УДК 56.01:567.2.3

Бесчелюстные (Agnatha) как древнейшие позвоночные: основные результаты исследований

Л.И. Новицкая

Палеонтологический институт РАН, Москва

Выделены и комментируются некоторые из наиболее важных результатов, полученных за время изучения бесчелюстных позвоночных (Agnatha). Рассмотрено значение данных о внутреннем строении бесчелюстных для исследования проблемы филогенетических связей Agnatha, Gnathostomata и Cyclostomata. Показано, что следы развития позвоночных в направлениях Gnathostomata и Cyclostomata прослеживаются от палеозоя до современности.

Ключевые слова: Бесчелюстные, экзоскелет, внутреннее строение, филогенетические связи.

Поводом для написания этой статьи послужили близкие по времени юбилеи — 75-летие Палеонтологического института РАН, широко отмечавшееся палеонтологами, биологами и геологами в конце 2005 г. и многочисленные юбилеи сотрудников института, приходящиеся на 2006 г.. Группу юбиляров, как и институт в целом, возглавляет Алексей Юрьевич Розанов, которому посвящается эта книга. Целью статьи является краткий обзор основных результатов исследований древнейших позвоночных (бесчелюстных), полученных к настоящему времени. Поскольку бесчелюстные это — часть позвоночных, в начале статьи — несколько слов о значении позвоночных в эволюции биосферы.

Позвоночные представлены огромным разнообразием современных и ископаемых таксонов, так или иначе связанных филогенетически. Среди известных групп животных позвоночные приобрели совершенно уникальные особенности: наиболее продвинутая их часть — гоминиды (Hominidae) способны к быстрому, очень эффективному, влиянию на состояние биосферы и к сверхбыстрому искусственному ее уничтожению (рис.1). Этими возможностями определяется исключительность значения позвоночных в глобальном биоценозе. Этим же определяется особый интерес к исследованию становления и развития позвоночных, как части биосферы.

На рисунке 1, который, пользуясь юбилейным назначением статьи, я позволила себе сделать не совсем серьезным, видно, что в современной фауне позвоночные представлены круглоротыми (Cyclostomata) и челюстноротыми (Gnathostomata). В качестве круглоротых систематиками объединяются две небольшие группы рыб — миноги и миксины. Челюстноротые, символически показанные на рисунке 1 в виде дерева, составляют все остальное разнообразие позвоночных. Историческое значение бесчелюстных (Agnatha)

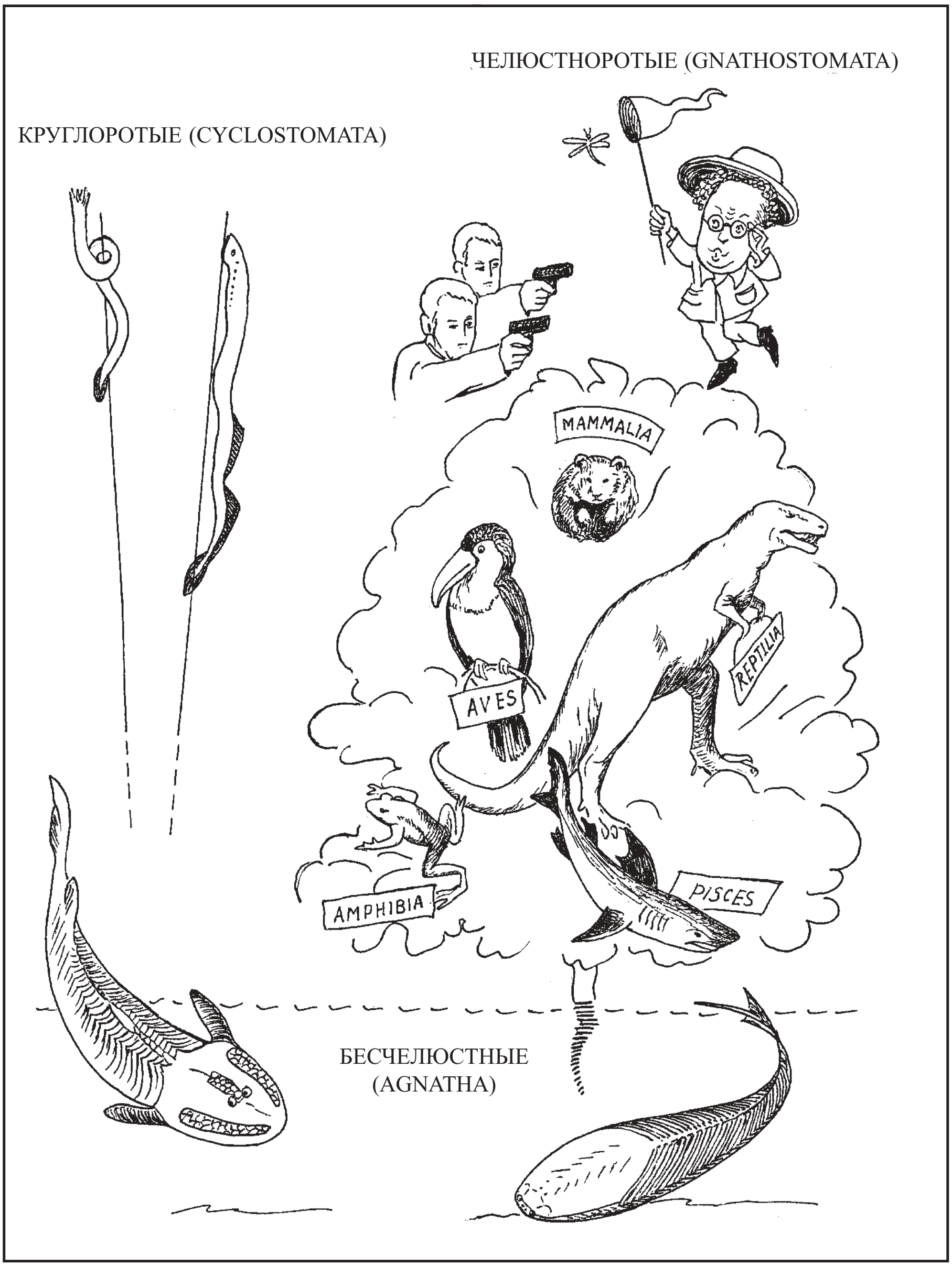

Рис. 1. Схема соотношения бесчелюстных, круглоротых и челюстноротых в эволюции позвоночных.
Бесчелюстные (Agnatha) показаны в нижнем горизонтальном ряду: слева — остеострак (Osteostraci, Monorhina), справа — один из ордовикских гетеростраков (Heterostraci, Diplorhina. По Gagnier, 1989). Круглоротые (Cyclostomata): слева — миксины, справа — миноги. Челюстноротые (Gnathostomata) символически показаны в виде дерева. Все фигуры на рис.1 имеют только иллюстративное значение и не несут филогенетической нагрузки.

в том, что они образуют древнейший морфологический уровень в эволюции позвоночных, внутри которого уже реализовались основные признаки организации такой, как у низших челюстноротых, и такой, как у круглоротых.

Палеонтологически документированная история позвоночных, открывающаяся бесчелюстными, продолжается уже около 470 миллионов лет (Gagnier, 1989). Древнейшие — кембрийские и ордовикские — находки бесчелюстных отнесены к гетеростракам (Heterostraci) (Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977; Gagnier, 1989). В системе бесчелюстных гетеростраки оцениваются во многих исследованиях как одна из наиболее крупных групп (подклассов), имеющих фундаментальное сходство с челюстноротыми позвоночными (Новицкая, 1983, 2002, 2004; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986; Novitskaya, Turner, 1998; и др.)

В истории изучения бесчелюстных, длящейся уже более 170 лет, нельзя не отметить несколько дат, связанных с введением терминов, определяющих содержание групп. Впервые семейство бесчелюстных — Cephalaspides было выделено Л. Агассизом (Agassiz, 1833) и помещено им среди ганоидных рыб. Е. Ланкестером (Lankester, 1868) это семейство было разделено на остеостраков (Osteostraci) и гетеростраков (Heterostraci) на основе гистологических различий экзоскелета. Само название «Agnatha» — бесчелюстные предложено Э. Копом в 1889 г. (Cope, 1889). Библиографические сведения о хорошо изученных группах бесчелюстных даны в списках литературы к разделам о телодонтах, гетеростраках и остеостраках в книге «Бесчелюстные и древние рыбы» (2004: авторы разделов, в порядке их перечисления, В.Н. Каратаюте-Талимаа и Т.Мярсс; Л.И.Новицкая; О.Б. Афанасьева). Сведения о крупной группе галеаспид (Galeaspida) и проблемах, связанных с интерпретацией их строения, содержится в ряде публикаций: Liu Yu-hai (Liu Yuhai) 1965, 1975; Pan Jiang, Wang Shi-tao, 1980; Pan Jiang, Wang Shitao, 1981; Pan Jiang (P'an Kiang), 1984, 1988a; и др. Сравнительно с названными группами бесчелюстных, менее изучены немногочисленные и редко встречающиеся анаспиды (Anaspida) (Обручев, 1964).

Главным объектом непосредственного исследования бесчелюстных был и в значительной мере остается экзоскелет. Среди множества результатов, полученных по экзоскелету за время изучения агнат, к наиболее важным (в фундаментальном и прикладном значении) можно отнести следующие: описание крупных «фаун» бесчелюстных; создание реконструкций внешнего облика; выводы об основных жизнеобеспечивающих адаптациях; результаты исследования сейсмосенсорных систем, непосредственно связанных с экзоскелетом; выяснение строения экзоскелета и направлений его эволюции; использование признаков строения экзоскелета в разработке системы агнат; использование экзоскелета агнат в стратиграфии.

Фауны бесчелюстных. Одним из результатов длительного изучения бесчелюстных является накопление огромных коллекционных материалов, сосредоточенных, главным образом, в крупных палеонтологических музеях мира. Среди этих материалов привлекают внимание сообщества бесчелюстных, найденных на территориях ряда стран и условно называемых «фаунами». Это — английская фауна, шпицбергенская, канадская, подольская, сибирская, китайская и другие. Информация о таких фаунах, обычно эндемичных, не только существенно расширяет данные о морфологическом разнообразии бесчелюстных и иногда об их экологии, но и дает фактический материал для реконструкций палеобассейнов. С учетом систематического состава фаун бесчелюстных могут решаться вопросы о связях между бассейнами. Например, сопоставление платформенной и Таймырской ассоциаций в раннедевонской фауне сибирских амфиаспид (Heterostraci: отряд Amphiaspidiformes) показало присутствие в этих ассоциациях только двух общих видов. Из них лишь один (*Argyriaspis tcherkesovae*) известен достаточно для его уверенной идентификации (рис. 2, фиг. 10, 9). На фоне большого таксономического разнообра-

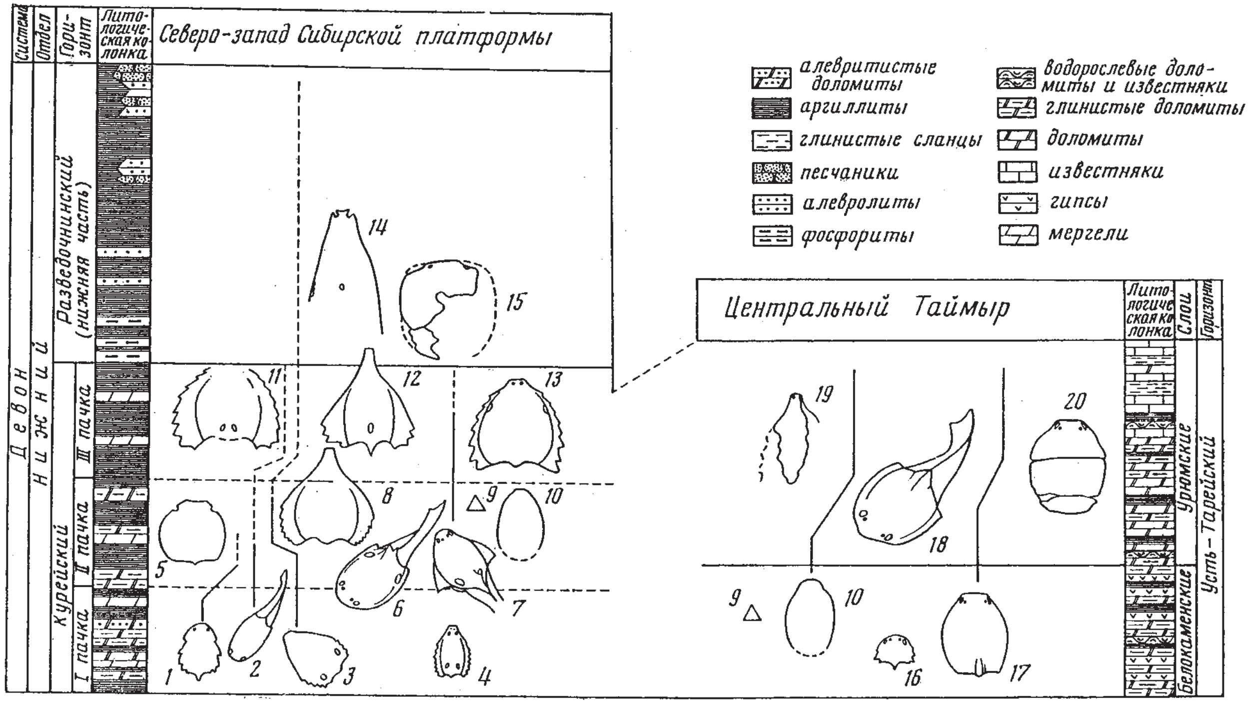

Рис.2. Схема распределения амфиаспид (отряд Amphiaspidiformes) в нижнем девоне северо-запада Сибирской платформы и Таймыра (Новицкая, 1976). Условные обозначения: *1 — Aphataspis kiaeri* Obruchev, *2 — Putoranaspis prima* Obr., *3 — Gerronaspis dentata* (Obr.), *4 — Kureykaspis salebrosa* Novitskaya, *5 — Siberiaspis plana* Obr., *6 — Olbiaspis coalescens* Obr., *7 — Angaraspis urvantzevi* Obr., *8 — Lecaniaspis lata* Novitskaya, *9 — Gunaspis orientalis* Bystrow (вид известен только по небольшому фрагменту скульптуры), *10 — Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya, *11 — Edaphaspis bystrowi* Novitskaya, *12 — Eglonaspis rostrata* Obr., *13 — Hibernaspis macrolepis* Obr., *14 — Pelurgaspis macrorhyncha* Obr., *15 — Amphiaspis argos* Obr., *16 — Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya, *17 — Tareyaspis venusta* Novitskaya, *18 — Gabreyaspis tarda* Novitskaya, *19 — Empedaspis inermis* Novitskaya, *20 — Pelaspis teres* Novitskaya.

зия обеих ассоциаций редкость общих таксонов в территориально близких бассейнах может служить показателем затрудненности связи между ними.

Реконструкции внешнего облика. По экзоскелету сделаны реконструкции внешнего вида бесчелюстных: гетеростраков, остеостраков, телодонтов (включая фуркакаудид), анаспид, галеаспид и др. У галеаспид реконструированы, насколько известно, только головотуловищные щиты. Исключительно интересны реконструкции древнейших ордовикских гетеростраков — *Arandaspis*, найденного в Австралии (Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977) и *Sacabambaspis*, найденного в Южной Америке (Боливия) (Gagnier, 1989). За последние годы открыты и реконструированы фуркакаудиды (отряд Furcacaudiformes), обладавшие необычным вилкообразным хвостовым плавником и чешуйным покровом телодонтного типа (Pellerin, Wilson, 1995; Wilson, Caldwell, 1998; Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). Создание реконструкций прижизненного облика бесчелюстных, послуживших морфологической базой для эволюции, сформировавшей всех остальных позвоночных животных, населявших и населяющих Землю, важно не только в популяризационном аспекте. Хотя и это тоже очень важно, поскольку бесчелюстные остаются практически неизвестными основной массе читателей, проявляющих всё больший интерес к палеонтологии. Значение реконструкций бесчелюстных состоит также в том, что они дают основу для выводов о важнейших жизнеобеспечивавших адаптациях к движению, защите, питанию на раннем этапе эволюции позвоночных.

Адаптации к движению. Если значение экзоскелета (во многих группах — панциря), как приспособления к защите, не нуждается в пояснениях, то его значение как гидродинамической адаптации не столь очевидно. У бесчелюстных, не имевших парных плавников (Heterostraci, некоторые Octeostraci), т.е. представлявших доплавниковую стадию в эволюции первичноводных позвоночных, характер движения определялся конструкцией панциря. Его выпуклая вентральная пластинка у гетеростраков создавала, при движении животного вперед, силу, направленную вверх и обеспечивавшую отрыв от дна; прекращение работы хвостового плавника (движителя) вызывало опускание на дно (Алеев, 1963; Новицкая, 2000). В этих выводах использованы результаты экспериментальных исследований моделей гетеростраков в аэродинамических трубах (Kermack, 1943: *Pteraspis*) и в гидродинамических каналах (Алеев, Новицкая, 1983: амфиаспиды). Другие адаптации лежат в основе движения остеостраков цефаласпис-подобного типа. Их довольно длительное планирование в воде, осуществлялось за счет формы панциря, имевшего уплощенную вентральную поверхность, дополнявшуюся площадью его боковых расширений — «рогов» (т.е. имелась значительная несущая плоскость). Относительно большая подвижность и маневренность этих животных обеспечивалась действием грудных плавников и хорошо развитой мускулатурой гибкого туловищного отдела (Афанасьева, 2004). По-видимому, относительно большая маневренность была свойственна бесчелюстным с рыбообразной формой тела, не имевшим панциря (телодонты типа *Phlebolespis*, фуркакаудиды, Anaspida). Очень интересна сделанная М. Колдуэллом реконструкция плавающих фуркакаудид (Furcacaudiformes), хвостовой отдел которых во время движения изгибается почти на 90° по отношению к туловищному (Wilson, Coldwell, 1998, fig.10). В целом, в эволюции бесчелюстных есть проявления тенденции к совершенствованию движения, но, насколько можно судить по известным данным, у бесчелюстных приспособления к движению (дорсомедиальные гребни, латеральная кайма, корнуальные пластинки гетеростраков; своеобразные грудные и дорсальный «плавники» анаспид и др.) были еще малоэффективными. Можно предполагать, что они, во всяком случае дорсомедиальные гребни гетеростраков, формировались в результате других морфогенезов, сравнительно с плавниками рыб (Новицкая, 2000). У бесчелюстных, обладавших парными плавниками (хорошо исследованными у Osteosraci), это были аутоморфные образования, лишь функционально отчасти сопоставимые с плавниками рыб.

Представления о способах питания бесчелюстных противоречивы. Находки пластинок ротового аппарата крайне редки. У гетеростраков (птераспид) известны ротовые пластинки удлиненные и узкие, помещавшиеся в складках кожи и, по-видимому, действовавшие как совок. У псаммостеид известны короткие утолщенные ротовые пластинки, которые могли служить для раздавливания тонких раковин. Возможно, у многих бесчелюстных, в том числе у остеостраков, во время питания пищевые частицы отцеживались из воды, втягивавшейся в ротовую полость (Афанасьева, 2004; Новицкая, 2004).

Сейсмосенсорная система. Экзоскелет является единственным источником информации о сейсмосенсорной системе бесчелюстных. Как и у рыб, она обеспечивала ориентацию в воде. Исследования показали существенные вариации в ее строении в различных группах и внутри групп. Реконструирование сейсмосенсорной системы затруднено у бесчелюстных, имевших экзоскелет в виде отдельных чешуй (Thelodonti) или мелких пластинок и чешуй (Anaspida). Тем не менее, у телодонтов, известных по целым экземплярам, расположение каналов реконструировано (Мярсс, 1979). Каналы помещались, по-видимому, в коже, под чешуйным покровом; поры, которыми они открывались наружу, расположены на поверхности чешуй или между ними (Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). Наиболее полно изучена сейсмосенсорная система в крупных подклассах агнат – Heterostarci, Osteostraci. У гетеростраков она состояла из каналов в среднем слое панциря или борозд на его поверхности, иногда присутствовали те и другие (некоторые из Cyathspidiformes, Amphiaspidiformes). Хорошо развитая сейсмосенсорная система компенсировала слабое зрение этих агнат. У высокоспециализированных, слепых, гетеростраков сейсмосенсорные борозды были единственным средством ориентации (Amphiaspidiformes: *Eglonaspis, Lecaniaspis*) (Новицкая, 1983, 1986). У Osteostraci система боковой линии имела вид борозд на поверхности панциря или «сенсорных» бугорков, или гребешков (Афанасьева, 2004). В системе борозд отсутствовали супраорбитальные каналы, как у миног (Новицкая, 1983). В панцире остеостраков развита сложная система интерареальных (слизевых, сенсорных) каналов (Stensio, 1927, 1932; Denison, 1951; Gross, 1961; Обручев, 1964; Афанасьева, 1991; и др.). Дорсальное и латеральные поля, свойственные этой группе бесчелюстных, объясняются различно, в том числе как связанные с системой боковой линии особые органы чувств (Watson, 1954; Обручев, 1964). Очень своеобразное варьирующее расположение сейсмосенсорных каналов реконструировано у галеаспид (Galeaspids, Polybranchiaspids, по Liu Yuhai, 1975; Galeaspiformes, по Pan Jiang, Wang Shi-tao, 1980; Polybranchiaspids, по Pan Jiang, Wang Shitao, 1981; и др.). Хорошо развитая сейсмосенсорная система китайских бесчелюстных напоминает гетеростраков присутствием длинных супраорбитальных каналов. Для многих китайских форм характерно присутствие хорошо развитых поперечных дорсолатеральных каналов.

Для части бесчелюстных, экзоскелет которых известен недостаточно, сведения о сейсмосенсорной системе отсутствуют или в значительной мере не полны.

В филогенетическом аспекте важны результаты сравнительного анализа сейсмосенсорных линий у гетеростраков и на различных стадиях онтогенеза акул, показавшие возможность гомологизации их супраорбитальных и инфраорбитальных каналов (Новицкая, 1983). Сравнение бесчелюстных с миногами дает аргументы в пользу сходства миног с остеостраками (там же).

Строение экзоскелета. За время изучения бесчелюстных детально исследованы наружная морфология экзоскелета, его макростроение, микростроение, гистологический состав. В последние десятилетия для этих целей широко используется современная техника, в том числе электронные сканирующие микроскопы. В концентрированной форме основные результаты морфологических исследований даны в разделах по бесчелюстным: «Бесчелюстные, рыбы» (1964), «Бесчелюстные и древние рыбы» (2004) — главы «Морфология», «Систематическая часть».

Несомненно важны результаты, относящиеся к эволюции экзоскелета. Один из них – вывод о разнонаправленности тенденций в эволюции панциря (Обручев, 1964): происходило как его усиление, так и частичная редукция. Например, у поздних гетеростраков (отр.Psammosteiformes) панцирь утолщался, т.е. усиливалась его защитная функция. Это осуществлялось за счет пломбировки внутренних полостей вторичным дентином, а также за счет смены генераций дентиновых бугорков на поверхности пластинок, резорбции старых генераций и их замещения аспидиновыми балками (Новицкая, 1965). Вместе с тем, в других группах агнат (Osteostraci, Anaspida) редуцировался поверхностный и иногда средний слой панциря (Обручев, 1964). Разнонаправленность эволюционных тенденций проявлялась также в увеличивавшейся дифференциации панциря на пластинки, например, в филогенетической линии Pteraspidiformes – Psammosteiformes (Обручев, Марк-Курик, 1965) и в его усиливавшейся консолидации: Cyathaspidiformes – Amphiaspidiformes.

Изучение гистологического состава экзоскелета бесчелюстных дает информацию о самых древних скелетообразующих тканях в эволюции позвоночных — дентине и аспидине. Бесчелюстные служат материалом для изучения переходных состояний в формировании скелетных тканей. Вместе с тем, ткани, составлявшие экзоскелет бесчелюстных, могут быть примером поразительной эволюционной стабильности и таксономической универсальности некоторых гистогенезов: ортодентин, образующий бугорки наружного слоя панциря гетеростраков (ордовик-девон) практически ничем не отличался от дентина в зубах современного человека (Halstead, 1974).

Значение экзоскелета в систематике и стратиграфии. Данные об экзоскелете составляют часть диагнозов на всех таксономических уровнях в любой группе агнат. Иногда они образуют весь диагноз. Это легко установить по монографиям или статьям, содержащим систематическую часть. Использование экзоскелета в числе критериев систематики является одним из главных практических результатов его изучения. У бесчелюстных, имевших экзоскелет в виде чешуй (Thelodonti), диагнозы видов, родов и многих семейств состоят только из признаков, характеризующих чешуи – их макро- и микростроение, гистологический состав; иногда на признаках чешуй полностью построены диагнозы отрядов (отр. Thelodontiformes) (подробнее: Каратаюте-Талимаа, 1978; Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). В современных системах телодонтов используются данные о морфологическом разнообразии чешуй определенного вида — «морфологические ряды» или «морфологические наборы», а также данные об онтогенезе чешуй. Несмотря на большие успехи в разработке систем, основанных на чешуях, нельзя не отметить неизбежность присутствия в них некоторого элемента искусственности. В перспективе такая специфика систем может корректироваться привлечением хорошо сохранившихся экземпляров телодонтов. Это уже происходит в системах последнего времени (например, Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004).

В разработках таксономических критериев для групп агнат, имевших головотуловищный панцирь (например, Heterostraci, Osteostraci), используются характеристики, дающие представление о внешнем виде животного: форме тела, его рельефах (наличие или отсутствие гребней, шипов и т.д.), о положении рта, орбит, жаберных отверстий и о других особенностях организации, отражающихся в экзоскелете. В диагнозах групп высокого таксономического ранга (подклассов) указываются признаки, описывающие внешнюю морфологию и ее вариации в конкретной группе. По мере понижения ранга таксонов внутри системы эти характеристики уточняются (подробнее см. Афанасьева, 2004; Новицкая, 2004).

В стратиграфии, как и в систематике, данные по экзоскелету бесчелюстных используются для идентификации материала, в том числе мелкофрагментарного. Результаты изучения таксономического состава телодонтов, гетеростраков, остеостраков и др. служат основой для решения вопросов регионального расчленения разрезов нижнего-среднего палеозоя. Например, девонские галеаспиды (Agnatha) вместе с антиархами (Placodermi) привлекаются для детального расчленения олд реда в Китае (Pan Jiang [P'an Kiang], 1988b). Данные о бесчелюстных используются в зональных стратиграфических схемах, а также в межрегиональных и глобальных корреляциях (Blieck, 1984; Marss et al, 1995; Talimaa, 2000; и др.).

Заканчивая краткий обзор основных результатов, полученных по экзоскелету, при всей их важности, надо подчеркнуть, что исследования экзоскелета недостаточны для решения одной из основных задач палеонтологии — выяснения происхождения крупных групп животных. В этой статье речь идет о филогенетических связях бесчелюстных, челюстноротых и круглоротых позвоночных, т.е. о происхождении челюстноротых (Gnathostomata) и круглоротых (Cyclostomata).

Для обсуждения вопросов о родстве необходимы сведения о внутренней организации, т.к. фундаментальные различия между челюстноротыми и круглоротыми позвоночными проявляются именно в их внутреннем строении.

К основным результатам изучения внутреннего строения бесчелюстных прежде всего я отношу следующие: реконструкции мягких органов агнат; вывод о несводимости Agnatha к Cyclostomata; итоги (на современном этапе) изучения проблемы происхождения челюстноротых позвоночных; разработку новых подходов к решению этой проблемы, в том числе реконструирование типа онтогенеза у бесчелюстных, основанное на их дефинитивной морфологии; вывод о том, что в палеозое в различных группах бесчелюстных уже сформировались признаки, определившие дальнейшее развитие низших позвоночных (рыб) в дивергирующих направлениях, давших современных челюстноротых и круглоротых.

Реконструкции мягких органов. О несводимости «Agnatha» к «Cyclostomata». Возможность детальных реконструкций внутреннего строения бесчелюстных была блестяще показана Э. Стеншё (Stensio, 1927–1964, 1968) на материале по остеостракам. Их эндоскелет и внутренние органы исследовались также Г. Венгшё (Wangsjo, 1952), Ф. Жанвье (Janvier, 1975–1996) и другими (подробнее: Афанасьева, 2004). Несмотря на ряд расхождений в интерпретациях, остается принципиально важным выявленное сходство остеостраков и миног в строении обонятельного аппарата и его связи с гипофизом (имеется наружное назогипофизное отверстие). Этот вывод о сходстве можно считать основным результатом в исследованиях проблемы родственных связей агнат и циклостом.

Интерпретации внутреннего строения другой крупной группы бесчелюстных – Heterostraci, оказались очень неоднозначными. По Э.Стеншё (Stensio, 1964), внутреннее строение гетеростраков сходно со строением миксин. У гетеростраков им гипотетически реконструирован небольшой непарный носовой мешок, удаленный от переднего края головы на длину предполагаемого назогипофизного хода и двулопастного преназального синуса – структур, сопоставляемых с носовой трубкой миксин; головной мозг реконструирован сходно с мозгом взрослых миксин. Основываясь на этом полностью гипотетическом сходстве, а также на фактическом сходстве остеостраков и миног, Э.Стеншё (Stensio, 1964, 1968) предложил идею дифилетического происхождения циклостом, считая миног прямыми потомками цефаласпидоморф, а миксин — прямыми потомками гетеростраков. Бесчелюстные в целом рассматривались им как круглоротые (Cyclostomata).

Несмотря на возражения против интерпретации внутреннего строения гетеростраков по плану миксины (Tarlo, 1961; Heintz. 1962; Halstead Tarlo, 1964; Обручев, 1964), ошибочное представление о наличии у гетеростраков «преназального синуса» на много лет вошло в литературу, как и совершенно неверная замена термина «Agnatha» на «Cyclostomata».

Мнение о том, что структуры, объясняемые у гетеростраков в качестве преназального синуса, в действительности являются следами парных носовых мешков, высказывалось неоднократно (Heintz, 1962; Halstead Tarlo, 1964; и др.). Несомненные доказательства этого были получены позднее на материалах по крупным отрядам гетеростраков – Cyathaspidiformes, Amphiaspidiformes, Pteraspidiformes (Новицкая, 1983). К важным результатам этих исследований относятся также находки естественных слепков хряща эндоскелета, покрывавшего носовые мешки птераспид (там же, рис. 58; табл. XXII, фиг. 3; табл. XXIII, фиг. 4, 5). Последнее имеет существенное значение, поскольку присутствие у гетеростраков эндоскелета иногда ставится под сомнение.

Первые попытки реконструировать головной мозг гетеростраков сходно с мозгом акул схематичны и во многом гипотетичны (Halstead Tarlo, 1964; Whiting, Halstead, 1965). Несмотря на их ценность как начальных шагов, сделанных в этом направлении, они не стали причиной изменения распространившегося в литературе мнения о сходстве гетеростраков с миксинами. Например, в капитальной монографии Э. Ярвика (Jarvik, 1980) об основах строения и эволюции позвоночных принята точка зрения Э.Стеншё. Результаты, доказывающие отсутствие всякого сходства в строении мозга гетеростраков и миксин, дало сравнение хорошо сохранившихся отпечатков отделов мозга гетеростраков (циатаспид, амфиаспид) с детально исследованным мозгом миксин (данные о миксинах взяты из Marinelli, Strenger, 1956: *Myxine glutinosa*) (Novitskaya, 1981). Вместе с тем сравнением головного мозга гетеростраков и акул (акулы, главным образом, по Marinelli, Strenger, 1959: *Squalus acanthias*) установлено сходство этих групп, проявляющееся, в том числе, в строении telencephalon, имеющего хорошо развитые ольфакторные тракты (tracti olfactorii) (Новицкая, 1983). Этот результат имеет существенное значение, поскольку присутствие ольфакторных трактов — один из наиболее характерных признаков строения мозга акул, представляющих низших гнатостом. У циклостом (миног и миксин) ольфакторные тракты отсутствуют (Карамян, 1976); они отсутствуют и у остеостраков (Афанасьева, 2004). В реконструкциях нервной системы гетеростраков показаны расположение и длина краниальных нервов, для чего использован метод реперных структур; реконструирован висцеральной аппарат (Новицкая, 1983).

К филогенетически важным результатам относятся также реконструкции, сделанные по очень редким экземплярам телодонтов, сохранившим следы мягким органов. Реконструированы носовые мешки и отделы головного мозга (Turner, Van der Brugghen, 1993 — *Lanarkia horrida*; Novitskaya, Turner, 1998 — *Turinia pagei*), оказавшиеся сходными у телодонтов, гетеростраков и современных акул (рис. 3). У гетеростраков и телодонтов не обнаружены следы мозжечка (cerebellum), хорошо развитого у акул. По-видимому, это связано со слишком большими различиями в способности к движению и в его характере у названных групп агнат и у акул.

Сравнение внутреннего строения палеозойских бесчелюстных (Osteostraci, Heterostraci, Thelodonti) со строением современных круглоротых (миног, миксин) и низших челюстноротых (акул) привело к выводу, который может считаться одним из самых значительных результатов изучения бесчелюстных: на морфоэволюционном уровне Agnatha в различных группах вполне отчетливо проявляются, в главных чертах, планы организации,

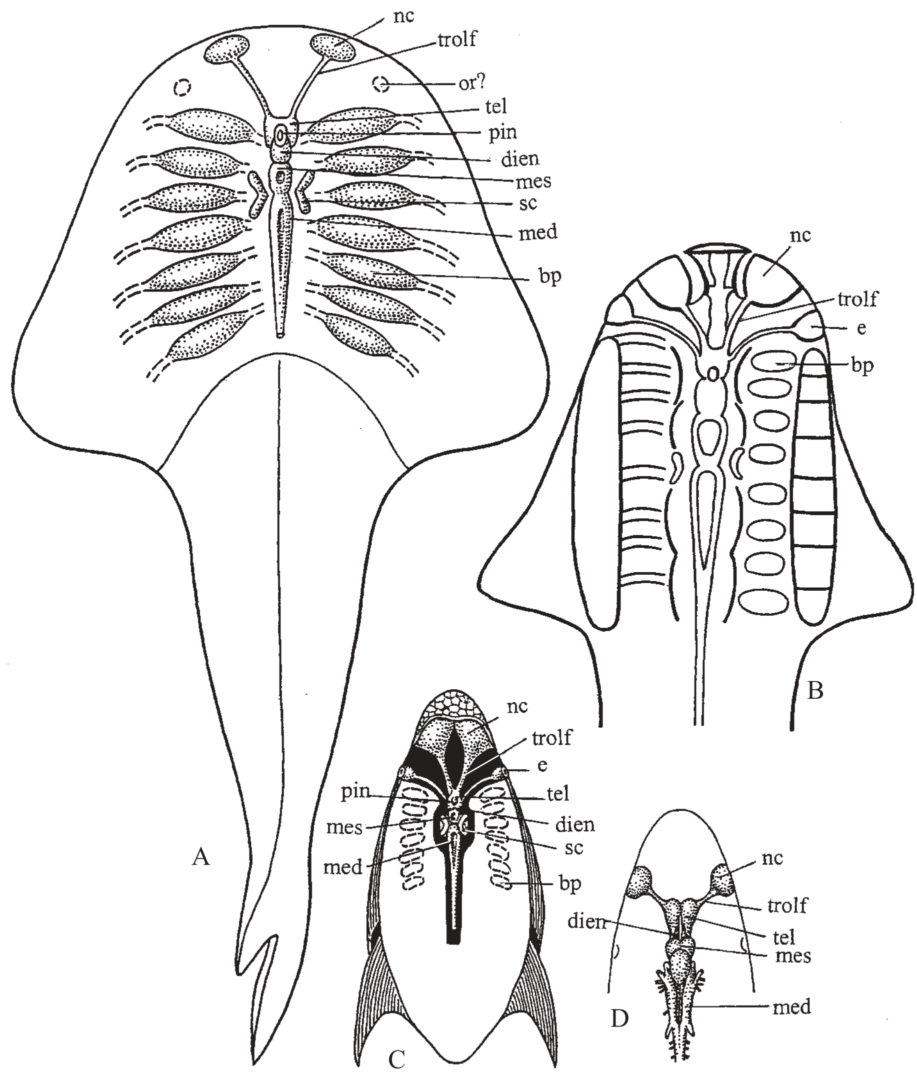

Рис. 3. Схематические реконструкции внутреннего строения телодонтов (A, B), гетерострака (C) и акулы (D) (По Novitskaya, Turner, 1998).
Условные обозначения: bp — жаберные мешки, dien — diencephalons, e — глаз, med – medulla (myelencephalon), mes — mesencephalon, nc — носовые капсулы (мешки), or? — орбиты, pin — пинеальное пятно, sc — полукружные каналы, tel — telencephalon, trolf — ольфакторные тракты.

имевшей признаки фундаментального сходства с циклостомами (миногами) и низшими гнатостомами (эласмобранхиями: акулами). Среди бесчелюстных у Osteostraci, как у циклостом, носовой мешок внешне непарный, связан с гипофизом, есть наружное назогипофизное отверстие, в переднем отделе головного мозга (telencephalon) нет ольфакторных трактов. У Heterostraci и Thelodonti, как у гнатостом (акул), носовые мешки парные, открываются раздельными ноздрями, не связаны с гипофизом, нет наружного назогипофизного отверстия, есть хорошо развитые ольфакторные тракты. Существование этих двух планов строения внутри агнат с очевидностью означает, что Agnatha в целом не сводятся к «Cyclostomata». Морфология только части агнат дает основание отнести эту часть к направлению эволюции, давшему Cyclostomata.

Наряду с достаточно четко выраженными планами организации, по типу гнатостом и по типу циклостом, среди бесчелюстных, по-видимому, могли иметь место некоторые морфологические вариации. Примером могут служить китайские галеаспиды (Galespida), обладавшие медианным дорсальным отверстием неясного значения. На протяжении истории их изучения внутреннее строение китайских форм и их место в системе бесчелюстных интерпретируются весьма различно (Liu Yuhai, 1975; Janvier, 1975; Halstead, 1979; Halstead, Liu, P'an, 1979). В связи с этим нельзя не отметить, что авторы, относящие галеаспид к Cephalaspidomorphi, явно недооценивают присутствие у галеаспид парных раздельных носовых мешков и хорошо выраженных ольфакторных трактов, т.е. структур, характерных для гетеростраков (а также телодонтов и древних гнатостом) и совершенно не свойственных остеостракам, т.е. группе, наиболее полно известной среди цефаласпидоморф (Новицкая, 2002; см. также предыдущий абзац).

Проблема происхождения челюстноротых позвоночных (Gnathostomata). Онтогенетический критерий. Еще сравнительно недавно мнения об этой проблеме, если и высказывались, то в самой общей и предположительной форме. Очень сжато представления о ней выражены в «Основах палеонтологии» (том «Бесчелюстные, рыбы»). О телодонтах и гетеростраках, т.е. о диплоринах, говорится следующее: Diplorhina, если они не стоят в прямой связи с Myxinoidea, «…представляют слепую ветвь бесчелюстных, может быть, где-нибудь у своего основания связанную с челюстноротыми позвоночными» (Обручев, 1964). Суть высказывания оказалась верна, но в то время она не была аргументирована.

В разделе «Реконструкции мягких органов», отмечалось, что гетеростраки и телодонты сходны с низшими челюстноротыми (акулами) и фундаментально отличаются от остеостраков, сходных с круглоротыми (миногами). В этих сравнениях использована морфология дефинитивных экземпляров. Сопоставление данных по эмбриогенезу современных миног (Gorbman, Tamarin, 1986) и акул (Bjerring, 1989; и др.) свидетельствует о принципиальных различиях между этими группами в закладке и развитии обонятельного органа и его соотношении с гипофизным мешком (подробнее: Novitskaya, 1993, Новицкая, 2002, 2004). Важно подчеркнуть, что в результате эмбриогенеза такого типа как у акулы не может сформироваться дефинитивная морфология миноги и наоборот: эмбриогенез такого типа как у миноги не может сформировать голову акулы. (Речь идет о развитии гипофиза, об уже упоминавшемся строении обонятельного аппарата, наличии или отсутствии назогипофизного отверстия, ольфакторных трактов). Исходя из этого, отпечатки или естественные слепки обонятельного аппарата и головного мозга у дефинитивных экземпляров палеозойских бесчелюстных можно использовать как информацию о типе (общей схеме) их онтогенеза. Сравнение реконструкций внутреннего строения дефинитивных остеостраков (Osteostarci) и строения современных взрослых миног (Cyclostomata) привело к выводу о сходстве их онтогенезов (Stensio, 1964, 1968). Явно выраженное сходство в строении дефинитивных гетеростраков (Heterostraci) и акул (Gnathostomata) приводит к выводу о сходстве онтогенезов в этих группах (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989; Novitskaya, 1993; Новицкая, 2002). Последнее заключение можно распространить и на телодонтов, сходных рассмотренными чертами внутренней организации с гетеростраками и акулами (Novitskaya, Turner, 1998).

Представления о принципиальном сходстве типов онтогенеза у Ostostraci и миног (Cyclostomata), у Heterostraci и акул (Gnathostomata) особенно важны, как критерии филогенетического сближения, тем более, что по данным эмбриологов (Gorbman, Tamarin, 1986), онтогенез циклостом отличает их от всех других позвоночных. Как известно, остальные позвоночные — это челюстноротые. Поэтому данные о внутреннем строении остеостраков (см. предыдущий текст) и вытекающие отсюда выводы о типе их онтогенеза являются препятствием для сближения остеостраков и челюстноротых, особенно, если учесть, что среди агнат имелись группы, явно сходные с челюстноротыми по указанным признакам.

В целом, рассмотренные признаки сходства дают основание для филогенетического сближения низших челюстноротых (Gnathostomata: Elasmobranchii) или с линией агнат, давшей гетеростраков и телодонтов, или с телодонтами, как с сестринской группой (Novitskaya, 1981; Новицкая, 1983, 2002; Turner, 1985, 1991; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986, 1989; Novitskaya, Turner, 1998). Сближение с телодонтами упрощает задачу реконструирования перехода от состояния агнат к состоянию гнатостом (акул), поскольку, в отличие от гетеростраков, телодонты имели экзоскелет в виде раздельных чешуй; их жаберные мешки открывались наружу каждый своим отверстием. Хотя последнее не столь существенно, т.к. раздельные жаберные отверстия найдены и у ордовикских гетеростраков (*Sacabambaspis*: Gagnier, 1989). С висцеральной системой связана одна из наиболее сложных задач в объяснении перехода от бесчелюстных (энтодермат) к челюстноротым (эктодерматам). Однако специальное изучение вопроса с привлечением эмбриологических данных по рецентным группам может помочь найти пути к его решению (Новицкая, 1983, 1998).

В филогенетических исследованиях разрабатывается также гипотеза, согласно которой челюстноротые и остеостраки являются сестринскими группами (Janvier, 1981). Эта точка зрения обосновывается сходными признаками, рассматриваемыми Ф. Жанвье как синапоморфные. Признаки относятся, главным образом, к внешней морфологии и скелету сравниваемых групп. Филогенетическое значение этих признаков совершенно недостаточно для вывода о родстве (Новицкая, Картаюте-Талимаа, 1986), поскольку они в своем большинстве, характеризуют или высокоадаптивные органы (плавники), или отражают определенный уровень в эволюции скелета позвоночных (присутствие костных клеток, кольца склеротики). Фундаментальные различия между остеостраками и низшими челюстноротыми — акулами (см. раздел «Реконструкции мягких органов»), не рассматриваемые в этой гипотезе, безусловно являются показателями принадлежности остеостраков и низших челюстноротых к дивергентным направлениям в эволюции позвоночных. Сближение низших челюстноротых с Osteostraci входит в противоречие с важнейшими морфологическими признаками сходства, т.е. с основными критериями родства.

Если иметь в виду результаты сравнительного исследования гетеростраков, телодонтов и низших челюстноротых, коротко рассмотренные в этой статье и более подробно — в предыдущих публикациях (Новицкая, 1983, 2002, 2004; Novitskaya, 1993; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986, 1989; Novitskaya, Turner, 1998), то становится очевидным, что в эволюции позвоночных формирование Gnathostomata могло происходить только на морфологической базе групп бесчелюстных, сходных с челюстноротыми основными чертами внутренней организации и сформировавшим ее типом онтогенеза (эмбриогенеза).

Дивергенция позвоночных. Современные позвоночные состоят из челюстноротых (Gnathostomata) и круглоротых (Cyclostomata) (рис.1). Как уже было отмечено, особенности их строения прослеживаются в группах палеозойских бесчелюстных. Сходство ископаемых и современных форм свидетельствует об устойчивости соответствующих морфогенезов (или типов онтогенеза), сохраняющихся в своих характерных чертах на протяжении более 350 миллионов лет. Отсюда можно сделать вывод о существовании в истории позвоночных двух главных дивергентных направлений развития: в сторону гнатостом и в сторону циклостом.

Следует отметить, что внутреннее строение некоторых групп бесчелюстных пока неизвестно или малоизвестно. Можно предполагать, что среди палеозойских бесчелюстных формирование двух главных направлений эволюции, прослеживающихся от палеозоя до настоящего времени, сопровождалось возникновением филогенетических линий или пучков линий сравнительно недолго существовавших и имевших свои морфологические особенности. В перспективе, их изучение может дополнить и развить наши представления о ранних этапах эволюции позвоночных.

Литература

Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР. 247 с.

Алеев Ю.Г., Новицкая Л.И. 1983. Экспериментальное исследование гидродинамических качеств девонских гетеростраков // Палеоонтол. журн. №1. С. 3–12.

Афанасьева О.Б. 1991. Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha) // Труды Палеонтол. Ин-та АН СССР. Т. 248. М.: Наука. 144 с.

Афанасьева О.Б. 2004. Подкласс Osteostraci. Остеостраки // Бесчелюстные и древние рыбы / Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.). М.: Геос. С. 210–267.

Карамян А.И. 1976. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука. 256 с.

Каратаюте-Талимаа В.Н. 1978. Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. Вильнюс: Мокслас. 336 с.

Каратаюте-Талимаа В.Н., Мярсс Т. 1978. Подкласс Thelodonti. Телодонты // Бесчелюстные и древние рыбы / Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.). М.: Геос. С. 12–68.

Мярсс Т. 1979. Система боковой линии лудловского телодонта *Phlebolepis elegans* Pander // Изв. АН ЭССР. Геология. Т. 28. № 3. С. 108–111.

Новицкая Л.И. 1965. Микростроение некоторых Psammosteida // Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР. С. 257–282.

Новицкая Л.И. 1976. О расчленении курейской свиты по бесчелюстным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1. С. 47–55.

Новицкая Л.И. 1983. Морфология древних бесчелюстных // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 196. М.: Наука. 183 с.

Новицкая Л.И. 1986. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 219. М.: Наука. 160 с.

Новицкая Л.И. 1998. Висцеральная система палеозойских бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti) и возможные пути перехода к жаберному аппарату челюстноротых позвоночных // Палеонтол. журн. № 3. С. 54–63.

Новицкая Л.И. 2000. Адаптации к плаванию во внешней морфологии и скелете древнейших позвоночных (Agnatha, Heterostraci) // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–13.

Новицкая Л.И. 2002. Об особенностях современных филогенетических исследований. (На примере проблемы происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–14.

Новицкая Л.И. 2004. Подкласс Heterostraci. Гетеростраки // Бесчелюстные и древние рыбы / Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.). М.: Геос. С. 69–207.

Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. 1986. Замечания о кладистическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом // Морфология и эволюция животных. М.: Наука. С. 102–125.

Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. 1989. Тип онтогенеза как критерий в реконструкциях филогенетических отношений низших позвоночных // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–16.

Обручев Д.В. 1964. Подкласс Heterostraci (Pteraspides) // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы / Д.В. Обручев (ред.). М.: Наука. С. 45–82.

Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. 1965. Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР. 256 с.

Agassiz L. 1833. Recherches sur les Poissons Fossiles. Neuchâtel.

Bjerring H.C. 1989. Apertures of craniate olfactory organs // Acta Zool. Stockholm. Vol. 70. No. 2. P. 71–85.

Blieck A. 1984. Les Hétérostraces Ptéraspidiformes, Agnathes du Silurien-Dévonien du continent Nord-Atlantique et des blocs avoisinants: Révision systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. Paris: CNRS // Cahier Paléontol. 199 p.

Cope E.D. 1889. Synopsis of the families of Vertebrata // Amer. Naturalist. Vol. 23. No. 2. P. 849–877.

Denison R.H. 1951. The exoskeleton of early Osteostraci // Fieldiana. Geol. Vol. 11. No. 4. P. 197–218.

Gagnier P.-Y. 1989. The oldest vertebrate: a 470-million-year-old jawless fish, Sacabambaspis janvieri, from the Ordovician of Bolivia // Nat. Geogr. Research. Vol. 5. P. 250–253.

Gorbman A., Tamarin A. 1986. Pituitary development in cyclostomes compared to higher vertebrates // Pars distalis of the pituitary gland – structure, function and regulation / Joshimura F., Gorbman A. (eds.). Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. (Biomed. Division). P. 3–14.

Gross W. 1961. Aufbau des Panzers obersilurischen Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // Acta Zool. Bd. 42. S. 73–150.

Halstead Tarlo L.B. 1964. Psammosteiformes (Agnatha) — a review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. 1. General Part. Paleontol. Polon. No. 13. P. 1–135.

Halstead L.B. 1974. Vertebrate: Hard tissues. London and Winchester LTD: Wykeham publ. 180 p. (Wykeham sci. series)/

Halstead L.B. 1979. Internal anatomy of the polybranchiaspids (Agnatha, Galeaspida) // Nature. Vol. 282. № 5741. P. 833–836.

Halstead L.B., Liu Y.-H., P’an K. 1979. Agnathans from the Devonian of China // Nature. Vol. 282. No. 5741. P. 831–833.

Heintz A. 1962. Les organs olfactifs des Heterostraci // Problèmes actuels de Paléontol. T. 104. P. 13–29.

Janvier P. 1975. Les yeux des Cyclostomes fossiles et le problème de l’origine des Myxinoides // Acta zool. Bd. 56. No. 1.

Janvier P. 1981. The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil ‘agnathans’ // J. of Vertebr. Paleontol. Vol. 1. No.2. P. 121–159.

Janvier P. 1996. Early vertebrates. Oxford: Clarendon Press. Oxford Monogr. Geol. Geophys. 364 p.

Jarvik E. 1980. Basic structure and evolution of vertebrates. Vol. 1. L: Acad Press. 575 p.

Kermack K.A. 1943. The functional significance of the hypocercal tail in Ptersapis rostrata // J. Exp. Biol. Vol. 20. No. 1. P. 23–27.

Lankester E.R. 1868. 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. Vol. 24. P. 546–547.

Lankester E.R. 1868–1870. A monograph of the fishes of the Old Red sandstone of Britain. Pt. 1. The Cephalaspidae. L: Monogr. Palaeontogr. Vol. 21. P. 1–32. Vol. 23. P. 33–62.

Liu Y.-h. 1965. New Devonian agnathans of Yunnan // Vertebr. PalAsiatica. Vol. 9. No. 2. P. 130–134.

Liu Y.-h. 1975. Lower Devonian agnathans of Yunnan and Sichuan // Vertebr. PalAsiatica. Vol. 13. No. 4. P. 202–216.

Marinelli W., Strenger A. 1956. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. 3. Lief. Myxine glutinosa (L.). Wien. S. 81–172.

Marinelli W., Strenger A. 1959. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. 3. Lief. Squalus acanthias (L.). Wien. S. 173–308.

Marss T., Fredholm D., Talimaa V., Turner S., Jeppsson L., Nowlan G. 1995. Silurian vertebrate biozonal scheme. Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs // Geobios. No. 19. P. 369–372.

Novitskaya L.I. 1981. The problem of the relationship between agnathan and gnathostome vertebrates // Acta palaeontol. polonica. Vol. 26. No. 1. P. 9–18.

Novitskaya L.I. 1993. Definitive morphology of Palaeozoic agnathans (Heterostraci, Osteostraci) as information on their ontogenetic type and phylogenetic relationships // Modern Geology. Vol. 18. P. 115–124.

Novitskaya L.I., Turner S. 1998. *Turinia pagei* (Powrie): a new reconstruction of the soft organs of the cephalothorax // Mem. Queensland Mus. Vol. 42. No. 2. P. 533–544.

Pan Jiang, Wang Shi-tao. 1980. New finding of Galeaspidiformes in South China // Acta palaeontol. Sinica. Vol. 19. No. 1. P. 1–7.

Pan Jiang, Wang Shitao. 1981. New discoveries of polybranchiaspids from Yunnan province // Vertebr. PalAsiatica. Vol. 19. No. 2. P. 113–121.

Pan Jiang (P'an Kiang). 1984. The phylogenetic position of the Eugaleaspida in China // Proc. Linn. Soc. N.S.W. Vol. 107. No. 3. P. 309–319.

Pan Jiang. 1988a. Note on Silurian Vertebrates of China // Bull. CAGS. P. 227–249.

Pan Jiang (P'an Kiang). 1988b. Devonian vertebrates from Old Red Sandstone facies in China // Proceedings of the Second Interat.Sympos. on the Devonian System. Calgary. Canada. Devonian of the World. Vol. 3. Paleontology, Paleoecology and Biostratigraphy. P. 609–618.

Pellerin N.M., Wilson M.V.N. 1995. New evidence for structure of Irregulareaspididae tails from Lochkovian beds of the Delorme Group, Mackenzie Mountains, Northwest Territories, Canada // Geobios. No. 19. P. 45–50.

Ritchie A., Gilbert-Tomlinson J. 1977. First Ordovician vertebrates from Southern Hemisphere // Alcheringa. Vol. 1. No. 3. P. 351–368.

Stensiö E. 1927. The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen: Fam. Cephalaspididae // Skr. Svalbard Ishavet. Vol. 12. P. 1–391.

Stensiö E. 1932. The Cephalaspids of Great Britain. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.). 220 p.

Stensiö E. 1964. Les Cyclostomes fossiles ou ostracoderms // Traité de paléontology / Piveteau J. (ed.). Paris: Masson. T. 4. Vol. 1. P. 96–385.

Stensiö E. 1968. The Cyclostomes with special reference to the diphyletic origin of the Petromyzontida and Myxinoidea // Curr. Probl. Lower Vertebr. phylogeny. Nobel Symp. No. 4. P. 13–71.

Talimaa V. 2000. Significance of thelodonts (Agnatha) in correlation of the uppermost Ordovician to Lower Devonian of the northern part of Eurasia // Courier Forschungsinst. Senckenberg. No. 223. P. 69–80.

Tarlo L.B. (Halstead). 1961. Rhinopteraspis cornubica (Mccoy) with notes on the classification and evolution of the pteraspids // Acta palaeontol. polonica. Vol. 6. No. 4. P. 367–402.

Turner S. 1985. Remarks on the early history of chondrichthyans, thelodonts, and some "higher elasmobranchs" // Geol. Surv. New Zealand Record. Vol. 9. P. 93–95.

Turner S. 1991. Monophyly and interrelationships of the Thelodonti // Early vertebrates and related problems of evolutionary biology / Chang M.-m., Liu Y.-h., Zhang G. (eds.). Beijing: Sci. Press. P. 87–119.

Turner S., Van der Brugghen W. 1993. The Thelodonti, an important but enigmatic group of Palaeozoic fishes // Modern Geology. Vol. 18. P. 125–140.

Wüngsjö G. 1952. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids // Skr. Norsk. Polarinst. No. 97. 675 p.

Watson D.M.S. 1954. A consideration of ostracoderms // Phil. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 238. No. 652. P.1–25.

Whiting H.P., Halstead L.B. 1965. The brain of the Heterostraci (Agnatha) // Nature. Vol. 207. No. 4999. P. 829–831.

Wilson M.V.H., Caldwell M.W. 1998. The Furcacaudiformes: a new order of jawless vertebrates with thelodont scales, based on articulated Silurian and Devonian fossils from Northern Canada // J. Vertebr. Paleontol. Vol. 18. No. 1. P. 10–29.