

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Б. С. МАТВЕЕВ

О ПРОИСХОЖДЕНИИ КОСТНЫХ ЧЕШУЙ РЫБ. РАЗВИТИЕ ГАНОИДНЫХ ЧЕШУЙ *POLYPTERI*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 29 VI 1940)

Еще в 1840 г. Л. Агассис (L. Agassiz) тип строения костных чешуй рыб поставил одним из основных признаков для классификации рыб и установил четыре типа чешуй: плакоидные, ганоидные, циклоидные и ктеноидные. И. Мюллер (I. Müller, 1844) в подкласс *Ganoidei* объединил три отряда: хрящевых ганоидов (*Chondrostei*), костных ганоидов (*Holostei*) и кистеперых (*Polypteriini*). Гексли (Huxley) выделил кистеперых в особую группу *Crossopterygii* и Э. Геккель (E. Haeckel, 1895) в родословном древе отводит крессоптеригий особую ветвь от первичной группы *Proganoides*. В дальнейшем *Crossopterygii* рядом палеонтологов (Коп, Траквер, Смитс, Вудвард и др.) выделяются в особый отряд. В настоящее время палеонтологи [Э. Стеншио (E. Stensio, 1932), Саве-Содерберг (Säve-Söderberg, 1934) и В. Грегори (W. Gregory, 1933), Л. С. Берг (1937)] современных кистеперых (*Polypterus* и *Calamoichthys*) выделяют от ископаемых *Crossopterygii* в особую группу *Polypteri*, считая их близкими к *Actinopterygii*. Одним из основных отличий для их разделения служит отсутствие у *Polypteri* хоан, имеющихся у крессоптеригий и двоякодышащих рыб, и присутствие у девонских крессоптеригий особо подвижного сочленения в орбитальной области эндокраниума, отсутствующего у *Polypteri*. Однако строение костных чешуй у *Polypteri* весьма близко стоит к типу космоидных чешуй *Osteolepidae* (*Osteolepidoti*, *Crossopterygii*) и *Dipteridae* (*Dipnoi*) и характеризуется присутствием космина, трактуемого большинством авторов как преобразованный дентин (Вильямсон, 1849—1851; Гудрич, 1907; Вейденрейх, 1930 и др.).

Настоящая ганоидная чешуя у палеонисцид (*Cheirolepis*, *Gonatus*, *Eurynotus*) также имеет слой космина. Нет космина в чешуях у современных костных ганоидов (*Lepidosteus*) и у ископаемых *Semionotidae*, *Eugnathidae*, *Pachycormidae*, *Microsemiidae* и *Pholidophoridae*. Вопрос, какая из этих типов чешуй является более первичной, решить трудно, так как по настоящее время вопрос о происхождении сложных костных чешуй космоидного и ганоидного типа все еще нельзя считать достаточно ясно выясненным. По теории О. Гертвига (O. Hertwig, 1879, 1881) ганоидная чешуя образуется путем срастания базальных пластинок плакоидных чешуй в крупные пластинки, на которых сверху сидят плакоидные зубчики. В противовес этой «теории срастания» (Konkrescenztheorie) Г. Клаатч (H. Klaatsch, 1890) выдвинул «гипотезу разрастания» (Ekkrescenztheorie).

По теории Клаатча сложная ганоидная чешуя образуется путем сильного разрастания в филогенезе базальной пластинки одной плакоидной чешуи, к которой сверху прирастают маленькие плакоидные чешуйки. Э. Гудрич (E. Goodrich, 1908) защищает точку зрения Вильямсона (Williamson, 1849, 1850) о самостоятельном независимом развитии нижнего слоя изопедина и о лишь вторичном срастании базальной костной пластинки с плакоидными зубами на поверхности. К этой же точке зрения примкнули и А. Н. Северцов (1932), который указывает, что как зубные кости (dentales и maxillares) развиваются независимо от зубов, так и костная пластинка чешуи *Polypterus* развивается независимо от плакоидных зубчиков. Исследование развития костных чешуй осетровых рыб, проведенное мною, вносит ряд новых данных, освещающих происхождение сложных костных чешуй у *Holostei*, *Polypteri* и *Crossopterygii* несколько иначе. У хрящевых ганоидов сохраняются в онтогенезе несколько генераций чешуй. Чешуи первой генерации образуют типичные костные жучки осетровых, которые развиваются по типу Клаатча. Мелкие чешуйки развиваются путем срастания друг с другом нескольких мелких костных чешуй в ряды или звездочки, согласно теории О. Гертвига. Мои наблюдения подтверждают точку зрения Вейденрейха (1930), который говорит, что дентин и космин ганоидов есть производная наружного костного панциря. Снаружи он преобразуется в эмаль, а внутри—в костные ткани и различные типы дентиновых тканей (ортодентин, остеодентин, витродентин, фибродентин, вазодентин, космин), которые связываются друг с другом всеми переходами. Изопедин есть также дальнейшее преобразование наружного панциря при углублении в кожу, где он развивается как настоящая кость. Исходя из этих данных, а также исследования ранних стадий развития костных чешуй осетровых рыб (*Acipenseridae*), я считаю возможным гомологизировать чешуи осетровых рыб не с ромбическими ганоидными чешуями костных ганоидов, а с базальными пластинками плакоидных чешуй, утерявшими стадию дентинообразования. При этом интересно отметить, что в онтогенезе жучек осетровых рыб сохраняется несколько генераций чешуй, срастающихся друг с другом.

Отсюда становится понятным, почему у ископаемых кrossoптеригий, например, в чешуях *Glyptolepis*, имеется на шлифах несколько слоев дентиновых конусов, внедренных в общую костную массу. Это есть результат образования сложной ганоидной чешуи путем срастания друг с другом нескольких генераций чешуй, благодаря постепенному погружению их в кожу и нарастанию сверху новых генераций чешуй. В онтогенезе чешуй *Polypterus* мне также удается обнаружить, что развивающиеся под эпидермисом плакоидные зубы постепенно срастаются с костной пластинкой чешуй, постепенно сливаясь с ней. В чешуе современных *Polypteri* не сохраняются, как у *Glyptolepis*, ряды наслаивающихся друг на друга дентиновых конусов, но все же в слое космина можно найти следы срастания нескольких генераций чешуй. А. Н. Северцов (1932) также находил ганоидные прослойки в виде угловых пластинок к костной массе плавниковых лучей, но объяснял их внедрение вторичными процессами. При этом он, а также Д. И. Третьяков (1937) считают ганоин образованием, не гомологичным эмали, так как ганоин развивается из мезодермальных клеток, а не из эпидермального эмалевого органа. По моим наблюдениям клетки, образующие ганоин, не мезодермальные, а клетки распадающегося эмалевого органа, закладывающегося на ранних стадиях развития чешуи. Таким образом я примыкаю к точке зрения Вейденрейха (1930) и Гросса (W. Gross, 1935), считающих ганоин гомологичным эмали. Исходя из вышеизложенного, я не могу согласиться с теорией Вильямсона—Гудрича—Северцова о самостоятельном возникновении костной ткани ганоидных

чешуй независимо от эпидермиса и плакоидных зубов. Сравнительно эмбриологические исследования развития плакоидных чешуй акул и рыб, осетровых и полиптеруса приводят меня к построению иной гипотезы происхождения сложных ганоидных и космоидных чешуй. Я считаю, что плакоидные чешуи селахий являются первичными образованиями в процессе филогенеза кожного панцыря рыб. Дальнейшая эволюция костных рыб (*Osteichthyes*) пошла в двух направлениях. У некоторых рыб (*Chondrostei*, *Paleoniscidae*, *Holostei* и *Teleostei*) сохранилась единая генерация чешуй. У них постепенно выпала стадия эмалевого органа, вследствие чего стадия дентинообразования выпала и остались костные зубчики, срастанием которых в группы получились различные типы костных чешуй. У прибрежных, придонных рыб—*Osteolepidoti*, *Crossopterygii*, *Polypteri* и *Dipteridae*—развитие костного панцыря пошло по другому пути. У них сохранилась способность давать повторные генерации чешуй, которые, закладываясь в связи с эпидермисом, постепенно внедрялись в кожу и преобразовывались в костные пластинки. Сверху наслаивались новые генерации чешуй, и их постепенным срастанием друг с другом и преобразованием их костной ткани постепенно образовалась сложная ганоидная или космоидная чешуя с характерными для них слоями плакоидных зубчиков, ганоина, космина и изопедина. Ганоин есть продукт выделения распавшихся клеток эмалевых органов, космин—преобразование дентина, изопедин—преобразование базальных костных пластинок первичной плакоидной чешуи.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
29 VI 1940