

П. П. БАЛАБАЙ

О ПОЛОЖЕНИИ В СИСТЕМЕ ГРУППЫ *HETEROSTRACI*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 16 II 1948)

В затронутой здесь проблеме намечаются два основных вопроса: о составе группы *Heterostraci* и об ее положении в системе. В состав этой группы обычно включают такие глубоко различные формы, как астраспис, птераспиды, псаммостеиды, дрепанаспиды, целолепиды и флеболепиды*. Из них вызывает особенно большие сомнения включение в группу гетерострак двух последних семейств.

Траквэр⁽²⁷⁾, впервые включивший целолепид в состав *Heterostraci*, исходил в основном из общего сравнения птераспид, дрепанаспид и целолепид (отчасти из сравнения микроструктуры их скелета) и из стремления построить эволюционный ряд от селяхий через целолепид к дрепанаспидам и птераспидам.

Стеншо, также энергично поддерживающий взгляд на принадлежность целолепид к гетеростракам, приводит, однако, в своем труде больше доказательств в пользу близости целолепид к *Agnatha* вообще, нежели собственно к группе *Heterostraci* (характер висцерального скелета, строение жабер и пр.)⁽²²⁾. Другие же авторы, принимающие указанную концепцию, в основном лишь следуют упомянутым двум авторитетам, не останавливаясь на критическом пересмотре вопроса ((³, ⁵, ⁹, ¹¹, ¹⁴, ¹⁶, ²⁹, ³⁰) и др.)**.

Между тем, сравнение строения целолепид с прочими *Heterostraci*, собственно с *Drepanaspidae*, к которым они стоят якобы ближе всего, ясно обнаруживает существование между ними только двух сходных черт: общая форма тела (включая размеры и положение глаз) и наличие кожных зубов. Однако по структуре кожные зубы целолепид близки также к чешуе селяхий и акантодий (см. например⁽¹²⁾), и, кроме того, вообще относятся к образованиям, широко распространенным среди низших позвоночных. Одна же внешняя форма тела едва ли может служить серьезным аргументом в пользу родства двух групп, о внутреннем строении которых мы почти ничего не знаем: некоторое непосредственное представление мы имеем только о характере висцеральных щелей целолепид (⁽²⁶⁾, фиг. 1, ⁽²⁵⁾, фиг. 3). Но, не говоря уже о расхождениях между авторами, которые приводят эти сведения, данные их говорят о близости целолепид либо к це-

* Характер систематических единиц, их дробность и номенклатура у разных авторов чрезвычайно различны, но все они сходятся в основном — в сближении целолепид с *Heterostraci*.

** Хотя наряду с этим удерживались и иные взгляды на положение в системе группы целолепид: Абель⁽¹⁾ и отчасти Семирадский⁽²¹⁾ сближают их с цефаласпидами, Стетсон⁽²⁴⁾ — с селяхиями, Бротцен⁽⁴⁾ на основании строения скелета резко противопоставляет их прочим *Heterostraci*, и т. д.

фаласпидам (изображение Траквэра, ср. (1)), либо к селахиям (рисунок Стетсона), но отнюдь не к гетеростракам.

Исходя из сказанного, казалось бы, что наиболее целесообразно сделать дальнейший шаг, намеченный у новейших авторов (15, 18): вовсе обособить целолепид от группы *Heterostraci* (а также от группы *Diplorhina* Киэра, *Pteraspidomorphi* Стеншьо и др.) и рассматривать их как отдельную самостоятельную ветвь *Agnoatha*, если вообще включать их в состав этой последней группы.

Если выделить из группы *Heterostraci* и чрезвычайно загадочных флеболепид (во многом напоминающих гнатостом), то эта группа останется в более естественном составе семейств: *Pteraspidae* и *Drepanaspidae* по Стеншьо (22), или же в составе *Astraspiformes*, *Psammosteiformes*, *Pteraspiformes*, *Cyataspiformes* и *Amphiaspiformes* по Бергу (3).

Второй вопрос данной статьи — о положении *Heterostraci* в системе — заключает в себе весьма спорную проблему о близости *Heterostraci* к *Muxinoidei*, выдвинутую Стеншьо*.

Основанием для такого сближения у Стеншьо служат: 1) сходство происхождения рostrальной части головы обеих групп — «этмоидальное» ее происхождение в отличие от «висцерального» происхождения рostrальной области головы *Cephalaspidomorphi* (основной аргумент Стеншьо); 2) сходство общей формы тела птераспид и эмбрионов миксиновых и 3) наличие у обеих групп лишь одного наружного жаберного отверстия.

Однако последний признак является, повидимому, лишь вторичным признаком рода *Muxinae*, о чем свидетельствует количество жаберных отверстий у других круглоротых и прочих низших позвоночных**.

Сходство в форме тела птераспид и эмбрионов миксиновых зависит, повидимому, от значительного количества желтка в яйце последних, в результате чего эмбрион здесь оказывается распластанным на поверхности желтка и приобретает уплощенную форму тела (рис. 101, С, (22), стр. 375, изображает эмбриона миксины, снятого с поверхности желтка, как это видно из оригинала, данного в (?)).

Наконец, положение Стеншьо о сходном происхождении рostrальной части головы птераспид и миксиновых аргументируется у автора, в основном, сходным положением носовых отверстий этих форм: на рostrальном конце их головы — в противоположность срединному положению на верхней поверхности головы у *Cephalaspidomorphi*.

Но сходное положение носовых отверстий *Pteraspidomorphi* является чисто вторичным и обусловлено у птераспид и миксиновых различными причинами: у первых оно зависит от рostrального положения самих обонятельных мешков — на переднем конце «рострума» этих форм, а у вторых — от значительной длины «носовой трубки», которая далеко отодвигает назо-гипофизарное отверстие миксиновых от обонятельной капсулы и выносит его на передний конец головы. Таким образом, кажущееся сходство здесь лишь внешнее и не может служить доказательством в пользу каких бы то ни было морфологических положений. Обонятельная же капсула миксиновых расположена точно так же, как и у миног, — непосредственно у переднего конца головного мозга. Этим она резко отличается от обонятельных мешков птераспид, отодвинутых далеко вперед к рostrальному концу головы (ср. (15)).

* Положения Стеншьо встретили, правда, ряд возражений у многих авторов ((8, 15, 17, 18, 20, 28) и др.), но ряд других исследователей всецело принял их (3, 9, 10, 16, 19, 30), и они частично вошли в широкую палеонтологическую и зоологическую литературу.

** К тому же имеются указания, что в сем. *Cryptaspidae* было по два наружных жаберных отверстия — одно над другим с каждой стороны (6).

Кроме отмеченного, против сравнения ростральной области головы птераспид и миксиновых говорит также состав и строение у них этой области: у миксиновых это часть ротового аппарата с его скелетом, мускулатурой и мощным „языком“; у птераспид же это лишь скелетный вырост, не имевший, повидимому, никакого отношения к аппарату питания. Рот у миксиновых лежит на конце рострального отдела головы, а у птераспид в его основании.

Наконец, и значительные колебания в размерах рассматриваемого отдела головы у различных птераспид (особенно у форм разного геологического возраста) резко отличают его от почти неизменного в своих пропорциях и относительной величине рострального (преназального) отдела головы миксиновых (ср., например, как крайние формы *Poraspis brevis* Kiaer и *Pteraspis dunensis* (Roemer)); в семействах же псаммостеид и дрепанаспид соответствующий ростральный отдел головы отсутствует вовсе. Отличие это вполне понятно из того, что преназальный отдел головы миксиновых представляет собой существенную составную часть их висцерального аппарата (аппарата захватывания пищи), а „рострум“ птераспид мог, повидимому, изменяться в размерах без нарушения каких-либо основных функций организма (ср. рострум селахий).

Из всего сказанного следует, что попытка Стеншьо гомологизировать ростральный отдел головы птераспид и миксиновых является недостаточно обоснованной и что вытекающее отсюда объединение птераспид и миксиновых в одну группу *Pteraspidomorphi* было также мало удачным*.

Более того, парность органов обоняния резко обособляет эту группу от всех прочих *Agnatha* и заставляет рассматривать ее (как это впервые сделал Киэр (1³)) как особую ветвь бесчелюстных. Термин Киэра „*Diplorhina*“, предложенный для данной группы, представляется также весьма удачным.

В отличие, однако, от Киэра мы не считаем правильным включение *Coctolepidae* в группу *Diplorhina* (см. выше), а рассматриваем его также как отдельную группу *Agnatha*. Эта последняя в таком случае разделялась бы на три группы (класса?): *Monorhina*, *Diplorhina* и *Thelodonti*.

Особенности строения *Diplorhina* могли бы поставить под сомнение вообще их принадлежность к группе *Agnatha* (отрицательный признак — отсутствие челюстей — является недостаточным аргументом). Но строение жаберных мешков, хорошо различимых на ядрах птераспид, указывает на сходство последних с циклостомами и на связь, таким образом, с группой *Agnatha*.

В этом отношении термин Северцова „*Entobranchiata*“ можно признать наиболее удачным для наименования данной ветви позвоночных.

Поступило
13 II 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ O. Abel, Die Stämme der Wirbeltiere, 1919. ² П. П. Балабай, ДАН, 53, № 8 (1946). ³ Л. С. Берг, Система рыбообразных и рыб, 1940. ⁴ F. Brotzen, Z. Geschlechtsforsch., 10, No. 1, 1 (1934). ⁵ W. L. Bryant, Proc. Am. Phil. Soc., 72, No. 5, 285 (1933). ⁶ W. L. Bryant, ibid., 75, No. 2, 111 (1935). ⁷ B. Dean, Kupffer's Festschr., 1899. ⁸ К. М. Дерюгин, Природа, 1928. ⁹ W. Gross, Paläont. Z., 15, 102 (1933). ¹⁰ W. Gross, Arch. Preuss. Geol. Land., No. 5, 176 (1937).

* В предыдущем изложении не обсуждались положения Стеншьо (2³) по поводу строения назо-гипофизарного комплекса птераспид и существования у них внутреннего назо-гипофизарного отверстия, так как положения эти не вытекают непосредственно из фактических данных автора.

¹¹ A. Heintz, *Naturwiss.*, **26**, No. 4, 49 (1938). ¹² K. H. Höpffe, *Paleontogr.*, **76**, 35 (1932). ¹³ J. Kiaer, *Vidensk. Skrif. I. Mat.-nat. Kl., A*, 6 (1924). ¹⁴ J. Kiaer, *Skrif. Svalb. Ishav.*, **52** (1932). ¹⁵ Дм. Обручев, *Зоол. журн.*, **24**, № 5, 257 (1925). ¹⁶ I. M. Robertson, *Am. J. Sci.*, **35**, 172 (1938). ¹⁷ А. Ш. Ромер, *Палеонтология позвоночных*, 1939. ¹⁸ A. S. Romer, *Vertebrate Paleontology*, 1945. ¹⁹ G. Sæve-Söderbergh, *Ark. Zool.*, **26**, A, 1 (1934). ²⁰ А. Н. Северцов, *Морфологические закономерности эволюции*, 1939. ²¹ J. Siemiradski, *Podręcznik paleontologii*, **1**, 1935. ²² E. Stensio, *Skr. Svalb. Nord. Shav.*, **12** (1927). ²³ E. Stensio, *The Cephalaspids of Great Britain*, *Brit. Mus. London*, 1932. ²⁴ H. C. Stetson, *Am. J. Sci.*, **16**, 226 (1928). ²⁵ H. C. Stetson, *J. Geol.*, **34**, No. 6, 141 (1931). ²⁶ R. H. Traquair, *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **34**, No. 21, 595 (1899). ²⁷ R. H. Traquair, *ibid.*, **39**, No. 32, 827 (1899). ²⁸ E. I. White, *Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B*, **225**, No. 527, 381 (1935). ²⁹ K. D. Zittel, *Text-book of Palaeontology*, **2**, 1932. ³⁰ W. Zych, *Arch. Tow. Nauk. Lwów.*, **3**, 9, No. 1, 1 (1937).