдены *Arandaspis* и *Rogosphoraspis* (лланвирн, формация Stairway, Sandstone) (Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977), в Южной Америке (Боливия) найден *Sacabambaspis* (формация Anzoldo) (Gagnier, Blicek, Rodrigo, 1986; Gagnier, 1989). Найдены остатки остеоостраков (Vertebrate indeterminate A, по Denison, 1967), а также, возможно, челюстноротых (хрящевых рыб) (Sansom, Smith M.P., Smith M.M., Turner, 1995).

Разнообразие бесчелюстных увеличивается в силуре и девоне. Из отложений этих возрастов описаны многие группы: *Heterostraci*, *Osteostraci*, *Thelodonti*, *Galeaspida*, *Anaspida*, найдены своеобразные питуриаспиды. В силурийских и девонских отложениях Канады обнаружены очень необычные по внешней морфологии фуркакаудиды («вилкохвостые»), выделенные как новый отряд (*Furcacaudiformes*) агнат (Wilson, Caldwell, 1998). По строению экзоскелета – чешуей, принадлежащих к телодонтному типу, фуркакаудиды включаются некоторыми авторами в состав телодонтов (*Thelodonti*) (Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). В последнее время новые находки гетеростраков описаны из девона Канады и Англии (Elliott, Shultze, Blicek, 2015; Blicek, Elliott, 2017; Elliott, Lassiter, Blicek, 2018).

Сведения о находках древнейших бесчелюстных даны также в предыдущих работах автора (Новицкая, 2002, 2004).

В современной биосфере разнообразие позвоночных сводимо к двум морфологическим моделям – к обобщенным схемам строения челюстноротых (Gnathostomata) и круглоротых (Cyclostomata).

Внутри циклостом, включающих миног и миксин, между этими двумя группами выявлено много существенных отличий, в том числе в формировании аденогипофиза (Gorbman, Tamarin, 1986). Но вместе с тем эмбриологами показано, что в онтогенезе циклостом (миног и миксин) развитие аденогипофиза отличается от его развития у всех других позвоночных (Sholdice, Mcmillan, 1986; по Gorbman, Tamarin, 1986; Gorbman, Tamarin, 1986). Это значит, что в эволюции Vertebrata сформировались два принципиально различных типа онтогенеза – циклостомный (осуществляющийся у миног и миксин) и гнатостомный, реализующийся у всех остальных позвоночных.

Напомним основные морфологические характеристики и различия двух типов онтогенеза (раздел «Реконструкция онтогенезов...», рис. 113). Поясню их очень кратко.

В эмбриогенезе циклостомного типа (на примере миноги) гипофиз и затем носовой мешок образуются в общем эктодермальном кармане; точнее, носовой мешок развивается в стенке ювенильного гипофизного мешка (Gorbman, Tamarin, 1986). Гипофизный мешок (рис. 113 В<sub>1</sub>, обозначен – а) и примордиум носового мешка (там же, обозначен – о) свободно сообщаются друг с другом и открываются общим непарным назогипофизным отверстием (рис. 113, В<sub>1-2</sub>, nho<sub>1</sub>). Происходит разрастание постгипофизной складки (=dorsal lip: Gorbman, Tamarin, 1986) (рис. 113, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, обозначена F<sub>1</sub>).

В морфологии циклостом (Cyclostomata) присутствие на дорсальной стороне головы непарного назогипофизного отверстия – важнейший признак, свойственный всем петромизонтидам (миногам).

На самых ранних стадиях эмбриогенеза миксин (также циклостом) взаимное положение гипофиза (рис. 125 С, hu) и носовой плакоды (там же, pr) в общем эктодермальном кармане такое же, как у миног. У миног и миксин хорошо выражена постгипофизная складка (ср. рис. 125 С, А, rhu). Затем эмбриогенез миксин приобретает свои особенности. У взрослых миксин назогипофизное отверстие помещается не дорсально, а терминально. Оно открывает носовую трубку (=назогипофизный ход циклостом) на переднем конце головы (рис. 97 В, d.nas).

*Главная особенность в онтогенезе циклостом, свойственная только им, – соединение гипофиза и носового мешка. – Присутствие назогипофизного комплекса.*

В онтогенезе гнатостом, в качестве примера которых взяты акулы, в отличие от миног (и от циклостом в целом), на самых ранних стадиях эмбриогенеза гипофиз и парные носовые плакоды (предшествующие на ранних стадиях эмбриогенеза носовым мешкам) не сообщаются между собой и не имеют общего отверстия, ведущего наружу (рис. 113 С<sub>1</sub>, ро, hs). Затем, на следующих стадиях онтогенеза, гипофиз соединяется с infundibulum – с воронкой, находящейся на нижней стенке промежуточ-

ного мозга (diencephalon) (рис. 113 С<sub>2-4</sub>, нур, I). У взрослых акул носовые мешки и наружные носовые отверстия (ноздри) парные, широко раздвинутые, ноздри открываются на вентральной или на вентро-латеральной поверхности головы (рис. 113 С<sub>4,5</sub>, ns).

*Радикальным отличием гнатостом от циклостом является то, что обонятельный орган у гнатостом не связан с гипофизом. У гнатостом общее назогипофизное отверстие не образуется, разрастание постгипофизной складки не происходит. Этими особенностями эмбриогенез гнатостом фундаментально отличается от эмбриогенеза циклостом.*

Для филогенетических реконструкций особенно важно, что морфология дефинитивных гнатостом (например акул, см. рис. 113 линия С) не может сформироваться в результате онтогенеза такого типа как у циклостом (сравните линии С и В на рис. 113). Очевидно, что и морфология дефинитивных миног не может быть сформирована онтогенезом гнатостомного типа (Novitskaya, 1993; Новицкая, 2002). Об этом уже говорилось, но полезно вернуться к сказанному, поскольку факт фундаментальных различий в онтогенезе важен для понимания филогенетической дивергенции. Именно различия в схемах онтогенезов обусловили дивергентное разделение позвоночных уже на уровне бесчелюстных (Agnatha) – на двуноздревых (Diplorhina) и одноноздревых (Monorhina); эти группы дали начало челюстноротым (Gnathostomata) и круглоротым (Cyclostomata).

В современной филогенетике существуют различные варианты кладограмм. Как правило, они не сопровождаются разработанными обоснованиями. Остановлюсь коротко на одной из сравнительно недавно опубликованных филогенетических схем (рис. 128).

В качестве сестринского таксона для челюстноротых в ней предлагается род Eriptychius (Donoghue, Forey, Aldridge, 2000). Во многих известных классификациях Eriptychius относится к гетеростракам (Обручев, 1964; Stensiö, 1964; Tarlo, 1964; Новицкая, 1983). В статье П. Донохью, П. Форей и Р. Олдриджа челюстноротые позвоночные и Eriptychius показаны как сестринское объединение для Osteostraci, Galeaspida и Pituriaspida (рис. 128). На кладограмме цитированных авторов Heterostraci далеко отодвинуты от Eriptychius и сближены, как сестринская группа, с Arandaspida (рис. 128). Замечу, что отделение Arandaspis от Heterostraci очень спорно. В качестве сестринской группы для Heterostraci плюс Arandaspida указан Astraspis, также относимый в известных системах к Heterostraci. Отмеченные перегруппировки агнат не являются обоснованными. Судя по тексту статьи (Donoghue et al., 2000, p.235), сближение челюстноротых позвоночных с Eriptychius основано на обнаружении у Eriptychius, Sarcopterygii и Actinopterygii настоящей (монотипичной) эмали. Эта находка эмали, возможно, важна для исследования эволюции скелетообразующих гистогенезов у позвоночных, но совершенно



недостаточна для филогенетических заключений. Об этом уже шла речь (Новицкая, 2002). Вместе с тем, сближение (как сестринских групп) челюстноротых позвоночных с одним родом бесчелюстных некорректно уже ввиду иерархической и морфологической (по амплитуде изменчивости) несопоставимости таксонов. Поскольку в сближении «челюстноротые и Eriptychius» таксономический вес последнего чрезвычайно мал, то челюстноротые представляют, в сущности, сестринскую группу для Osteostraci, Galeaspid, Pituriaspida (рис. 128). Со сближением галеаспид с Osteostraci также нельзя согласиться.

По ряду признаков, важных, как филогенетические показатели, мнения исследователей галеаспид различны (подробнее: Pan Jiang, 1992). На материале, изучавшемся мной в Палеонтологическом институте в Пекине, мной сделана схематическая реконструкция внутреннего строения галеаспид (рис. 129 А). У галеаспид имелись парные раздвинутые носовые мешки (рис. 129 А, nc; В, na). Мешки соединялись с передним отделом мозга (telencephalon) короткими обонятельными трактами (рис. 129 А, trolf). Расстояние между носовыми мешками и пинеальным пятном (pineal region) видно на опубликованных иллюстрациях материала (Pan Jiang, 1992: Fig. 13, nasal sac, pineal region, там же: Fig. 18, na, pi). Это расстояние также свидетельствует о существовании обонятельных трактов.

Галеаспиды не имели назогипофизного отверстия (Forey, Janvier, 1993). Отсюда следует, что особенности строения галеаспид (прежде всего это – присутствие переднего непарного дорсального окна: рис. 129 А, od, Fig. В, mdo), относятся к носовой области, а не к назогипофизной (Новицкая, 2002). С непарным дорсальным окном соединялись носовые мешки (там же: Fig. А, od, nc), а не назогипофизный комплекс (у галеаспид его нет).

Отсутствие у галеаспид назогипофизного отверстия является показателем отсутствия родства с остеостраками. Однако в кладограмах эти группы нередко сближают (например, см. рис. 128).

Парные носовые мешки галеаспид, открывавшиеся отдельно (рис. 129) – общая черта строения у галеаспид и у других двуноздревых бесчелюстных.

Отмеченные особенности морфологии галеаспид показывают, что в дивергентной эволюции позвоночных отклонения от классических (обычных) схем строения могут быть существенными. Но они остаются совместимыми с одним из двух главных направлений эволюции: бесчелюстные – челюстноротые, бесчелюстные – круглоротые. Морфология галеаспид совместима с направлением, формировавшим гнатостом.

В литературе по бесчелюстным можно встретить мнение о том, что назогипофизная область у древних позвоночных могла иметь более сложное и вариабельное строение, чем у современных позвоночных (Forey, Janvier, 1993). Вариации у древних позвоночных (бесчелюстные) действительно осуществлялись, но, насколько можно судить по известным материалам, в строении носовой области. В этом отношении интересны уже рассмотренные Galeaspid – своеобразные бесчелюстные, известные, главным образом из силурийских и девонских отложений Китая (Liu Yuhai, 1975; Pan Jiang, Wang Shitao, 1980, 1981 и др.).

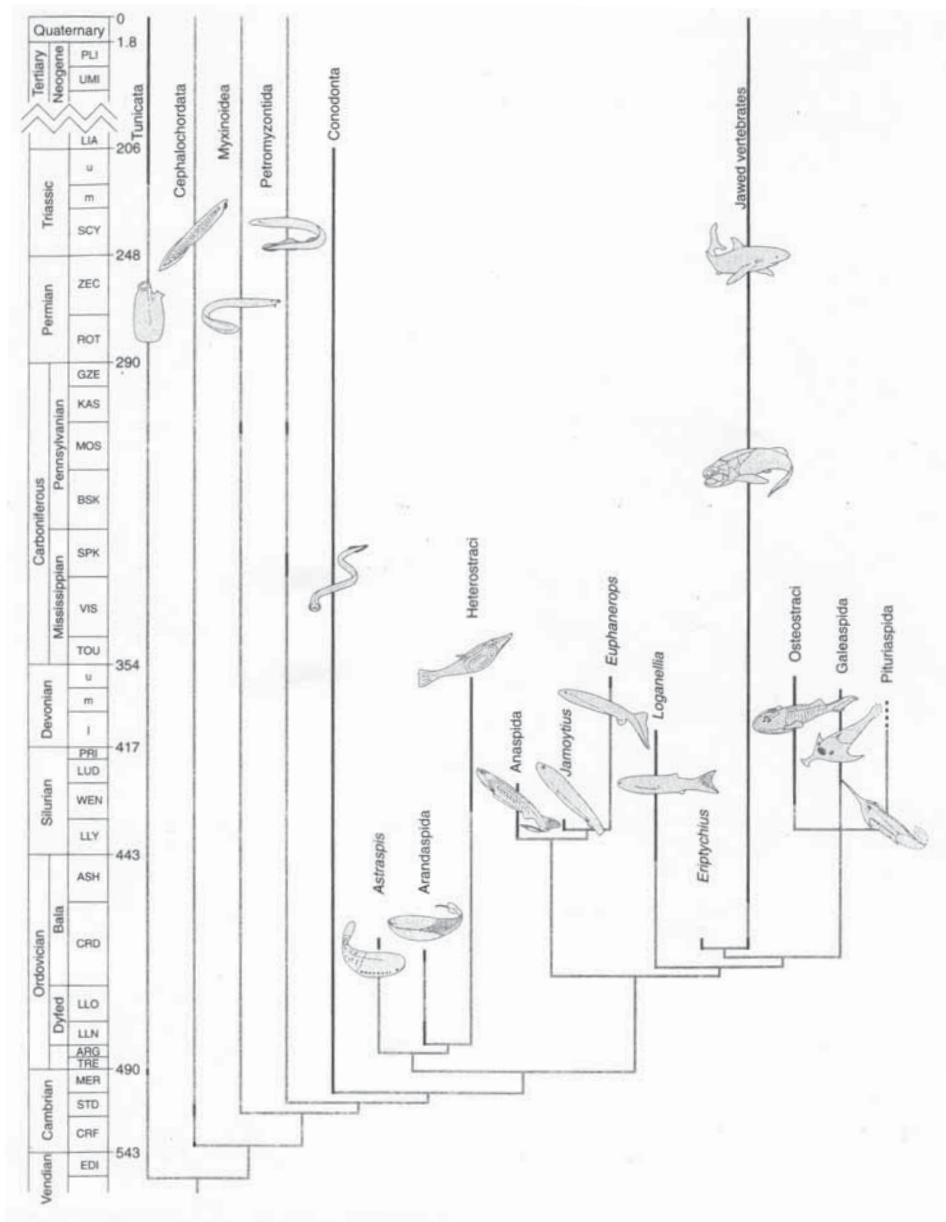


Рис. 128. Филогенетическая схема, помещенная рядом со стратиграфическими подразделениями. Цифры показывают миллионы лет до современности (Donoghue, Forey, Aldridge, 2000)

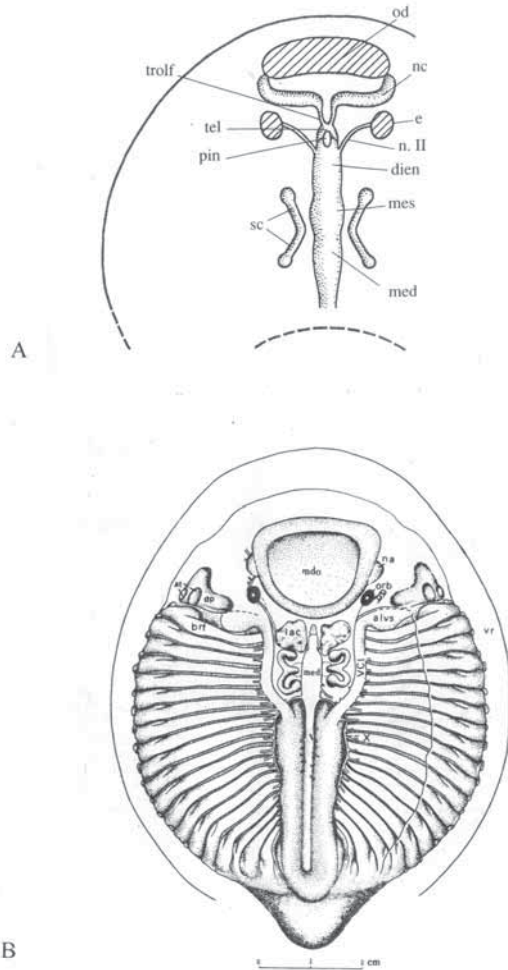


Рис. 129. Схемы внутреннего строения галеаспид (Galeaspida). А – реконструкция внутреннего строения, обобщенная по нескольким экземплярам галеаспид (Новицкая, 2002). В – *Duyunolepis raoyangensis* (P'an et Wang), реконструкция внутренних каналов, бронхиальной полости, мозга и латеральной головной вены, дорсально. Реконструкция основана на данных, опубликованных Pan и Wang Shitao (1978), Холстедом (Halstead, 1979), Жанвье (Janvier, 1981, 1984), Pan (1984) и его исследованиях голотипа (GM V 1324), а также на материале, принадлежащем Геологическому Музею Китая в Пекине (Beijing) (Pan Jiang, 1992. Fig. 17). Обозначения к Fig. А: dien – diencephalon, e – глаз, med – medulla oblongata (myelencephalon), mes – mesencephalon, n. II – глазничные нервы, nc – носовые капсулы (мешки), od – медиальное дорсальное отверстие, pin – пинеальное пятно, sc – полукружные каналы, tel – telencephalon, trolf – ольфакторные тракты (стебельки) (Новицкая, 2002). Обозначения к Fig. В, в основном, обсуждаемые в этой книге: at – площадки прикрепления эндоскелетных элементов, brf – положение верхней части жаберных ямок (Halstead идентифицирует как “somites”, 1979), dr – углубление неизвестной природы, lac – внутренний слепок полости эндоскелета, mdo – медианное дорсальное отверстие, med – myelencephalon (Halstead идентифицирует как medulla oblongata), na – носовой мешок (впервые интерпретирован Холстедом в 1979), orb – орбитальное отверстие; vcl – канал для латеральной головной вены, vr – вентральная кайма, X – блуждающий нерв (n.vagus) (Pan Jiang, 1992)

В эволюции позвоночных образование крупных и менее крупных сопровождающих ветвей, например, галеаспид, развивавшихся вместе с основными филогенетическими ветвями, является, по-видимому, обычным в формировании мощных, долговременно существующих эволюционных направлений (рис. 130).

---

Итак, основные выводы главы «Ранние этапы дивергентной эволюции позвоночных» состоят в следующем.

В эволюции позвоночных двуноздревые бесчелюстные – гетеростраки (Heterostraci) и телодонты (Thelodonti) – группы, не имевшие назогипофизного комплекса и обладавшие другими фундаментальными признаками, свойственными челюстноротым, принадлежат к направлению эволюции, давшему челюстноротых позвоночных (рис. 130, правая ветвь). На схеме здесь же (справа) показаны группы низших позвоночных, в основном – рыб. Одноноздревые бесчелюстные – остеоостраки (Osteostraci) имели назогипофизный комплекс, такой, как у миног, и обладали фундаментальными признаками круглоротых. На этом основании остеоостраки отнесены к направлению эволюции позвоночных, давшему круглоротых – Petromyzontia, Muxini (рис. 130, левая ветвь). Здесь же (слева) помещены ископаемые миноги и бесчелюстные (Anaspida и др.), имевшие, насколько это известно, назогипофизное отверстие.

Филогенетиками и особенно морфологами, занимающимися современными материалами, нередко задается вопрос – какое из состояний, свойственных позвоночным, первично: гнатостомное (связь между обонятельным аппаратом и гипофизом отсутствует) или циклостомное (связь есть)?

*Вполне возможно, что обе схемы строения палеозойских позвоночных (двуноздревые, давшие челюстноротых, и одноноздревые, давшие круглоротых) формировались независимо, практически одновременно, на основе древнейшего морфо-эволюционного уровня позвоночных.*

***На этом уровне могли опробоваться и другие варианты, различные в деталях онтогенезов. Но именно два варианта – создавшие двуноздревых и одноноздревых бесчелюстных, оказались наиболее устойчивыми, адаптивно эффективными в эволюции позвоночных.***

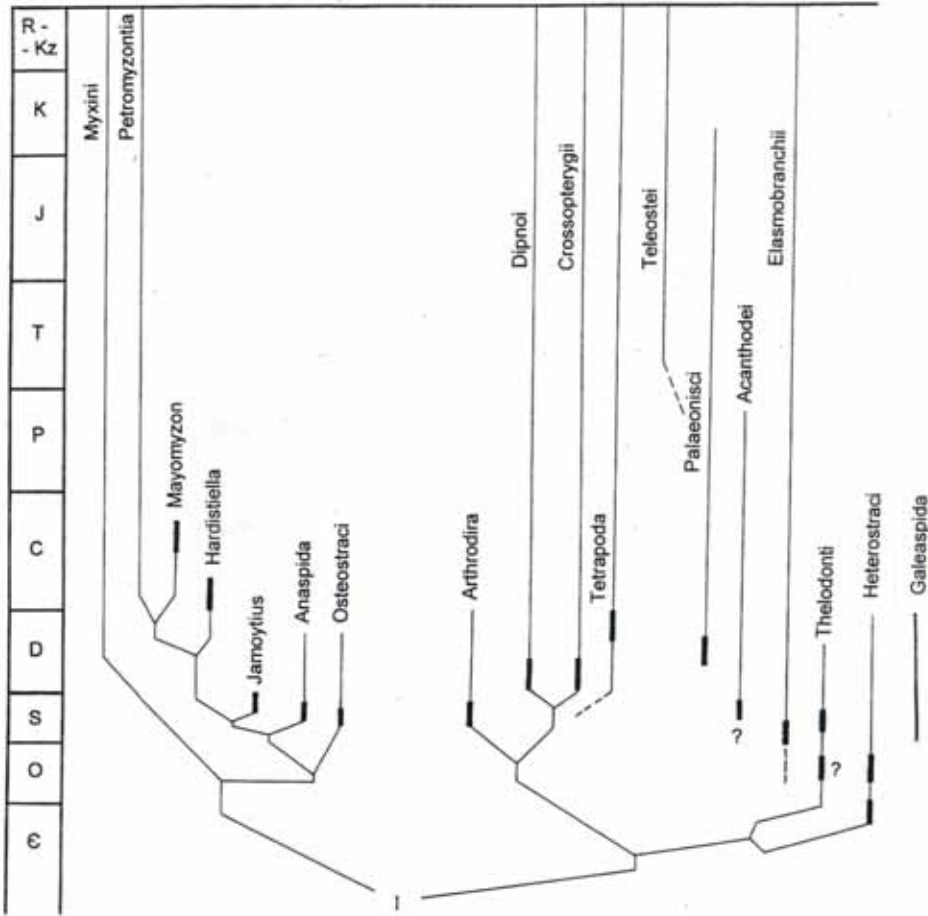


Рис. 130. Схема, иллюстрирующая разделение низших позвоночных на два дивергирующих пучка групп: цикlostомный (слева) и гнатостомный (справа). Разделение основано на фундаментальных признаках строения и типах онтогенеза. Дополнена схема филогенетических отношений, опубликованная ранее (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989; Новицкая, 2004). I – морфо-эволюционный уровень наиболее примитивных агнат. Утолщенными линиями показан возраст древнейших известных находок

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древнейшие позвоночные – бесчелюстные – дали начало всему разнообразию современных позвоночных: челюстноротым (Gnathostomata) и круглоротым (Cyclostomata). Решение вопроса о происхождении челюстноротых – одна из важнейших проблем в филогенетике. Тем более, что вершинной эволюции челюстноротых в настоящее время является человечество. В решениях этой проблемы в современной палеонтологии предложены два аргументированных, но взаимоисключающих ответа. В книге на фактическом морфологическом материале показано и доказано, что верным является только один из них: челюстноротые берут начало от двуноздревых бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti).

В морфологических главах («Экзоскелет», «Внутреннее строение») исследованы палеонтологические материалы, привлечены имеющиеся в литературе данные и использованы современные материалы по позвоночным, в основном, акулам, миногам, миксинам.

Экзоскелет является основой для реконструкций внешнего вида и внешнего строения бесчелюстных, а также для понимания их образа жизни. Панцирь выполнял, прежде всего, защитную функцию. Одним из направлений развития панциря является увеличение его толщины, например, в эволюции от птераспид к псаммостеидам. Автором книги обнаружена смена генераций дентиновых бугорков, резорбция бугорков нижнего слоя и их замещение губчатой тканью (Heterostraci: Psammosteida). Некоторые бесчелюстные были способны к залечиванию поврежденных участков панциря: полости, вскрывшиеся в результате стирания пластинок панциря, пломбировались вторичным дентином. Форма панциря определяла гидродинамические возможности бесчелюстных. Она обеспечивала появление подъемной силы при «взлете» животного со дна. Часть бесчелюстных представляла доплавниковый уровень адаптаций к движению: у них не было парных плавников (Heterostraci). Если какие-то аналоги имелись, то они лишь функционально напоминали плавники рыб.

Большой раздел главы «Экзоскелет» посвящен сейсмочувствительной системе: показано, что сейсмочувствительные каналы и борозды гетеростраков в основном могут быть гомологизированы с сенсорными каналами (каналами боковой линии) эмбрионов акул и их взрослых особей (рис. 72). Ориентация бесчелюстных в пространстве осуществлялась, главным образом, сейсмочувствительными органами. Зрение было очень слабым. Глаза могли отсутствовать.

Внутреннее строение. Следы внутренних органов бесчелюстных дают материал для выяснения происхождения главных ветвей позвоночных – челюстноротых и круглоротых. До второй половины XX-го века детально исследованным был только материал по остеостракам (Osteostraci) (Stensiö, 1927–1968; Wängsjö, 1952; и др.). В гипотезе, предложенной Э. Стеншё (Stensiö, 1958, 1964, 1968), и получившей поддержку среди палеонтологов, круглоротые признаются группой, имеющей дифилетическое происхождение.

ние: остеостраки (*Osteostraci*) рассматриваются как предки миног, гетеро-страки (*Heterostraci*) – как предки миксин.

В главе «Внутреннее строение» показано, что главному аргументу в гипотезе о близком родстве гетеростраков и миксин (признанию присутствия у гетеростраков гипотетического преназального синуса: Stensiö “*Traité de Zoologie*, 1958; *Traité de Paléontologie*, 1964) противоречит фактический материал по гетеростракам. В книге даны однозначные доказательства того, что следы «преназального синуса» гетеростраков являются в действительности следами парных носовых мешков акульего типа (Новицкая, 1983, 2004). Дано сравнение схем онтогенезов современных миног (круглоротые) и современных акул (челюстноротые) в сочетании с использованием материалов по палеозойским взрослым остеостракам и гетеростракам. Полученные результаты являются морфологическим основанием для сближения челюстноротых (акул) с гетеростраками (двунозретыми бесчелюстными). (Рис. 113). Показано, что нередкое в современных кладограммах сближение челюстноротых (*Gnathostomata*) с остеостраками глубоко ошибочно: схема онтогенеза гнатостомного типа не может осуществиться на базе исходного эмбрионального состояния, такого как у миног и остеостраков. Схемы онтогенеза (рис. 113) подробно анализируются в соответствующем разделе главы.

Результаты, полученные в главе «Внутреннее строение», являются базой для вполне однозначных выводов о происхождении челюстноротых позвоночных от двуноздревых бесчелюстных.

Рассмотрены категории признаков, используемые в современных филогенетических кладистических исследованиях. Обсуждается значение плезиоморфных признаков. Даны примеры ошибочного исключения из показателей родства признаков, объявляемых плезиоморфными. Доказывается, что в определении родства таксонов высшего ранга (в рассмотренном случае – ветвей) первостепенное значение имеют *фундаментальные* признаки строения. Установлено, что среди бесчелюстных двуноздревые (*Heterostraci*, *Thelodonti*) имеют фундаментальные признаки сходства с челюстноротыми позвоночными. Одноноздревые (*Osteostraci*) фундаментально сходны с круглоротыми. То есть, основные дивергентные (расходящиеся) направления в эволюции позвоночных, давшие ветви челюстноротых (*Gnathostomata*) и круглоротых (*Cyclostomata*), отчетливо различаются на морфо-эволюционном уровне бесчелюстных (*Agnatha*). Во времени дивергентная эволюция позвоночных продолжается около *500 миллионов лет* (низы палеозоя – современность) (рис. 131–136).

***Столько времени потребовалось для того, чтобы в биосфере Земли в эволюции позвоночных животных сформировалась морфология (строение) человека.***

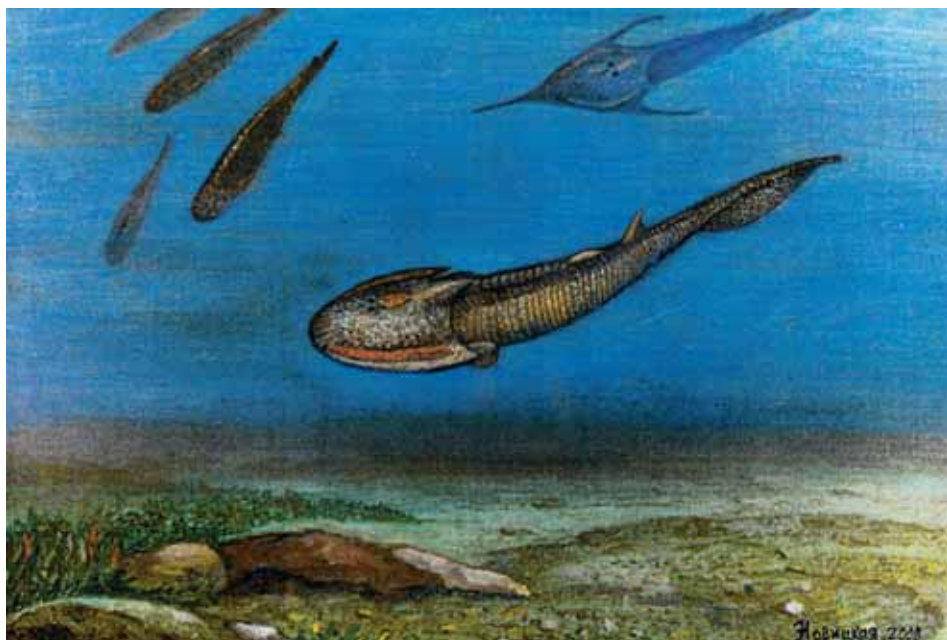


Рис. 131. Остеостраки в прижизненной обстановке. В центре Цефаласпис, справа вверх – Бореаспис, слева – анаспиды (бесчелюстные). Реконструкция сделана автором (Новицкая, 2015а)

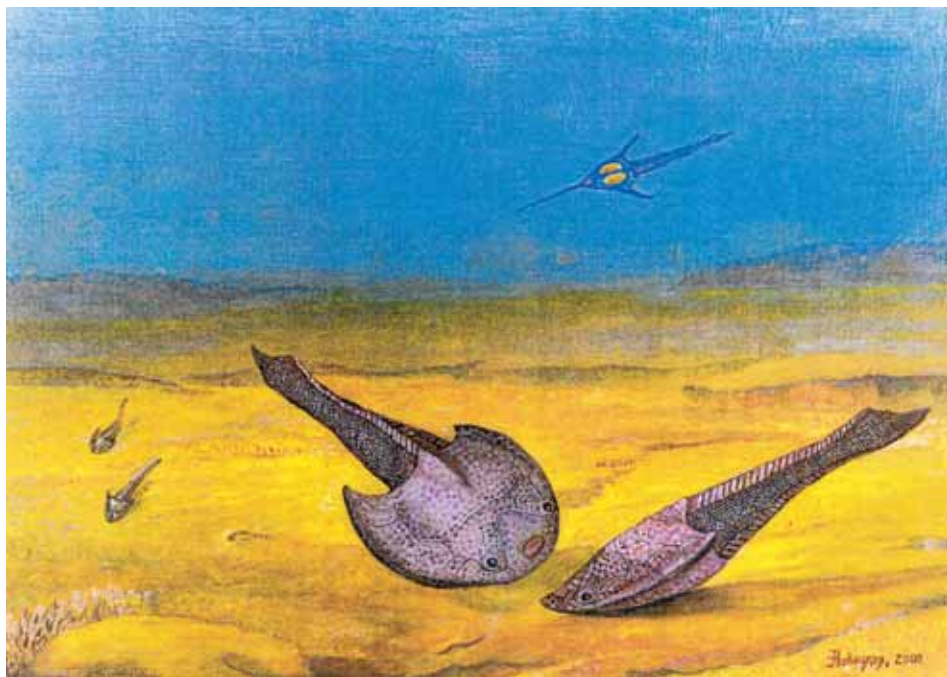


Рис. 132. Галеаспиды в прижизненной обстановке (по Pan Jiang, 1992). Реконструкция сделана автором (Новицкая, 2015а)



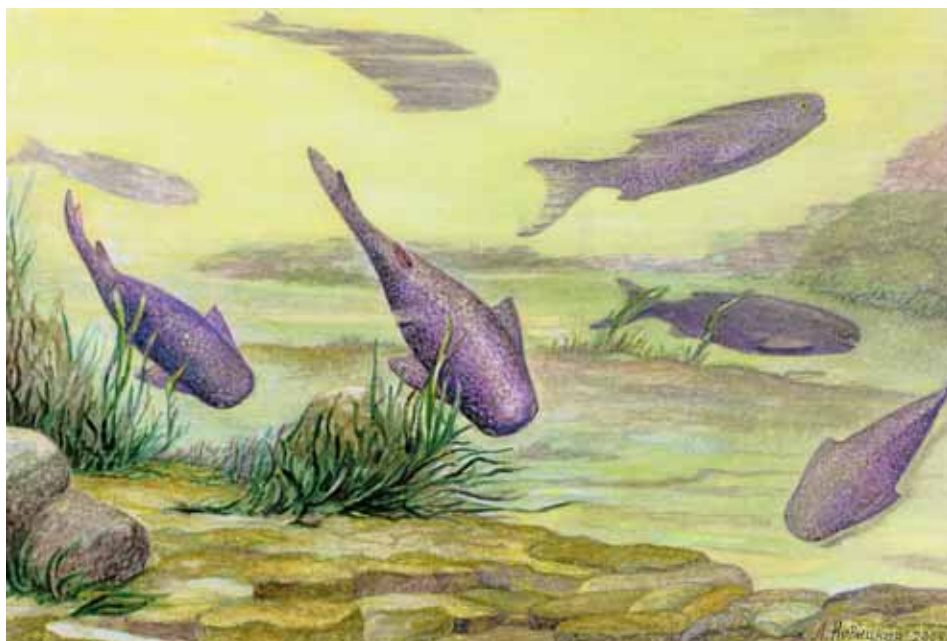


Рис. 133. Телодонты в прижизненной обстановке. Изображены Флеболописы. Реконструкция сделана автором (Новицкая, 2015а)



Рис. 134. Фуркакаудиды в прижизненной обстановке. Реконструкция сделана автором (Новицкая, 2015а)

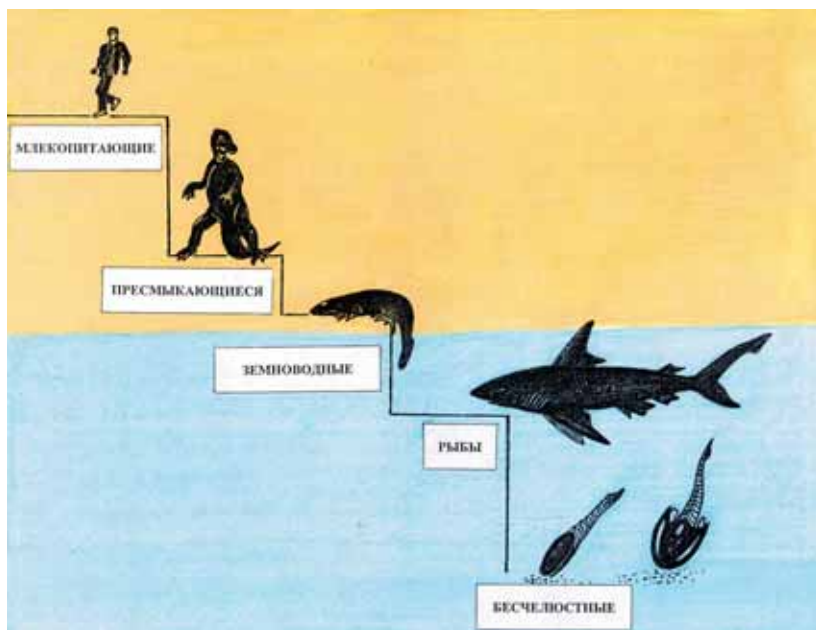


Рис. 135. Основные ступени эволюционной «лестницы» позвоночных (Новицкая, 2015а)



Рис. 136. Схема: бесчелюстные, круглоротые и челюстноротые в эволюции позвоночных (Новицкая, 2015а)

## ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева О.Б.* Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). М.: Наука, 1991. 144 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 248).
- Афанасьева О.Б.* Особенности ротожаберного аппарата остеострака (Agnatha) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 77–81.
- Афанасьева О.Б.* Подкласс Osteostraci. Остеостраки // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., зам. ред. Афанасьева О.Б. М.: ГЕОС, 2004. С. 210–267.
- Балабай П.П.* Морфология и филогенетическое развитие группы бесчелюстных. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 140 с.
- Берг Л.С.* Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. 2-е изд. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 286 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 20).
- Быстров А.П.* Микроструктура панциря бесчелюстных позвоночных силура и девона // Памяти акад. Л.С. Берга. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 472–523.
- Быстров А.П.* *Kolymaspis sibirica* g.n., s.n. – новый представитель нижедевонских бесчелюстных позвоночных // Вестн. Ленингр. ун-та, 1956. № 18. С. 5–13.
- Дислер Н.Н.* Система органов чувств боковой линии акулловых рыб. М.: Наука, 1977. 180 с.
- Карамян А.И.* Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука, 1976. 256 с.
- Каратайте-Талимаа В.Н.* Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. Вильнюс: Моклас, 1978. 336 с.
- Каратайте-Талимаа В.Н.* Телодонты подъемненской свиты (нижний девон, жедин) Северной Земли и их корреляционное значение // Научные труды высших учебных заведений Литовской ССР. Геология. 1985. № 6. С. 50–60.
- Каратайте-Талимаа В.Н., Мярсс Т.* Подкласс Thelodonti. Телодонты // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., зам. ред. Афанасьева О.Б. М.: ГЕОС, 2004. С. 12–68.
- Каратайте-Талимаа В.Н., Новицкая Л.И.* *Teslepis* – новый представитель монголепидных эласмобранхий из нижнего силура Монголии // Палеонтол. журн. 1992. № 4. С. 36–46.
- Каратайте-Талимаа В.Н., Новицкая Л.И.* *Sodolepis* – новый представитель монголепидид (*Chondrichthyes*?) из нижнего силура Монголии // Палеонтол. журн. 1997. № 5. С. 96–103.
- Каратайте-Талимаа В.Н., Новицкая Л.И., Розман Х.С., Содов Ж.* Монголепис – новый род эласмобранхий из нижнего силура Монголии // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 76–86.
- Кольцов Н.К.* Развитие головы миноги // Уч. записки Московск. ун-та. 1901. Т. 16. 395 с.
- Марк-Курик Э.Ю., Новицкая Л.И.* Раннедевонская ихтиофауна на Новой Земле // Изв. АН Эстонской ССР. Химия, геология. 1977. Т. 26. № 2. С. 143–149.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б.* Палеонтология. Ч. 1. М.: Изд-во МГУ, 1997. 448 с.
- Мярсс Т.* Система боковой линии лудловского телодонта *Phlebolepis elegans* Pander // Изв. АН Эстонской ССР. Геология. 1979. № 3. С. 108–111.
- Новицкая Л.И.* Микростроение некоторых *Psammosteida* // Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1965. С. 257–282.
- Новицкая Л.И.* О происхождении и некоторых направлениях эволюции амфиаспид (*Heterostraci*) // Докл. АН СССР. 1967. Т. 172. № 5. С. 1222–1225.

*Новицкая Л.И.* Новые амфиаспиды (Heterostraci) из нижнего девона Сибири и классификация Amphiaspidiformes // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М.: Наука, 1968. С. 43–62.

*Новицкая Л.И.* Позднесилурийский Archegonaspis на острове Вайгач // Палеонтол. журн. 1970. № 3. С. 105–113.

*Новицкая Л.И.* О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтол. журн. 1971. № 4. С. 82–96.

*Новицкая Л.И.* Ростро-назальная область гетеростраков // Докл. АН СССР. 1973. Т. 209. № 5. С. 1235–1238.

*Новицкая Л.И.* О головном мозге и краниальных нервах гетеростраков (бесчелюстные) // Палеонтол. журн. 1974а. № 2. С. 95–109.

*Новицкая Л.И.* Новые данные о ротовой трубке амфиаспид // Палеонтол. журн. 1974б. № 4. С. 133–136.

*Новицкая Л.И.* К ревизии девонских птераспид Подолии // Палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 72–85.

*Новицкая Л.И.* О филогенетических связях бесчелюстных по данным палеонтологии // Acta Biol. Jugoslavica, Ichthyologia. 1976. V. 8. № 1. P. 81–89.

*Новицкая Л.И.* О филогенетических связях амфиаспид, циатаспид и кардипельтид (Heterostraci) // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных Вып. 2. М.: Наука, 1977. С. 14–22.

*Новицкая Л.И.* Морфология древних бесчелюстных. (Гетеростраки и проблема связи бесчелюстных и челюстноротых позвоночных). М.: Наука, 1983. 183 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 196).

*Новицкая Л.И.* Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. М.: Наука, 1986. 160 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 219).

*Новицкая Л.И.* Амфиаспиды, их стратиграфическое значение и проблема зоогеографических связей // Стратиграфия и фауна нижнедевонских отложений тарейского опорного разреза (Таймыр). СПб.: Недра, 1994. С. 116–123.

*Новицкая Л.И.* О критериях систематической принадлежности чешуй гетеростраков (Agnatha, Heterostraci); нижний девон Сибири // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 68–75.

*Новицкая Л.И.* Висцеральная система палеозойских бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti) и возможные пути перехода к жаберному аппарату челюстноротых позвоночных // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 54–63.

*Новицкая Л.И.* Адаптации к плаванию во внешней морфологии и скелете древнейших позвоночных (Agnatha, Heterostraci) // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 3–13.

*Новицкая Л.И.* Об особенностях современных филогенетических исследований (на примере проблемы происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 3–14.

*Новицкая Л.И.* Подкласс Heterostraci. Гетеростраки // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Новицкая Л.И., зам. ред. Афанасьева О.Б. М.: ГЕОС, 2004. С. 69–207.

*Новицкая Л.И.* Бесчелюстные – древнейшие позвоночные, предшественники рыб // Иктиосфера отечественных вод. 2010. Вып. 9. С. 4–29.

*Новицкая Л.И.* Предшественники рыб, бесчелюстные – начало пути к человеку. М.: ГЕОС, 2015а. 336 с.

*Новицкая Л.И.* Мозг древнейших позвоночных – бесчелюстных (Agnatha: Heterostraci) и человека: сопоставление, выводы // Палеонтол. журн. 2015б. № 1. С. 75–85.

*Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Замечания о кладистическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 102–125.

*Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Тип онтогенеза как критерий в реконструкциях филогенетических отношений низших позвоночных // Палеонтол. журн. 1989. № 1. С. 3–16.

*Обручев Д.В.* Девонские рыбы с реки Курейки // Академику В.А. Обручеву. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 315–330.

*Обручев Д.В.* Остатки *Aspidosteus* n. g. (*Heterostraci*) из верхнего девона р. Ловати // Материалы по девонским рыбам СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 7–22 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 8).

*Обручев Д.В.* Эволюция *Agnatha* // Зоол. журн. 1945. Т. 24. Вып. 5. С. 257–272.

*Обручев Д.В.* Происхождение круглоротых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 20. С. 141–149.

*Обручев Д.В.* Подкласс *Heterostraci* (*Ptersapides*) // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964. С. 45–82.

*Обручев Д.В.* Об эволюции *Heterostraci* // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М.: Наука, 1968. С. 21–28.

*Обручев Д.В.* Современные теории эволюции низших позвоночных // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 130. С. 332–346.

*Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю.* Псаммостеиды (*Agnatha*, *Psammosteidae*) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1965. 256 с.

*Савельев С.В.* Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. М.: ГЭОТАР–МЕД, 2001. 271 с.

*Северцов А.Н.* Общие вопросы эволюции. Собр. соч. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1945. 530 с.

*Северцов А.Н.* Исследования об эволюции низших позвоночных. Собр. соч. Т. 4. М.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 7–198.

*Северцов А.Н.* Главные направления эволюционного процесса. Изд. третье. М.: Изд-во МГУ, 1967. С. 1–139.

*Татаринов Л.П.* Кладистический анализ: морфология и палеонтология в реконструкции филогенетической истории позвоночных // Тр. 27-го Междунар. геол. Конгресса. Палеонтология. Доклады. Т. 2. М., 1984. С. 41–46.

*Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии. М.: Сов. наука, 1947. 540 с.

## REFERENCES

*Afanassieva O.B.* New osteostracans from the Silurian of Severnaya Zemlya Archipelago (Russia) and some problems relating to the parataxonomy of armored agnathans // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. S138–S146.

*Afanassieva O.B., Karatajūtė-Talimaa V.N.* The structure of the exoskeleton of *Timanaspis kossovoii* (Osteostraci, Agnatha) from the Upper Silurian of the Northern Timan // *Geology of the Devonian system. Syktyvkar: Geoprint, 2002.* P. 64–65.

*Allis E.Ph.* The latero-sensory canals and related bones in fishes // *Intern. Monatschr. Anat. und Physiol.* 1904. V. 21. P. 401–503.

*Bardack D., Zangerl R.* First fossil lamprey: a record from the Pennsylvanian of Illinois // *Science.* 1968. V. 162. № 3859. P. 1265–1267.

*Bjerring H.C.* Apertures of craniate olfactory organs // *Acta Zool.* 1989. V. 70. № 2. P. 71–85.

*Blieck A.* A propos d' *Althaspis vimienensis* White (Vértébrés, Agnathes, Heterostracés) du Dévonien inférieur de Vimy-Fresnog (France, P-de-C): Essai sur la repartition géographique et stratigraphique du genre *Althaspis* // *Ann. Soc. Nord.* 1977. V. 97. № 2. P. 115–122.

*Blieck A.* An Early Devonian peak of biodiversity; the case of heterostracan vertebrates // *IGCP 596-SDS Symposium: Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Brussels, Sept. 20–2015).* Gaillac, 2015. P. 16–17 (Strata, Sér. 1: communications. V. 16).

*Blieck A.* Heterostracan vertebrates and the Great Eodevonian Biodiversification Event – an essay // *Palaeobiodiv. and Palaeoenviron.* 2017. V. 97. № 3. P. 375–390.

*Blieck A., Elliott D.K.* Pteraspidomorphs (Vertebrata), the Old Red Sandstone, and the special case of the Brecon Beacons National Park, Wales, U.K. // *Proc. of the Geologists' Assoc.* 2017. V. 128. P. 438–446.

*Blieck A., Elliott D.K., Gagnier P.-Y.* Some questions concerning the phylogenetic relationships of heterostracans, Ordovician to Devonian jawless vertebrates // *Early vertebrates and related problems of evolutionary biology.* Beijing: Sci. Press, 1991. P. 1–17.

*Bockelie T., Fortey R.A.* An early Ordovician vertebrate // *Nature.* 1976. V. 260. № 5546. P. 36–68.

*Broad D.S.* Amphiaspidiformes (Heterostraci) from the Silurian of the Canadian Arctic Archipelago // *Bull. Geol. Surv. Can.* 1973. № 222. P. 35–51.

*Broad D.S., Lenz A.C.* A new Upper Silurian species of *Vernonaspis* (Heterostraci) from Yukon Territory, Canada // *J. Paleontol.* 1972. V. 46. № 3. P. 415–420.

*Brotzen F.* Beiträge zur Vertebratenfauna des Westpodolischen Silurs und Devons. I. *Protaspis arnelli* n. sp. und *Brachipteraspis* n. gen. latissima Zych. // *Arkiv zool.* 1936. V 28. № 22. P. 1–52.

*Bryant W.L.* The fish fauna of Beartooth Butte, Wyoming // *Proc. Amer. Phil. Soc.* 1933. V. 72. № 5. P. 285–314.

*Bystrow A.P.* Zahnstruktur der Crossopterygier // *Acta Zool.* 1939. V. 20. P. 283–338.

*Bystrow A.P.* The microstructure of the dermal armour of the jawless vertebrates from the Silurian and Devonian. Moscow: Acad. Sci. USSR. Berg Mem. 1955. P. 472–523.

*Chang M.-M., Zhang J., Miao D.* A lamprey from the Cretaceous Jehol biota of China // *Nature.* 2006. V. 441. P. 972–974.

*Denison R.H.* The exoskeleton of early Osteostraci // *Fieldiana: Geol.* 1951. V. 11. № 4. P. 197–218.

*Denison R.H.* Early Devonian fishes from Utah. Part. II. Heterostraci // *Fieldiana: Geol.* 1953. V. 11. № 7. P. 291–355.

- Denison R.H.* A review of the habitat of the earliest vertebrates // *Fieldiana: Geol.* 1956. V. 11. № 8. P. 359–457.
- Denison R.H.* Fishes of the Devonian Holland Quarry shale of Ohio // *Fieldiana: Geol.* 1960. V. 11. № 10. P. 555–613.
- Denison R.H.* Feeding mechanisms of Agnatha and early Gnathostomes // *Amer. Zool.* 1961. V. 1. P. 177–181.
- Denison R.H.* New Silurian Heterostraci from southeastern Yukon (with Introduction by H.R. Hovdebo, A.C. Lenz and E.W. Bamber) // *Fieldiana: Geol.* 1963. V. 14. № 7. P. 105–141.
- Denison R.H.* The cyathaspididae a family of Silurian and Devonian jawless vertebrates // *Fieldiana: Geol.* 1964. V. 13. № 5. P. 309–473.
- Denison R.H.* *Cardipeltis* an early Devonian agnathan of the order Heterostraci // *Fieldiana: Geol.* 1966. V. 16. № 4. P. 89–116.
- Denison R.H.* A new Protaspis from the Devonian of Utah, with notes on the classification of Pteraspidae // *Zool. J. Linn. Soc.* 1967. V. 47. № 311. P. 31–37.
- Denison R.H.* Revised classification of Pteraspidae with description of a new form from Wyoming // *Fieldiana: Geol.* 1970. V. 20. № 1. P. 1–41.
- Denison R.H.* Growth and wear of the shield in Pteraspidae (Agnatha) // *Palaeontogr. A.* 1973. Bd 143. № 1/6. P. 1–10.
- Devillers Ch.* Le crâne des poissons // *Traité de zoologie.* Paris, 1958. T. 13. F. 1. P. 551–687.
- Dineley D.L., Loeffler E.J.* Ostracoderm faunas of the Delorme and associated silurodevonian formations N.W.T., Canada // *Palaeontol. Assoc.* 1976. № 18. P. 1–214.
- Donoghue P.C.J., Forey P.L., Aldridge R.J.* Conodont affinity and chordate phylogeny // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 2000. V. 75. P. 191–252.
- Elliott D.K., Blicek A., Gagnier P.-Y.* Ordovician vertebrates // *Advances in Ordovician Geology. Geol. Surv. Canada.* 1991. Paper 90–9. P. 93–106.
- Elliott D.K., Lassiter L.S., Blicek A.* A new species of cyathaspid (Vertebrata: Pteraspidomorhi: Heterostraci) from the Lower Devonian Drake Bay Formation, Prince of Wales Island, Nunavut, Arctic Canada // *Estonian J. Earth Sci.* 2018. V. 67. № 1. P. 88–95.
- Elliott D.K., Shultze H.-P., Blicek A.* A new pteraspid (Agnatha, Heterostraci) from the Lower Devonian Drake Bay Formation, Prince of Wales Island, Nunavut, Arctic Canada, and comments on environmental preferences of pteraspids // *J. Vertebr. Paleontol.* 2015. V. 35 DOI: 10.1080/02724634.2015.1005098.
- Fontaine M.* Formes actuelles des Cyclostomes. Muscles. Système nerveux. Organes des sens // *Traité de Zoologie / Ed. Grassé, P.-P.* Paris, 1958. T. 13. F.1. P. 39–58.
- Forey P.L.* Yet more reflections on agnathan-gnathostome relationships // *J. Vertebr. Paleontol.* 1984. V. 4. № 3. P. 330–343.
- Forey P.L., Janvier P.* Agnathans and the origin of jawed vertebrates // *Nature.* 1993. V. 361. P. 129–134.
- Gagnier P.-Y.* The oldest vertebrate: a 470-million-year-old jawless fish, *Sacabambaspis janvieri*, from the Ordovician of Bolivia // *Nat. Geogr. res.* 1989. V. 5. P. 250–253.
- Gagnier P.-Y., Blicek A., Rodrigo G.* First Ordovician vertebrate from South America // *Geobios.* 1986. V. 19. № 5. P. 629–634.
- Gall J.C., Grauvogel L., Lehman J.P.* Faune du Buntsandstein. V. Les poissons fossiles de la collection Grauvogel // *Gall. Ann. paléontol. (Vertébrés).* 1974. V. 60. № 2. P. 129–147.
- Gardiner B.G.* Certain palaeoniscoid fishes and the evolution of the snout in actinopterygians // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol.* 1963. V. 8. № 6. P. 255–325.
- Gess R.W., Coates M.I., Rubidge B.S.* A lamprey from the Devonian period of South Africa // *Nature.* 2006. V. 443. P. 981–984.

*Gorbman A., Tamarin A.* Pituitary development in cyclostomes compared to higher vertebrates // Pars distalis of the pituitary gland – structure, function and regulation. Amsterdam: Elsevier (Biomedical Division), 1986. P. 3–14.

*Gouget D.* Dicksonosteus, un nouvel Arthrodire du Dévonien du Spitsberg. Rémarques sur le squelette viscéral Dolichothoraci // Problèmes actuels de paléontologie (Évolution des Vertébrés). 1975. № 218. P. 81–100.

*Gross W.* Die Fische des mittleren Old Red des Süd-Livlands // Geol. Paläontol. Abh., N.F. 1930. Bd 22. № 2. P. 123–156.

*Gross W.* Die Fische des baltischen Devons // Palaeontogr. A. 1933. Abt. 79. P. 1–74.

*Gross W.* Die unterdevonischen Fische und Gigantostraken von Overath // Abh. Preuss. Geol. Landesanst. 1933. № 145. P. 41–67.

*Gross W.* Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische // Palaeontogr. A. 1935. Bd 83. № 1. P. 1–60.

*Gross W.* Aufbau des Panzers oberilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // Acta zool. 1961. Bd 42. № 1-2. P. 73–150.

*Gross W.* Drepanaspis gemuendenensis Schlüter // Palaeontogr. A. 1963. Bd 121. P. 133–155.

*Gross W.* Über Thelodontier – Shuppen // Palaeontogr. A. 1967. Bd 127. P. 1–67.

*Halstead Tarlo L.B.* Psammosteiformes (Agnatha) – a review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. I. General Part // Palaeontol. Pol. 1964. № 13. P. 1–135.

*Halstead Tarlo L.B.* Psammosteiformes (Agnatha) – a review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. II. Systematic part // Palaeontol. pol. 1965. № 15. P. 1–168.

*Halstead Tarlo L.B.* The Pattern of vertebrate evolution. Edinburgh: Univ. Press. Biol. 1969. V. 10. 209 p.

*Halstead Tarlo L.B.* The heterostracan fishes // Biol. Rev. 1973a. V. 48. P. 279–332.

*Halstead Tarlo L.B.* Affinities of the Heterostraci (Agnatha) // Biol. J. Linn. Soc. 1973b. V. 5. № 4. P. 339–349.

*Halstead Tarlo L.B., Turner S.* Silurian and Devonian ostracoderms // Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier, 1973. P. 67–79.

*Halstead Tarlo L.B., Whiting H.P.* A new interpretation of the internal anatomy of the Heterostraci (Agnatha) // Nature. 1965. V. 206. № 4980. P. 148–150.

*Heintz A.* Über die ältesten bekannten Wirbeltiere // Naturwiss. 1938. Bd 26. № 4. P. 50–58.

*Heintz A.* Cephalaspida from Downtonian of Norway // Skr. Norske vid. akad. Oslo. Kl. I. 1939. № 5. P. 1–119.

*Heintz A.* The dorsal shield of Psammolepis paradoxa Agassiz // J. Paleontol. Soc. India. 1957. V. 2. P. 153–162.

*Heintz A.* Les organes olfactifs des Heterostraci // Problèmes actuels de Paléontologie. 1962. V. 104. P. 13–29.

*Heintz A.* Phylogenetic aspects of myxinoids // The biology of Myxine. Oslo, 1963. P. 9–21.

*Heintz A.* Some remarks about the structure of the tail in Cephalaspis // Colloq. intern. C.N.R.S. 1967. V. 163. P. 21–35.

*Hennig W.* Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten // Beitr. zur Entomologie. 1953. Bd 3. P. 1–85.

*Hennig W.* Phylogenetic systematics. Urbana. Univ. Press, 1966. 263 p.

*Holmgren N.* Studies on the head in fishes, embryological, morphological and phylogenetical researches. Pt. I. Development of the skull in sharks and rays // Acta zool. 1940. V. 21. P. 51–267.



*Holmgren N.* Studies of the head of fishes. An embryological, morphological and phylogenetical study. Pt.3. The phylogeny of Elasmobranch fishes // *Acta Zool.* 1942. V. 23. P. 129–261.

*Holmgren N.* On two embryos of *Myxine glutinosa* // *Acta Zool.* 1946. V. 27. P. 1–90.

*Isaaks W.A., Little K., Currey J.B., Tarlo L.B.H.* Collagen and a Cellulose-like substance in Fossil Dentine and Bone // *Nature.* 1963. V. 197. P. 192.

*Jaekel O.* Neue Forschungen über das Primordial-Cranium und Gehirn paläozoischer Fische // *Paläontol. Z.* 1926. Bd 8. P. 161–184.

*Janvier P.* The structure of the nasohypophysial complex and the mouth in fossil and extant cyclostomes, with remarks on Amphiaspidiformes // *Zool. scr.* 1974. V. 3. № 3. P. 193–200.

*Janvier P.* Les yeux des Cyclostomes fossiles et le problème de l'origine des Myxinoïdes // *Acta zool.* 1975. V. 56. № 1. P. 1–9.

*Janvier P.* Contribution à la connaissance de la systématique et de l'anatomie du genre *Boreaspis* Stensiö (Agnatha, Cephalaspidomorphi, Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg // *Ann. Paléontol. (Vertébrés).* 1977. T. 63. Fasc. 1. P. 1–32.

*Janvier P.* Les nageoires paires des Osteostracés et la position systématique des Cephalaspidomorpes // *Ann. Paléontol. (Vertébrés).* 1978. T. 64. Fasc. 2. P. 113–142.

*Janvier P.* The phylogeny of Craniata with particular reference to the significance of fossil "agnathans" // *J. Vertebr. Paleontol.* 1981. V. 1. № 2. P. 121–159.

*Janvier P.* Les Céphalaspides du Spitsberg. Cahiers de paléontologie (section vertébrés). Paris: Éditions du CNRS, 1985. P. 1–244.

*Janvier P.* Early vertebrates // *Oxford Monographs on Geology and Geophysics.* Oxford: Clarendon Press, 1996. 364 p.

*Janvier P., Blicek A.* New data on the internal anatomy of the Heterostraci (Agnatha), with general remarks on the phylogeny of the Craniata // *Zool. Scripta.* 1979. V. 8. P. 287–296.

*Jarvik E.* Théories de l'évolution des Vertébrés. Paris: Librairies l'Acad. medicine, 1960. 104 p.

*Jarvik E.* Aspects of vertebrate phylogeny // *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny.* Nobel Symp. 4. Stockholm: Almqvist, Wiksell, 1968. P. 497–527.

*Jarvik E.* Basic Structure and Evolution of Vertebrates. V. 1. London–N.Y.: Acad. Press, 1980. 575 p.

*Johnston S.E.* Structure and development of the sense organs of the lateral canal system of Selachians (*Mustelus canis* and *Squalus acanthias*) // *J. Comparative Neurology.* 2004. V. 28. № 1. P. 1–74.

*Karatajūtė-Talimaa V.* Determination methods for the exoskeletal remains of early vertebrates // *Fossil Record.* 1998. Bd 1. P. 21–52.

*Karatajūtė-Talimaa V.* Lower Devonian (Lochkovian) thelodonts from the October Revolution Island (Severnaya Zemlya Archipelago) // *Geodiversitas.* 2002. V. 24. № 4. P. 791–804.

*Kiaer J.* The Downtonian fauna of Norway. 1. Anaspida. With a geological introduction // *Skr. Norsk. vid. akad.* Oslo. Kl. I. 1924. № 6. 139 p.

*Kiaer J.* The structure of the mouth of the oldest known vertebrates, pteraspids and cephalaspids // *Palaeontogr. A.* 1928. Bd 1. P. 117–134.

*Kiaer J.* *Ctenaspis* a new genus of Cyathaspidian fishes // *Skr. Svalbard og Ishavet.* 1930. V. 33. P. 1–7.

*Kiaer J.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IV. Suborder Cyathaspida // *Skr. Svalbard og Ishavet.* 1932. V. 52. P. 7–26.

*Kiaer J., Heintz A.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. V. Suborder Cyathaspida. Pt.1. Tribe Poraspidei. Family Poraspidae Kiaer // *Skr. Svalbard og Ishavet.* 1935. V. 40. P. 1–138.

*Lankester E.R.* On the discovery of the remains of cephalaspidian fishes in Devonshire and Cornwall; and on the identity of *Steganodictyum*, M'Coy, with genera of those fishes // *Quart. J. Geol. Soc.* 1868. V. 24. P. 546–547.

*Lankester E.R.* A Monograph of the Fishes of the Old Red Sandstone of Britain. Part 1. The Cephalaspidae // *Palaeontogr. Soc.* 1868–1870. P. 1–62.

*Lehman J.P.* L'évolution des Vertébrés inférieurs // *Quelques problèmes.* Paris, 1959. P. 1–188.

*Lindström Th.* On the cranial nerves of the cyclostomes with special reference to *N. trigeminus* // *Acta zool.* 1949. Bd 30. № 3. P. 315–458.

*Liu Y.* Lower Devonian Agnathans of Yunnan and Sichuan // *Vertebr. Palasiat.* 1975. V. 13. № 4. P. 202–216.

*Loeffler E.J., Dineley D.L.* A new species of *Corvaspis* (Agnatha, Heterostraci) from the Upper Silurian to Lower or Middle Devonian of the North-West Territories Canada // *Palaeontology.* 1976. V. 19. № 4. P. 757–766.

*Loeffler E.J., Jones B.* On ostracoderm fauna from the Leopold formation (Silurian to Devonian) of Somerset Island, Nord-West Territories, Canada // *Palaeontol.* 1976. V. 19. № 1. P. 1–15.

*Løvtrup S.* The Phylogeny of the Vertebrata. N. Y.: Wiley, 1977. 330 p.

*Mallatt J.* Early vertebrate evolution: pharyngeal structure and origin of gnathostomes // *J. Zool.* 1984. V. 204. P. 169–183.

*Marinelli W., Strenger A.* Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. I. Lief. *Lampetra fluviatilis* (L.). Wien, 1954. P. 1–80.

*Marinelli W., Strenger A.* Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. II. Lief. *Myxine glutinosa* (L.). Wien, 1956. P. 81–172.

*Marinelli W., Strenger A.* Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. III. Lief. *Squalus acanthias* (L.). Wien, 1959. P. 173–308.

*Märss T., Karatajūtė-Talimaa V.* Ordovician and Lower Silurian thelodonts from Severnaya Zemlya Archipelago // *Geodiversitas.* 2002. V. 24. № 2. P. 381–404.

*Novitskaya L.I.* Les Amphiaspides (Heterostraci) du Dévonien de la Sibérie. Paris: CNRS, Cahiers de Paléontologie, 1971. 130 p.

*Novitskaya L.I.* Liliaspis – ein Poraspid aus dem Unterdevon von Ural und einige Bemerkungen über die Phylogenie der Poraspiden // *Palaeontogr. A.* 1973. Bd 143. P. 25–34.

*Novitskaya L.I.* Sur la structure interne et les liens phylogénétiques des Heterostraci // *Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés).* Colloques intern. du C.N.R.S. 1975. T. 218. P. 31–40.

*Novitskaya L.I.* Critères taxonomiques en classification des Agnathes // *Cybium.* 1977a. V. 1. P. 83–94.

*Novitskaya L.I.* Phylogenetic relations between fossil and recent Agnatha // *J. Palaeontol. Soc. India.* 1977b. V. 20. P. 48–51.

*Novitskaya L.I.* The problem of the relationship between agnathan and gnathostome vertebrates // *Acta Palaeontol. Pol.* 1981. V. 26. № 1. P. 9–18.

*Novitskaya L.I.* Heterostraci: ecology, internal structure, ontogeny // *Fossil fishes as living animals.* V. 1. Tallinn: "Academia", 1992. P. 51–60.

*Novitskaya L.I.* Definitive morphology of palaeozoic agnathans (Heterostraci, Osteostraci) as information on their ontogenetic type and phylogeneric relationships // *Modern Geol.* 1993. V. 18. P. 115–124.

*Novitskaya L.I.* Adaptation for swimming in the external morphology and skeleton of early vertebrates (Agnatha: Heterostraci) // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. № 6. P. 583–592.

*Novitskaya L.I.* Evolution of generic and species diversity in agnathans (Heterostraci: Orders Cyathaspidiformes, Pteraspidiiformes) // *Paleontol. J.* 2007. V. 41. № 3. P. 268–280.

- Novitskaya L.I.* Predecessors of Fishes, Jawless Vertebrates: Beginning of the Way to Man. M.: GEOS, 2015. 336 p.
- Novitskaya L.I., Turner S.* Turinia pagei (Powrie): A new reconstruction of the soft organs of the cephalothorax // Mem. Queensl. Mus. 1998. V. 42. № 2. P. 533–544.
- Ørvig T.* Histologic studies of Placoderms and fossils Elasmobranchs. I. The endoskeleton with remarks on the hard tissues of the lower vertebrates in general // K. Vet. Akad. Arkiv. f. Zool. Ser. 2. 1951. V. 2. № 2. P. 321–454.
- Ørvig T.* The teeth and their hard tissues through the ages // Zool. Rev. 1958a. № 2/3. P. 29–63.
- Ørvig T.* Pycnaspis splendens, new genus, new species, a new ostracoderm from the Upper Ordovician of North America // Proc. U.S. Nat. Mus. 1958b. V. 108. № 3391. P. 1–23.
- Ørvig T.* Notes on some early representatives of the Drepanaspida (Pteraspidomorphi, Heterostraci) // Arkiv för Zoologi. 1961. Bd 12. № 33. P. 515–535.
- Ørvig T.* The dermal skeleton: general considerations // Curr. Probl. Lower Vertebr. Phylogeny. Nobel Sympos. 1968. № 4. P. 373–397.
- Pan J.* New Galeaspids (Agnatha) from the Silurian and Devonian of China. Beijing: Geol. Publ. House, 1992. P. 1–86.
- Pan J., Wang S.T.* New finding of Galeaspidiformes in South China // Acta Palaeontol. Sin. 1980. V. 19. № 1. P. 1–7.
- Pan J., Wang S.T.* New discoveries of Polybranchiaspids from Yunnan Province // Vertebr. Palasiat. 1981. V. 19. № 2. P. 113–121.
- Pan K., Wang S.T., Liu Y.P.* The Lower Devonian Agnatha and Pisces from South China // Professional Papers of Stratigraphy and Paleontology. № 1. Beijing: Geol. Publ. House, 1975. P. 135–169.
- Pander C.H.* Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russischbaltischen Gouvernements. St. Petersburg, 1856. 91 p.
- Pander C.H.* Über die Placodermen des devonischen Systems. St. Petersburg, 1857. P. 1–106.
- Purnell M.A.* Feeding in extinct jawless heterostracan fishes and testing scenarios of early vertebrate evolution // Proc. R. Soc. Lond. B. 2002. V. 269. P. 83–88.
- Repetski J.E.* A fish from the Upper Cambrian of North America // Science. 1978. V. 200. № 4341. P. 529–531.
- Ritchie A.* Phlebolepis elegans Pander, an Upper Silurian thelodont from Oesel, with remarks on the morphology of thelodonts // Curr. Probl. Lower Vertebr. Phylogeny. Nobel Sympos. 1968a. № 4. P. 81–88.
- Ritchie A.* New evidence on Jamoytius kerwoodi White, an important ostracoderm from the Silurian of Lanarkshire // Scot. Paleontol. 1968b. V. 11. № 1. P. 21–39.
- Ritchie A.* Arandaspis prionotolepis, the Southern four-eyed fish // Kadimakara: Extinct Vertebrates of Australia. Victoria: Pioneer Design Studios, 1985. P. 95–106.
- Ritchie A., Gilbert-Tomlinson J.* First Ordovician vertebrates from Southern Hemisphere // Alcheringa, 1977. V. 1. № 3. P. 351–368.
- Romer A.S.* Vertebrate Paleontology. 2 ed. Chicago, 1945. 687 p.
- Sansom I.J., Smith M.P., Smith M.M., Turner P.* The Harding Sandstone revisited – a new look at some old bones // Geobios. 1995. V. 28. № 2. P. 57–60.
- Säve-Söderbergh G.* Notes on the dermal bones of the head in Osteolepis macrolepidotus Ag. and the interpretation of the lateral line system in certain primitive vertebrates // Zool. Bidrag. 1941. V. 20. P. 523–541.
- Sholdice J.A., McMillan D.B.* Pituitary cysts in the sea lamprey of the Great Lakes. Petromyzon marinus // Gen. Comp. Endocr. 1985. V. 57. P. 135–149.
- Smith M.P., Sansom I.J.* The affinity of Anatolepis Bockelie & Fortey // Geobios. 1995. V. 28. № 2. P. 61–63.

*Stensiö E.* On the sensory canals of Pteraspis and Palaeaspis // *Ark. Zool.* 1926. V. 18. P. 1–14.

*Stensiö E.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Fam. Cephalaspidae // *Skr. Svalbard Nordishavet.* 1927. V. 12. P. 1–391.

*Stensiö E.* The Cephalaspids of Great Britain. London: British Museum (Natural History), 1932. 220 p.

*Stensiö E.* Les Cyclostomes fossiles ou ostracodermes // *Traité de Zoologie* / Ed. Grassé P.-P. Paris: Masson, 1958. T. 13. Fasc. 1. P. 173–426.

*Stensiö E.* The brain and the cranial nerves in fossil, lower craniate vertebrates // *Skr. utgitt av Det Norske Videnskaps Akademi i Oslo. I. Mat. Naturv. Klasse, NySerie.* 1963. № 13. 120 p.

*Stensiö E.* Les Cyclostomes fossiles ou ostracodermes // *Traité de Paléontology* / Ed. Piveteau J. Paris: Masson, 1964. T. 1. Fasc. 4. P. 96–385.

*Stensiö E.* The Cyclostomes with special reference to the diphyletic origin of the Petromyzontida and Myxinoidea // *Current Problems in Lower Vertebrate Phylogeny.* Stockholm, 1968. № 4. P. 13–71.

*Tarło L.B.* The Downtonian ostracoderm *Corvaspis kingi* Woodward, with notes on the development of dermal plates in the Heterostraci // *Palaeontology.* 1960. V. 3. P. 217–226.

*Tarło L.B.* Rhinopteraspis cornubica (McCoy) with notes on the classification and evolution of the pteraspids // *Acta Palaeontol. Pol.* 1961. V. 6. № 4. P. 367–402.

*Tarło L.B.* The classification and evolution of heterostraci // *Acta Palaeontol. Pol.* 1962a. V. 7. P. 249–290.

*Tarło L.B.* Lignées évolutives chez les ostracodermes hétéostracés // *Probl. Actuels Paléontol.* 1962b. № 104. P. 31–37.

*Tarło L.B.* Aspidin: the precursor of bone // *Nature.* 1963a. V. 199. P. 46–48.

*Tarło L.B.* The origin of bone (abstr.) // *Off. Nav. Res. Lond. Techn. Rept.* 1963b. P. 22–23.

*Tarło L.B., Tarło B.J.* 1961. Histological sections of the dermal armour of psammosteid ostracodermes // *Proc. Geol. Soc. London.* 1961. P. 161–162.

*Tretjakoff D.* Das periphere Nervensystem des Flussneunauges // *Z. Wiss. Zool.* 1927. Bd 129. P. 359–452.

*Turner S.* Remarks on the early history of chondrichthyans, thelodonts, and some “higher elasmobranchs” // *AAP Hornibrook Symposium, Geological Survey of New Zealand Record.* 1985. V. 9. P. 93–95.

*Turner S.* Monophyly and interrelationships of the Thelodonti // *Early vertebrates and related problems of evolutionary biology.* Beijing: Sci. Press, 1991. P. 87–119.

*Turner S., van der Bruggen W.* The Thelodonti, an important but enigmatic group of Palaeozoic fishes // *Modern Geol.* 1993. V. 18. P. 125–140.

*Voichyshyn V.* The early Devonian armoured agnathans of Podolia, Ukraine // *Palaeontol. Pol.* 2011. № 66. 211 p.

*Wängsjö G.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IX. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen Cephalaspids // *Skr. Norsk. Polarinst.* 1952. № 97. 657 p.

*Watson D.M.S.* A consideration of ostracodermes // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* 1954. V. 238. № 652. P. 1–25.

*Westoll T.S.* A new cephalaspid fish from the Downtonian of Scotland, with notes on the structure and classification of Ostracodermes // *Earth and Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 1947. V. 61. P. 341–357.

*Westoll T.S.* The functional approach to some palaeontological problems // *Proc. XVI Intern. Congr. Zool. Washington,* 1963. V. 3. P. 273–277.

---

*White E.I.* The ostracoderm *Pteraspis* Kner and the relationships of the agnathous vertebrates // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* 1935. V. 225. № 527. P. 381–457.

*White E.I.* Australian arthrodiroids // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) (Geol.)*. 1952. V. 1. P. 249–304.

*White E.I.* The Old Red Sandstone of Brown Clee Hill and the adjacent area. II. Palaeontology // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) (Geol.)*. 1961. V. 5. P. 243–310.

*White E.I.* Form and growth in Belgicaspis (Heterostraci) // *Palaeontogr. A.* 1973. Bd 143. № 1/6. P. 11–24.

*Wills L.J.* Rare and new ostracoderm fishes from the Downtonian of Shropshire // *Earth and Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 1933. V. 58. P. 427–447.

*Wilson M.V.H., Coldwell M.W.* New Silurian and Devonian fork-tailed “thelodonts” are jawless vertebrates with stomachs and deep bodies // *Nature.* 1993. V. 361. P. 442–444.

*Zych W.* Fauna ryb dewonu i downtonu Podola. Pteraspidomorphi: Heterostraci // *Cześć 1A. Lwów.* 1931. P. 1–91.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ . . . . .	3
AGNATNA. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ . . . . .	6
Общая характеристика . . . . .	6
ЭКЗОСКЕЛЕТ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ . . . . .	10
Об исследовательских задачах, решаемых на материале по экзоскелету . . . . .	10
Diplorhina. Двуноздревые . . . . .	12
Heterostraci. Гетеростраки . . . . .	13
Общие сведения . . . . .	13
Внешнее строение . . . . .	13
Среда обитания . . . . .	16
Пластинки панциря . . . . .	19
Cyathaspidiformes. Циатаспиды . . . . .	19
Отклонения от нормы в морфогенезе пластинок панциря . . . . .	25
Amphiaspidiformes. Амфиаспиды . . . . .	27
Pteraspidoformes. Птераспиды . . . . .	43
Psammosteiformes. Псаммостеиды . . . . .	61
Микростроение панциря гетеростраков . . . . .	66
Diplorhina, двуноздревые . . . . .	66
Cyathaspidiformes. Циатаспиды . . . . .	66
Amphiaspidiformes. Амфиаспиды . . . . .	72
Pteraspidoformes. Птераспиды . . . . .	84
Psammosteiformes. Псаммостеиды . . . . .	88
Сейсмочувствительная система гетеростраков (Heterostraci) . . . . .	104
Cyathaspidiformes. Циатаспиды . . . . .	105
Amphiaspidiformes. Амфиаспиды . . . . .	117
Pteraspidoformes. Птераспиды . . . . .	127
Филогенетические связи между отрядами гетеростраков . . . . .	137
ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ . . . . .	144
Эндоскелет . . . . .	145
Эндокраний . . . . .	147
Diplorhina (двуноздревые): Heterostraci . . . . .	147
Этмоидный отдел . . . . .	147
Орбито-темпоральный отдел . . . . .	153
Отический отдел . . . . .	154
Окципитальный отдел . . . . .	154
Обонятельный аппарат. Heterostraci, Osteostraci . . . . .	158
Интерпретация обонятельной области гетеростраков по схеме строения миксин . . . . .	158
Результаты сравнительно-морфологических исследований обонятельной области гетеростраков и акул . . . . .	169
О строении обонятельного аппарата (назогипофизного комплекса) у одноноздревых бесчелюстных. Monorhina: Osteostraci . . . . .	171
Головной мозг и краниальные нервы . . . . .	175
Головной мозг двуноздревых бесчелюстных Heterostraci . . . . .	176
Краниальные нервы. Heterostraci . . . . .	182
О строении мозга у одноноздревых бесчелюстных. Osteostraci . . . . .	187
Реконструкции онтогенеза палеозойских бесчелюстных. Osteostraci. Heterostraci . . . . .	191

---

Висцеральная система двуноздревых бесчелюстных.	
Heterostraci, Thelodonti . . . . .	202
Морфология висцеральной системы бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti) . . . . .	202
Гомологизация жаберных мешков и жаберных дуг . . . . .	208
Об особенностях строения жаберных мешков Heterostraci . . . . .	212
Реконструкция перехода от висцеральной системы агнат (Agnatha) к висцеральной системе гнатостом (Gnathostomata) . . . . .	215
РАННИЕ ЭТАПЫ ДИВЕРГЕНТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ (от морфо-эволюционного уровня бесчелюстных) . . . . .	219
Osteostraci – предполагаемая сестринская группа для Gnathostomata . . . . .	221
Гипотеза миоптеригий, основные выводы . . . . .	233
ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛЮСТНОРОТЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ . . . . .	235
Двуноздревые бесчелюстные – исходный уровень формирования Gnathostomata . . . . .	235
ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .	246
ЛИТЕРАТУРА . . . . .	251
REFERENCES . . . . .	254

*Научное издание*

Л. И. Новицкая

**Морфология бесчелюстных –  
базовый уровень дивергентной эволюции позвоночных**

Верстка – Н. С. Орлов

Обложка – М.К. Емельянова

Издатель – Российская академия наук

Публикуется в авторской редакции

Подписано в печать 26.10.2023.

Формат 70x100/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times.

Уч.-изд. л. 15,54. Усл.-печ. л. 18,96. Заказ № 3168.1. Тираж 300 экз.

Издается по решению Научно-издательского совета  
Российской академии наук (НИСО РАН) от 31.03.2023 г.  
и распространяется бесплатно

Отпечатано в типографии ООО «Принт».  
426035, г. Ижевск, ул. Тимирязева, 5.