

Л. И. НОВИЦКАЯ

РОСТРО-НАЗАЛЬНАЯ ОБЛАСТЬ ГЕТЕРОСТРАК

(Представлено академиком В. В. Меннером 15 II 1972)

Внутреннее строение гетеростраков во многом определяет решение вопроса о происхождении циклостомной (миксинны) и гнатостомной ветвей позвоночных. Между тем фактический материал по анатомии гетеростраков немногочислен, а его интерпретация неоднозначна. Это имеет следствием разнообразие филогенетических построений, рассматривающих гетеростраков в качестве: 1) ветви бесчелюстных, не давшей потомков (¹⁻⁴, ⁹), 2) предков миксин (⁵, ⁶), 3) исходной группы для челюстноротых (⁷, ⁸).

В объяснении внутренних структур гетеростраков наибольшие разногласия вызывает росто-назальная область. Как полагает Э. Стеншё (⁵, ⁶), дорсальная часть росто гетерострака имеет краниальное происхождение (этмоид), как у миксин. Это — одна из основных причин включения гетеростраков в миксиноидную группу бесчелюстных, противопоставляемую цефаласпидоморфной. Ростр последних имеет висцеральное происхождение. Развивая мысль о принадлежности гетеростраков к миксиноидной группе, Э. Стеншё предполагает существование у них преназального синуса, гомологичного носовой трубке миксин. Синус должен располагаться над ротовой полостью и отделяться от нее гипотетической палатосубназальной пластинкой, образованной слиянием эпитрематических частей премандибулярных висцеральных дуг. Как и у миксин, использующих носовую трубку для дыхания, синус должен открываться на переднем конце головы назо-гипофизарным отверстием и соединяться с глоткой посредством ductus naso-pharyngeus.

Существование у гетеростраков преназального синуса и палатосубназальной пластинки весьма спорно. Как показали Л. Тарло (⁸) и А. Гейнц (⁹), такому допущению противоречит отсутствие места для этих структур между восходящей пластинкой росто и оральными пластинками, отсутствие следов палатосубназальной пластинки и несоответствие между непарностью синусу и двураздельной формой ноздри.

Изложенные выводы основаны преимущественно на морфологии птераспид и циатаспид. Нами исследована росто-назальная область амфиаспид (отряд Amphiaspidiformes, ранний девон Сибири). Особый интерес представляет ее строение у форм с преспиракулярными отверстиями и у форм с ротовой трубкой.

В результате тщательной препаровки орбитальной области praespigascula обнаружены у семи родов амфиаспид. Они расположены на дорсальной стороне панциря латерально от орбит и имеют довольно крупные размеры. Их описание опубликовано ранее (¹⁰, ¹¹). Присутствие praespigascula означает, что гетеростраки обладали нормально функционирующими преспиракулярными жаберными мешками, что первой дугой, несущей жабры (заднюю полужабру), являлась премандибулярная дуга и что ротовая полость представляла собой только инвагинацию стомодеума и не включала премандибулярное жаберное отделение. Этими чертами амфиаспиды сходны с остеостраками, что свидетельствует о значительно меньшем дивергентном разрыве между ними и гетеростраками, чем это предполагает дифилетическая гипотеза. Как явствует из по-

ложения преспиракулярных отверстий, премандибулярные висцеральные дуги амфиаспид участвовали в формировании дорсальной части ростра и должны были сливаться с латеральной областью этмоида. В этом отношении поведение премандибулярных дуг амфиаспид совершенно отлично от характерного для циклостом. На границе висцеральной и краниальной части скелета головы циклостом лежит наружное отверстие назо-гипофизарной полости (= экстрацефалическое пространство, по Э. Стеншё), дорсальное у цефаласпидоморф, терминальное или субтерминальное у миксин, в зависимости от степени разрастания постгипофизарной складки. На дорсальной стороне гетерострак такое отверстие отсутствует. Материал по амфиаспидам показывает, что, по крайней мере у форм с *praespiracula*, его не было вообще. Это доказывается положением носовых капсул, не сливающихся вперед в общий носовой ход, а расходящихся антеролатерально (*Olbiaspis*). Кроме того, образование преназального синуса, а следовательно, и назо-гипофизарного отверстия невозможно морфогенетически, поскольку эпитрематические части висцеральных дуг, формирующие, по схеме Э. Стеншё, дно синуса, использовались у амфиаспид в дорсальной части ростра.

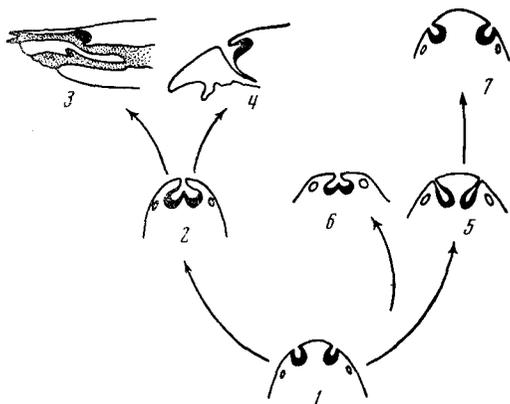


Рис. 1. Схема преобразований ольфакторных органов в эволюции циклостом (слева) и гнатостом (справа): 1 — строение ольфакторного органа анцестральной группы, 2 — доспециализационная стадия в развитии циклостом (назо-гипофизарный мешок не сдвинут назад и открывается терминально), 3 — носовой орган миксин, 4 — цефаласпидоморфный тип носового органа (цефаласпиды, аваспиды, миноги), 5 — строение носового органа на ранних стадиях эволюции гнатостом и у гетерострак типа *Olbiaspis*, 6 — циклостомный аппарат у гетерострак (*Hibernaspis*), 7 — гнатостомы

Морфология переднего конца головы гетерострак с *praespiracula* обуславливает принципиальные различия между ними и миксинами в механизме дыхания. Последний является важнейшей чертой морфо-физиологической характеристики миксин. Его специфика такова: вся необходимая для дыхания вода поступает через непарную ноздрю в своеобразную носовую трубку, откуда по *ductus naso-pharyngeus* идет в глотку и движениями вельюма отгоняется к жаберным мешкам, омыв которые, выбрасывается через жаберные отверстия. У гетерострак с *praespiracula* вода для дыхания втягивалась через них непосредственно в ротовую полость, откуда поступала в глотку, к жаберным мешкам, и затем выбрасывалась через задние брахиальные отверстия. Этот механизм дыхания весьма близок к существующему у скатов, сходных с амфиаспидами относительно размерами спиракулярных отверстий и их положением над постеро-латеральными углами ротовой полости.

Приведенные данные по анатомии амфиаспид с *praespiracula* свидетельствуют об отсутствии у них назо-гипофизарного отверстия. Это означает, что в их онтогенезе не было разрастания постгипофизарной складки, т. е. он проходил не по типу циклостом.

Сходство с циклостомами имеют ольфакторные органы амфиаспид с ротовой трубкой. Носовые капсулы найдены у *Hibernaspis* (11). Они небольшие, помещаются у переднего конца головы между орбитами, впереди соединяются в короткой, узкий носовой ход (рис. 1, 6). В работах Э. Стеншё (5, 6) ротовая трубка амфиаспид интерпретируется как крайняя степень

развития преназального синуса, функционально заместившего ротовое отверстие. Однако, если допустить, что такое замещение происходило, то возникшая структура была бы принципиально другой, сравнительно с существующей в ростральной области у миксин. Развивая миксиноидный вариант, можно предположить, что носовой ход *Hibernaspis* отделялся от ротовой полости (как у миксин). Но это маловероятно, так как малые размеры делают его непригодным для снабжения бронхиальной системы водой. Поэтому нет оснований считать, что он соединялся с глоткой. Как и в предыдущем случае, здесь трудно говорить о специализации в миксиноидном направлении.

Положение, наблюдаемое у *Hibernaspis*, может иметь, повидимому, два объяснения. 1) Развитие переднего конца головы остановилось на одной из начальных стадий онтогенеза цефаласпидоморф, а именно, на стадии, когда поздря еще не заняла дорсальное положение и открывается терминально. В этом случае носовой ход и капсулы *Hibernaspis* могут соответствовать назо-гипофизарному мешку цефаласпидоморф. Но это допущение требует дополнительных гипотетических построений, касающихся дальнейших преобразований постгипофизарной складки и гомологизации ольфакторного органа *Hibernaspis* и цефаласпидоморф. В частности, сомнительна связь носовой полости *Hibernaspis* с гипофизом. 2) Более вероятно, что у *Hibernaspis* развитие ольфакторного аппарата остановилось на стадии, когда носовые капсулы слились в общий ход, но связь с гипофизом еще не осуществилась. Возможность подобной стадии подтверждается данными по эмбриогенезу циклостом (12). В этом случае организация ольфакторного органа рассматриваемых гетерострак занимает промежуточное положение между ранними стадиями развития примитивных цефаласпидоморф (общий носовой ход) и гнатостом (отсутствие связи с гипофизом).

Таким образом, ростро-назальная область амфиаспид не дает оснований для вывода о существовании у них миксиноидной специализации. Последней противоречит присутствие висцеральных составляющих в дорсальной части ростра и морфология ольфакторного органа. Этот вывод согласуется с мнением, полученным по циатаспидам и птераспидам, о невозможности включения гетерострак в миксиноидную линию развитых позвоночных (1-4, 8, 9).

Материал по амфиаспидам свидетельствует о существовании у гетерострак двух основных типов ольфакторных органов: в первом носовые капсулы сливаются в общий ход, во втором — не сливаются. Поэтому следует подчеркнуть, что разделение бесчелюстных на классы *Monorhina* и *Diplorhina*, основанное на строении носового органа, неправомерно, на что уже указывали А. Н. Северцов (12) и Э. Стеншё (6), исходя из эмбриогенеза головы современных циклостом.

Нами сделана попытка установить место ольфакторных органов гетерострак в эволюции обонятельного аппарата позвоночных (рис. 1). В качестве исходного представляется аппарат в виде двух неглубоких носовых мешков на переднем конце головы. Такое строение делает возможным как дальнейшее слияние мешков (линия циклостом), так и их раздвижение (линия гнатостом). В эволюции циклостом, по-видимому, имеет место стадия, на которой назо-гипофизарный мешок открывается терминально. Дальнейшее развитие идет дивергентно: у цефаласпидоморф — путем формирования висцерального ростра, у миксин — путем разрастания этмоидной области. Строение ольфакторных органов древнейших гнатостом представляется таким же, как у гетерострак типа *Olbiaspis*. Последующая эволюция носового аппарата гнатостом направлена к большему раздвижению капсул. Вместе с тем у части гетерострак имело место слияние носовых капсул, осуществлявшееся параллельно циклостомной линии развития позвоночных. Строение носового органа таких гетерострак, видимо, соответствует начальному этапу его формирования у циклостом, предшест-

вующему специализации как в цефаласпидоморфном, так и в миксиноидном направлении.

Итак, новые находки показывают, что нижнедевонские гетеростраки не обладали устойчивым планом строения (ольфакторные органы, брахиальная система). Это говорит о значительной примитивности древнейших групп, дающей возможности для эволюции в направлении как гнатостомности, так и циклостомности. Не имея возможности останавливаться здесь на проблеме происхождения челюстноротых, отметим лишь сходство их примитивных представителей, акуловых рыб, с гетеростраками в дыхательной системе (жаберные мешки) и положении ноздрей на вентральной стороне ростра (у остальных рыб они обычно открываются по бокам головы). В комплексе с другими архаичными чертами в строении эластобранхий — крупными *springacula*, остатками плакоидных чешуй — эти признаки могут расцениваться как унаследованные от древнейших гетеростраков, развивавшихся в сторону расчленения жаберных дуг.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР
Москва

Поступило
4 II 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. I. White, *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, **225**, 381 (1935). ² Д. В. Обручев, *Зоол. журн.*, **24**, 5, 257 (1945). ³ Д. В. Обручев, В сборн. *Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных*, М., 1968, стр. 21. ⁴ П. П. Баллабай, *Зоол. журн.*, **35**, 6, 874 (1956). ⁵ E. A. Stensiö, *Traité de paléontologie*, **4**, 1, Paris, 1964. ⁶ E. A. Stensiö, In: *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, Proc. of the Fourth Nobel Symp.*, Stockholm, 1968, p. 13. ⁷ J. Kiaer, *Skr. norske Vidensk. Mat. Nat. Kl.*, **6**, 1 (1924). ⁸ L. B. Tarlo, *Acta palaeontol. polon.*, **6**, № 4, 367 (1961). ⁹ A. Heintz, In: *Problèmes actuels de Paléontologie*, № 104, Paris, 1962, p. 13. ¹⁰ Л. И. Новицкая, В сборн. *Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных*, М., 1968, стр. 43. ¹¹ L. Novitskaya, *Cahiers de Paléont.* 1971, p. 1. ¹² А. Н. Северцов, *Собр. соч.*, **4**, Изд. АН СССР, 1948. ¹³ R. H. Denison, *Fieldiana, Geol.*, **13**, 309 (1964).