

П. П. БАЛАБАЙ

К СРАВНЕНИЮ ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА *OSTEOSTRACI*,  
*ANASPIDA* И *CYCLOSTOMATA*

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

Со времени классической работы Стеншю, положившей начало новому этапу исследований над *Agnatha* <sup>(12)</sup>, в палеонтологической литературе довольно прочно утвердился взгляд на происхождение современных круглоротых (или же, по Стеншю, только миног) от цефалоспидообразных предков через *Anaspida* <sup>(2, 8-10, 12, 13, 17)</sup>.

Взгляд этот вполне соответствует палеонтологическим данным о значительной редукции костной ткани в процессе эволюции низших позвоночных и, по видимому, в значительной степени был продиктован этими данными. Однако внимательное сравнение других систем органов и, в частности, строения висцерального аппарата упомянутых групп заставляет отнести к такого рода утверждениям с большой осторожностью.

Действительно, сравнение цефаласпид с круглоротыми и рыбами показывает, что у цефаласпид передние висцеральные дуги резко сдвинуты в роstralном направлении по сравнению с тем, что мы имеем у всех прочих позвоночных. Во всех других случаях дуга иннервации VII нерва (первая пребранхиальная дуга циклостом, гиоидная дуга гнатостом) лежит на уровне слуховой капсулы; элементы иннервации V нерва лежат в предслуховой области, а элементы иннервации IX и X нервов — в заслуховой области. У цефаласпид же не только дуга иннервации VII нерва, но и дуга иннервации IX нерва лежит впереди от орбиты, дуга иннервации X<sub>1</sub> нерва расположена между орбитой и слуховой капсулой и только дуга иннервации X<sub>2</sub> нерва — позади последней (см. <sup>(12)</sup>, рис. 3 и 37 в тексте, табл. 52 атласа).

О том же сдвигании в роstralном направлении дуг у цефаласпид говорит и прохождение их висцеральных нервов. У всех других низших позвоночных (строение которых нам известно) висцеральные компоненты VII и IX нервов по выходе из черепа идут вниз и не вдоль соответствующих дуг (см., например <sup>(5)</sup>, рис. 259, стр. 541; <sup>(4)</sup>, табл. XXV, XXXII и др.). У цефаласпид же эти нервы, отойдя от мозга, идут на значительное расстояние вниз и вперед к иннервируемым ими элементам; отчасти это направление сохраняется еще и в передних ветвях X нерва (см. <sup>(12)</sup>, табл. 44—50, 53, 57 и рис. в тексте № 43).

Можно думать, что у предков цефаласпид с разрастанием вперед дорзального щита (при образовании преназальной области головы) сдвинулись в этом же направлении и тесно связанные со щитом вис-

церальные элементы\* и заняли положение, находимое теперь у цефаласпид.

В результате у цефаласпид мы имеем совсем другой состав ро-стральных частей висцерального аппарата, нежели у современных циклостом. У круглоротых, как уже упоминалось выше, предслуховая область висцерального аппарата образована только элементами иннервации V нерва — в основном его „максиллярной“ ветви. У цефаласпид же этот отдел образован элементами иннервации по крайней мере пяти нервов: V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub>, VII, IX, X (см. рис. 4 в тексте (12)). Более того, преназальная область головы круглоротых (одно из наиболее характерных образований *Monorhina*), как показывают наблюдения над процессом метаморфозы у миноги (1), развивается в границах всего лишь одного бранхиомера (V<sub>2</sub> нерва)\*\*, а у цефаласпид этот отдел включает элементы по крайней мере трех бранхиомеров: иннервации V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub> и VII нервов (см. (12), рис. 3, 4 в тексте).

Если теперь попытаться производить круглоротых от *Osteostraci*, то тем самым необходимо допустить, что сдвинутые в рострально и направлении висцеральные дуги этих последних сначала возвратились в свое исходное положение (свойственное всем прочим позвоночным), а затем уже дифференцировались в направлении круглоротых.

Никаких, однако, фактических данных для допущения подобных „путешествий“ бранхиомеров назад и вперед не имеется, и они сами по себе представляются довольно мало вероятными.

Более естественным кажется допустить, что обе эти группы *Agatha* возникли от общих исходных предков, у которых не было еще специализированных черт данных групп и которые могли дифференцироваться в направлении каждой из них. В частности, у таких исходных форм не мог быть еще, повидимому, развит (или же был в зачаточном состоянии) преназальный отдел головы, по-разному построенный и, как мы видели, имеющий разный состав у *Cyclostomata* и *Osteostraci*. А в таком случае это, значит, не были еще „*Cephalaspida*“ или цефаласпидообразные формы. Не было у них, конечно, и сдвига дуг, свойственного этим последним.

Попытка ввести *Anaspida* как промежуточную группу между *Cyclostomata* и *Osteostraci* мало полагает обоснованию гипотезы о происхождении первых от вторых. Ибо *Anaspida* сами по себе являются группой не менее специализированной, чем круглоротые или остеостраки, но в направлении, отличном как от тех, так и от других. В самом деле, наружный скелет *Anaspida*, как показал Gross (6), по своей микроструктуре резко отличается от скелета цефаласпид и, если его можно еще до известной степени сблизить со скелетом псаммостеид, то по отношению к скелету цефаласпид сделать это невозможно.

Расположение наружных жаберных отверстий в задней части головы говорит о дифференцировке у анаспид аппарата активно о захватывания пищи („ротового аппарата“), чем эти формы отличаются от цефаласпид. Но характер ротового отверстия — чисто рыбьего типа (см. (7), табл. XII, рис. 1 и 24 в тексте; (14), рис. 5, 7) — резко отличает его от ротового аппарата циклостом и делает едва ли возмож-

\* См. неоднократно подчеркиваемую Стеншо тесную связь у цефаласпид висцерального скелета с невральным черепом.

\*\* У аммоцета преназальная область представлена только верхней губой, вся же мощная преназальная область сформированной миноги развивается как новообразование — в виде своего рода «вставки» между бывшей верхней губой (превращающейся в ротовую воронку миноги) и смежными с ней позади лежащими частями стенок ротовой полости, мускулатура которых иннервируется той же ветвью V<sub>2</sub> нерва, что и мускулатура верхней губы.

ным выведение последнего из первого\*. Подобная попытка была бы, вероятно, так же мало плодотворной, как и пресловутые попытки в свое время сравнивать и гомологизировать в деталях элементы висцерального скелета циклостом и гнатостом.

Количество наружных жаберных отверстий (минимум 6) указывает как будто на состав преджаберной области анаспид не более, как из 3—4 бранхиомеров (если исходное число их было 10, как у цефаласпид). Но этим анаспиды должны были бы резко отличаться от цефаласпид, у которых в связи с упомянутым сдвижением дуг одна только предслуховая область включает элементы не менее 5 бранхиомеров (см. выше).

Наконец, общее расположение и сближенность друг с другом наружных жаберных отверстий говорит о значительных особенностях и дыхательного аппарата анаспид по сравнению с соответствующей системой цефаласпид и, особенно, круглоротых.

Все эти данные (а количество их, вероятно, значительно увеличилось бы при большей изученности анаспид) согласованно говорят о малой вероятности непосредственных генетических связей между *Anaspida*, с одной стороны, и группами *Osteostraci* и *Cyclostomata*, с другой.

Более естественным кажется и в этом случае предположить независимое происхождение анаспид от общих исходных предков *Monorhina*, давших начало также остеостракам и циклостомам. В таком случае группа *Monorhina* Киаег представлялась бы монофилитической группой, три ветви которой, имея общее происхождение, в дальнейшем, однако, развивались бы независимо друг от друга<sup>3, 11, 15</sup>.

Вопрос о строении таких генерализированных предков *Monorhina* не входит в задачи данной статьи, но в дополнение к сказанному выше можно было бы отметить, что различная структура „костного“ скелета *Osteostraci* и *Anaspida* и полное его отсутствие у циклостом делает весьма вероятным отсутствие такого скелета и у общих предков этих трех групп.

Поступило  
13 II 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> П. П. Балабай, ДАН, 53, № 8 (1946). <sup>2</sup> Л. С. Берг, Система рыбообразных и рыб, 1940. <sup>3</sup> К. М. Дерюгин, Природа, № 6, 579 (1928). <sup>4</sup> Favaro, in Bronn's Kl. u. Ord., 6, 1, 1924. <sup>5</sup> C. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie, 1874. <sup>6</sup> W. Gross, Norsk. geol. tidsk., 17, 191 (1938). <sup>7</sup> J. Киаег, Vidensk. Skr. I, Mat.-nat. Kl., No 6 (1924). <sup>8</sup> Дм Обручев, Зоол. журн., 24, № 5, 257 (1945). <sup>9</sup> A. S. Romer, Vertebrate Paleontology, 1945. <sup>10</sup> G. Säve-Söderbergh, Ark. Zool., 26, A, 1 (1934). <sup>11</sup> А. Н. Северцов, Морфологические закономерности эволюции, 1939. <sup>12</sup> E. Stensio, The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitzbergen, P. 1, Cephalaspidae, 1927. <sup>13</sup> E. Stensio, The Cephalaspid of Great Britain, Brit. Mus. London, 1952. <sup>14</sup> H. C. Stetson, Jour. Geol., 36, No 5, 458 (1928). <sup>15</sup> D. Tretjakoff, Z. wiss. Zool., 133, No. 3/4, 470 (1929). <sup>16</sup> Phil. White, Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, No. 527, 225, 381 (1955). <sup>17</sup> W. Zych, Arch. Tow. Nauk. Lwów, 3, 9, No. 1, 1 (1927).

\* Не даром же А. Н. Северцов<sup>(11)</sup> сближает анаспид с рыбами!