

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Б. С. МАТВЕЕВ

**К ВОПРОСУ ОНТОГЕНЕЗА КОСТНОГО ЧЕРЕПА ОСЕТРОВЫХ РЫБ
CHONDRESTE**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузом 19 III 1940)

В вопросе о происхождении костного черепа в процессе филогенетического развития череп хрящевых ганоидов *Chondrostei* занимает центральное место. *Chondrostei* характеризуются наличием полного хрящевого черепа, и это связывает их с хрящевыми рыбами; наравне с этим они обладают полным наружным костным панцирем покровных окостенений, что определяет их положение среди костных рыб *Osteichthyes*. Отсюда две точки зрения о положении в системе хрящевых ганоидов. Л. Агассиз (L. Agassiz, 1840), И. Мюллер (J. Müller, 1846), Э. Геккель (E. Haeckel, 1895), Т. Бридж (T. Bridge, 1879), Э. Гудрич (E. Goodrich, 1909), Г. Осборн (1918), А. Н. Северцов (A. N. Sewertzoff, 1922—1931) и ряд других морфологов и эмбриологов считают хрящевых ганоидов древней промежуточной группой между *Chondrichthyes* и *Osteichthyes*, группой костных рыб, сохранивших первичный хрящевой череп. Ряд палеонтологов: Коп (Cope), Р. Траквер (R. Traquair), А. Смитс Вудвард (Smith Woodward, 1891—1901), Э. Стеншио (E. Stensio, 1932), Саве-Содерберг (Cave-Cöderbergh, 1934), В. Грегори (W. Gregory, 1933), Л. С. Берг (L. Berg, 1936), считает современных хрящевых ганоидов дегенерировавшими потомками более совершенно-костных рыб, близких к *Saurichtiidae*.

Эволюция костного черепа по этой последней точке зрения характеризуется распадением первично сплошного костного черепа на отдельные окостенения и дегенеративным преобразованием костного эндокриума в хрящевой череп. Исследование онтогенеза кожных окостенений (1926) и покровных костей черепа осетровых рыб (1925, 1926) и черепа *Amia calva* (1925), выполненные А. Н. Северцовым, не согласуются с этими представлениями. Проверка теоретических положений Е. Стеншио и его возражений А. Н. Северцову (1934) была последней работой покойного А. Н. Северцова, которая осталась незаконченной; она напечатана в 1939 г. в его посмертной русской книге «Морфологические закономерности эволюции». Данные А. Н. Северцова устанавливают такой порядок онтогенеза костного черепа осетровых рыб: сначала происходит развитие ряда чешуевидных покровных костей с гребнями ромбической формы. Часть их, связанная с каналами боковой линии, образует систему кольцевидных окостенений, охраняющих органы чувств. В эмбриональном развитии сначала происходит увеличение числа костей, а далее в постэмбриональный период с возрастом число костей уменьшается благодаря срастанию

отдельных окостенений. Обратного процесса распада костей, о котором говорит Стеншио, в онтогенезе не наблюдается.

Ряд исследований, проведенных учениками А. Н. Северцова по морфологии осетровых рыб, дал новые данные, в значительной степени подкрепляющие точку зрения А. Н. Северцова о генетической связи *Chondrostei* с *Chondrichthyes*. Так, С. В. Емельянов отмечает большое сходство в строении и развитии осевого скелета *Chondrostei* и *Plagiostomi*. В позвоночнике только у этих групп рыб имеется помимо двойственных дуг позвонков третья пара вставочных элементов. Далее, также только у этих рыб (*Plagiostomi* и *Chondrostei*) над верхними дугами развиты две группы скелетных элементов—непарные *supradorsalia* и парные латеральные *supradorsalia*. Сходно построены также скелет и мускулатура хвостового плавника. А. Г. Рындзюнский в работе о развитии формы миотома рыб (1936)* отмечает значительную примитивность в строении миотома осетровых рыб. В миотомах осетровых слабо развит второй дорзальный конус, в то время как у акул он развит хорошо. В этом отношении строение миотома осетровых близко к строению его у примитивных костистых рыб. Однако можно думать, что прогрессивная дифференцировка миотома у акул является новоприобретением современных *Elasmobranchii* и что у первичных *Chondrichthyes* форма миотома была менее дифференцирована, как то имеет место у *Chondrostei* и низших костных рыб. Изучение расположения кожных органов чувств в голове осетровых рыб при сравнении с акулами и костными ганоидами, проведенное Н. Н. Дислером (1940), показало, что общее расположение кожных органов чувств у осетровых ближе стоит к костным ганоидам, чем к акуловым рыбам. С другой стороны, у осетровых и *Chondrichthyes* имеется важный общий признак, отсутствующий у всех других *Osteichthyes*. У осетровых рыб и *Elasmobranchii* помимо каналов боковой линии имеются лоренциновые ампулы, отсутствующие как у костных ганоидов, так и у костных рыб, за исключением сомовых (*Siluridae*).

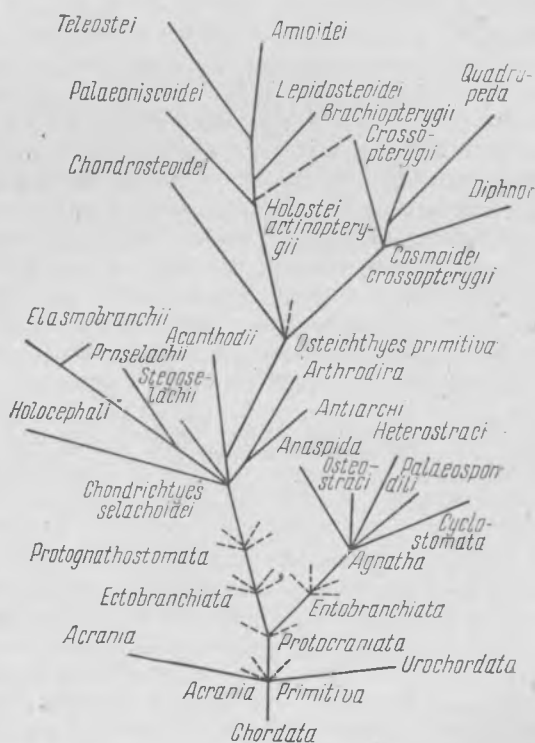
Изучение развития костных чешуй осетровых рыб, проведенное мною в последнее время, также дает ряд данных, указывающих на примитивность *Chondrostei*. Развитие костных чешуек осетровых рыб проходит двумя путями: разрастанием первой генерации чешуек в мощные костные пластинки и затем срастанием с ними на поверхности другой поздней генерации мелких костных чешуек. Следовательно, в онтогенезе осетровых рыб сохраняется способность давать несколько генераций чешуй, что имеет место у элазмобранхий. Мелкие чешуйки осетровых рыб образуются путем срастания друг с другом отдельных мелких костных чешуек с гребнем. У стерляди *Acipenser ruthenus* чешуйки образованы лишь срастанием 2—3 чешуек, у севрюги (*Acipenser stellatus*) получают более сложные комплексы из чешуек, срастающихся в один ряд, у осетра (*Acipenser guldenstädti*) образуются сложные звездочки радиальным срастанием отдельных чешуек. Развитие отдельных чешуй как ранней генерации (жучок), так и более поздних, на ранних стадиях проходит стадию эмалеподобного органа, сходного с таковым же в зачатке плакоидной чешуи. Однако эмалевый эпидермальный чехлик у осетровых рыб распадается до образования дентина, и чешуя развивается в виде настоящей костной чешуи с гребнем. Так называемые ромбические чешуи хвоста ничем не отличаются от других чешуй тела. Их форма обусловлена правильным соотношением к рядам миотомов и не имеет общих черт с ромбической ганоидной чешуей костных ганоидов и кроссоптеригий.

* Сборник памяти академика А. Н. Северцова (1866—1936), Москва, т. I (1938).

Развитие покровных окостенений черепа и грудного пояса протекает весьма сходно с развитием чешуй туловища. В образовании покровных окостенений также принимает участие несколько генераций чешуи, срастающихся друг с другом. А. Н. Северцов (1926) считал, что покровные окостенения черепа произошли из ромбических чешуй с гребнем, расположенных метамерно, как это имеет место в туловище у костных ганоидов. Часть этих чешуй, связанных с каналами кожных органов чувств, преобразуется в кольцевидные образования. Первично количество отдельных окостенений было большим и затем они срастались друг с другом в единые образования; например, *frontalia* развиваются путем сращения *frontalia mediale* + *frontalia lateralia*. Мои исследования онтогенеза покровных окостенений черепа пока-

зывают, что большие ромбические кости с гребнем являются сложными образованиями, полученными путем слияния мелких чешуек. Так, например, *parietalia* и *squamosum*, имеющие форму ромбической чешуи с гребнем, развиваются сложным путем. Каждая из них развивается из более мелких чешуек, срастающихся друг с другом, а далее к общей костной пластинке сверху еще нарастают мелкие чешуи вторичной генерации. Таким образом мои данные подтверждают точку зрения А. Н. Северцова об образовании покровных окостенений за счет сращения отдельных костных чешуй, а не теорию распада сплошного костного черепа на отдельные окостенения. Подтверждением такой точки зрения является происхождение покровных окостенений дна черепа кистеперых (Gross, 1935) и стегоцефалов (А. П. Быстров, 1938). На шлифах костей *Benthosuchus* и *Glyptolepis* можно видеть, что эти кости образуются путем вставания в кость нескольких генераций зубов, гомологию которых с кожными зубами подтверждает Гросс.

С другой стороны, онтогенез покровных окостенений черепа осетровых рыб показывает, что порядок появления окостенений не соответствует порядку появления окостенения в филогенетическом развитии. Первыми окостенениями, закладывающимися в онтогенезе, являются не кости крыши черепа (являющиеся непосредственным продолжением ряда костных чешуй туловища), а челюстные окостенения (*maxillare* и *dentale*), затем оперкулярные окостенения и далее *cleithrum* в грудном поясе. В порядке закладки покровных костей черепа появляются сдвиги закладки некоторых костей на более ранние стадии. Первыми закладываются не самые древние окостенения, а те, которые прежде всего полезны зародышу на первых этапах его личиночной жизни. Таковыми являются: 1) челюстные кости (*maxillare* и *dentale*), нужные личинке при самостоятельном добывании пищи, 2) оперкулярные окостенения, нужные для



жаберного дыхания, 3) cleithrum, нужные для пользования грудными плавниками. Эти функциональные сдвиги во времени закладки являются примерами изменения течения онтогенеза по пути приспособления к личиночным условиям существования.

Все эти данные не согласуются с представлением, что современные хрящевые ганоиды произошли путем дегенерации от совершенно костных палеонисцид типа *Saurichthyidae*. С другой стороны, данные онтогенеза осетровых рыб показали, что в строении осетровых имеется много общих черт с костными ганоидами. Таким образом нужно внести коррективы и в филогенетическую схему А. Н. Северцова*. По А. Н. Северцову *Osteichthyes primitivi* распались на две ветви—*Chondrostei* и *Holostei primitivi*. Далее, *Holostei primitivi* распались на *Holosteoidei crossopterygii* и *Holosteoidei actinopterygii*. Лишь последняя ветвь дала различные ветви костных ганоидов и костистых рыб. Таким образом по А. Н. Северцову ветвь *Chondrostei* отстоит очень далеко от костных ганоидов. Мне кажется, что первичные *Osteichthyes* сразу же распались на две ветви: 1) бентонных рыб *Cosmoidei crossopterygii*—предков современных многоперых, ископаемых кистеперых, двоякодышащих и наземных позвоночных, 2) нектонных лучеперых рыб—*Holostei actinopterygii*—предков палеонисцид, костных ганоидов и костистых рыб. У основания этого ствола в виде боковой ветви следует поместить хрящевых ганоидов—*Chondrosteoidei*, как наиболее примитивную группу среди лучеперых (*Actinopterygii*). Не имея возможности в данной статье дать более подробное обоснование этих выводов, ограничиваюсь приложением предварительной схемы родословного древа низших позвоночных по нашим данным.

Институт эволюционной морфологии
Академия Наук СССР

Поступило
19 III 1940

* А. Н. Северцов, Морфологические закономерности эволюции, М., 1939
схема XV, стр. 213.