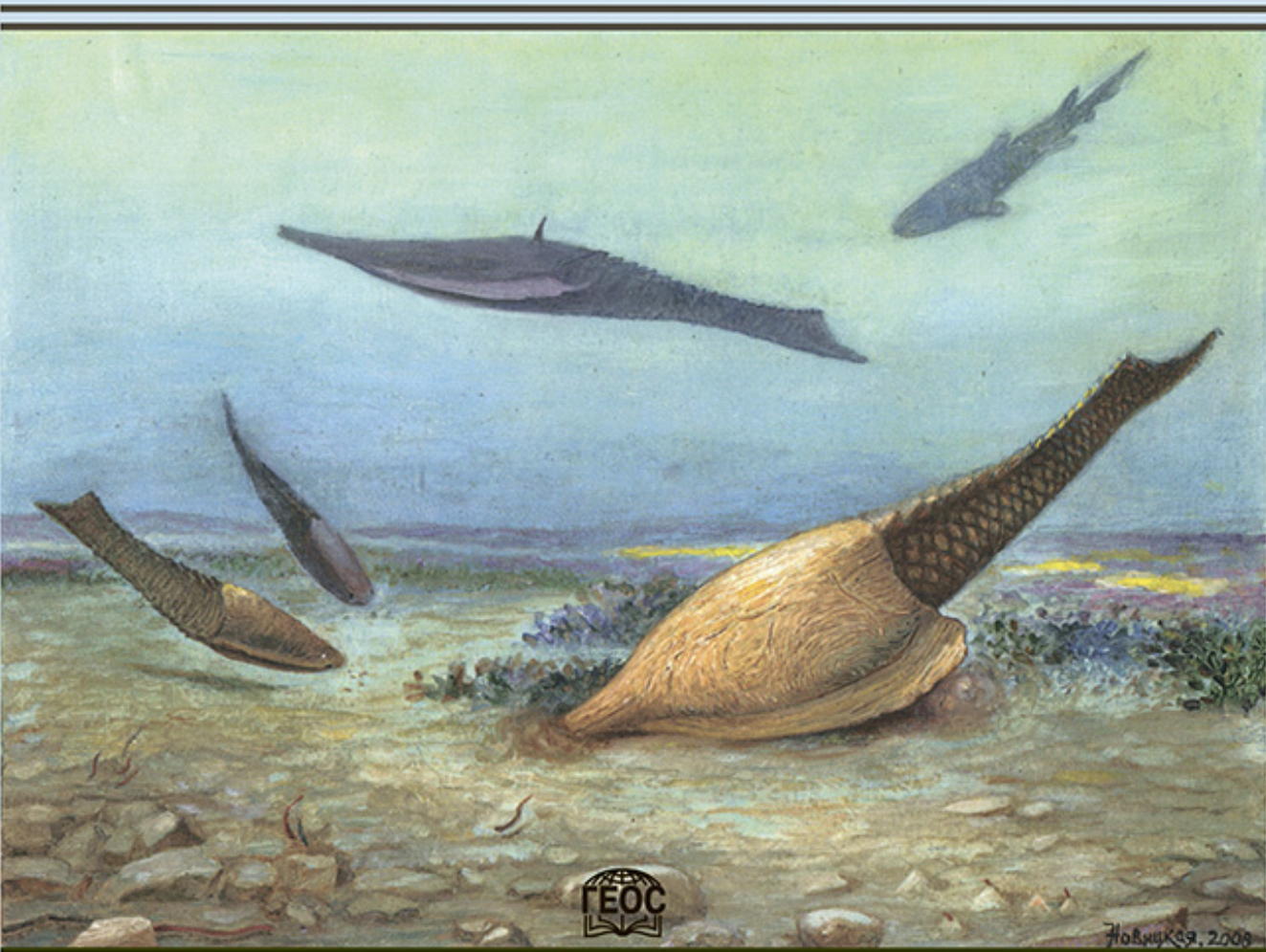


Л.И. Новицкая

**ПРЕДШЕСТВЕННИКИ РЫБ,
БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ –
НАЧАЛО ПУТИ К ЧЕЛОВЕКУ**



Новицкая, 2009

*Посвящается моему отцу
Иллариону Сергеевичу Новицкому,
профессору, заслуженному деятелю науки*



Larissa Novitskaya

**PREDECESSORS OF FISHES,
JAWLESS VERTEBRATES:
BEGINNING OF THE WAY TO MAN**

Responsible editor: academician *A. Yu. Rozanov*,
Russian Academy of Science (RAS)

Moscow
GEOS
2015

Л.И. Новицкая

**ПРЕДШЕСТВЕННИКИ РЫБ,
БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ –
НАЧАЛО ПУТИ К ЧЕЛОВЕКУ**

Ответственный редактор
академик РАН *А.Ю. Розанов*

Москва
ГЕОС
2015

УДК 551.7
ББК 26.323
Н 53

Новицкая Л.И. Предшественники рыб, бесчелюстные – начало пути к человеку. – М.: ГЕОС, 2015. – 336 с.

ISBN 978-5-89118-679-8

В книге рассказывается о древнейших позвоночных, населявших нашу планету задолго до появления на ней таких «суперзвезд», как гигантские ящеры. Именно небольшие водные животные, бесчелюстные, стали нижней ступенью в эволюции позвоночных, давшей человека. В увлекательной форме автором обсуждается строение бесчелюстных, показано, как они выглядели, чем и как питались, как двигались, где жили, почему вымерли. В строении бесчелюстных (у двуноздревых – диплорин) обнаружены важнейшие, фундаментальные, признаки. Они сохраняются на протяжении сотен миллионов лет в эволюции челюстноротых позвоночных: рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих. Такие признаки есть и у человека в строении его мозга и обонятельного аппарата (исследования автора). Что это значит? Ответ на этот вопрос является одним из главных, предлагаемых вниманию читателей. В книгу включены результаты научных исследований, проводящихся во многих странах мира.

Автор книги Лариса Илларионовна Новицкая – доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ; место работы – Палеонтологический институт, Москва; область основных исследований: бесчелюстные позвоночные (Agnatha) и древние рыбы; проблема происхождения позвоночных: челюстноротых и круглоротых.

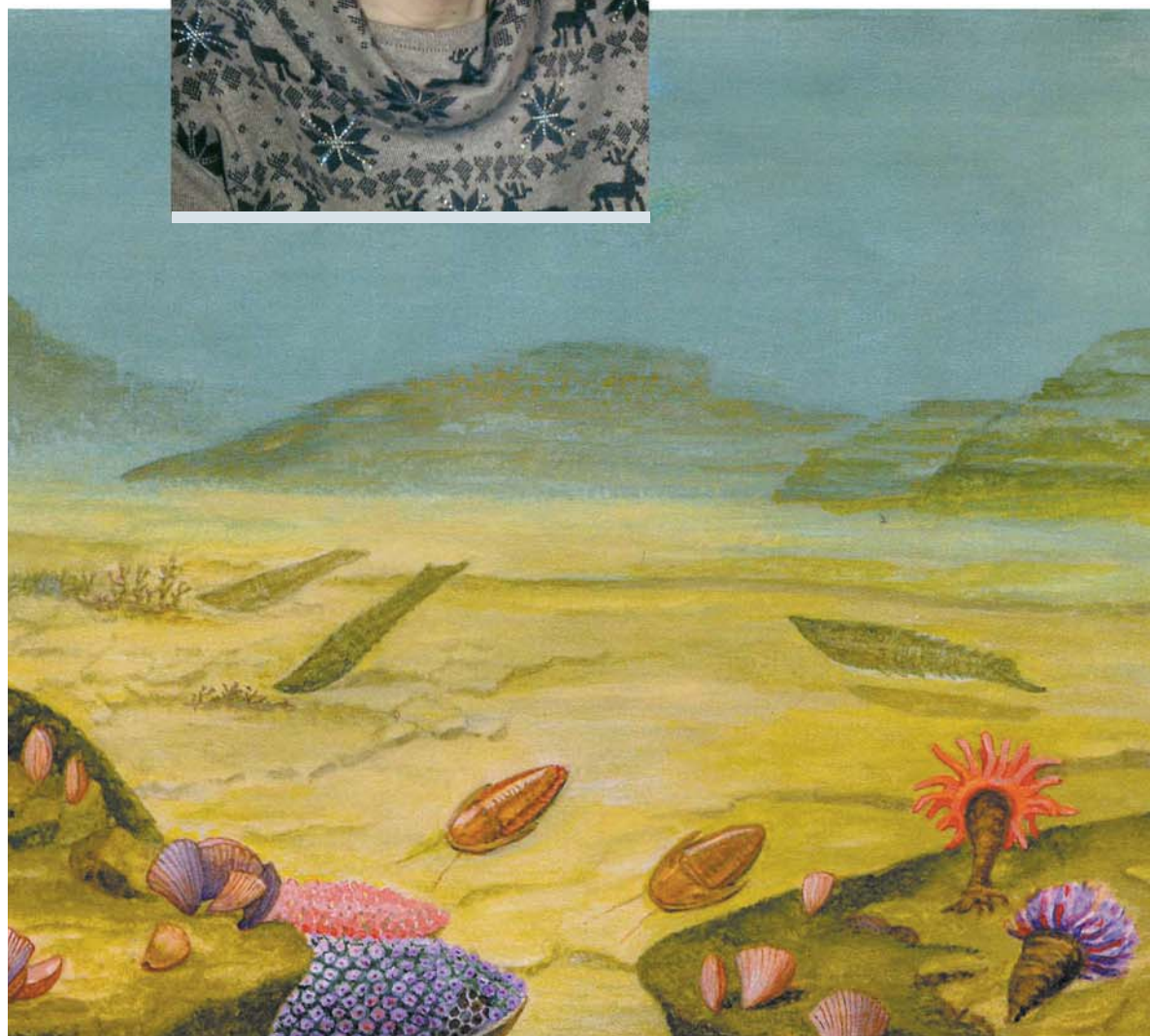
Рецензенты:

И.С. Барсков, доктор биологических наук, профессор, Заслуженный деятель науки РФ, заведующий кафедрой палеонтологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

М.Ф. Ивахненко, доктор биологических наук, заведующий лабораторией палеогерпетологии Палеонтологического института им А.А. Борисяка, Москва.



*Узнавая историю бесчелюстных,
продолжавшуюся около 160
миллионов лет, мы окажемся
в таинственном древнем мире,
совсем не похожем на наш,
полном неразгаданных загадок
и неожиданных открытий...*



ВВЕДЕНИЕ:

ПРИГЛАШЕНИЕ В ПАЛЕОЗОЙ И ... НЕМНОГО О ЧЕЛОВЕКЕ

Что это?!... Где мы??... Как мы сюда попали?!...

Представим себе, что из современного, шумного, светящегося яркими рекламами, переполненного людьми и техникой мегаполиса мы мгновенно перенеслись на один из очень древних континентов Земли начала палеозоя. Это был бы настоящий шок!

Мы оказались внутри раннего этапа в развитии жизни на Земле. Уже появились разнообразные животные, не имевшие позвоночника (беспозвоночные), но в то время они могли существовать только в воде. Суша была не населена и казалась пустой. Насколько можно было видеть — по ней никто не ходил, не бегал, не прыгал... Лишь робкие шаги в освоении влажных прибрежных участков делались некоторыми беспозвоночными...

Огромное впечатление производил и звуковой фон Земли. Он состоял только из шумов. Слышался шум волн. Гремели грозы. С сухим треском разрывали атмосферу молнии. С грохотом и шуршанием падали камни в обвалах, вызванных не такими уж редкими землетрясениями и извержениями вулканов. Иногда раздавались короткие хлопки — удары метеоритов, достигавших поверхности Земли. В этом звучании нашей планеты еще не было никаких знакомых нам живых голосов, не было шума лесов, шелеста трав, криков животных... Все это появилось намного позднее, через многие миллионы лет...

Читатель может задать совершенно законный вопрос — зачем нам знать эту древнюю часть истории Земли? В то время в ней не было ничего, что могло бы нас хоть как-то касаться! Но это не совсем так, точнее, совсем не так.

Дело в том, что уже тогда (в начале палеозоя) стала формироваться нижняя «ступень» эволюционной лестницы позвоночных, приведшей к млекопитающим. Как известно, в их число входит и человек. Эта нижняя «ступень» — бесчелюстные — пока менее всего освещена в литературе, популяризирующей научные открытия.

Знакомясь с древнейшим этапом истории позвоночных, мы сможем узнать, с чего начиналось то направление в развитии жизни в условиях Земли, которое через множество тысячелетий сформировало человечество, проявившее себя в цивилизациях, давно исчезнувших и современных.

Только зная главные этапы («ступени») истории жизни на нашей планете и, конечно, зная историю позвоночных, можно объективно и под разными углами зрения оценить результаты деятельности человека. Только тогда можно понять значение этих результатов для жизни на современной Земле.

Тех, кто заинтересовался этой книгой, я приглашаю побывать во времени, когда наша планета была на сотни миллионов лет моложе... В истории Земли это время называют палеозоем – эрой Древней жизни. Мы окажемся в середине палеозоя – в силуре и девоне.

Для этого нам придется из сегодняшнего дня мысленно вернуться назад в интервал времени, нижняя граница которого приблизительно 440 миллионов лет, а верхняя – 360 миллионов лет. Но возможно ли это? Да, это стало возможным благодаря работам очень многих палеонтологов. Ими исследованы внешний облик и строение давно вымерших животных и растений. Палеонтологами сделаны выводы о среде обитания палеозойских организмов и проанализированы их своеобразные приспособления (адаптации) к этой среде.

Так что же ждет нас в палеозое?

Как мы уже знаем, в раннем палеозое наша планета была совсем не похожа на ту, которую мы видим сейчас. Континенты занимали не то положение, какое они занимают в наше время. Жизнь была сосредоточена в воде (рис. 1). Это был мир беспозвоночных животных. Его населяли многочисленные и очень разнообразные черви, губки, археоциаты, кораллы, моллюски, иглокожие, членистоногие – трилобитообразные, ракообразные, и другие. Позвоночные уже появились, но были еще очень редкими. Они отнесены к бесчелюстным – Agnatha, что означает «без челюстей».

В истории развития жизни на Земле строение бесчелюстных стало основой для формирования рыб – гигантской и чрезвычайно разнообразной группы низших позвоночных, успешно преодолевшей интервал времени в сотни миллионов лет – от силура до современности.

Рыбы, в свою очередь, дали начало древним земноводным, впервые вышедшим из воды на сушу. Далее в эволюции сформировались вполне сухопутные группы животных. Таким образом, можно сказать, что ***эволюция позвоночных***, приведшая к их современному, почти фантастическому, разнообразию, ***опирается в своем начале на палеозойских бесчелюстных.***

Современные позвоночные представлены пятью крупными группами: надклассом рыб (Pisces) и классами земноводных (Amphibia), пресмыкающихся (Reptilia), птиц (Aves) и млекопитающих (Mammalia). В сумме, в составе живущих в настоящее время позвоночных насчитывается около 50 000 видов животных. Из них более 20 000 приходится на рыб.

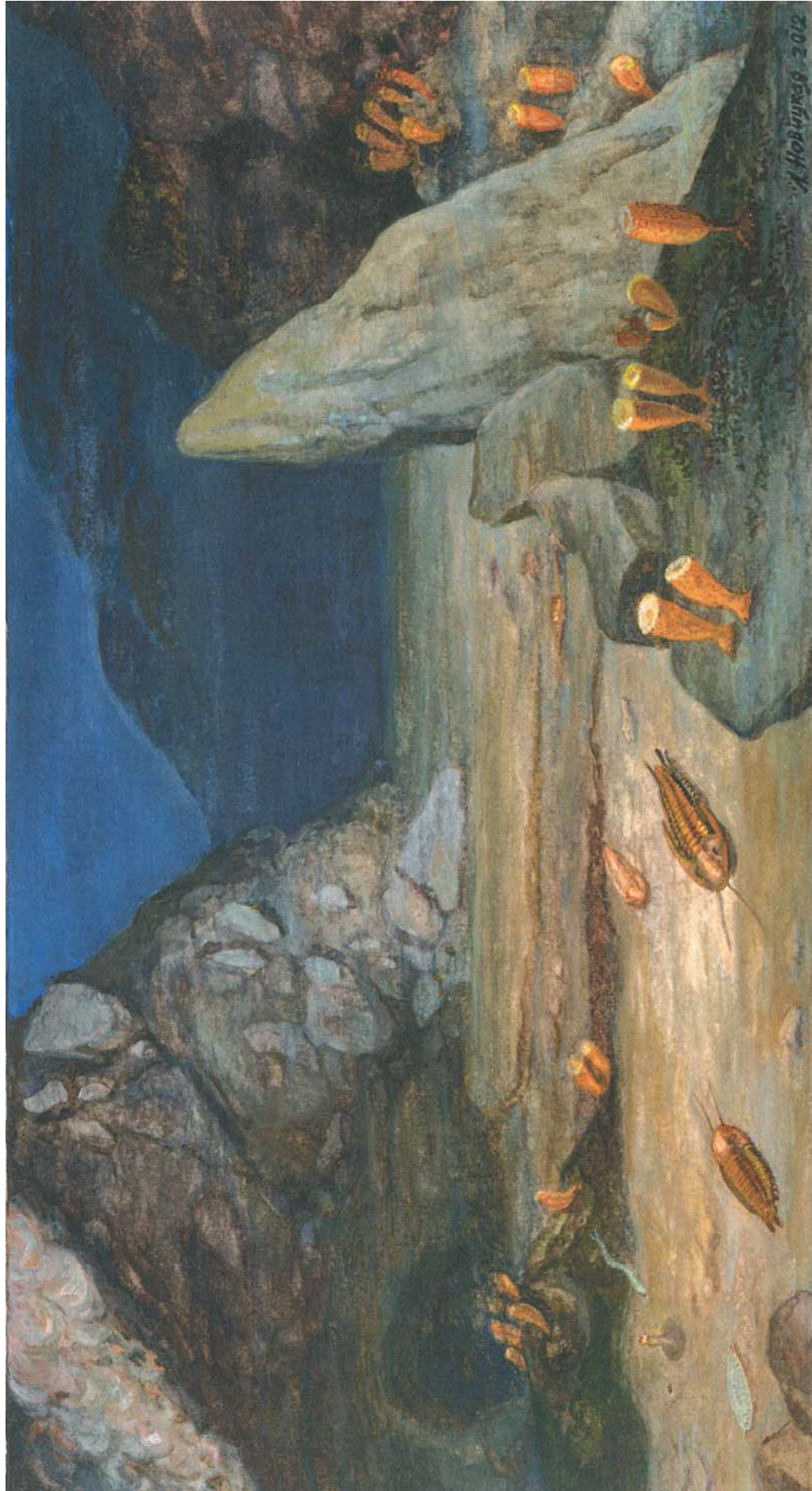


Рис. 1. Раннепалеозойское (кембрийское) море. Так мог выглядеть один из его участков во время извержения вулкана. На переднем плане – трилобиты, черви; здесь же и дальше – археоциаты и губки. Реконструкция Л.И. Новицкий.

(Данные из: «Жизнь животных», под редакцией академика В.Е. Соколова). Число видов современных млекопитающих составляет около 4 000, включая вид *Homo sapiens* (Человек разумный), численность которого уже превысила 7 миллиардов. Разумеется, количество видов позвоночных совсем невелико сравнительно с некоторыми группами-гигантами. Например, в классе насекомых (Insecta-Ectognata) объединено более двух миллионов видов.

Почему же для нас важна и интересна история позвоночных? Конечно потому, что мы сами принадлежим к этой ветви развития жизни. Потому также, что только высшие позвоночные (человечество) способны к научному познанию окружающего мира и себя. Наконец потому (и это очень важно!), что на современном этапе своего развития ***высшие позвоночные (млекопитающие: человек), в отличие от всех других живых существ, населяющих Землю, приобрели способность целенаправленно и очень активно вмешиваться в состояние локальных сред обитания и биосферы в целом.*** Подчеркнем, что в раннем палеозое (т.е., условно говоря, в начале пути позвоночных) строение бесчелюстных и их относительная малочисленность делали их влияние на среду обитания практически нулевым или близким к нулю. Таким образом, изучение эволюции позвоночных и знание их древнейшего уровня дает возможность проследить усложнение их строения и (в деятельности человека) возрастание влияния на экологическое состояние Земли.

Эволюцию позвоночных условно можно представить себе как последовательность восходящих ступеней. Эти «ступени» соответствуют появлению и формированию (становлению) бесчелюстных — рыб — земноводных — пресмыкающихся — млекопитающих. Совсем непросто выяснить характер и скорость морфологических преобразований (изменений в строении), осуществившихся на этом пути. Продолжительность преобразований в истории позвоночных составила около 470 миллионов лет: от начала палеозоя (с середины ордовика) до настоящего времени. В качестве морфологического материала для их реализации, по самым приблизительным подсчетам, потребовалось около 500 миллионов поколений существ. Примерно столько поколений сменилось в эволюции позвоночных от палеозойских бесчелюстных до млекопитающих. ***Результатом такого длительного процесса эволюции является все современное биоразнообразие позвоночных. Оно составляет очень важную часть нашей среды обитания.***

Что же представляли собой бесчелюстные, начинавшие этот эволюционный марафон в прибрежных зонах морей и неглубоких водоемах раннего палеозоя?

Ответ на поставленный вопрос является целью этой книги.

Мы познакомимся, главным образом, с крупными и хорошо изученными группами (подклассами) бесчелюстных. Из них гетеростракам и остеоостракам будет отведено особое место, т.к. эти бесчелюстные имеют непосредственное отношение к началу формирования двух основных направлений в эволюции позвоночных.

Эволюция создает новые формы жизни. Через сотни миллионов лет развития позвоночных появился человек. Как это ни странно, но в его строении обнаружены признаки, существовавшие еще у бесчелюстных (материалы по гетеростракам). Выяснено, что такие признаки есть и в строении мозга (глава «Об эволюции», раздел о мозге).

Некоторые серьезные вопросы мы обсудим, не отказываясь от юмора. Мы не раз вспомним Алису, оказавшуюся в Стране чудес и в Зазеркалье так же неожиданно для себя, как мы — в палеозое. Мы многое узнаем...

Надеюсь, что книга привлечет внимание читателей различных специальностей и разного возраста, в том числе студентов не только биологических вузов, а также школьников старших классов. Книга может быть полезна для преподавателей, ведущих курсы по биологии. Глава о жизни и приключениях Габри (приложение) перенесет читателей в фантастически далекий, но вполне реальный мир животных, населявших Землю задолго до динозавров.

Как палеонтолог и специалист по бесчелюстным, свою главную задачу я вижу в профессиональном и, вместе с тем, легко воспринимаемом показе научных материалов и полученных результатов. Это — опыт создания научно-популярной книги нового типа: читатель получит не только знания об исчезнувших группах, но и возможность мысленного «погружения» в древние среды обитания.

Книга о бесчелюстных рассчитана на всех тех, кто интересуется или только начинает интересоваться ранними этапами развития позвоночных, к которым мы все принадлежим.

БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ КРАТКАЯ СПРАВКА

Время существования. Бесчелюстные – это древнейшие позвоночные животные, известные по палеонтологическим находкам. Время их существования приходится на начало и середину палеозоя (кембрий?, ордовик – поздний девон) (рис. 2). Оно составляет 150–160 миллионов лет.

Наиболее древней группой бесчелюстных являются гетеростраки. В переводе с греческого это означает «разнощитковые», поскольку покрывавший их панцирь состоял из различного числа пластинок. Самые древние остатки гетеростраков найдены в отложениях кембрия (определяемого с вопросом) и среднего ордовика Северной Америки и Европы (о. Шпицберген), а также в отложениях нижнего–среднего ордовика Австралии и Южной Америки. В конце 20-го века появились сообщения о загадочных находках в нижнем кембрии Китая, отнесенных описавшими их авторами, к бесчелюстным (Agnatha).

Размеры. В основном, бесчелюстные были небольшими животными. Они выглядели примерно так, как показано на схеме (рис. 2). У силурийских и раннедевонских гетеростраков длина панциря, покрывавшего голову-туловищный отдел, составляла от 2 до 30 см. Длина всего животного (от переднего конца головы до конца хвостового плавника) колебалась от 5 до, приблизительно, 70 см. Примерно такими же были размеры других бесчелюстных – остеостраков. Их общая длина могла достигать 50 см и больше. Длина телодонтов (эта группа не имела панциря) менялась от 5 см до 40 см. В среднем она составляла 20 см.

В конце девона, т.е. в конце существования бесчелюстных появились крупные виды, выглядевшие настоящими гигантами. Например, спинной (дорсальный) панцирь гетерострака *Obruchevia*, достигал в длину 40-60 см, а общая длина животного могла составлять приблизительно 1,3 метра. Название «Обручевия» дано в честь известного русского палеоихтиолога Дмитрия Владимировича Обручева.

Внешний вид. Наружный скелет (эксоскелет). Несмотря на простоту базовой формы тела, несколько сплюсненного в передней половине или веретеновидного, внешний вид бесчелюстных был чрезвычайно разнообразен (рис. 3). У бесчелюстных, имевших панцирь, это разнообразие достигалось за счет выступов, гребней, уплощенной боковой каймы разной

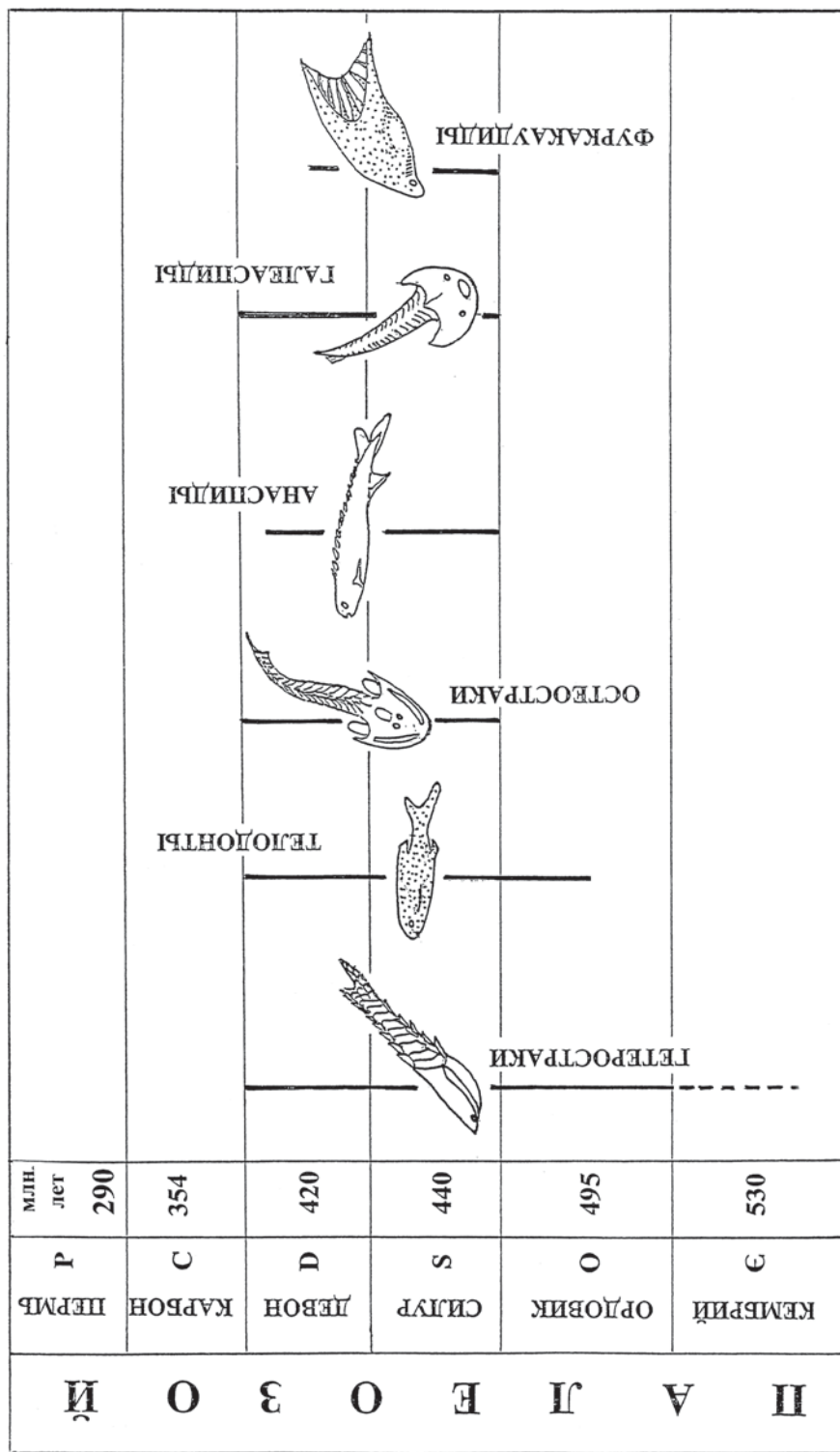


Рис. 2. Схема распространения бесчелюстных в палеозое. Цифрами в миллионах лет указано время от начала периодов (кембрий, ордовики др.) до современности



Рис. 3. Разнообразие внешнего строения бесчелюстных.

Гетеростраки: 1 – Пораспис (*Poraspis*), 2 – Прозарктаспис (*Prosarctaspis*), 3 – Ангараспис (*Angaraspis*), 4 – Эглонаспис (*Eglonaspis*). **Остеостраки:** 5 – Трёматаспис (*Tremataspis*), 6 – Цефаласпис (*Cephalaspis*), 7 – «Бораспис» («*Boreaspis*»). **Телодонты:** 8 – Флеболепис (*Phlebolepis*); **фуркакауиды:** 9 – Сфенонектрис (*Sphenonectris*), 10 – Фуркакауда (*Furgacauda*). **Анаспиды:** 11 – Птериголепис (*Pterygolepis*). **Галеаспиды:** 12 – Макротираспис (*Macrothyraspis*)

конфигурации и за счет формы его пластинок. У некоторых бесчелюстных передний конец головы вытягивался в более или менее длинный вырост (рис. 3, фиг. 4). Иногда на его конце располагалось ротовое отверстие, например, у некоторых гетеростраков. В других группах роstralный выступ находился впереди рта (некоторые остеостраки и галеаспиды) (рис. 3, фиг. 7, 12). Панцирь бесчелюстных обычно уплощен дорсо-вентрально. Его брюшная часть, как правило, более выпуклая, чем спинная. Но он мог быть и сигарообразным, почти круглым в поперечном сечении (рис. 3, фиг. 1). Форма панциря влияла на образ жизни этих первичноводных животных. Уплощенные бесчелюстные были придонными, сигарообразные проводили значительную часть времени в воде.

В некоторых группах бесчелюстных панцирь отсутствовал (телодонты, анаспиды) (рис. 3, фиг. 8 – 10, 11). В этих группах голову и все тело животного покрывали чешуи. Но на голове могли располагаться и небольшие пластинки (у анаспид). Формой тела эти бесчелюстные напоминали рыб (рис. 3, фиг. 8 – 11).

Присутствие хорошо развитого наружного скелета (экзоскелета), представленного панцирем и чешуями или только чешуями, является одним из главных признаков, характерных для бесчелюстных позвоночных.

Экзоскелет в некоторых группах состоял из дентина и аспидина. Дентин, а именно его разновидность – ортодентин – это такая же скелетная ткань, как и в зубах современного человека. Аспидин является древней скелетной тканью первично (т.е. с «момента» ее возникновения в эволюции), не имевшей костных клеток. Экзоскелет, состоявший из этих тканей (дентина и аспидина) был развит у гетеростраков и телодонтов. У остеостраков наружный скелет был образован дентином (но другой его разновидностью – мезодентином) и костной тканью, имевшей костные клетки – остециты. Поверхностный и средний слои панциря остеостраков могли редуцироваться (исчезать). У некоторых бесчелюстных над слоем дентина имелся эмалеподобный слой.

Материал по бесчелюстным обычно представлен экзоскелетом или его отпечатками. На экзоскелете нередко сохраняются следы других органов. Довольно часто это – орбитальные вырезки, указывающие на положение глаз (рис. 4). Иногда видна вырезка ротового отверстия и заметны отпечатки жаберного аппарата. Нередко сохраняются следы системы сейсмочувствительных органов (называемой также системой боковой линии), служившей, как и у современных рыб, для ориентации в воде. У бесчелюстных следы сейсмочувствительных органов имели вид борозд на поверхности панциря или каналов, открывавшихся наружу порами (рис. 5). В некоторых группах бесчелюстных на поверхности наружного скелета заметны следы особых (специализированных) органов. Примером могут служить латеральные и дорсальные поля у остеостраков или дорсо-медиальное отверстие у галеаспид. На рисунке 3 эти поля показаны на панцирях остеостраков желтым (фиг. 5, 6, 7), отверстие у галеаспид показано розовым (фиг. 12). Объяснение их назначения до сих пор остается спорным. У современных рыб такие образования отсутствуют.

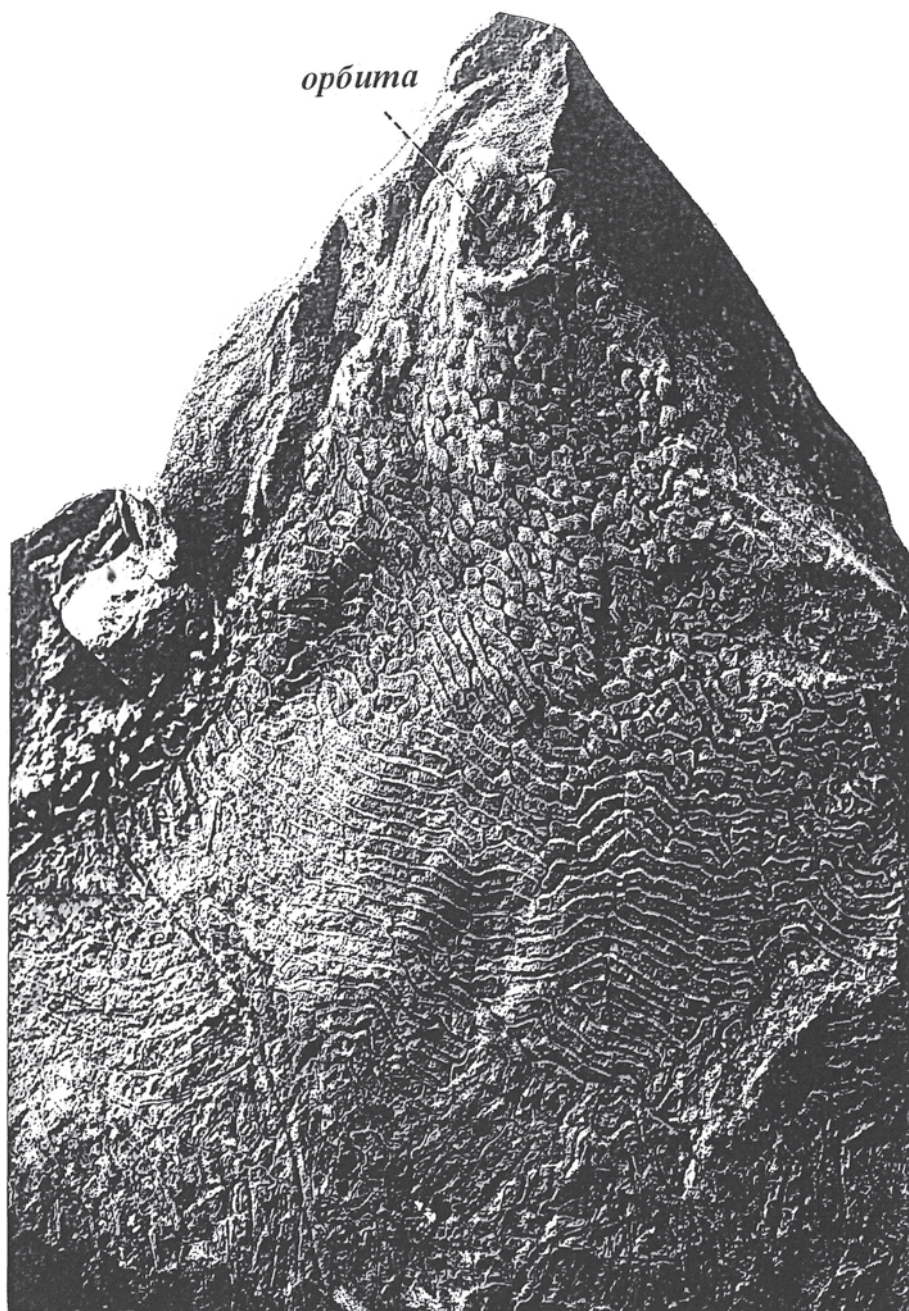


Рис. 4. Передняя часть панциря Эмпедасписа (Empedaspis). Гетеростраки. На ротовой трубке видна левая орбита. Нижний девон Сибири (Таймыр). (Novitskaya, 1971; Новицкая, 2004)

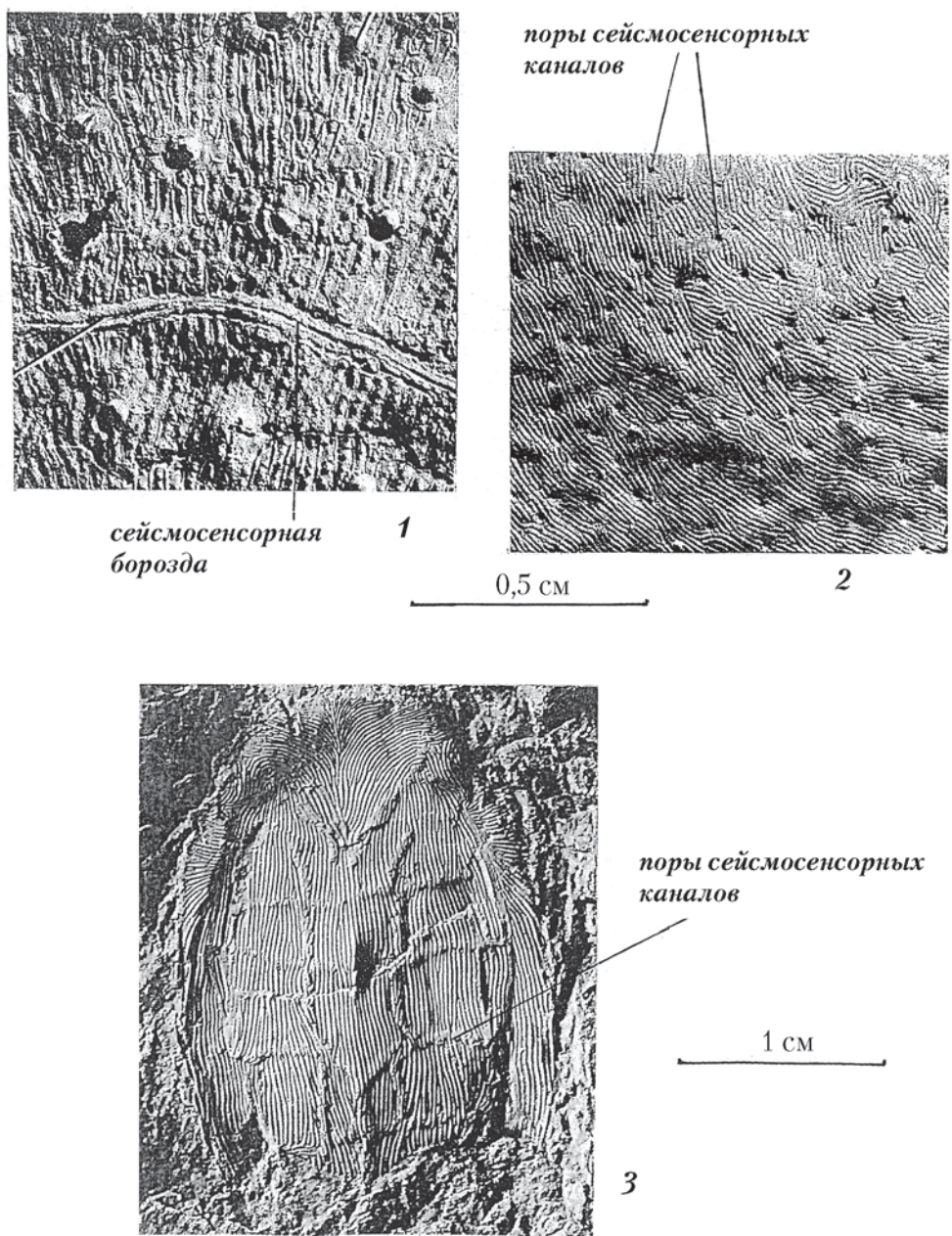


Рис. 5. Сейсмические борозды и поры каналов на панцирях гетеростраков.
Фиг. 1. Герронаспис (*Gerronaspis*). Нижний девон Сибири. Фиг. 2. Иррегуляреаспис (*Irregulariaspis*). Нижний девон Подольи (Украина). Фиг. 3. Лилиаспис (*Liliaspis*). Нижний девон Полярного Урала

Внутреннее строение. По отпечаткам внутренних органов у бесчелюстных реконструированы два основных типа внутренней организации (строения). Один из них сходен (главными признаками) со строением современных акул, другой сходен со строением миног. Это важно, так как акулы и миноги относятся к двум основным стволам в эволюции низших позвоночных. Акулы представляют челюстноротых (гнатостом – Gnathostomata), образующих всю основную массу позвоночных животных. Миноги представляют круглоротых (циклостом – Cyclostomata).

Среди бесчелюстных, с миногами сходны остеоотраки и анаспиды. Очень детально изучено внутреннее строение остеоотраков. Оно описано в работах шведского палеонтолога Э.Стеншё и многих других авторов.

На палеонтологическом материале установлено, что у остеоотраков имелся небольшой носовой мешок. Он был внешне непарным. На рисунке б он показан голубым (фиг. Б, Б'). Носовой мешок соединялся с гипофизом – с железой внутренней секреции. Носовой мешок и гипофиз открывались наружу общим назогипофизным отверстием, находившимся на верхней (дорсальной) поверхности головы. На рисунке б (фиг. Б, Б') носовая часть назогипофизного отверстия выделена темно-синим цветом, гипофизная (передняя) – фиолетовым. Носовой мешок располагался почти вплотную по отношению к переднему отделу головного мозга. Выросты, направленные от головного мозга к носовым мешкам, отсутствовали. Такие выросты, называемые ольфакторными трактами, имеются в других группах бесчелюстных и у некоторых ископаемых и современных рыб. Эти выросты развиваются в тех случаях, когда носовые мешки находятся далеко от мозга.

Всеми этими признаками –

**внешне непарным носовым мешком,
его связью с гипофизом,
наличием общего назогипофизного хода и назогипофизного отверстия,
отсутствием ольфакторных трактов –**

остеоотраки сходны с миногами, т.е. с круглоротыми позвоночными. Этими же признаками остеоотраки и миноги очень существенно отличаются от низших челюстноротых позвоночных – рыб, например, от акул.

Но другой тип внутреннего строения палеозойских бесчелюстных сходен именно со строением акул. Этот тип строения изучен, главным образом, на материале по силурийским и раннедевонским гетеротракам (Heterostraci). Оказалось, что гетеротраки имели парные носовые мешки (рис. 6, фиг. А, А'). Каждый мешок открывался своей ноздрей. На рис. 6 фиг. (А, А') носовые мешки показаны голубым, ноздри – темно-синим. Ноздри находились на конце коротких каналов, ведущих из носовых мешков наружу (фиг. А). Носовые мешки не были связаны с гипофизом. Следовательно, не было общего назогипофизного хода и общего назогипофизного отверстия. У гетеротраков носовые мешки располагались далеко от переднего отдела головного мозга. На рис. 6 он обозначен темно-желтым. Связь носовых мешков (органов обоняния) с головным мозгом осуществлялась через ольфакторные (обонятельные) тракты, подходившие близко к носовым мешкам, и через обонятельные нервы. Ольфакторные тракты,

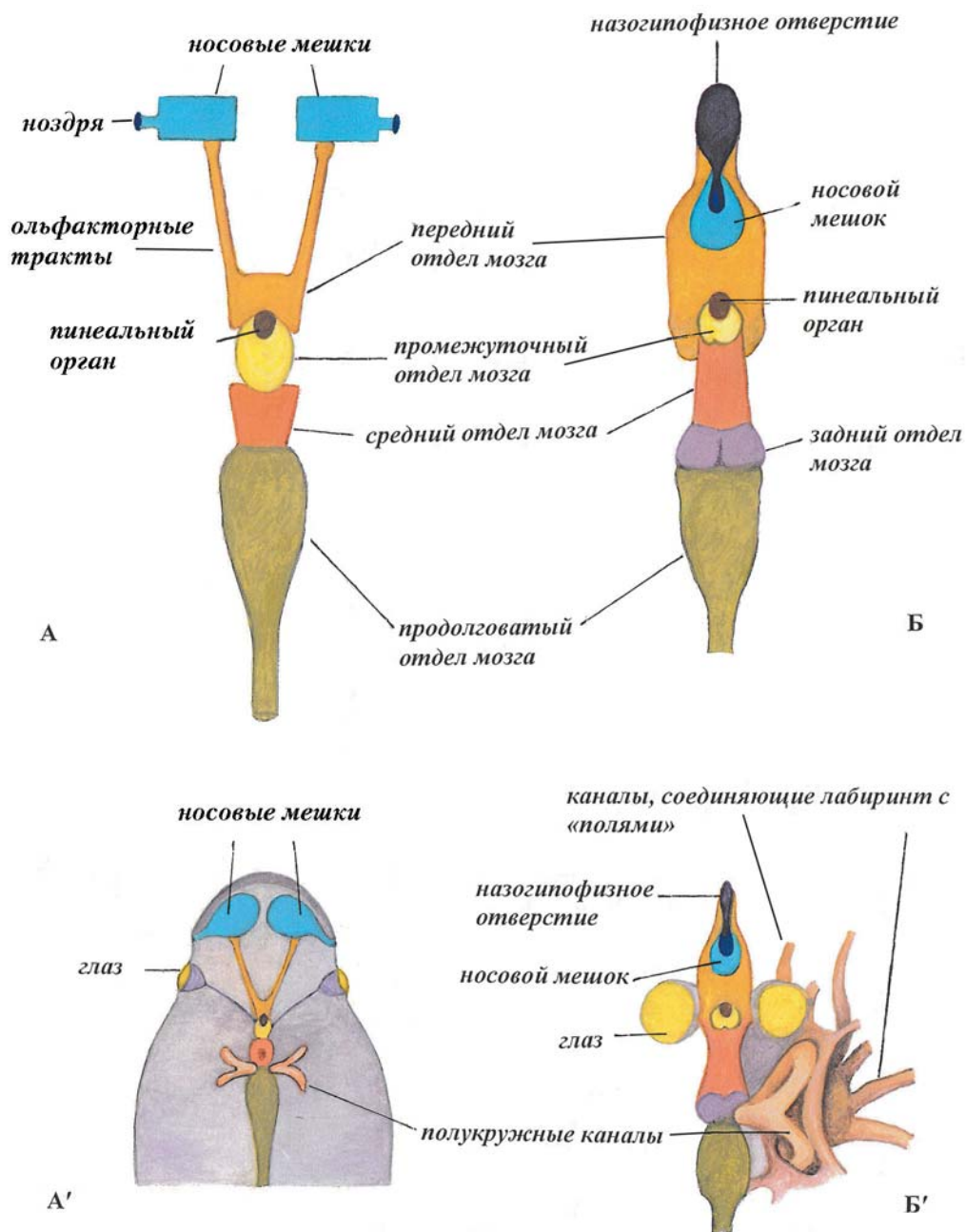


Рис. 6. Схема строения обонятельного аппарата и головного мозга у бесчелюстных. А, А' – гетеростраки; Б, Б' – остеоостраки. В верхнем ряду – формализованные схемы (от formalize – придавать определенную форму). Внизу показан материал. Б, Б' – по Janvier, 1985 (Fig. 37, 75, упрощено)

как и передний отдел мозга, выделены на рисунке 6 темно-желтым. Реконструкции гетеростраков, соответствующие такому плану строения (как у акул), опубликованы в работах автора (Новицкая, 1983, 2004 и др.). Они основаны на ископаемом фактическом материале.

Всеми перечисленными признаками —

**парными носовыми мешками,
отсутствием их связи с гипофизом,
отсутствием общего назогипофизного хода и назогипофизного отверстия,
присутствием ольфакторных трактов —**

гетеростраки сходны с акулами (эласмобранхиями), т.е. с низшими челюстноротыми позвоночными. Этими же чрезвычайно важными (фундаментальными) признаками гетеростраки отличались от остеоостраков и от миног (рис. 6).

Таким образом, *в состав бесчелюстных входили крупные группы, имевшие внутреннее строение, сходное со строением акул (низших челюстноротых) и сходное со строением миног (круглоротых позвоночных).*

Значение бесчелюстных в эволюции позвоночных и эволюционная «лестница». Как мы видели в предыдущем разделе, в палеозое (силуре-девоне) у бесчелюстных уже сформировались два типа внутреннего строения: сходный со строением современных миног (у остеоостраков) и сходный со строением акул (у гетеростраков). Оба типа строения показаны на рис. 6. Надо иметь в виду, что интервал времени между силуром (в отложениях которого найдены бесчелюстные с хорошо различимыми следами внутренних органов) и современностью составляет более 400 миллионов лет, приблизительно, 440. Это означает, что оба глубоко различных типа внутреннего строения сохраняются на протяжении сотен миллионов лет. Вместе с тем бесчелюстные, судя по возрасту их наиболее древних находок (кембрий? — ордовик), и по некоторым архаичным признакам предшествуют появлению рыб.

Сочетание всех этих показателей (стабильность двух типов внутреннего строения, время находок древнейших бесчелюстных и их архаичность) приводит к очень важному для понимания дальнейшей эволюции позвоночных выводу: *бесчелюстные (Agnatha) являются морфо-эволюционным уровнем, с которым связано происхождение основных стволов позвоночных животных — челюстноротых и круглоротых. В этом состоит значение бесчелюстных в эволюции позвоночных.*

Под «морфо-эволюционным уровнем» подразумевается строение крупной группы животных (в данном случае бесчелюстных) на протяжении геологического времени ее существования. Для бесчелюстных это время ограничивается ордовиком (или кембрием) — девонем.

В истории развития позвоночных условно можно выделить несколько главных этапов. Они соответствуют последовательности освоения позвоночными различных сред обитания: водной (бесчелюстные, рыбы), водной и, частично, наземной (земноводные), наземной (пресмыкающиеся), всех сред (млекопитающие) (рис. 7).

Первый — древнейший этап — это уровень строения бесчелюстных (рис. 7). Их передние жаберные дуги еще не были преобразованы в челю-

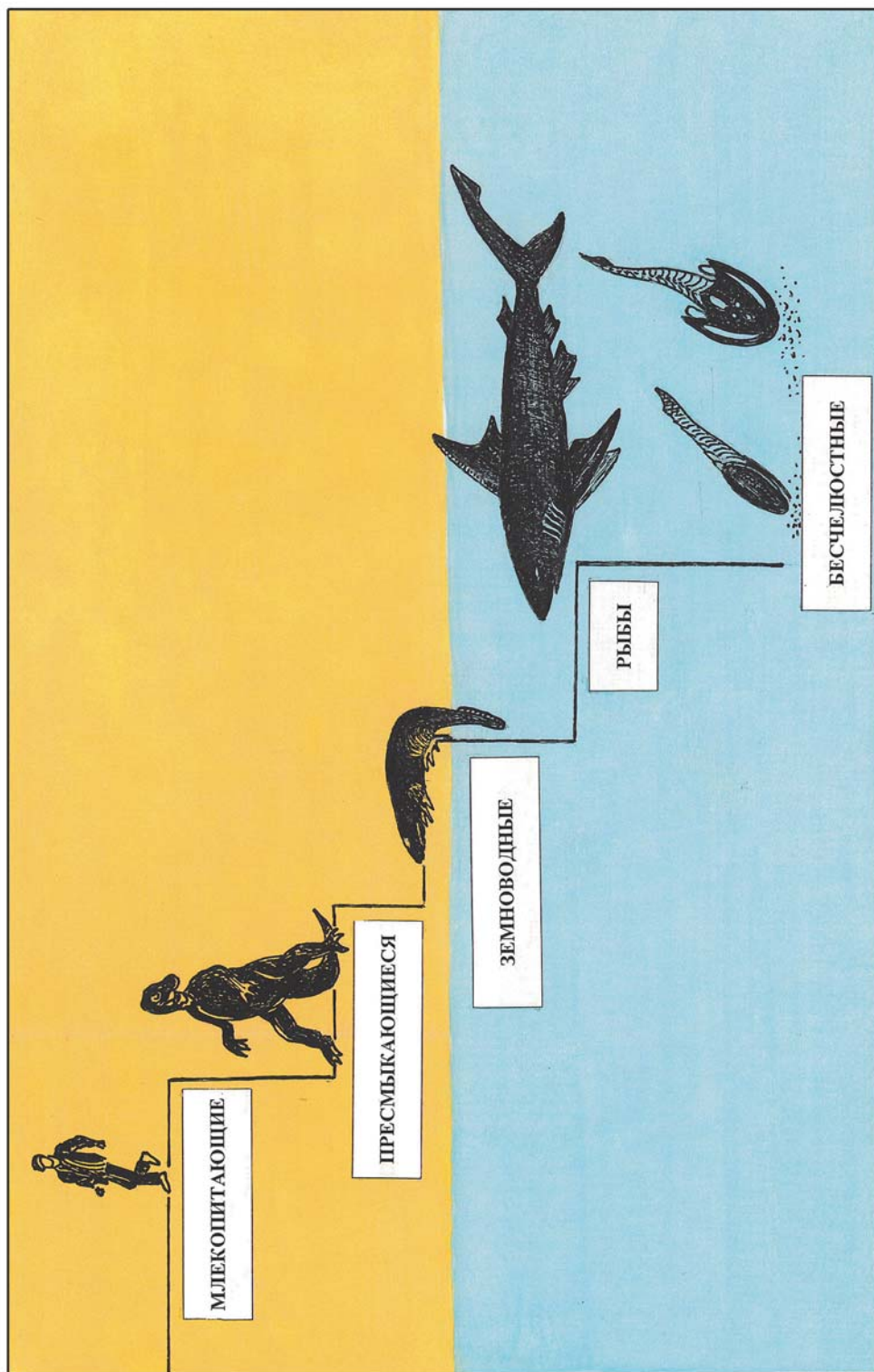


Рис. 7. Основные ступени эволюционной «лестницы» позвоночных

сти и выполняли только дыхательную функцию. Бесчелюстные представляют уровень эволюции, на котором органы управления движением в воде — плавники — или еще не сформировались (кроме хвостового), или были лишь первыми пробными вариантами в этом направлении. Если плавники имелись, то они были очень своеобразными, непохожими на плавники рыб и мало эффективными, например, у остеостраков и анаспид.

Второй, более продвинутый, этап, который можно выделить в истории позвоночных, соответствует появлению и развитию рыб. В эволюции, челюсти рыб сформировались из передних жаберных дуг. Развились специализированные, эффективные органы движения — непарные и парные плавники, в результате чего качество движения в воде резко улучшилось.

Образование челюстей и, особенно, появление непарных и парных плавников, позволяющих хорошо контролировать движение, оказалось настолько важным в адаптациях (приспособлениях) к водной среде, что рыбы уже около 440 миллионов лет (от силура до настоящего времени) остаются успешной, процветающей группой. К сожалению, слово «процветающей» едва ли применимо к современной экологической обстановке в мировом океане. Поэтому скажем — более или менее успешно выживающей группой.

Жизненный цикл рыб, как и бесчелюстных, связан только с водой.

Третий этап отвечает уровню организации амфибий (земноводных). Важнейший успех позвоночных на этом этапе состоял в приобретении ими способности проводить какое-то время на суше, хотя их жесткая зависимость от воды сохранялась. Например, всем знакомые лягушки ведут такой полуводный — полуназемный образ жизни. Их личинки — головастики могут жить только в воде. Земноводные впервые в эволюции позвоночных соединили в своем строении признаки водных и наземных животных.

Четвертый этап — это расцвет рептилий (пресмыкающихся). Они хорошо известны по современным ящерицам, черепахам, крокодилам, змеям. С появлением рептилий у позвоночных животных впервые реализовалась возможность проводить весь жизненный цикл только на суше. Надо отметить, что среди них было немало вернувшихся в воду. Некоторые из них обитали в воде постоянно (например, ихтиозавры), некоторые проводили в воде часть времени. Но очень важен тот факт, что значительная часть рептилий окончательно вышла на сушу. Например, к ним относятся травоядные трицератопсы, огромные хищные динозавры — Тиранозавры, широко известные хотя бы по «Парку юрского периода» С.Спилберга, близкие к ним Тарбозавры (их полные скелеты можно увидеть в музее Палеонтологического института РАН в Москве) и др.

Динозавры, действительно, были великолепными животными, занимавшими главные жизненные позиции в мезозойской эре («эре Средней жизни»). Время их существования приходится, примерно, на середину истории позвоночных. Вместе с тем, динозавры — один из ярких примеров того, что увеличение размеров, наращивание мускулов и даже потрясающая зубная система (Тарбозавры, Тиранозавры), как главные преимущества, не гарантируют победу в соревновании на выживание.

Принято считать, что динозавры вымерли в результате космических событий – столкновения Земли с крупным астероидом. Если бы этого не произошло, то со временем им предстояла жестокая конкуренция с подрастающими млекопитающими: соревнование адаптаций (явно не в пользу динозавров) и интеллектов (скорее всего, тоже не в пользу).

Однако, несмотря на вымирание динозавров, нельзя забывать, что переход к полностью наземному образу жизни, осуществленный рептилиями, был огромным прогрессом в эволюции позвоночных и в развитии жизни на Земле.

Пятый этап – млекопитающие. Особенностью этих позвоночных, как видно из их названия, является способность вскармливать детенышей молоком. Но такая особенность свойственна всем млекопитающим. Исключительность же этого огромного объединения проявляется только в его наиболее продвинутой части, представленной человечеством. Очень коротко об этом уже говорилось во «Введении».

Адаптивный успех человека выразился в его почти повсеместном расселении. Он основан на способности человека к освоению не только удобных территорий, но и к приспособлению к жизни в мало пригодных местах обитания, а также в «чужих» средах (водной, воздушной, в космосе). Важно, что освоение «чужих» сред человеком происходит не так, как в других группах животных: оно не связано со значительными перестройками в организации (т.е. с изменениями в строении организма). Известно, например, что выход позвоночных из воды на сушу осуществился в результате изменений практически во всех системах органов – дыхательной, опорно-двигательной, кровеносной и др. Но человек осваивает «чужие» среды, создавая искусственные приспособления для своего жизнеобеспечения. Такими приспособлениями нередко являются очень сложные аппараты. Например, космические станции или современные подводные лодки. Для создания тех и других необходимы очень высокие уровни научных и технических разработок.

Как известно, среди всего многообразия животных, населявших и населяющих Землю, только человек способен к занятиям наукой. В истории человека эта его особенность физиологически обеспечивается усилением активности (исследовательской активности) головного мозга. В истории позвоночных, исчисляемой сотнями миллионов лет, время такой возрастающей интеллектуальной активности очень непродолжительно. Вспомним, что Человек разумный (*Homo sapiens*) населяет Землю около 130 тысяч лет, тогда как возраст Земли превышает 4 миллиарда лет. В связи с этим интересно нередко упоминаемое в СМИ сопоставление времени существования Земли и человечества с привычными в нашем быту мерами времени. Подсчитано, что если время существования Земли, как планеты, условно считать за 12 часов, то все время существования человечества составит только последние 15 секунд. В этом подсчете важно даже не само количество секунд. Важна краткость истории человечества, которая может быть сопоставлена не с часами и не с минутами, а, именно, с секундами.

За эти «секунды» человечество продвинулось от «изобретения колеса» до создания околоземных космических станций. Т.е. головной мозг разви-

вался очень активно, хотя и с неравномерной скоростью. Для его развития характерны множественные рывки или «прорывы», выведившие человека на новые и на принципиально новые уровни знаний. Помимо рывков, нельзя не заметить также ускорение в развитии самого процесса интеллектуальной деятельности в целом.

Но ничего подобного не произошло с общей морфологией (строением) человека. Можно даже сказать, что за последние 130 тысяч лет он практически не изменился. Вероятно, эту особенность человечества — сочетание возрастающей скорости в развитии интеллекта со стабильностью его общего строения — можно попытаться объяснить различно. Но кажется вполне убедительным, что общее строение человека уже достаточно совершенно для того, чтобы быть физической базой его дальнейшего интеллектуального и духовного развития.

На этом мы заканчиваем очень краткий обзор эволюционной «лестницы» позвоночных. На сегодня она известна от бесчелюстных до млекопитающих (рис. 7). На ее верхней ступени среди млекопитающих выделяется человек, обладающий как разрушительными, так и созидательными способностями, связанными с совершенствованием центральной нервной системы (головного мозга). Строение головного мозга на нижнем эволюционном уровне позвоночных (у бесчелюстных) к настоящему времени уже в значительной мере изучено. Мы получили представление о нем в «Краткой справке»: глава «Внутреннее строение» (рис. 6). Как показали исследования, мозг бесчелюстных уже обладал отделами, свойственными мозгу в крупных группах более поздних позвоночных. Фактические данные о бесчелюстных чрезвычайно интересны тем, что они дают возможность изучать эволюцию мозга позвоночных, начиная с его древнейших состояний.

Итак, с позиции современных научных знаний даже беглый взгляд на эволюцию позвоночных дает представление о ней, как о грандиозном глобальном процессе, начинавшемся очень скромно. Этот процесс продолжается уже около 470 миллионов лет, если считать от середины ордовика, или около 500 миллионов лет, если считать от кембрия. В настоящее время, мысленно взглянув на нашу планету со стороны, мы увидели бы современную цивилизацию как феерическое зрелище — настоящее всепланетное шоу, в котором смешались все жанры — от высоко духовного до глубоко криминального.

Как в любой захватывающей истории, в истории позвоночных самыми интересными остаются вопросы — с чего всё началось и чем кончится? Попытаться ответить на последний вопрос, по-видимому, еще рано, хотя многие из возможных сценариев активно обсуждаются. Но ответить на первый — уже можно. «Началось», судя по известным материалам, с бесчелюстных. Этот ответ основан на важнейших (фундаментальных) признаках, сближающих бесчелюстных с более совершенными (продвинутыми) позвоночными — с надклассом рыб. Но вместе с тем этот ответ в какой-то мере условен, поскольку за ним непременно последует вопрос — а откуда взялись бесчелюстные? Хотя на этот счет и существуют гипотезы, вопрос нуждается в углубленном изучении.

Систематика бесчелюстных. Целью систематики, в том числе систематики бесчелюстных, является создание системы ориентиров (признаков), по которым огромное разнообразие животных можно было бы разделить на группы и, затем, крупные группы разделить на менее крупные. В эти крупные и менее крупные группы животных объединяют по признакам сходства. Сходные группы считаются родственными и поэтому их сближают друг с другом. Такой подход позволяет постепенно выстроить систему родственных (филогенетических) связей. Системы, основанные на родственной близости, называются естественными.

Системы состоят из таксонов, т.е. из групп сходных животных (связанных родством). Эти таксоны могут быть низкого и высокого ранга. К таксонам низкого ранга систематиками отнесены виды, роды (в которых объединяются близкородственные виды) и семейства (объединяющие близкородственные роды). К таксонам высокого ранга отнесены отряды, подклассы и классы. Более крупными таксонами являются надклассы (суперклассы) и ветви. Этим можно ограничить перечень основных таксонов, применяемых в системах бесчелюстных. Эти же таксоны являются основными внутри систем, используемых для других групп животных.

Обычно для одной и той же крупной группы систематики разрабатывают несколько различных систем. Различными могут быть представления о ранге той или иной группы. Так, бесчелюстные (*Agnatha*), в целом, многими исследователями рассматривались и рассматриваются как ветвь позвоночных. Например, в «*Основах палеонтологии*» (том «Бесчелюстные, рыбы», 1964) Д.В. Обручевым опубликован крупный раздел, содержащий разносторонние, для своего времени, сведения о ветви бесчелюстных. Позднее бесчелюстных стали включать в системы, без указания ранга.

Многими авторами, в том числе авторами современных справочников (Бесчелюстные и древние рыбы, 2004) бесчелюстные делятся на диплорин (*Diplorhina* – двуноздревые) и монорин (*Monorhina* – одноноздревые). Диплорины имеют раздельные парные носовые мешки, открывающиеся каждый своей ноздрей. К ним относят гетеростраков (*Heterostraci*) и телодонтов (*Thelodonti*). Часть авторов в состав телодонтов включает недавно открытых фуркакаудид (*Furcacaudida* – вилкохвостые). Монорины имеют внешне непарный носовой мешок, открывающийся наружу непарным (назогипофизным) отверстием. К ним относят остеостраков (*Osteostraci*) и анаспид (*Anaspida*).

Диплоринам и моноринам нередко присваивается ранг классов.

В качестве подклассов бесчелюстных систематиками обычно выделяется несколько крупных групп: гетеростраки (*Heterostraci*), телодонты (*Thelodonti*), остеостраки (*Osteostraci*), анаспиды (*Anaspida*).

Высказывается мнение о целесообразности выделения галеаспид (*Galeaspida*) также в отдельный подкласс.

Сведения о более детальных системах бесчелюстных можно найти в специальных монографиях и статьях о конкретных группах. Одним из примеров работ последнего времени по систематике бесчелюстных является монография В.Войчишина (*Voichyshyn, 2011*).

Теоретическое и практическое значение изучения бесчелюстных. На материале по бесчелюстным исследуются крупные проблемы эволюционной биологии.

Проблема происхождения челюстноротых позвоночных. По результатам изучения внутреннего строения гетеростраков происхождение низших челюстноротых (рыб) связывается с двуноздревыми (диплоринными) бесчелюстными – гетеростраками, телодонтами.

Проблема происхождения круглоротых позвоночных. Сходство внутренней организации у остеостраков и современных круглоротых (миног) дает доказательства их близкого родства.

Проблема существования дивергенции в эволюции позвоночных. Фундаментальные различия во внутреннем строении бесчелюстных, соответствуют различиям в строении современных низших челюстноротых (рыб: акул) и круглоротых (миног). Таким образом, два глубоко различных типа внутренней организации сохраняются на протяжении эволюции позвоночных от низов палеозоя до современности. Такая стабильность является доказательством дивергентного развития позвоночных, т.е. их расхождения, в эволюции, в двух главных направлениях.

Практическое значение. Современный человек, располагая мощными техническими средствами, нередко разрушает экологическую сбалансированность, сложившуюся на Земле за очень длительное время. Как следствие, возникают нарушения равновесия в биосфере. Такие потери необратимы. Их накопление ведет к разрушению биосферы и это происходит несравнимо быстрее, чем происходило ее образование. В какой-то мере противостоять экологическим разрушениям, опасным, в том числе и для человечества, могут не столько экономические и другие санкции, сколько разработка популяризаторских информационных программ. В образовательные программы школ и Высших учебных заведений всех профилей должны вводиться курсы лекций по истории жизни на Земле. По причинам, о которых уже говорилось, особое внимание следует уделять истории развития позвоночных. Цель таких образовательно-информационных программ – показывать не только уникальность мира, в котором мы живем. Это уже делается некоторыми СМИ. Необходимо ввести в учебные программы в качестве важнейшей идею отказа от тенденции жить одним днем, не задумываясь о хрупкости нашей среды обитания и о последствиях вторжений в нее. ***Речь идет о сохранении среды жизни для будущих поколений.***

Другой важной стороной практического использования бесчелюстных является применение результатов их исследований в геологии (стратиграфии). Находки бесчелюстных используются, главным образом, для расчленения и корреляции (сопоставления) отложений силурийского и раннедевонского возраста. Остатки бесчелюстных (гетеростраков, остеостраков, телодонтов, галеаспид и др.) дают возможность детального, в том числе зонального, расчленения отложений среднего палеозоя.

СТРОЕНИЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ



Л. Новичкая 2009

СТРОЕНИЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ

Очень кратко основные сведения о строении бесчелюстных даны в начале книги, в главе «Краткая справка»: разделы «Внешний вид. Наружный скелет (экзоскелет)» и «Внутреннее строение». Тем, кто хочет лишь бегло взглянуть на бесчелюстных обитателей палеозойских водоемов, этих сведений будет вполне достаточно. Но тем, кто хотел бы рассмотреть их ближе и внимательнее, я советую не спешить.

Итак, мы на берегу какого-то неглубокого раннепалеозойского водоема или моря. Допустим, это – прибрежная зона силурийского моря (рис. 8). Оказавшись на глубине, не превышающей 50 метров, среди разнообразных, нередко крупных, удивительно красивых и ярких беспозвоночных (моллюсков, кораллов, трилобитов, морских звезд, морских лилий и других) мы едва ли обратим внимание на небольших существ, окрашенных под цвет грунта, копающихся в илу и время от времени совершающих короткие «перелеты», поднимаясь невысоко над дном. Это и есть бесчелюстные. Из них в силурийских и, затем, в девонских морях довольно часто встречались гетеростраки (рис. 9). Поведением они напоминали головастики современных лягушек. Здесь же, у дна, держались остеоостраки. Иногда можно было увидеть анаспид, похожих на рыб, телодонтов и представителей других, более редких, групп.

Попытаемся поймать нескольких бесчелюстных. Вообще-то, это сделать так же просто (или непросто), как поймать в какой-нибудь большой летней луже настоящих головастиков. Но вот бесчелюстные пойманы. Мы видим, как двигаются их ротовые пластинки, как подрагивают хвостовые плавники, как блестят мокрые панцири... Т.е. мы видим покрывавший их тело наружный скелет. Именно он является основным материалом, по которому изучается строение бесчелюстных.

Как же он был устроен?



Рис. 8. Прибрежный участок силурийского моря. Передний план: брахиоподы, кораллы, дальше – трилобиты, бесчелюстные (гетеростраки). Реконструкция сделана Л.И. Новицкой. 2012



Рис. 9. Реконструкция бесчелюстных (еетеростраков). На дне циатастиды: Англастисы (*Anglaspis*).
Вверху справа птераспида: Подогласис (*Podolaspis*). Реконструкция Л.И. Новицкой

НАРУЖНЫЙ СКЕЛЕТ (ЭКЗОСКЕЛЕТ)

Экзоскелет бесчелюстных состоял из панциря и чешуй, покрывавших тело позади панциря. Он мог состоять, также, только из чешуй (рис. 3).

Панцирь защищал переднюю часть тела, называемую голово-туловищным отделом. Он мог быть длинным или коротким и очень разнообразным по внешнему виду (рис. 3). Панцирь состоял из крупных щитов или из пластинок различной величины. Устойчивый набор пластинок, образующих панцирь, является важным диагностическим признаком в систематике. Например, на этом признаке основано разделение гетеростраков на отряды.

В группах бесчелюстных, имевших панцирь, его строение, очень различно. Поэтому каждую из групп удобнее рассматривать отдельно. Речь пойдет, в основном, о гетеростраках, телодонтах, остеостраках и галеаспидах. Начнем с гетеростраков, т.к. это — древнейшая, известная на сегодня, группа бесчелюстных.

Гетеростраки (Heterostraci)

В крупном и очень разнообразном объединении (подклассе) гетеростраков имеется несколько групп (отрядов), строение которых изучено особенно детально. В основном, мы будем говорить об этих группах. Но начнем с некоторых более древних находок, отнесенных к гетеростракам. Это Астраспис (*Astraspis*) и Эриптихиус (*Eriptychius*) из ордовика Северной Америки, описанные в XIX веке. Позднее стали известными Арандаспис (*Arandaspis*) из нижнего — среднего ордовика Австралии (Ritchie, 1985) и Сакабамбаспис (*Sacabambaspis*) из ордовика Боливии (Южная Америка) (Gagnier, 1989). Все эти бесчелюстные отделены от нас интервалом времени приблизительно в 470 миллионов лет.

Арандаспис и Сакабамбаспис, как и остальные гетеростраки, имели хорошо развитый панцирь. У австралийского Арандасписа его длина составляла около 6 см. Глаза помещались, по-видимому, на боковых сторонах переднего конца панциря. Ротовое отверстие находилось на конце головы. О жаберных отверстиях нет определенных данных.

Южно-американский Сакабамбаспис известен полнее. Мной предлагается вариант его реконструкции (рис. 10). Она несколько изменена сравнительно с ранее опубликованной в статье П.-И. Ганье (Gagnier, 1989). Судя по материалам из местонахождения Сакабамба, боливийские гетеростраки были сравнительно крупными. Вся длина животного — от переднего края панциря до конца хвостового плавника — составляла около 35 см. Длина панциря — приблизительно 12 см. Он состоял из крупных спинной (дорсальной) и брюшной (вентральной) пластинок. Между ними располагались жаберные (бранхиальные) отверстия и около 20 небольших жаберных пластинок. Очень маленькие глаза помещались на переднем конце панциря (рис. 10). Между ними открывались два отдельных носовых отверстия. Позади панциря тело Сакабамбасписа было покрыто четырьмя рядами уз-



Л.Н. Новикова

Рис. 10. Реконструкция Саккамбастис (*Saccabambaspis*). Справа внизу – трилобиты

ких чешуй. Из плавников имелся только хвостовой. В этих же отложениях найдены остатки лингул и трилобитов.

Арандаспис и Сакабамбаспис, судя по форме панциря, держались, главным образом, на дне, переплывая низко над ним на небольшие расстояния. Это характерно для бесчелюстных. Движение вызывалось работой хвостового плавника. Направление движения слабо контролировалось. Практически, оно зависело от положения хвостового плавника. После прекращения его работы бесчелюстные быстро опускались на грунт.

Кроме уже названных бесчелюстных к древнейшим гетеростракам относится Анатолепис (*Anatolepis*). Его остатки описаны из кембрийских и ордовикских отложений Северной Америки и Европы (остров Шпицберген). Кембрийский возраст отложений указывается не вполне определенно. Остатки Анатолеписа безусловно принадлежат позвоночным — бесчелюстным (в панцире обнаружен дентин), но известных данных недостаточно для реконструкции его внешнего вида.

Группы гетеростраков (циатаспиды, птераспиды и др.), изученные по материалам крупных коллекций, свидетельствуют о двух различно направленных тенденциях в эволюции панциря. Панцирь мог консолидироваться, т.е. его пластинки сливались. Такое слияние наблюдается в отрядах циатаспид — амфиаспид. В других случаях панцирь мог дифференцироваться, т.е. разделяться на большее количество пластинок. Эта тенденция прослеживается в группах (отрядах) циатаспид — птераспид — псаммостеид. Представление об исходном состоянии для реализации обеих тенденций дают циатаспиды. С этой группы мы и начнем знакомство со строением панциря гетеростраков силурийского — девонского возраста.

Циатаспиды. *Панцирь циатаспид* — очень небольших гетеростраков, державшихся в основном на дне, — состоял из крупных спинного и брюшного щитов (пластинок), защищавших спину и брюхо (рис. 11). Между ними располагались длинные, узкие жаберные пластинки, покрывавшие выводящие жаберные каналы. Мелкие пластинки имелись в области глаз и рта. Длина спинного щита варьировала от 2 до 12 см, обычно составляла 4–6 см. На дне древнего моря или лагуны циатаспиды выглядели так, как это показано на рисунке (рис. 9).

Спинной (дорсальный) щит, называемый также росто-дорсальной пластинкой, у некоторых циатаспид мог срастаться с жаберными (бранхиальными) пластинками.

На дорсальном щите хорошо сохраняются вырезки орбит. Судя по их размерам и положению, глаза были небольшими и помещались близко к переднему концу панциря (рис. 9, 11). Ротовое отверстие находилось на переднем конце головы, снизу. Редкие находки ротовых (оральных) пластинок проливают свет на то, как питались эти древнейшие позвоночные: ротовые пластинки использовались как совок. С их помощью в скоплениях ила, а также на твердом грунте, бесчелюстные подхватывали мягких личинок или какие-то органические остатки. Затем они втягивались в рот.

Спинные и брюшные щиты — наиболее крупные в панцире гетеростраков. Они относительно часто встречаются в ископаемом состоянии.

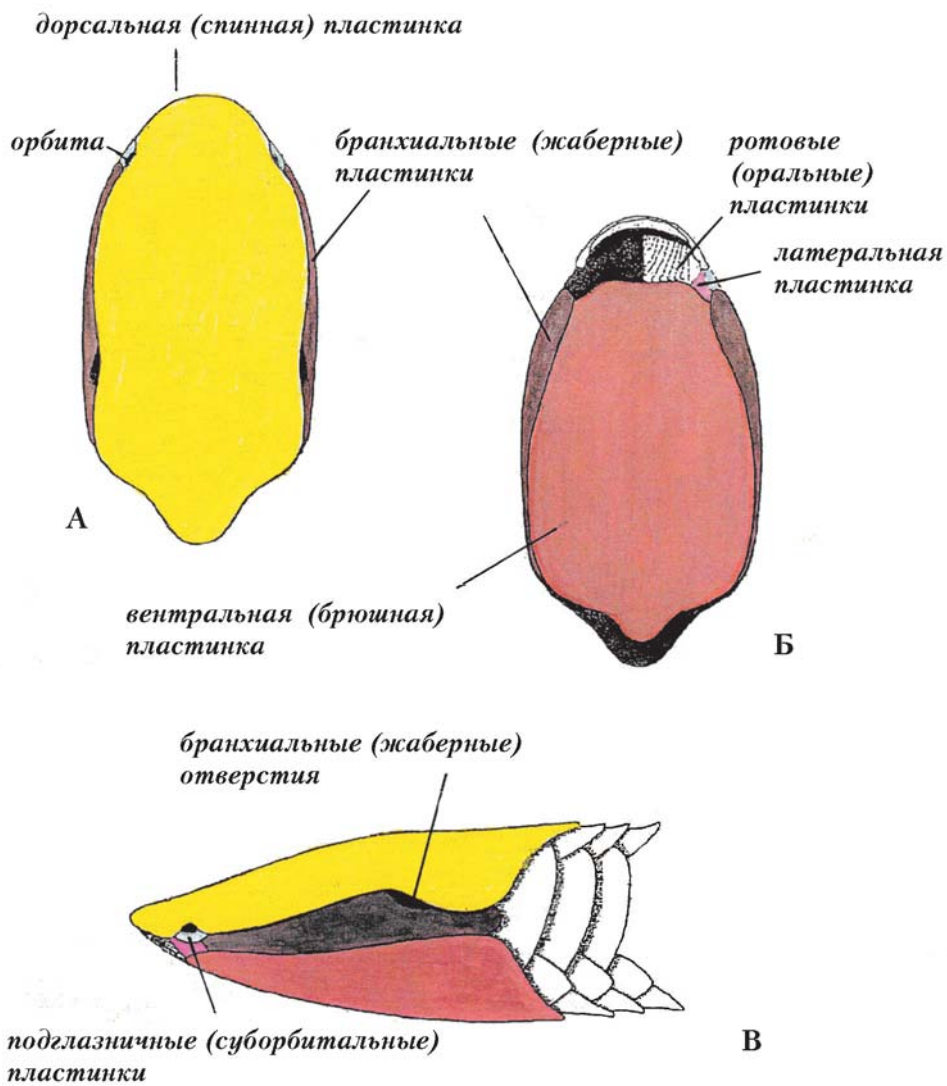


Рис. 11. Схема строения панциря циклопид (по Denison, 1964).
 А – панцирь сверху, Б – панцирь снизу, В – панцирь сбоку

По этим пластинкам можно установить форму и объемность (степень прижизненной уплощенности) тела животного. Находки полных экземпляров циатаспид, с сохранившимся хвостовым отделом, дают представление о длине животных и о их строении в целом.

Позади панциря тело и хвостовой отдел были покрыты чешуями. После гибели бесчелюстных чешуи обычно распадались и растаскивались донными обитателями. Поэтому целые экземпляры встречаются редко. Одной из таких редких находок является экземпляр Англаспис (*Anglaspis heintzi*) с сохранившимся постпанцирным отделом (рис. 12). Как можно видеть на рисунке, у этих циатаспид сразу позади панциря начинались спинной и брюшной ряды увеличенных заостренных чешуй (рис. 12). Такие чешуи называются коньковыми. Чешуи продолжались от заднего края панциря до конца хвостового плавника. Возможно, во время опасности концы чешуй могли приподниматься, превращая незащищенную панцирем часть тела в своеобразную колючку. Между спинным и брюшным рядами коньковых чешуй располагались крупные, высокие боковые (латеральные) чешуи. Мог присутствовать еще ряд небольших чешуй.

Чешуи хвостового отдела, постепенно уменьшаясь в размерах, переходили на хвостовой плавник. Его задний край мог быть усеченным. Иногда нижняя (вентральная) лопасть хвостового плавника была длиннее верхней (рис. 3, фиг. 1). В этом случае ось тела продолжалась в нижнюю лопасть. Такой тип плавника называется гипоцеркный. Кроме гетеростраков, среди бесчелюстных такие плавники найдены у телодонтов и анаспид (рис. 3, фиг. 8, 11). В эволюции позвоночных гипоцеркные плавники не получили широкого распространения. Помимо бесчелюстных, они известны у ископаемых водных рептилий — ихтиозавров, не связанных с бесчелюстными близким родством. Что касается рыб, то в некоторых современных группах вентральная лопасть хвостового плавника может быть более длинной, чем дорсальная (глубоководные рыбы). Но такие плавники не являются гипоцеркными, поскольку у современных рыб ось тела не отклоняется в нижнюю лопасть. Ее увеличение происходит только за счет удлинения плавниковых лучей.

В редких случаях некоторыми исследователями гетеростраков отмечается слабое удлинение верхней (дорсальной) лопасти, а не нижней. Тип хвостовых плавников, в которых ось тела заходит в верхнюю лопасть плавника, называется гетероцеркным. Существовали у гетеростраков зачатки гетероцеркии (были попытки ее реализации) или нет — на этот вопрос нет ясного ответа.

Строение панциря циатаспид (рис. 11) является исходным для дальнейшей эволюции экзоскелета в отряде амфиаспид, родственных циатаспидам.

Амфиаспиды. Это — большая и очень разнообразная группа (отряд) гетеростраков. Впервые несколько амфиаспид было описано Д.В. Обручевым из нижнедевонских отложений северной части Сибирской платформы (Обручев, 1939, 1964). Позднее детальное описание амфиаспидных бесчелюстных сделано автором этой книги по находкам на

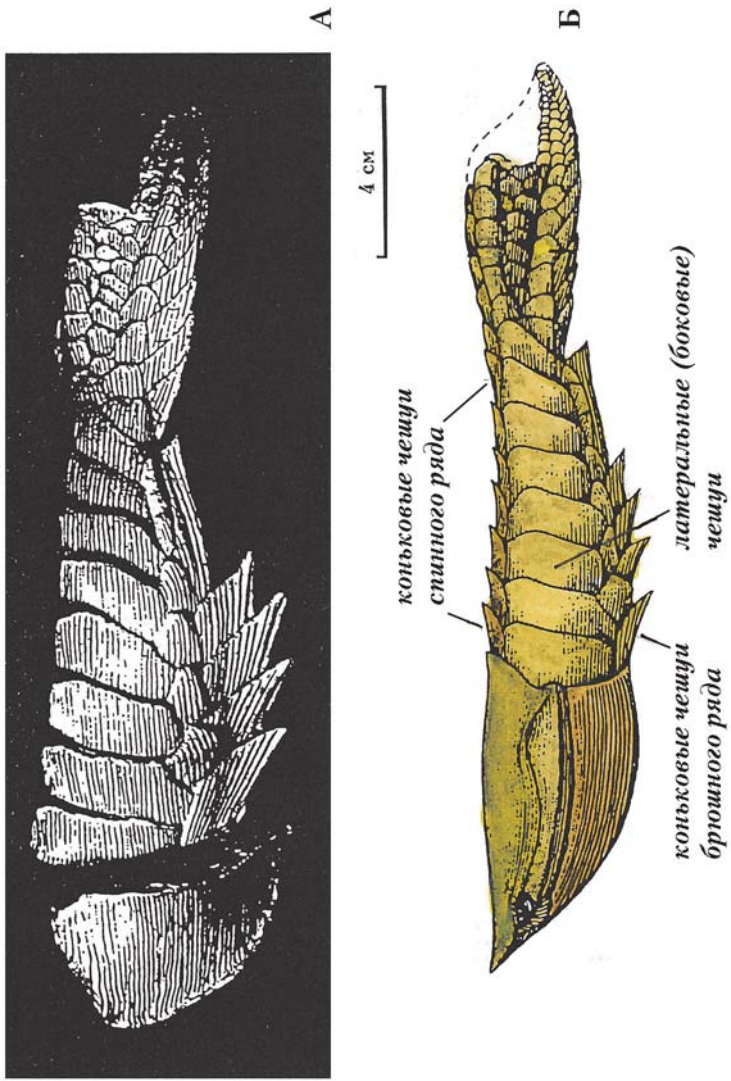


Рис. 12. Строение постпацирного отдела у циатаспид. Англаспис (*Anglaspis heintzi* Kjaer): А – муляж. Хорошо видны чешуи позади панциря и на хвостовом плавнике. Б – реконструкция (Новицкая, 2000)

северо-западе Сибирской платформы и на Таймыре (Novitskaya, 1971, Новицкая, 1986, 2004).

В раннем девоне эти территории были заняты морями – Курейским и Таймырским. История их развития и история населявших их фаун хорошо исследована геологами и палеонтологами. Некоторые из обитателей этих морей реконструированы на рисунках 13 и 14.

Таймырское море (рис. 13) в девоне находилось в геосинклинальной, тектонически активной области. Оно было довольно суровым, «настоящим» морем, имевшим постоянную связь с океаном. Во время трансгрессий (наступлений на сушу) его воды продвигались довольно далеко на юг, на территорию Сибирской платформы.

Таймырское море населяли разнообразные, многочисленные беспозвоночные: брахиоподы, кораллы, остракоды, моллюски и другие. Из позвоночных особенно часто встречались бесчелюстные – амфиаспиды. Кроме них, нередкими были древние рыбы – небольшие акантоды (они показаны на рис. 13), тяжелые панцирные рыбы (артродиры) и кистеперые. Но нас особенно интересуют амфиаспиды. Из них на реконструкции (рис. 13) изображены Аргириаспис (*Argyriaspis*) – справа, в воде, и Габрейаспис (*Gabreyaspis*) – в центре, на дне. Их полная длина составляла, соответственно, 35–38 см и приблизительно 30 см. Тот и другой характерны для отложений Таймырского моря (урюмский горизонт). Габрейаспис имел совершенно замечательные особенности строения, а именно, отверстия, помещавшиеся непосредственно около глаз. Они хорошо видны на реконструкции. Их значение мы поясним немного дальше, в описании строения панциря. О самом Габрейасписе можно узнать много интересного в конце книги, в «Приложении», прочитав рассказ о жизни и приключениях маленького Габри.

В отложениях Таймырского моря остатки акантодов представлены, главным образом, чешуями. Эти рыбы легко узнаваемы по дополнительным плавниковым шипам, располагавшимся на брюхе. На переднем плане слева (рис. 13) показаны личинки акантодов. Такие личинки известны в ископаемом состоянии. Их находки – очень большая редкость.

Курейское море (рис. 14), находившееся на северо-западе Сибирской платформы было, в отличие от Таймырского, эпиконтинентальным, мелким, не имевшим постоянной связи с океаном. Подпитка морской водой происходила только во время трансгрессий Таймырского моря. Для бесчелюстных и других его обитателей Курейское море было очень благоприятным. На рис. 14 показаны крупные амфиаспиды, имевшие широкий уплощенный панцирь, Леканиаспис (*Lecaniaspis*) и Эглонаспис (*Eglonaspis*). Их полная длина приблизительно 40 см и 42–44 см. Слева, у дна, видны небольшие амфиаспиды – паторанасписы (*Putoranaspis*), похожие на циатаспид. Их длина 15–18 см. Курейское море изобиловало мелкими беспозвоночными (например, остракодами) и мягкими личинками, служившими пищей для бесчелюстных и рыб. Для рыб (кистеперых, панцирных – артродир) пищей могли служить и сами бесчелюстные, особенно их молодь.



Рис. 13. Таймырское море. Ранний девон. Гетеростраки: в центре Габрейаспис, справа – Аргираспис; рыбы: акантоды (слева). Черви: полихеты (справа внизу). (Реконструкция сделана Л.И. Новицкой).

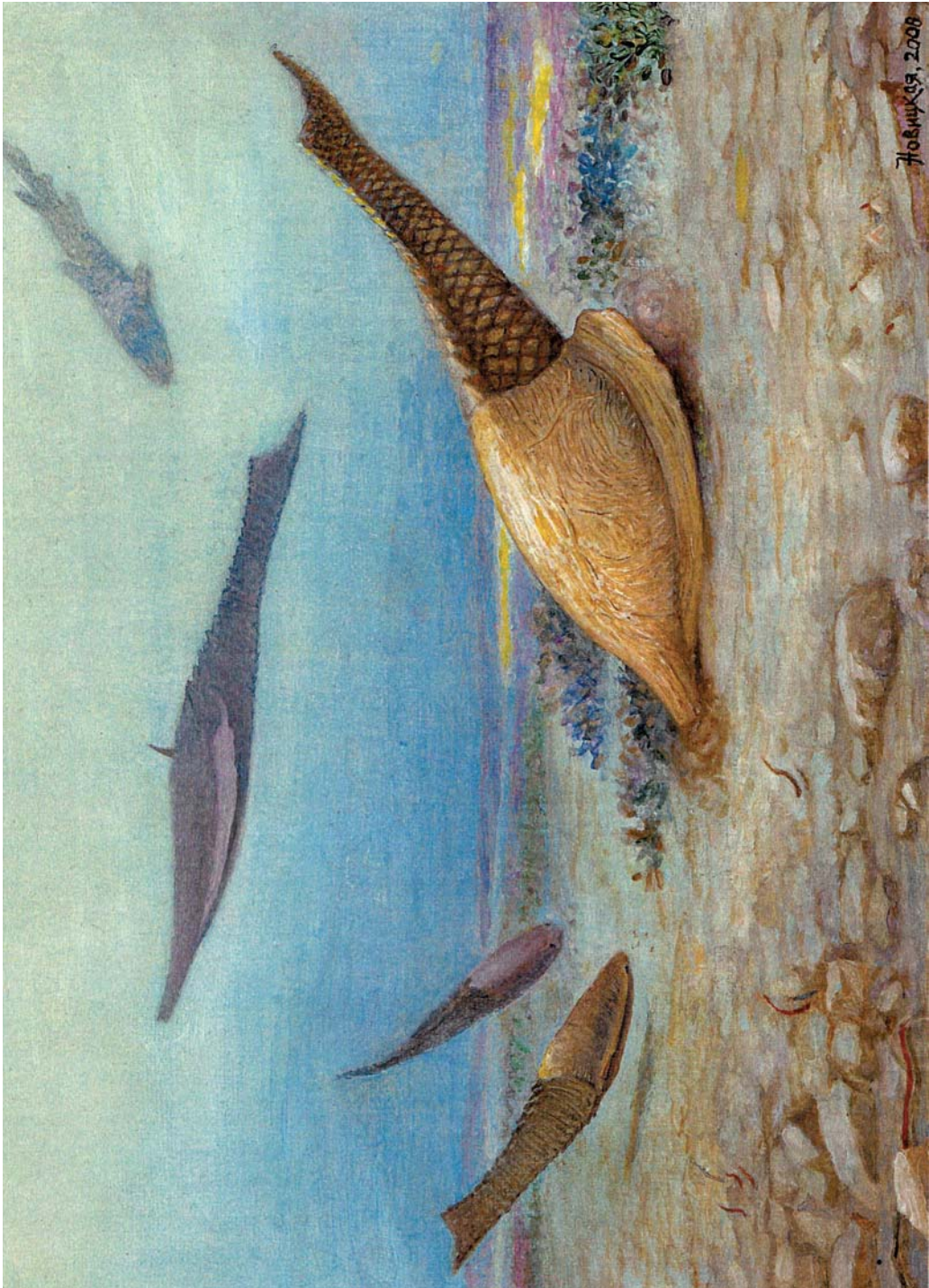


Рис. 14. Курейское море (Сибирская платформа). Ранний девон. Гетеростраки: на дне справа – Леканиастис, слева – Путоранастисы, в воде в центре – Эглонастис. Справа – кистеперая рыба. (Реконструкция сделана Л.И. Новицкой).

Теперь, увидев, как выглядели амфиаспиды и в каких условиях они жили, поговорим об их строении.

Панцирь амфиаспид представлял собой единую капсулу, в которой все пластинки обычно были слиты между собой (рис. 3, фиг. 2, 3, 4). В ее поверхностном слое иногда можно различить границы крупных дорсальной (спинной), вентральной (брюшной) и бранхиальных (жаберных) пластинок. Жаберные пластинки нередко образуют уплощенную боковую кайму панциря (рис. 3, фиг. 2-4). Эти же пластинки (спинная, брюшная и жаберные), как мы уже знаем, составляют панцирь циатаспид. У некоторых амфиаспид вентральная (брюшная) пластинка оставалась самостоятельной, т.е. не сливалась с остальной частью панциря.

Длина панциря амфиаспид составляет от 2,5 см до 30 см (Пелургаспис, *Pelurgaspis*) и, редко, больше. В среднем она колеблется от 10 до 20 см. Панцирь уплощен сверху и снизу. Его спинная поверхность обычно более плоская, чем брюшная. На панцирях амфиаспид, в отличие от циатаспид, часто присутствуют выступы. Это – гребни на спинной стороне и уплощенная боковая кайма, соответствующая (гомологичная) бранхиальным (жаберным) пластинкам циатаспид. Иногда появлялись спинные шипы, например, у Эглонасписа (рис. 3, фиг. 4, рис. 14). По-видимому, они несколько улучшали гидродинамические качества панциря.

Внешний вид амфиаспид более разнообразен, чем у циатаспид. У амфиаспид больше вариаций в положении глаз, рта, жаберных отверстий. В этой группе гетеростраков глаза могли располагаться на боковых перегибах панциря, а также на его спинной стороне и на ротовой трубке (рис. 3, фиг. 2,3; рис. 4, рис. 13). Среди амфиаспид, имевших ротовую трубку, известны слепые формы. Так, у Эглонасписа и Леканиасписа отсутствуют орбитальные вырезки (рис. 3, фиг. 4; рис. 14). На панцирях некоторых амфиаспид обнаружены небольшие отверстия, расположенные около глаз. Это – передние жаберные отверстия (преспиракулярные) (рис. 13, 15). Через них вода втягивалась в ротовую полость и оттуда попадала в систему жаберных мешков. Среди гетеростраков такие отверстия впервые были открыты у амфиаспид (Новицкая, 1968). В других группах гетеростраков они пока не обнаружены. Хотя, похожие отверстия изображаются у питуриаспид.

Ротовое отверстие находилось на переднем конце головы или снизу, под ним. Если имелась ротовая трубка, то оно помещалось на ее конце.

На панцирях некоторых амфиаспид найдены выводящие жаберные отверстия. Они представлены одной парой. Жаберные отверстия могли быть крупными, широкооформальной формы или узкими. Внутри отряда амфиаспид их положение на панцире существенно менялось. Иногда они были приближены к его центральной продольной оси. У некоторых амфиаспид не обнаружено никаких следов жаберных отверстий. Возможно, в этих случаях выводящие жаберные отверстия помещались в заднее-боковых углах панциря, внутри его бокового перегиба.

Постпанцирная часть тела амфиаспид пока известна только по находкам разрозненных чешуй. Из них особенно интересны две крупные коньковые чешуи. На их поверхности сохранилась скульптура, состоящая из



*Рис. 15. Передняя часть панциря Тарейасписа (*Tareyaspis venusta*). Гетеростраки. Видна левая орбита и сбоку от нее удлиненное преспиракулярное отверстие. Нижний девон Сибири (Таймыр). (Novitskaya, 1971).*

узких гребешков таких же, как у таймырского Габрейасписа (*Gabreyaaspis tarda*). Судя по крупным размерам, найденные коньковые чешуи помещались близко к заднему краю панциря.

На реконструкциях амфиаспид изображения постпанцирной части тела являются гипотетическими, за исключением рядов коньковых чешуй (рис. 13, 14). Такие чешуи, вероятно, были свойственны всем гетеростракам. Это предположение основывается на находках коньковых чешуй в разных отрядах подкласса (у циатаспид, птераспид и др.). Оно следует, также, из соотношения длины постпанцирной части тела и панциря. Поскольку постпанцирная часть была длинной относительно довольно тяжелого панциря, то для эффективной работы хвостового плавника, обеспечивавшего движение животного, требовалась жесткость постпанцирного отдела. Такая жесткость в значительной мере создавалась за счет коньковых чешуй.

Птераспиды. В раннем девоне в лагунах, краевых зонах моря, в неглубоких эпиконтинентальных морях, хорошо прогревавшихся и освещавшихся солнцем, можно было встретить самых разнообразных бесчелюстных. Ранний девон – время расцвета всех групп (подклассов) этих древнейших позвоночных. Оказавшись на берегу такого моря, например, в районе, где в наше время находится Англия или Украина (Подолія), мы не могли бы не заметить многочисленных удлинённых существ, напоминающих рыб и, вместе с тем, непохожих на них. Эти странные существа стремительно поднимались со дна в толщу воды, иногда приближались к ее поверхности и затем опускались на дно (рис. 9). Это – птераспиды (отр. *Pteraspidoformes*) – одна из самых распространенных и известных групп бесчелюстных. Благодаря удлинённой форме тела и особенностям конструкции панциря, птераспиды были гораздо более активными пловцами, чем циатаспиды и амфиаспиды. Однако птераспиды не все обладали таким «усовершенствованным» панцирем. Среди них также имелись уплощенные формы, державшиеся вблизи дна.

Панцирь птераспид. Длина дорсального (спинного) панциря взрослых птераспид колебалась от 6 до 40 см и больше. Особенно крупными размерами отличались риноптераспиды, имевшие длинный ростр и длинный спинной шип. Но, в среднем, длина дорсального панциря была 10–20 см.

В результате сравнения птераспид с циатаспидами исследователями установлено, что строение панциря птераспид (его деление на пластинки) легко выводится из панциря циатаспид. В панцире птераспид пластинок гораздо больше (рис. 16). В этом легко убедиться, сравнив рисунки 16 и 11. Кроме дорсальной, вентральной и бранхиальных пластинок (присутствовавших и в панцире циатаспид), у птераспид имелось еще несколько пластинок. Это – роstralная, защищавшая переднюю часть головы, и орбитальные, на которых помещались вырезки для глаз. Кроме того, имелись пинеальная пластинка, располагавшаяся между орбитальными, и корнуальные пластинки. Последние помещались над жаберными отверстиями (рис. 16). Надо обратить внимание на орбитальные и пинеальную пластинки. Их форма варьирует. Иногда орбитальные пластинки отделены от пинеальной промежутком. Но у многих птераспид орбитальные пластинки

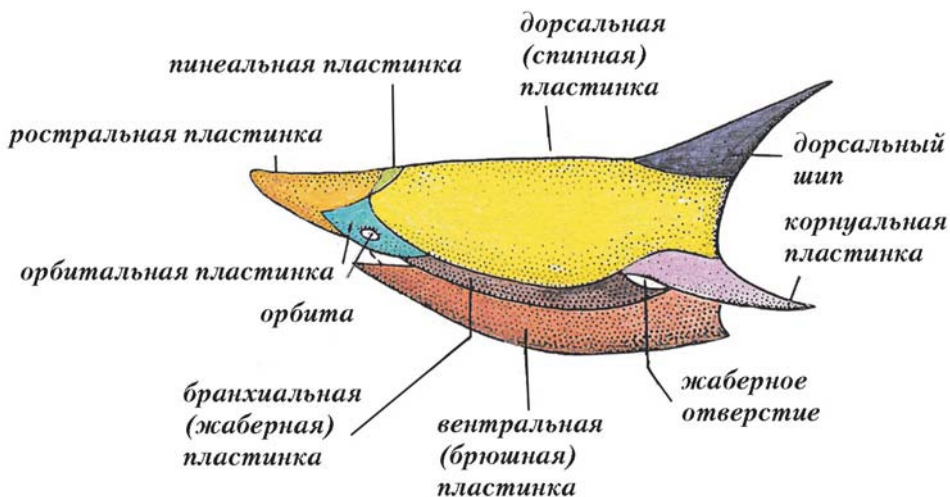


Рис. 16. Схема строения панциря птераспид. Вид сбоку

ки соприкасаются с пинеальной. Это происходит за счет удлинения отростков орбитальных пластинок. Контакт пластинок может быть точечным, но, если отростки орбитальных пластинок имеют лентовидную форму, то и место соединения имеет какую-то протяженность. Эти детали строения орбито-пинеального пояса используются в систематике птераспид.

На брюшной стороне панциря, кроме крупной вентральной пластинки, различались небольшие посторальные (помещавшиеся позади ротового отверстия) и оральные (ротовые). Мелкие пластинки сохраняются редко. Особенно редко их можно найти в прижизненном положении.

Панцирь птераспид заметно лучше приспособлен к плаванию, чем у циатаспид и амфиаспид (рис. 9). Такое улучшение было связано с появлением ростра, корнуальных пластинок и крупного спинного шипа (рис. 16). Корнуальные пластинки были плоскими, довольно крупными. Они располагались горизонтально на боках панциря, примерно посередине длины животного, на уровне центра тяжести. Корнуальные пластинки функционировали как дополнительные несущие плоскости, поддерживавшие птераспид в воде подобно крыльям самолета или раскрытым грудным плавникам некоторых рыб, например, акул. Это обеспечивало большую продолжительность пребывания птераспид в толще воды и делало более длинной траекторию их посадки на грунт. Птераспиды могли сохранять направление движения дольше, чем циатаспиды. Этому способствовало наличие ростра и хорошо выраженного спинного шипа. Шип располагался у заднего края спинной пластинки, примерно посередине длины животного и над центром тяжести (как и корнуальные пластинки).

Возможность легко подниматься к поверхности и дольше оставаться в толще воды позволяла птераспидам питаться не только на дне, но и мелкими организмами, обитавшими в воде.

Постпанцирный отдел был покрыт небольшими чешуями, переходившими на крупный хвостовой плавник гипоцеркного типа (с удлиненной нижней лопастью).

Имелись спинной и брюшной ряды коньковых чешуй.

Псаммостеиды. Мы подошли к последнему этапу эволюции гетеростраков, просуществовавших на протяжении всей истории бесчелюстных — от ордовика (или кембрия) до конца девона. Это составило приблизительно 140 миллионов лет, если считать от начала ордовика, и около 160 миллионов, если считать от середины кембрия (рис. 2). Цифры очень внушительные. Чтобы хоть как-то, путем сопоставления, вообразить такую продолжительность времени, напомним, что на всю историю человечества потребовалось всего лишь 3,5 миллиона лет — столько лет тому назад в Африке появились гоминиды.

Что же происходило за эти 140-160 миллионов лет с гетеростраками? Каким выводам может привести сравнение их наиболее полно изученных групп?

В предыдущих разделах этой главы мы узнали о строении панциря у циатаспид, амфиаспид и птераспид. Как мы видели, у циатаспид панцирь устроен просто: он состоял из четырех крупных пластинок и нескольких мелких. У птераспид панцирь образован бóльшим числом пластинок, но, вместе с тем, циатаспиды и птераспиды имеют много общего. На этой основе разработана гипотеза, которая легко объясняет переход от панциря, такого как у циатаспид, к панцирю древних птераспид. Это позволяет связать происхождение птераспид с циатаспидами. Сравнение древних псаммостеид, а именно Дрепанасписа (*Drepanaspis*), с птераспидами также дает основание считать их близкими родственниками.

Родство всех этих групп и их расположение во времени (циатаспиды: силур — ранний девон; птераспиды: в основном, ранний девон; псаммостеиды: ранний — поздний девон) дают основу для того, чтобы проследить одну из важных тенденций в эволюции экзоскелета гетеростраков. Эта тенденция проявляется в увеличении количества пластинок в панцире.

Панцирь псаммостеид состоит из еще бóльшего числа пластинок, чем панцирь птераспид. У псаммостеид появляются посторбитальные пластинки и многочисленные мелкие пластинки (тессеры), располагающиеся между крупными (рис. 17, 18). Т.е. одно из направлений в эволюции панциря гетеростраков ведет к его усиливающейся дифференциации (разделению на пластинки).

Строение Дрепанасписа (*Drepanaspis*), известно по материалам исключительно хорошей сохранности. Эти находки, сделанные в нижнедевонских отложениях Германии, дают представление о древних псаммостеидах. Материал по Дрепанаспису детально описан в статье или, скорее, в небольшой монографии, опубликованной В.Гроссом (Gross, 1963).

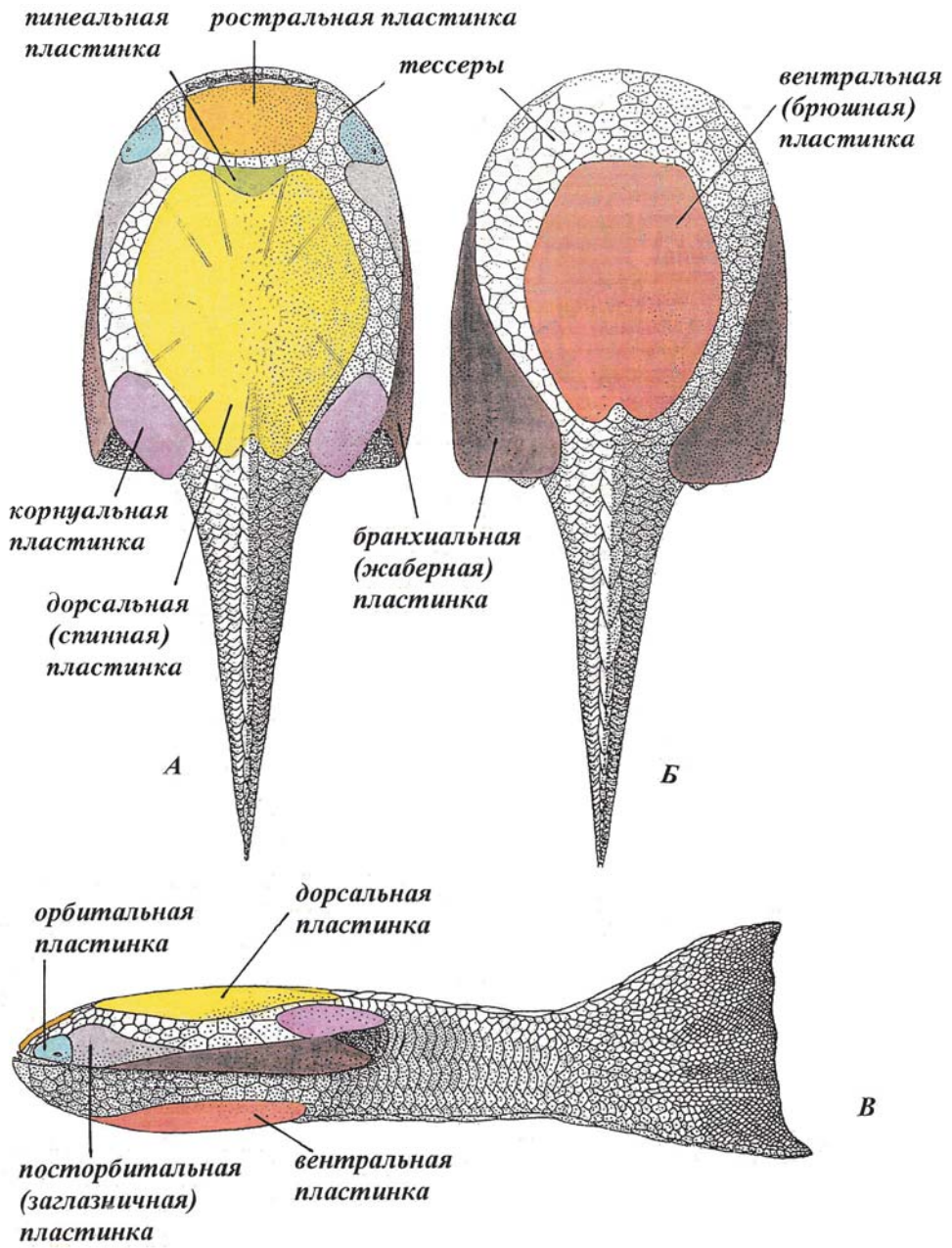
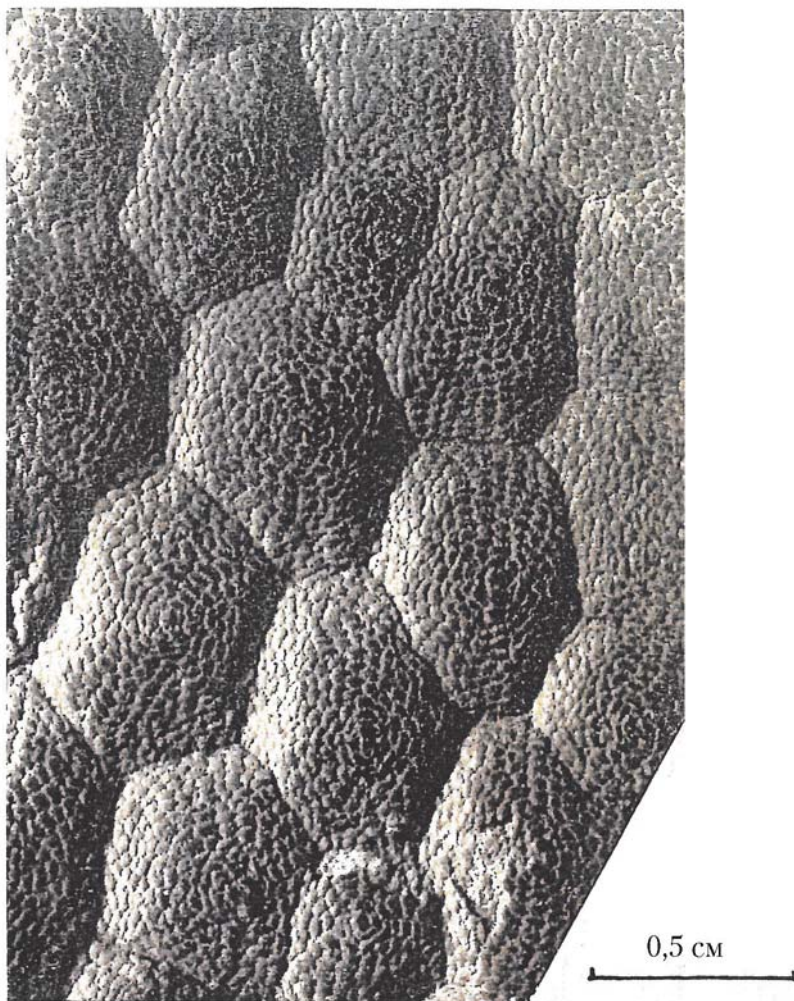


Рис. 17. Схема строения панциря псаммостеид. (По Gross, 1963).
 А – вид сверху, Б – снизу, В – сбоку. Крупные пластинки выделены цветом



*Рис. 18. Тессеры у псаммостеид: Псаммостеус (Psammosteus).
(Обручев, Марк-Курик, 1965)*

Дрепанаспис имел такую хорошую «броню», что его можно сравнить с небольшим живым «танком», двигавшимся по дну девонских лагун (рис. 19). Его длина составляла от 40 до 60 см. Со спинной стороны он был защищен крупной спинной (дорсальной) пластинкой (рис. 17). У переднего края панциря находилась ростральная пластинка. Она ограничивала ротовое отверстие. По бокам от ростральной располагались сравнительно небольшие орбитальные пластинки, на которых имелись маленькие вырезки для глаз. Сразу за орбитальными пластинками размещались посторбитальные (заглазничные). Бока тела покрывали длинные бранхиальные



Рис. 19. Реконструкция *Дрепанасписа* (*Drepanaspis getuendepensis*). На заднем плане справа – мелодонт Туриния (Turinia)

(жаберные) пластинки, перегибавшиеся со спинной стороны на брюшную. Эти пластинки защищали жаберные каналы, открывавшиеся наружу в задне-боковых (постеро-латеральных) углах панциря. Здесь же располагались корнуальные пластинки (*cornualia*) (рис. 17, 19).

Центр брюшной стороны тела у Дрепанасписа и других псаммостеид закрывала крупная брюшная (вентральная) пластинка (рис. 17, фиг. Б). У переднего края тела помещались посторальные (заднеротовые) пластинки. Сюда же, на брюшную сторону тела перегибались жаберные пластинки. Между крупными пластинками, как и на спинной стороне, помещались тессеры.

Позади панциря тело было покрыто чешуями (рис. 17, фиг. В; рис. 19). Постепенно уменьшаясь, чешуи переходили на хвостовой плавник. Он был крупным и сильным, что соответствовало весу тяжелого панцирного животного. Плавник имел усеченную форму. Его нижняя лопасть была слегка удлинённой. Иногда это оценивается как слабая гипоцеркия. Имелись спинной и брюшной ряды коньковых чешуй.

Завершая историю гетеростраков, псаммостеиды ярко иллюстрируют одно из направлений в эволюции древних бесчелюстных позвоночных. В этом эволюционном направлении усиливается наружный скелет. Т.е. происходит усиление защитных приспособлений (адаптаций), как главного способа выживания. Усиление скелета выразилось, прежде всего, в утолщении панциря. Если у циатаспид и птераспид его толщина в среднем составляла 1-1,5 мм, то у псаммостеид толщина панциря достигала 1-1,2 см, например, у Ганостеуса (*Ganosteus stellatus*) или Псаммолеписа (*Psammolepis abavica*). Обычная толщина панциря псаммостеид не превышала 6 мм.

Увеличение толщины панциря достигалось за счет изменения структуры его среднего слоя: призматический средний слой циатаспид и птераспид, содержащий тонкие вертикальные аспидиновые перегородки, постепенно сменился в эволюции гораздо более прочной губчатой тканью (рис. 20). Такая ткань начинает появляться уже у птераспид в верхней части среднего слоя панциря. У псаммостеид она образует весь средний слой.

Важнейшим эволюционным приобретением бесчелюстных является проявившаяся в некоторых группах способность залечивать поврежденные участки наружного скелета. Для псаммостеид это стало обычным явлением, так сказать, нормой жизни. Речь идет о появлении вторичных дентиновых бугорков или гребешков на поврежденных участках панциря и о пломбировке вторичным дентином вскрывшихся и близких к ним полостей (рис. 21). Такие повреждения были естественным следствием способа питания псаммостеид. Большую часть времени они проводили в поисках корма на дне. При этом псаммостеиды опирались на брюшную пластинку и на концы жаберных пластинок, которые стирались от трения о грунт.

Вместе с усилением защитной функции панциря в эволюции гетеростраков (линия циатаспид – птераспид – псаммостеид) происходило увеличение размеров самих животных. Наиболее крупные гетеростраки известны среди птераспид – Риноптераспис (*Rhinopteraspis*) и псаммостеид – Обручевия (*Obruchevia*, синоним – *Aspidosteus*). Увеличение размеров особен-

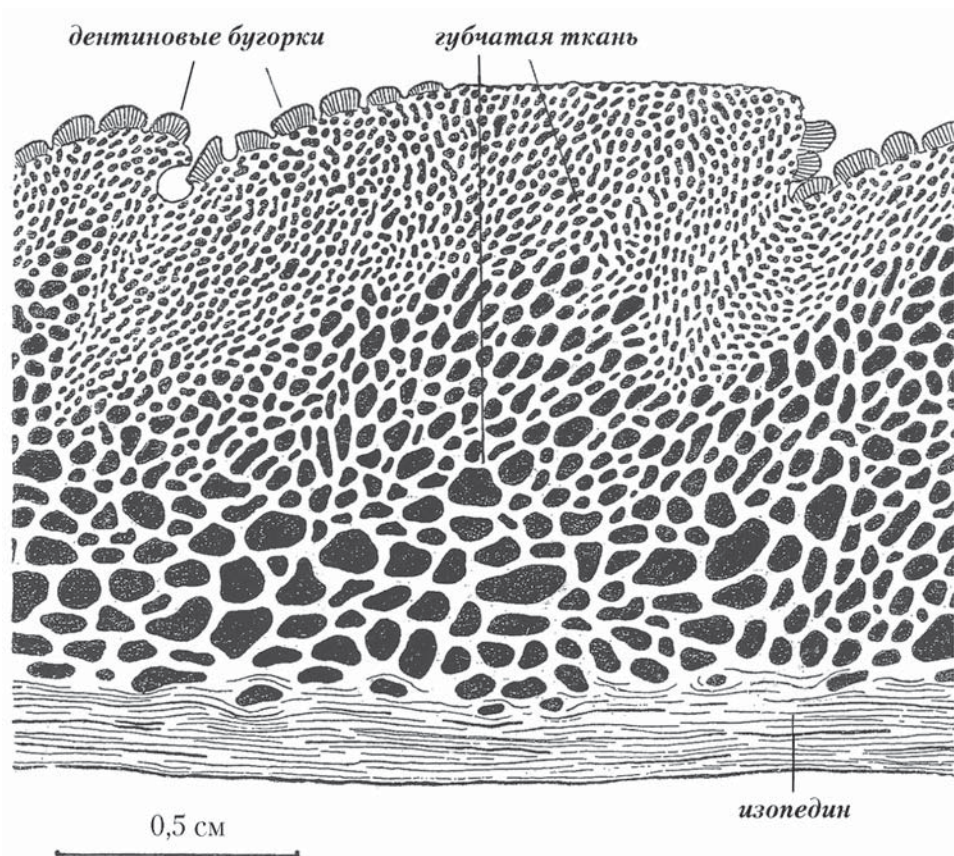


Рис. 20. Губчатая ткань в панцире псаммостеид: Псаммоленус (*Psammolepis abavica*). Вертикальный шлиф через тессеры. (Новицкая, 1965). Рисунок автора книги

но впечатляет, если сравнить длину ростро-дорсальной пластинки самых маленьких гетеростраков — 2,5 см (некоторые циатаспиды: *Liliaspis*) и длину дорсальной пластинки самых крупных — 40–60 см (псаммостеиды: *Obguschevia*). Но, как показывает пример бесчелюстных и многих других водных и наземных групп, стремление к гигантизму и даже его достижение не обеспечивает сохранение группы в эволюции.

Микростроение панциря гетеростраков

На вертикальных шлифах через пластинки панциря в нем отчетливо различаются три слоя: поверхностный, обычно образованный дентином, средний и нижний (рис. 22). Оба последних слоя состоят из аспидина. Как уже отмечалось в главе «Краткая справка», аспидин — это древнее состояние скелетной (костной) ткани, первично не имевшей костных клеток.

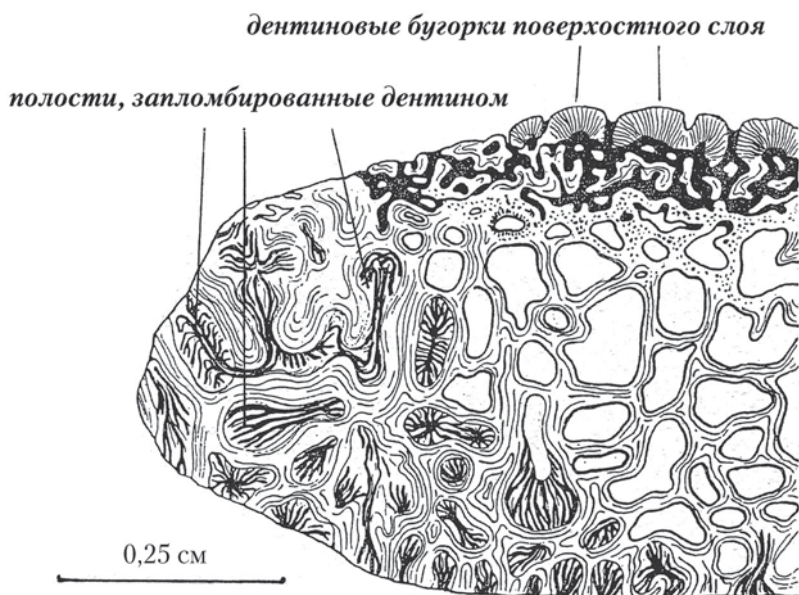


Рис. 21. «Запломбированный» дентином стертый конец жаберной пластинки. Псаммостеиды: Псаммостеус (*Psammosteus megalopteryx*). (Новицкая, 1965). Рисунок автора книги

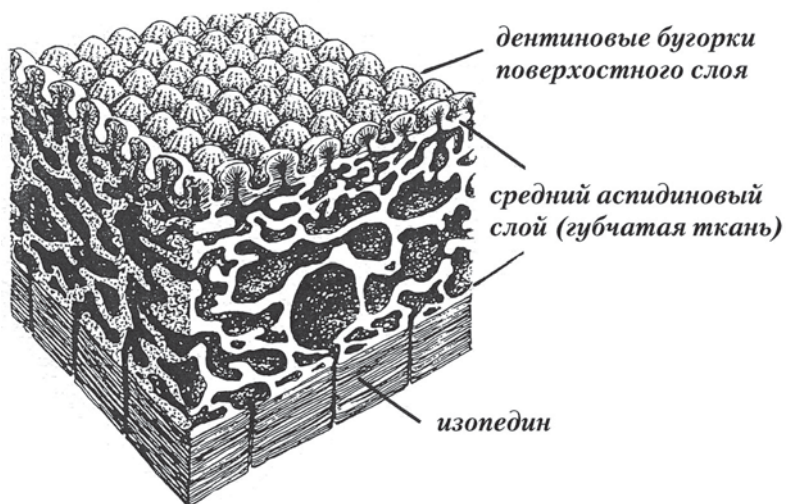


Рис. 22. Диаграмма строения панциря гетеростраков. (По Halstead, 1974)

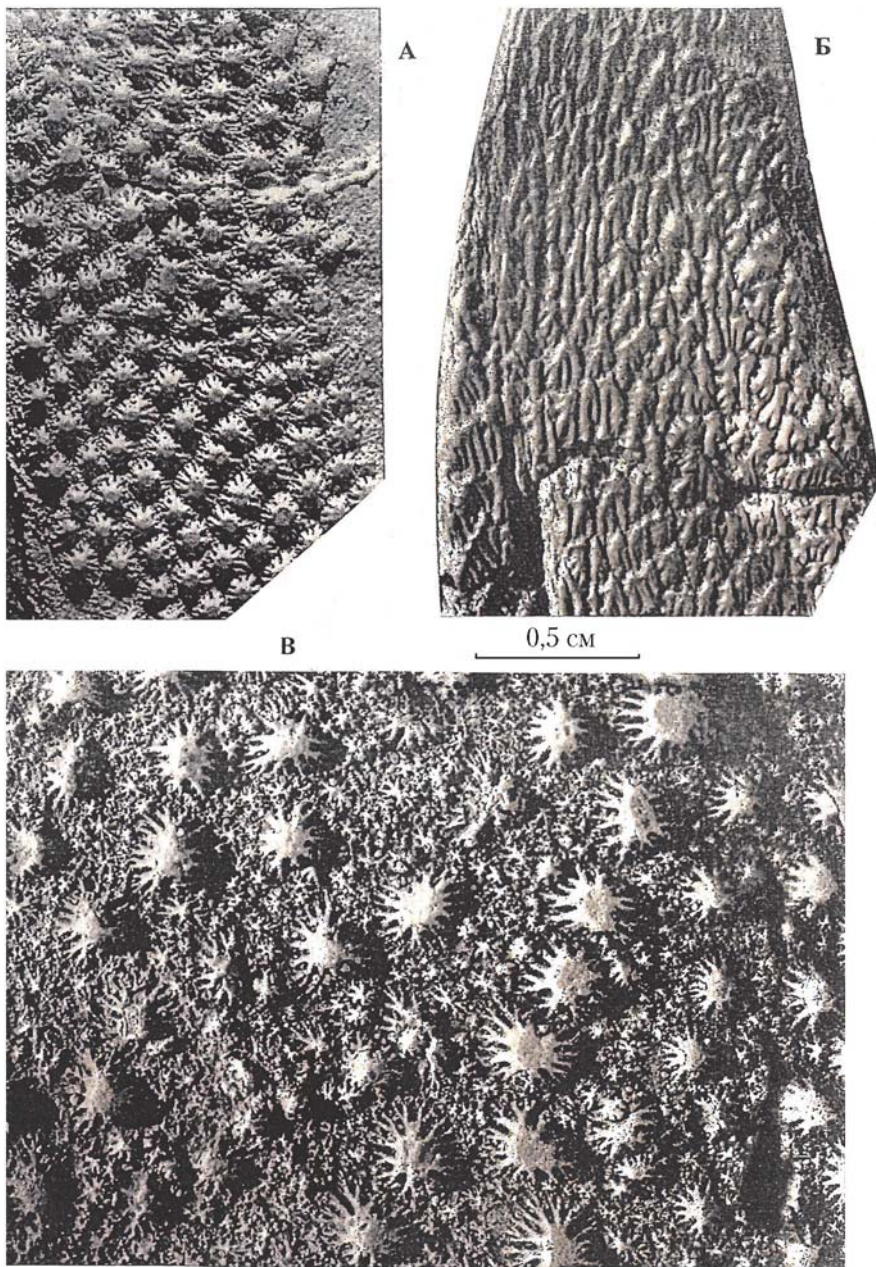


Рис. 23. Разнообразие скульптуры у гетеростраков на примере псаммостеид. А – «паркет» из дентиновых бугорков, Пикностеус (*Pycnosteus tuberculatus*); Б – гребешки неправильной формы, Псаммостеус (*Psammosteus tenuis*); В – крупные и мелкие звездчатые бугорки, Ганостеус (*Ganosteus stellatus*). Девон. (Из Обручев, Марк-Курик, 1965)

Поверхностный слой состоял из скульптуры (называемой также орнаментом). Элементы скульптуры могут быть очень разнообразными (рис. 23). Обычно скульптура имеет вид гребешков или бугорков, но часто она гораздо сложнее (например, у траквэраспид). Иногда бугорки располагаются несколькими рядами вокруг центрального и отделяются от соседних таких же участков неглубокими бороздами (рис. 18). Такие образования, называемые тессерами, могут иметь полигональную (многоугольную) или округлую форму. Они развиты у многих гетеростраков, например, у среднеордовикских североамериканских Астрасписа (*Astraspis*) и Эриптихиуса (*Eriptychius*), у некоторых раннедевонских сибирских амфиаспид – Габрейасписа (*Gabreyaspis*), Олбиасписа (*Olbiaspis*) и, как мы уже видели, у девонских псаммостеид.

Скульптура, как правило, состоит из дентина. Редко рельефные элементы на поверхности панциря образованы аспидином. Иногда на дентиновых бугорках имеются эмалеподобные колпачки.

Средний слой мог состоять из высоких камер, разделенных тонкими аспидиновыми стенками (циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды). Камеры обычно расположены в один слой. Но на утолщенных участках панциря (например, в боковой кайме амфиаспид) камеры образуют два-три слоя. Верхняя часть среднего слоя более плотная. Она пронизана сетью каналов и обычно выделяется в качестве ретикулярного слоя. У птераспид в этой части панциря нередко присутствует губчатая ткань.

Другой тип строения среднего слоя в панцире гетеростраков представлен губчатой тканью (рис. 20). Она состоит из многочисленных разноразмерных полостей, разделенных аспидиновыми перегородками (псаммостеиды, траквэраспиды, астраспиды). На шлифах, сделанных через жаберные пластинки псаммостеид нередко хорошо видна стертая поверхность пластинки, лишенная дентиновых бугорков (рис. 21). Здесь же видны полости губчатой ткани, запломбированные вторичным дентином (рис. 21).

В верхней части губчатого слоя некоторых гетеростраков (псаммостеид) обнаружены остатки дентиновых бугорков предыдущей генерации (Новицкая, 1965) (рис. 24). Бугорки нижнего слоя частично резорбированы (от лат. *resorbere* – поглощать), т.е. разрушены естественным путем, в результате перестройки среднего слоя. Сохранившиеся следы этого процесса означают, что во время роста панцирь утолщался не только снизу за счет нарастания слоев базальной пластинки, как это считалось долгое время, но и сверху, за счет смены генераций дентиновых бугорков.

Нижний (пластинчатый или изопединовый) слой панциря состоял у всех гетеростраков из пластинок аспидина, параллельно (горизонтально) налегающих одна на другую. В нем заметны отверстия кровеносных каналов.

Сейсмодатчик или как ориентироваться в пространстве?

Держась на дне и возле дна, в основном илистого, бесчелюстные, имевшие панцирь (речь идет, главным образом, о гетеростраках) практически



Рис. 24. Псаммоленус (Psammolepis paradoxa). Резорбция (разрушение) дентиновых бугорков первой генерации (нижний ряд). Увеличение: 150. (Новицкая, 1965). Рисунок автора книги

ки все время проводили в замутненной воде. Питаясь и при этом как бы «вспахивая» поверхность дна, они поднимали клубы ила. Как в такой воде можно было ориентироваться — хотя бы не ударяться о все близлежащие камни? Глаза у многих гетеростраков были расположены на переднем конце головотуловищного отдела в непосредственной близости от рта (например, см. рис. 9, 19). Это означает, что когда ротовые пластинки использовались как совок или лопатка для подгребания пищи, глаза, как органы зрения, оказывались в самом невыгодном положении — в центре поднятого со дна ила. К тому же глаза гетеростраков, и бесчелюстных в целом, судя по размерам орбитальных вырезов, были совсем небольшими. Иногда они полностью отсутствовали. Например, у сибирских амфиаспид, в панцирях которых нет никаких следов вырезов для глаз (рис. 3, фиг. 4; рис. 14 — Леканиаспис, Эглонаспис). Отсюда можно сделать вывод: *у гетеростраков (и у многих других бесчелюстных) глаза не были основными органами ориентации. Эту роль выполняла система сейсмочувствительных органов (каналов, бород), помещавшихся в панцире или на его поверхности.* Вероятно, некоторые продольные каналы продолжались и позади панциря.

В эволюции позвоночных система сейсмочувствительных органов прекрасно развита уже в некоторых группах палеозойских бесчелюстных (у гетеростраков, галеаспид). Она действует и у современных рыб. Таким образом,

система сейсмочувствительных органов, называемая у рыб (а иногда и у бесчелюстных) системой каналов боковой линии, — *одна из древнейших и очень эффективных адаптаций к ориентации в водной среде.*

Сейсмочувствительная система бесчелюстных состояла из открытых борозд на поверхности панциря, или каналов, располагавшихся в его среднем слое (рис. 5). Борозды и каналы могли присутствовать одновременно на одном и том же панцире. Борозды и каналы иннервировались черепными (краниальными) нервами. Колебания в водной среде воспринимались специальными чувствующими клетками, располагавшимися на дне борозд или каналов. Сейсмочувствительные каналы, находившиеся в панцире, открывались на его поверхности порами и таким образом сообщались с внешней средой. Такие поры очень хорошо видны на панцире некоторых гетеростраков (рис. 5).

И.И. Шмальгаузен — выдающийся морфолог XX века, говоря о современных рыбах, в книге о сравнительной анатомии позвоночных животных отмечал: «Функциональное значение органов боковой линии состоит в восприятии легких движений и колебаний воды небольшой частоты». Рыба ориентируется относительно скорости и направления течений, относительно движений собственного тела и «может воспринимать отраженные водяные токи от посторонних предметов и таким образом ориентироваться в пространстве» (Шмальгаузен, 1947, с. 281). Все это можно полностью отнести к действию сейсмочувствительной системы у бесчелюстных.

Сейсмочувствительная система гетеростраков была организована очень четко и просто (рис. 25). На спинной (дорсальной) стороне их панциря имелось две пары продольных сейсмочувствительных линий (борозд или каналов). Линии были или длинными, непрерывными или могли состоять из коротких отрезков. Между продольными имелись поперечные линии (комиссуры). Такая схема расположения сейсмочувствительных каналов характерна для циатаспид и амфиаспид. У птераспид она была несколько сложнее.

На брюшной (вентральной) стороне панциря гетеростраков обычно хорошо различаются посторальные (заднеротовые) линии, расположенные у переднего края вентральной пластинки (рис. 25). Продольные линии часто состоят из отрезков, располагающихся косо-поперечно. Нередко встречаются вентральные пластинки, на которых сейсмочувствительные линии представлены неполно, т.е. они частично редуцированы (сокращены). Возможно, это связано с тем, что вентральная пластинка значительную часть времени жизни животного соприкасалась с дном или погружалась в ил, что делало ее малодоступной для внешних сигналов.

Обратим внимание на тот факт, что у *гетеростраков имелись хорошо развитые супраорбитальные (надглазничные) каналы*. Если сравнить сейсмочувствительную систему гетеростраков и современных акул (рис. 26), то можно сделать вывод о соответствии (гомологичности) их некоторых каналов. Так, явно гомологичны (имеют сходную форму и занимают сходное положение) супраорбитальные (soc, надглазничные) и инфраорбитальные (ifc, подглазничные) каналы. На рисунке 26 супраорбитальные каналы выделены красным, а инфраорбитальные — синим. Сходство в

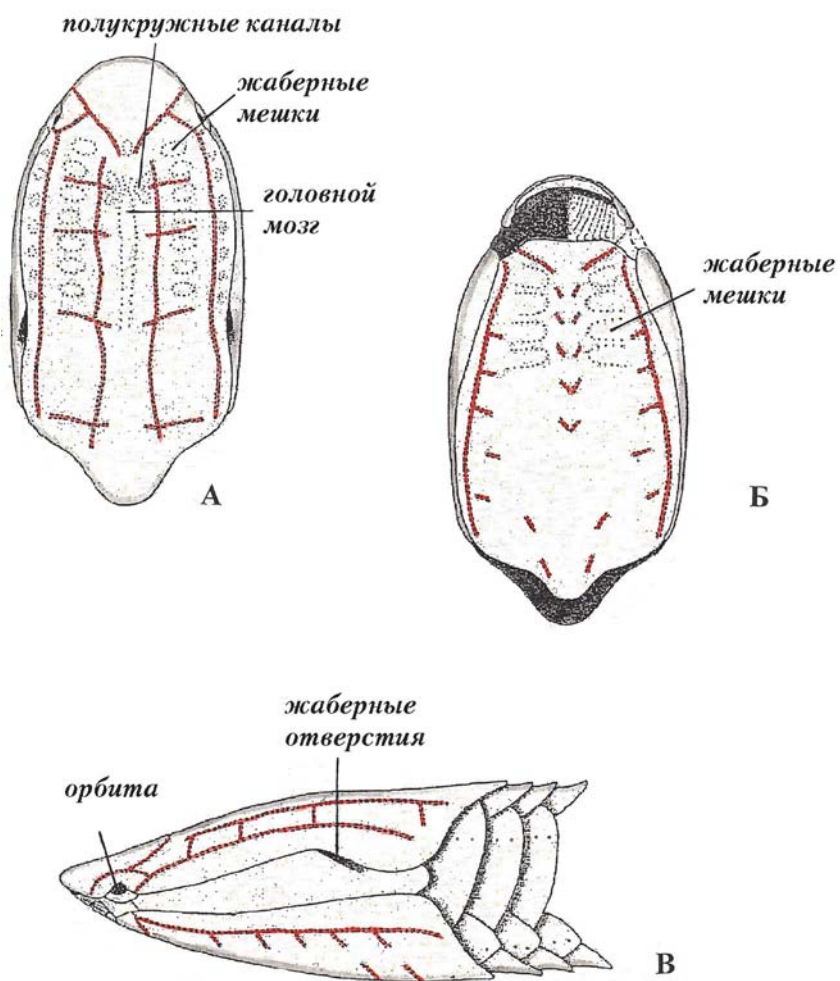


Рис. 25. Схема расположения сейсмодатчиков на панцире цитаспид (по Denison, 1964).

А – панцирь сверху, Б – снизу, В – сбоку.

Сейсмодатчики выделены красным. Кроме того, пунктиром намечено положение головного мозга, полукружных каналов (органа слуха) и жаберных мешков

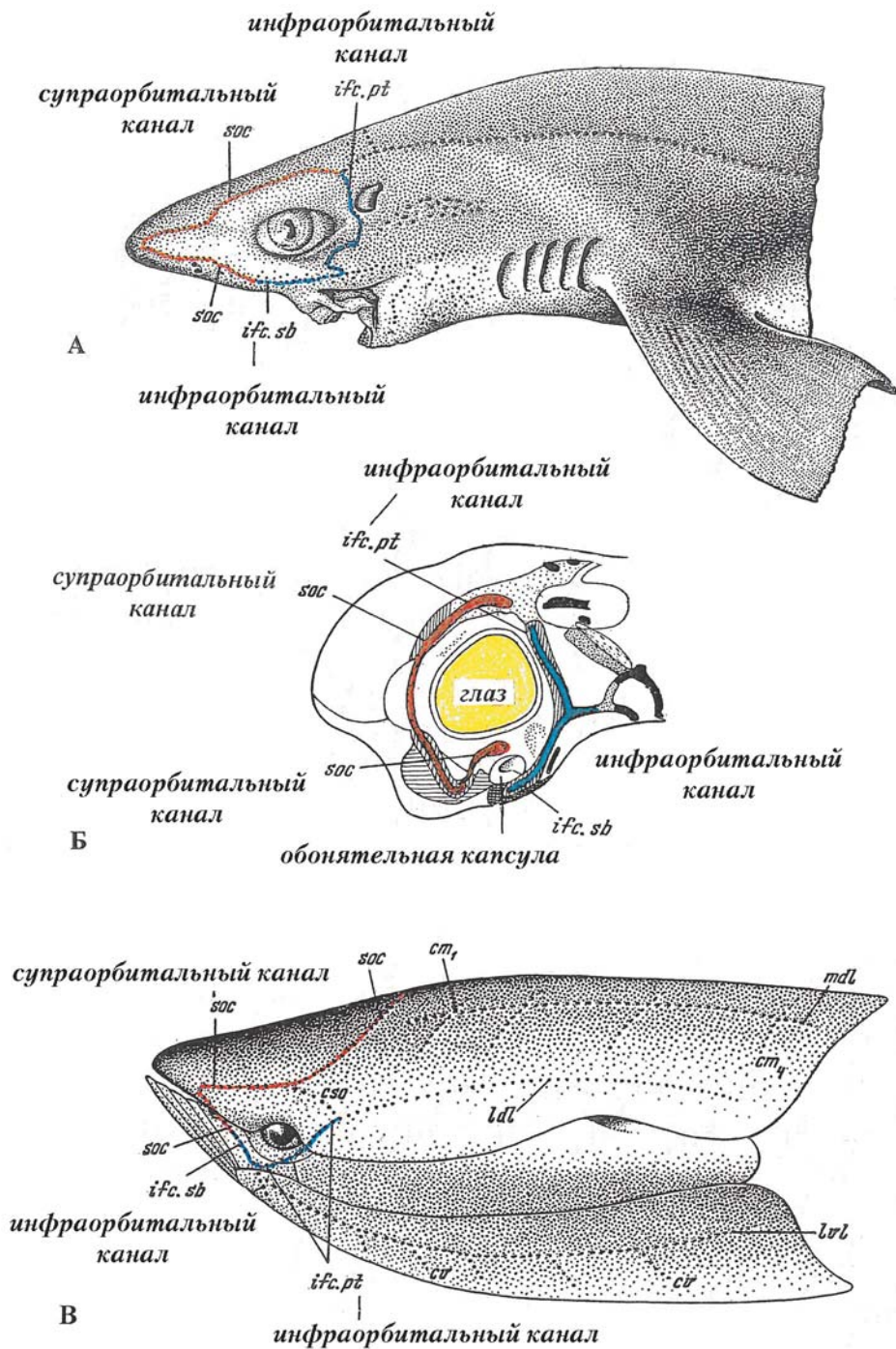


Рис. 26. Сейсмочувствительные каналы акулы (А, Б) и гетерострака. А – взрослая акула (*Squalus acanthias*), Б – ее эмбрион, В – гетерострак (*Poraspis*). А – по Marinelli, Strenger, 1959; Б – по Holmgren, 1940; В – Новицкая, 1983

расположении этих каналов у гетеростраков и акул совершенно отчетливо видно при сравнении гетерострака с эмбриональными стадиями акулы и с ее взрослой стадией (подробнее: Новицкая, 1983). Это сходство имеет большое значение как один из признаков, показательных для выяснения родственных отношений между бесчелюстными и низшими челюстноротыми позвоночными.

* * *

Итак, мы довольно много узнали о гетеростраках. Увидели, как они выглядели, плавали, питались, ориентировались в воде. Мы рассмотрели их панцирь — наружный скелет, и оказалось, что эти древнейшие позвоночные не так уж просты. Они легко делали то, что недоступно нам. Они могли ставить себе «пломбы», т.е. заполнять вторичным дентином полосы на поврежденных участках панциря или даже отращивать новые «зубы» — новые дентиновые бугорки, заменяя ими старые. Они учились более уверенно плавать, используя для этого различные, горизонтальные и вертикальные, выступы панциря. Они умели ориентироваться в воде, имея слабое зрение, обычно с очень ограниченным обзором, и даже совсем не имея глаз.

Но, многое узнав о гетеростраках, мы должны их отпустить обратно, в просторы палеозойского моря, и оглядеться... Кто из бесчелюстных позвоночных жил с ними рядом?

В луче солнца в воде блеснули чешуйки на боках какого-то небольшого существа веретеновидной формы. Возможно, это... — телодонты!

Телодонты (Thelodonti)

Внешне телодонты были похожи на рыб (рис. 27). Они обитали в прибрежных зонах моря, в лагунах, иногда заходили в реки. В морях среднего палеозоя телодонты — часто встречающаяся группа. Их остатки найдены в отложениях силура и девона Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Австралии.

Самые древние остатки телодонтов известны из отложений среднего (?) — верхнего ордовика. По возрасту находок, телодонты относятся к древнейшим бесчелюстным, уступая в этом только гетеростракам (рис. 2).

Телодонты — бесчелюстные очень небольшого, просто небольшого и среднего размера. Их длина составляла от пяти до 20-40 сантиметров (от переднего конца головы до конца хвостового плавника). Форма тела была уплощенной сверху и снизу или веретеновидной. Типичным примером уплощенных телодонтов является Туриния (Turinia) — крупный телодонт, достигавший 36 см в длину. Мы его уже видели рядом с гетеростраками (псаммостеидами) (рис. 19). Тело уплощенных телодонтов было широким. В его задней половине имелись латеральные (боковые) выступы. Их называют плавникоподобными образованиями или латеральными плавниками.



Рис. 27. Флеботомисы (*Phlebotomus elegans*) в прижизненной обстановке. Реконструкция сделана Л.И. Новицкой

Позади них тело сильно сужалось, становясь сжатым с боков. Имелись небольшие спинной (дорсальный) и анальный плавники. Рот помещался на брюшной стороне, у переднего края головы. Глаза находились на спинной стороне. Уплощенные телодонты выглядели приблизительно так, как на реконструкции (рис. 19).

Веретенovidные телодонты, например Флеболеписы (*Phlebolepis*), также имели латеральные выступы — «плавники». Кроме того, были развиты небольшие спинной и анальный плавники (рис. 3, фиг. 8; 27). Хвостовой плавник крупный. Ось тела заходила в его нижнюю лопасть (гипоцеркный тип плавника). Ротовое отверстие располагалось, вероятно, на конце головы. Глаза находились на её боковых сторонах.

Судя по форме тела, веретенообразные телодонты сравнительно хорошо плавали. Именно они особенно напоминали рыб (рис. 27). Эти некрупные телодонты иногда держались небольшими группами — стаями. О «стайности» телодонтов с веретенovidной формой тела можно говорить, имея в виду верхнесилурийскую линзу — местонахождение Химмисте в Эстонии. На поверхности в 1 кв. метр здесь найдено около 100 скелетов Флеболеписов (*Phlebolepis elegans*). Конечно, такую плотность погибших бесчелюстных можно объяснить и по-другому, например массовым заболеванием (эпизоотией). Но тогда опять возникает вопрос — как на очень небольшой площади (1 кв. м.) практически одновременно оказалось столько Флеболеписов? Это могло произойти только в том случае, если они собирались в стаи.

На древнем уровне эволюции позвоночных подобные объединения особей одного вида являлись своего рода первыми опытами группового поведения. В это время у позвоночных впервые вырабатывались навыки групповых поведенческих реакций. Позднее тенденция к объединению ярко проявилась у рыб, птиц, млекопитающих.

Телодонты обитали, в основном, в зонах прибрежного морского мелководья, но могли спускаться и глубже, в область континентального склона. Предполагается, что телодонты, особенно крупные, например Туриния, могли заходить в устьевые части рек, как гетеростраки. Но, если для телодонтов такие «экскурсии» были, скорее всего, лишь эпизодами, то для некоторых групп бесчелюстных (гетеростраков: псаммостеид), обладавших тяжелым панцирем (рис. 19), устьевые части рек являлись обычной средой их обитания.

Длительное существование телодонтов (рис. 2) и многочисленность их остатков (главным образом, чешуй) делают их группой, важной для геологических исследований. Находки телодонтов используются для сопоставления отложений силура и девона в различных регионах мира.

Наружный скелет (экзоскелет) телодонтов состоял из чешуй, покрывавших голову и всю поверхность тела (рис. 28, 29). Размеры чешуй в среднем составляли 1-2 мм. Самые мелкие из них имели длину 0,2 мм, самые крупные — около 3 мм.

Эти особенности наружного скелета создают большие трудности для палеонтологов, изучающих телодонтов. Если у бесчелюстных, имевших

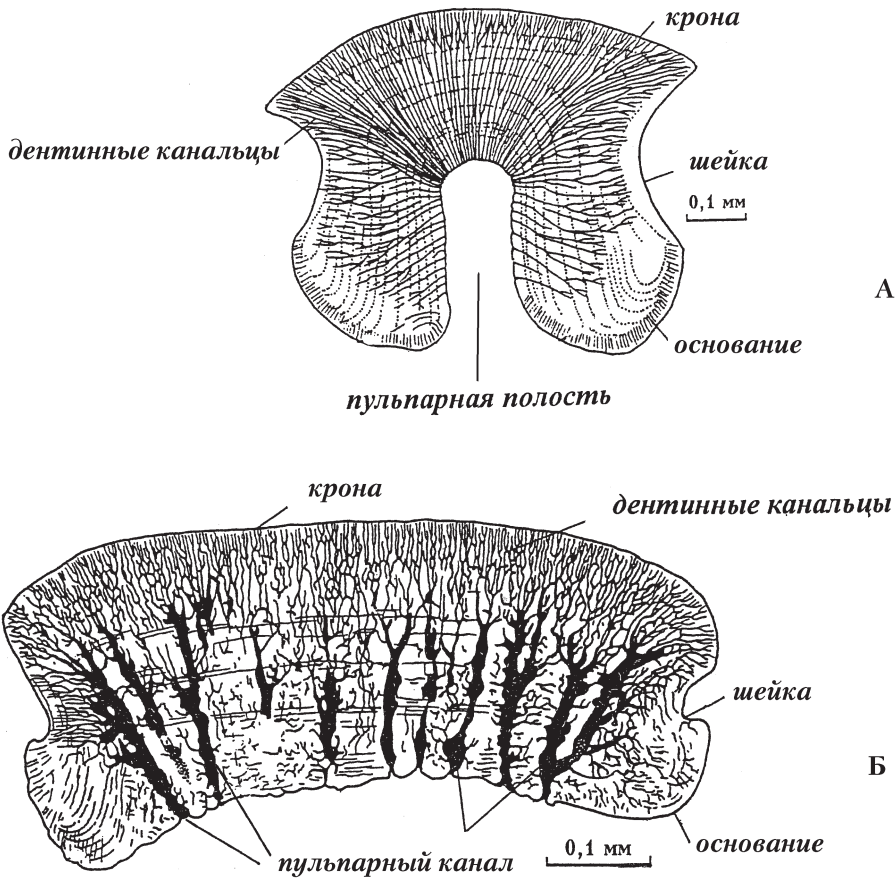


Рис. 28. Два основных типа чешуй телодонтов.

А – тип «Телодус» (“*Thelodus*”). (Gross, 1967). *Б* – тип «Каторпорус» (“*Katorporus*”). (Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004)

панцирь (например, у гетеростраков), после гибели животного только его часть, находившаяся позади панциря, распадалась на мелкие элементы – чешуи, то у телодонтов распадался весь их наружных скелет. Кстати, чешуи у телодонтов были гораздо меньшего размера, чем у гетеростраков. Чешуи телодонтов, так же как чешуи других бесчелюстных, могли пареноситься течением или растаскиваться беспозвоночными – иглокожими, членистоногими и др. Палеонтологи могут судить о телодонтах, как правило, по изолированным чешуям. Отсюда трудности в определениях материала, в его систематизации и в исследовании строения этих древних животных.

Находки целых экземпляров телодонтов или даже крупных фрагментов, с сохранившимся чешуйным покровом, являются редкостью. Поэтому они представляют большую научную ценность. Они позволяют реконс-

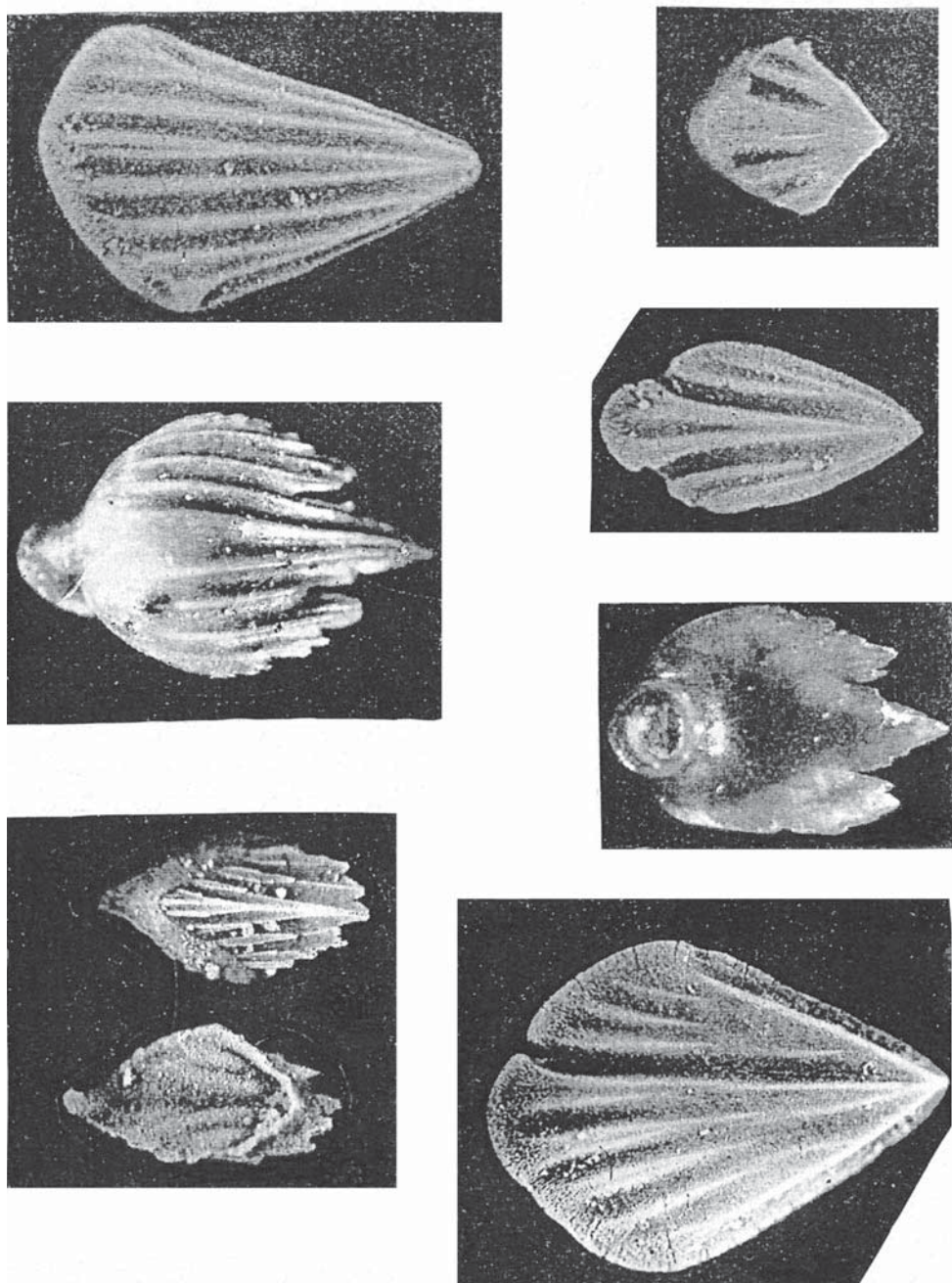


Рис. 29. Примеры формы чешуй телодонтов. (Использован материал из: Каратайте-Талимаа, 1978). Увеличено. Средние размеры чешуй – около 1 мм, максимальные – до 3 мм

трировать внешний вид этих палеозойских бесчелюстных, а также дают информацию об изменчивости чешуй в зависимости от их размещения на теле животного. Такую изменчивость называют топографической. На полных экземплярах телодонтов выделено несколько топографических типов (морфотипов) чешуй — головных, туловищных, плавниковых, сенсорных и др.

Изучение топографической изменчивости чешуй и составление таблиц по каждому виду телодонтов имеет большое практическое значение. Эти данные становятся необходимыми при определении материала по разрозненным чешуям. В свою очередь такие определения составляют фактическую базу для стратиграфических сопоставлений (корреляций). Таким образом, от точности определений чешуй зависит точность стратиграфических выводов.

В чешуях телодонтов обычно различаются корона, шейка и основание (рис. 28). Форма короны может быть очень разнообразной (рис. 29). В самом простом варианте она имеет вид конуса. Примером сложной формы может служить корона, напоминающая дубовый лист с хорошо выраженными боковыми лопастями. Чешуи телодонтов закладывались на границе поверхностного слоя тела (эктодермы) и среднего слоя (мезодермы). В течение роста телодонта форма и размеры короны не менялись, но ее стенки постепенно утолщались за счет заполнения пульпарной полости.

Микростроение чешуй. Исследованиям чешуй телодонтов посвящены работы многих авторов. Среди них нельзя не отметить Вальтера Гросса, изучавшего телодонтов и другие группы бесчелюстных и рыб. Чешуи телодонтов на основе их тканевого (гистологического) состава разделены В.Гроссом (Gross, 1967) на два основных типа — «*Thelodus*» (Телодус) и «*Katoropus*» (Катопорус) (рис. 28). Чешуи типа «Телодус» состоят из ортодентина (разновидности дентина) и аспидина — древней бесклеточной кости. В дентиновой короне этих чешуй имелась одна центральная пульпарная полость, из которой расходились дентиновые каналы, разветвляющиеся на дентинные каналы (рис. 28, фиг. А). Чешуи типа «Катопорус» состоят из мезодентина и аспидина. В их мезодентиновой короне имелось несколько пульпарных каналов (рис. 28, фиг. Б). Позднее исследователями телодонтов были выделены другие гистологические типы чешуй.

Определение разрозненных чешуй — очень сложная задача. Для ее решения палеонтологи используют морфологические наборы («ряды») признаков. Исследуются изменения формы чешуй в зависимости от их положения на теле, привлекаются гистологические данные и данные об изменениях, происходивших в процессе роста чешуй, т.е. в онтогенезе (Каратайте-Талимаа, Мярсс, 2004). Использование всех этих сведений позволяет ориентироваться в систематической принадлежности разъединенных чешуй телодонтов.

Сейсмосенсорная система телодонтов. У телодонтов, как и у других бесчелюстных, сейсмосенсорные каналы помещались в наружном скелете. Вместе с его разрушением, как единого чешуйного покрова, разрушалась

и система сейсмодатчиков каналов. В настоящее время сведений о ней мало.

На поверхности некоторых чешуй были найдены поры, которыми сейсмодатчиковые каналы открывались наружу. Иногда поры помещались между чешуями. Реконструировать рисунок, образованный порами сейсмодатчиковых каналов, удалось благодаря находкам целых экземпляров Флеболеписа (*Phlebolepis elegans*). Как оказалось, по данным Т. Мярсс (Мярсс, 1979), на спинной и брюшной стороне головы и тела этих телодонтов поры располагаются, в основном, продольными рядами. Между ними имелись поперечные перемычки (комиссуры). В целом рисунок сейсмодатчиковых каналов у телодонтов напоминает расположение сейсмодатчиковых каналов у гетеростраков.

Как и в других группах бесчелюстных и современных рыб, у телодонтов сейсмодатчиковая система каналов служила для ориентации в воде. Колебания воды, отражавшиеся от подвижных и неподвижных предметов, через поры воздействовали на чувствительные клетки, располагавшиеся на дне сейсмодатчиковых каналов. По соответствующим черепно-мозговым нервам, иннервировавшим сейсмодатчиковую систему, сигналы передавались в головной мозг.

Фуркакаудиды (*Furcacaudiformes*). Сообщения о находках фуркакаудид появились относительно недавно. Это внушает оптимизм, т.к. впереди палеонтологов ждет, по-видимому, еще немало открытий, среди которых могут быть и совсем неожиданные.

В конце XX века по материалу хорошей сохранности, найденному в силурийских и девонских отложениях Северной Канады, М. Уилсоном и М. Колдуэллом (Wilson, Caldwell, 1993, 1998) были описаны очень своеобразные бесчелюстные (рис. 30). Их размеры невелики. Общая длина тела (от переднего конца головы до конца хвостового плавника) составляет от 2,5 см до, приблизительно, 11 см. Тело было покрыто чешуями телодонтного типа, имевшими крону, шейку и основание. Исходя из строения чешуй, фуркакаудид иногда включают в состав телодонтов. По необычной форме хвостового плавника, напоминающего вилку (*fork-tailed*), эти бесчелюстные были названы фуркакаудидами (*Furcacaudiformes* – вилкохвостые) (рис. 30). Для них характерен очень высокий и длинный хвостовой плавник: его длина составляла до 40% от общей длины тела. Имелись сильные длинные лучи, что и придает плавнику вид «вилки». Мог присутствовать спинной плавник. Для некоторых фуркакаудид характерна «горбатая спина», что отчетливо видно в дорсальной линии профиля тела (рис. 30). Жабрные отверстия образуют косой ряд, начинающийся позади глаз. Есть парные брюшные плавниковые выступы (*ventral «fin-flaps»*).

Судя по форме тела, строению и величине хвостового плавника, а также наличию у некоторых родов спинного плавника, фуркакаудиды были сравнительно хорошими пловцами и это выделяет их среди других бесчелюстных.

Описавшие их авторы предполагают, что хвостовые плавники использовались фуркакаудидами для продвижения по дну в слое ила. В принципе

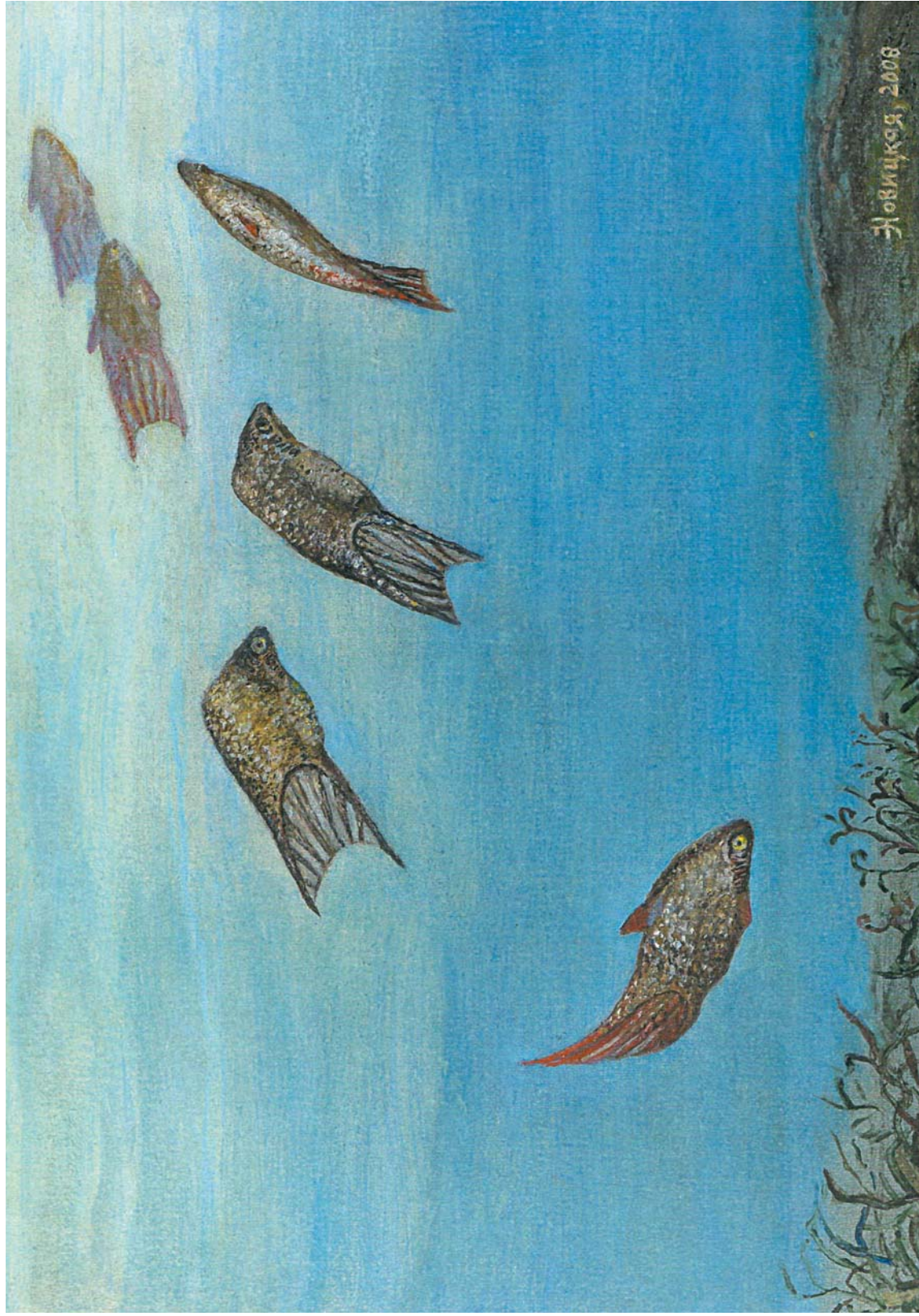


Рис. 30. Фуркакаудиды (*Furcacaudifformes*) в прижизненной обстановке. Реконструкция сделана Л.И. Новицкой

это могло быть возможным, если ил был достаточно рыхлым и легким. Но вместе с тем надо подчеркнуть, что большая вертикальная площадь хвостового плавника у фуркакаудид (это хорошо видно на реконструкции) могла делать плавник более эффективным при движении именно в толще воды.

Хвостовой плавник имел ту же высоту, что и тело. Он непосредственно (без хвостового стебля) соединялся с телом. Поэтому, даже совсем слабое движение хвостового плавника в воде должно было вызвать или продвижение животного вперед, или его поворот. Таким образом, хвостовой плавник практически управлял движением. Возможно, основной недостаток гидродинамической конструкции (тело — хвостовой плавник) выражался в неустойчивости фуркакаудид. Такой конструкции явно не хватало горизонтальных выступов — несущих плоскостей соответствующего размера. Хотя, в какой-то мере, устойчивость в воде, по-видимому, обеспечивалась брюшными плавниковыми выступами.

Вероятно, фуркакаудиды, как и телодонты с веретенной формой тела, держались небольшими стаями. Большую часть времени они могли проводить в воде, поднимаясь довольно высоко над дном (рис. 30). Питались, вероятно, планктоном, детритом и мелкими мягкими личинками.

Открытие фуркакаудид существенно расширяет представление о строении и образе жизни бесчелюстных. Мы узнаём новое о разнообразии адаптивных поисков на ранних стадиях освоения позвоночными их первой среды обитания — воды.

Остеостраки (Osteostraci)

До сих пор в поле нашего зрения попадали, в основном, картины мирной жизни. В этом смысле можно сказать, что до сих пор нам везло. Но в действительности, взаимоотношения между обитателями палеозойских морей были жесткими. Дело в том, что древние первичноводные (впервые сформировавшиеся в воде) животные имели очень узкий диапазон поведенческих реакций. Это касалось и их взаимоотношений. Нельзя забывать о том, что у бесчелюстных, как и у всяких животных, были соседи по биотопу (месту совместного обитания) и, что важно, эти соседи почти всегда хотели есть. Во всяком случае, среди немногих занятий, в которых проводили время палеозойские животные (поесть, размножиться, спрятаться), поесть — было самым любимым. В меню обитателей биотопов — древних рыб, а также членистоногих, крупных головоногих моллюсков, иглокожих — по-видимому, не последнее место занимали бесчелюстные. Речь идет о взрослых формах небольшого размера, имевших тонкий панцирь, и, особенно, о личинках бесчелюстных.

Сейчас мы являемся свидетелями нападения какой-то сравнительно крупной рыбы на небольшого остеострака, может быть такого, как изображенный на реконструкции (рис. 31). Задачей всякого нападающего было схватить намеченную жертву и удержать ее. То и другое удавалось не всегда.



Рис. 31. Остеоотраки в прижизненной обстановке. В центре Цефаласпис (*Serphalaspis* sp.), справа вверху – Бореаспис (*Boreaspis* sp.), слева вверху – группа бесчелюстных – анаспид (*Anaspida*). Реконструкция сделана Л.И. Новицкой

Как мы уже видели в главе о гетеростраках, следы повреждений нередко встречаются на панцирях этих бесчелюстных. Среди повреждений есть следы укусов, сделанных рыбами. Но в данный момент в самой прямой опасности находится не гетерострак, а один из остеоостраков. Не исключено, что эти бесчелюстные были особенно привлекательными для сравнительно крупных древних рыб (артродир, кистеперых), а также для крупных беспозвоночных. Одна из причин этой привлекательности остеоостраков в том, что у многих из них головутоловищный щит — самая защищенная часть животного — был коротким. Это значит, что позади него почти три четверти тела были покрыты только тонкими чешуями. Таким образом, защитная «броня» закрывала гораздо меньшую поверхность тела, чем у многих других бесчелюстных, покрытых длинным панцирем. Сам головной щит остеоостраков мог существенно утончаться, что также естественным образом снижало защищенность животного.

Хотя многие остеоостраки имели парные грудные плавники (например, Цефаласпис, изображенный на реконструкции: Рис. 31), эти плавники не делали их обладателей быстрыми пловцами. Такие плавники помогали лишь разворачиваться, причем, довольно медленно. Конечно, в какой-то мере это было уже лучше, чем отсутствие всяких плавников. Но в ситуации — спасение от преследования — парные плавники остеоостраков являлись скорее помехой, чем помощью, т.к. тормозили движение и без того не очень быстрое. Кроме того, медленно плывущий в воде остеоострак (а быстро плавать он не мог), имевший в длину около 20–30 см, явно привлекал к себе повышенное внимание соседей по биотопу, что для остеоострака было совершенно нежелательным.

Итак, какие особенности наружного скелета были свойственны остеоостракам? Кстати, некоторые из таких особенностей, вызывающих особый интерес исследователей, известны только в этой группе бесчелюстных. После ее вымирания они навсегда исчезли из эволюции позвоночных.

Наружный скелет (экзоскелет). Самые древние находки панцирей, принадлежавших, несомненно, остеоостракам, сделаны в отложениях силурийского возраста. В силурийских и девонских водоемах вместе с остеоостраками обитали и другие группы бесчелюстных, в том числе уже известные нам гетеростраки и телодонты. Формой тела силурийские остеоостраки (Трематаспис, Дартмутия) вполне могли напомнить гетеростраков. Издали их можно было бы даже перепутать. Сходство с гетеростраками этим остеоостракам придавали удлинённые панцири и отсутствие парных плавников (чтобы убедиться в этом, посмотрим на рис. 3; фиг. 1 и 5). Но ошибиться можно было только, глядя на этих бесчелюстных издали. Вблизи отчетливые различия между панцирями остеоостраков и гетеростраков давали совершенно ясный ответ на вопрос — кто перед нами? Вблизи становилось понятным, что остеоостраков вообще нельзя спутать ни с какой другой группой бесчелюстных.

Очень заметными, безусловно привлекающими внимание чертами строения остеоостраков являлись

тесно сближенные глаза (на ископаемом материале – орбиты), находившиеся на спинной (дорсальной) стороне панциря, вблизи его центральной продольной оси (рис. 32); присутствие у остеоостраков дорсального (спинного) и латеральных (боковых) полей, располагавшихся на спинной стороне панциря (рис. 32).

Надо подчеркнуть, что сочетание этих признаков (одновременное присутствие тесно сближенных глаз и «полей») свойственно, среди известных позвоночных, только остеоостракам. Хотя сближенные глаза характерны и для некоторых древних рыб (антиарх – *Antiarchi*), но у них нет «полей».

У части остеоостраков были развиты чрезвычайно своеобразные, уникальные органы движения – мясистые грудные плавники (рис. 32). О них уже упоминалось в начале раздела. Плавники состояли только из мускулов и не имели внутреннего скелета. Среди остеоостраков хорошо развитыми грудными плавниками обладал, например, Цефаласпис (*Cephalaspis*) (рис. 31). Этот род, впервые описанный Л.Агассизом (*Agassiz*, 1835), долгое время являлся своего рода символом остеоостраков, как группы. Нередко, по названию «Цефаласпис», всех остеоостраков называют цефаласпидами – *Cephalaspidiformes*, что означает – похожие на Цефаласпис. Но, в действительности, наружное строение остеоостраков намного разнообразнее. Это разнообразие проявляется прежде всего в их панцире (рис. 3; фиг. 5, 6, 7).

Голова и передняя часть туловища остеоостраков были покрыты слитным головным (головотуловищным) щитом (рис. 32). В него включалось несколько туловищных сегментов (рис. 32, фиг. Б). Щит мог быть длинным или коротким. Его передний конец имел очень разную форму – закругленную, реже – заостренную. Иногда он был вытянут в более или менее длинный выступ, что характерно для Бореасписов (рис. 31). У многих остеоостраков имелись заднебоковые выступы (рога – *cornua*) различной формы и длины (рис. 32, фиг. Б; рис. 33, фиг. Б). Они были уплощенными, располагались горизонтально относительно продольной оси головного щита. В гидродинамическом смысле рога и почти плоская брюшная поверхность панциря являлись несущими плоскостями. Во время движения животного они поддерживали его в воде. Между рогами и боковыми стенками тела (панциря) могли помещаться грудные плавники. У некоторых остеоостраков рога отсутствовали.

На спинной стороне головного щита, как уже отмечалось, располагались тесно сближенные глаза (на панцирях сохраняются вырезки для глаз – орбиты). Здесь же помещались дорсальное и латеральные (т.е. спинное и боковые) поля (рис. 32). Кроме того, на спинной стороне щита, между орбитами, имелась пинеальная пластинка. Эта пластинка несла отверстие для пинеального органа. У современных позвоночных он функционирует как железа внутренней секреции, но иногда пинеальный орган может иметь глазоподобное строение. Перед пинеальной пластинкой помещалось непарное назогипофизное отверстие. Его носовая и гипофизная части соединены между собой. Иногда края средней части общего отверстия

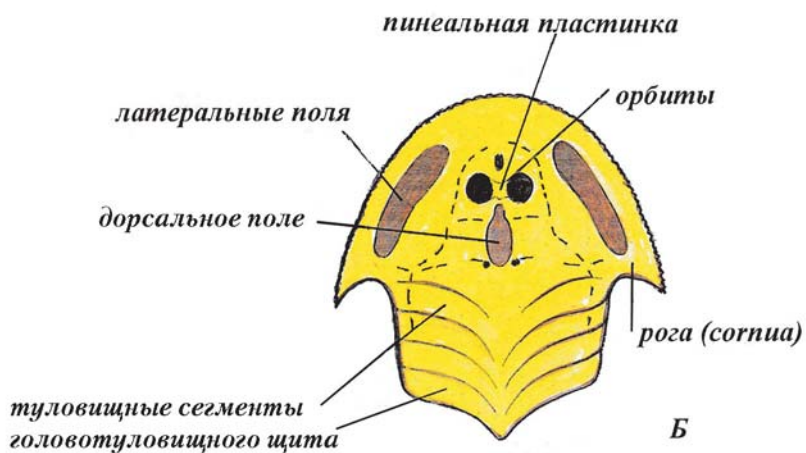
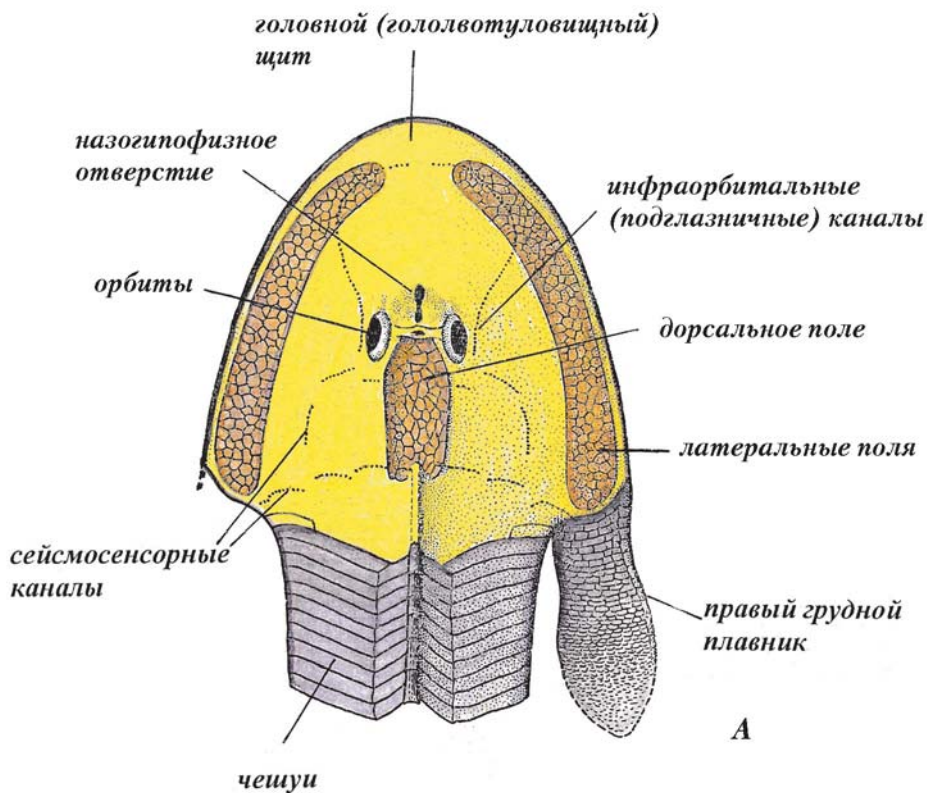


Рис. 32. Головной (головоуловищный) щит остеоотраков сверху.
 А – *Гемцикласпис* (*Hemicyclaspis*), (no Stensiö, 1932). Б – *Тиестес* (*Thyestes*),
 (no Denison, 1951)

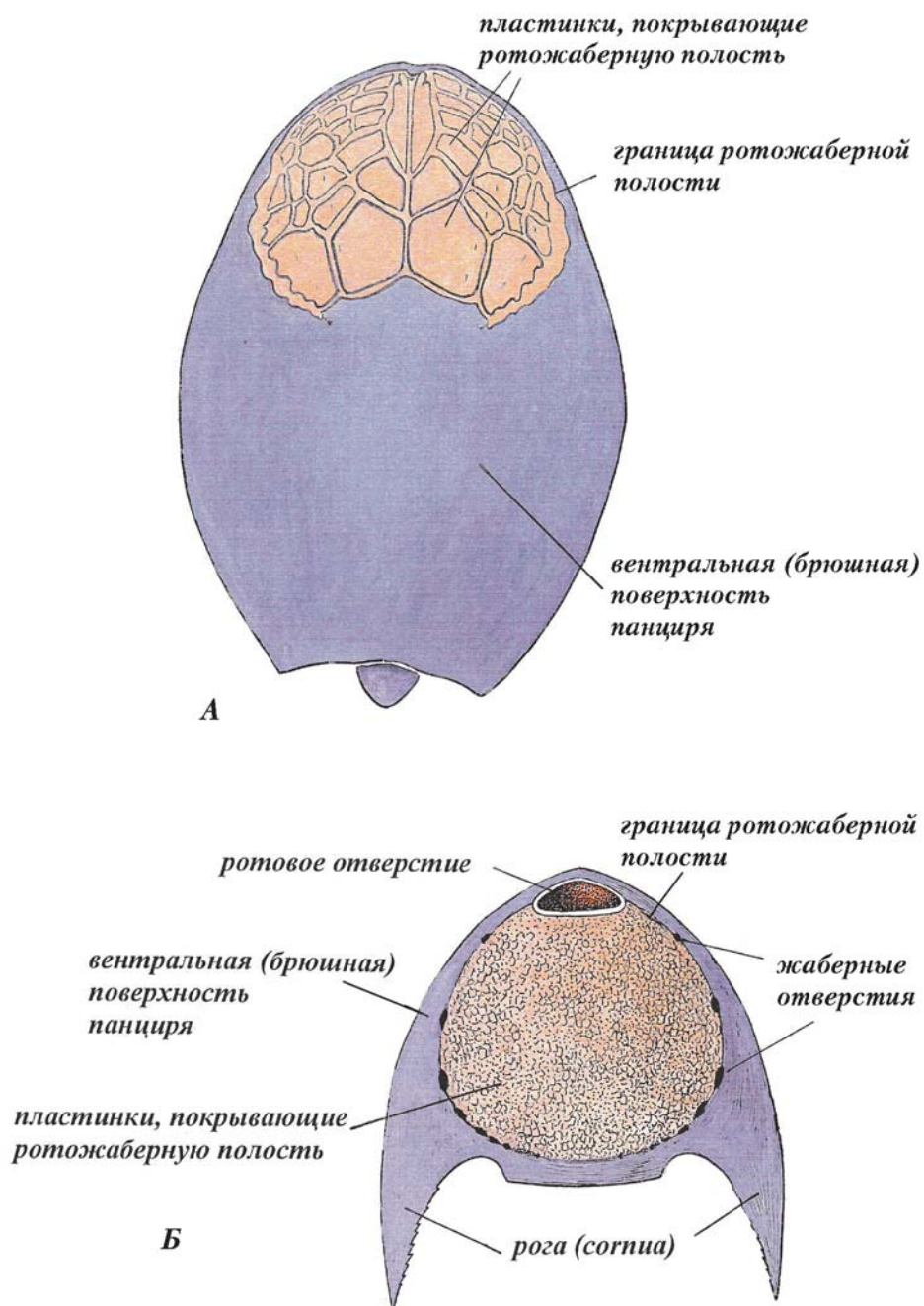


Рис. 33. Головотуловищный панцирь (щит) остеоостраков снизу.
 А – *Трематаспис* (*Trematapis*), (no Robertson, 1938). Б – *Цефаласпис* (*Cephalaspis* sp.), (no Stensiö, 1947)

сближались, разделяя его (Janvier, 1985). О значении назогипофизного отверстия мы поговорим подробнее в главе «Внутренне строение». Напомним, что сжатая информация о нем дана в «Краткой справке».

На брюшной стороне головуловищного щита (панциря) остеоостраков имелось крупное округлое отверстие ротожаберной (оралобранхиальной) полости (рис. 33). Отверстие могло располагаться в передней части щита, занимая примерно треть площади его брюшной поверхности (рис. 33, фиг. А). У многих остеоостраков отверстие ротожаберной полости занимало почти всю центральную площадь брюшной стороны панциря. В этих случаях ротожаберную полость ограничивала лишь кайма, представлявшая собой вентральную (брюшную) часть слитного головного щита (рис. 33). При жизни животного ротожаберная полость была закрыта небольшими пластинками разного размера или мелкими тессерами (рис. 33). После смерти животного они рассыпались. У переднего края полости помещалось ротовое отверстие. На границе ротожаберной полости и окаймляющей части головного щита размещались жаберные отверстия. Обычно их насчитывается 10 пар.

Позади головуловищного щита тело и хвостовой отдел были покрыты чешуями (рис. 31). Среди них выделялся спинной ряд коньковых чешуй. На боках тела чешуи высокие и узкие. По-видимому, этим обеспечивалась гибкость животного. В направлении к хвостовому плавнику чешуи постепенно уменьшались в размерах. Хвостовой плавник покрывали очень мелкие чешуи (рис. 31). По типу строения хвостовой плавник был гетероцеркным — ось тела заходила в его верхнюю лопасть. Перед началом хвостового плавника у некоторых остеоостраков имелся спинной плавник. В качестве спинного плавника (первого) палеоихтиологи иногда выделяют слившиеся коньковые чешуи, расположенные позади головуловищного щита.

Микростроение панциря. Наружный скелет остеоостраков состоял, как и у гетероостраков, из трех слоев — поверхностного, среднего и базального (рис. 34). Но у остеоостраков он имел другое строение и был образован другими тканями.

Поверхностный слой наружного скелета остеоостраков представлен дентином, однако, его особой разновидностью — мезодентином (рис. 34). Для мезодентина характерно присутствие не одной центральной пульпарной полости (как в ортодентине), а многих пульпарных каналов. Строение этих двух типов дентина мы уже видели у телодонтов (рис. 28: А — ортодентин, Б — мезодентин). Для остеоостраков характерно также присутствие расширений, похожих на полости, оставляемые костными клетками. Над слоем мезодентина иногда имелся очень твердый слой, напоминающий эмаль (эмалеподобный слой). У различных остеоостраков поверхностный слой мог исчезать (редуцироваться) частично или полностью.

Средний слой состоял из кости (рис. 34). В нем различаются следы (лакуны, т.е. полости), оставленные костными клетками — остеоцитами. Полости остеоцитов хорошо видны в световых микроскопах. Присутствие следов костных клеток установлено также в результате исследований щитов остеоостраков в сканирующих электронных микроскопах.

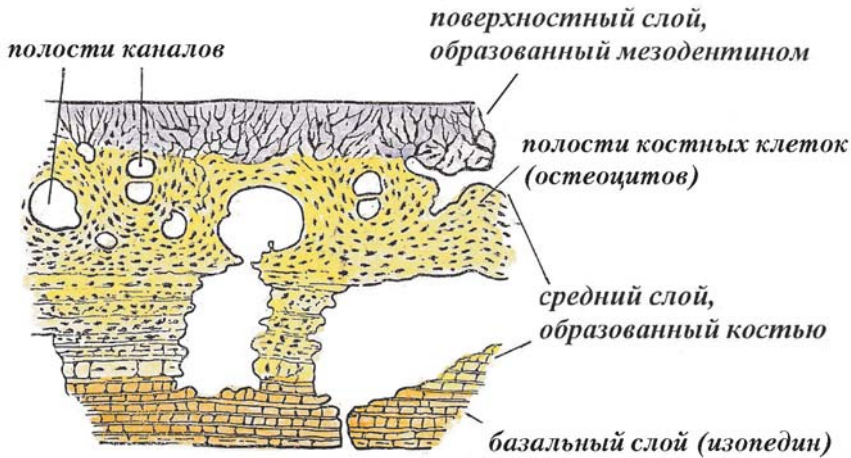


Рис. 34. Вертикальный разрез через панцирь Трёматасписа (Tremataspis). Увеличено приблизительно в 100 раз. (по Denison, 1947)

В среднем слое располагалась сеть каналов, образующих полигональные (многоугольные, часто округлые) ячейки. По мнению исследователей, эти каналы могли быть чувствительными или слизевыми. Имелись сосудистые сплетения, помещавшиеся у верхней поверхности среднего слоя и в его нижней части. Как и поверхностный слой панциря, средний слой мог редуцироваться (исчезать). Иногда он исчезал (сверху вниз) до уровня нижнего сосудистого сплетения. В этих случаях нижнее сосудистое сплетение оказывалось расположенным уже не в панцире, а в слое кожи. Иногда средний слой экзоскелета мог исчезать почти полностью.

Базальный слой был образован налегавшими одна на другую параллельными горизонтальными костными пластинками (рис. 34). Он имел относительно большую толщину или был развит слабо (у остеостраков с тонким наружным скелетом). В нем различаются следы полостей разного размера, связанных каналами с другими слоями экзоскелета.

В отличие от гетеростраков и от хорошо известных групп бесчелюстных, **у остеостраков кроме наружного скелета существовали костные выстилки внутренних полостей и каналов.** Такие окостенения называются «перихондральные». Они образовывали своего рода «футляры» вокруг внутренних органов, кровеносных и нервных каналов. Это позволило палеонтологам детально исследовать внутреннее строение остеостраков, вымерших сотни миллионов лет назад. Информация о нем содержится в «Краткой справке», но подробнее о внутренней организации остеостраков мы узнаем в главе «Внутреннее строение».

Сейсмочувствительная система. Говоря об остеостраках, мы нередко сравниваем их с гетеростраками. Это связано с тем, что, во-первых, среди древнейших

бесчелюстных позвоночных обе группы особенно хорошо изучены. Во-вторых, обе группы используются в современных исследованиях крупных биологических проблем. При этом результаты исследований иногда резко расходятся, и это является причиной новых поисков и оценок морфологических признаков, характерных для этих групп.

В главе о гетеростраках мы видели, что их сейсмочувствительная система (система ориентации в воде) очень полно развита. Для нее характерно присутствие хорошо выраженных, часто длинных, надглазничных (супраорбитальных) и подглазничных (инфраорбитальных) каналов. В главных чертах система сейсмочувствительных каналов сходна у гетеростраков и акул (рис. 26).

У остеоостраков (сравнительно с гетеростраками) линии сейсмочувствительной системы расположены менее плотно (рис. 32; 35, фиг. А). На поверхности панциря остеоостраков сейсмочувствительная система обычно представлена бороздами. *Очень важно, что у остеоостраков отсутствуют надглазничные (супраорбитальные) сейсмочувствительные линии. Этим остеоостраки резко отличаются от гетеростраков и челюстноротых – рыб (акул). Вместе с тем, отсутствием надглазничных линий остеоостраки сходны с современными круглоротыми (миногами) (рис. 35).*

Латеральные и дорсальное поля. В изучении строения остеоостраков совершенно особое место занимают их латеральные и дорсальное поля. Эти загадочные органы располагались на спинной стороне головотуловищного щита (рис. 32; 36, фиг. В). Латеральные поля размещались вдоль его боковых краев, дорсальное поле – по центральной продольной оси щита. Форма латеральных (боковых) полей может быть различной. Иногда они изгибаются углообразно (рис. 3, фиг. 7). Латеральные поля могли быть короткими или длинными, в виде нескольких частей, или непрерывными (рис. 3, фиг. 5, 6).

Дорсальное (спинное) центральное поле всегда небольшое. Оно помещается сразу позади пинеальной пластинки, соединяющей орбиты (рис. 32, 36).

Поверхность дорсального и латеральных полей была покрыта небольшими тонкими многоугольными пластинками (рис. 32, фиг. А; рис. 36, фиг. В).

Напомню, что у остеоостраков внутренние органы, в том числе каналы, были окружены костными «футлярами» – окостенениями внутреннего хрящевого скелета. Следы таких окостенений, сохранившиеся на ископаемом материале, дали возможность установить важные детали строения остеоостраков. Оказалось, что латеральные и дорсальное поля соединялись со слуховой областью (с лабиринтом) мощными, крупными каналами (рис. 36, фиг. Б). Такие каналы не найдены в других группах бесчелюстных и рыб. Изучение этой особенности остеоостраков позволило известному английскому палеонтологу Д.М.С. Уотсону (Watson, 1954) предположить, что каналы были заполнены эндолимфой (лимфа – межклеточная и межтканевая жидкость, близкая по составу к плазме крови). Обеспечивает обмен веществ между кровью и тканями организма). По этим каналам

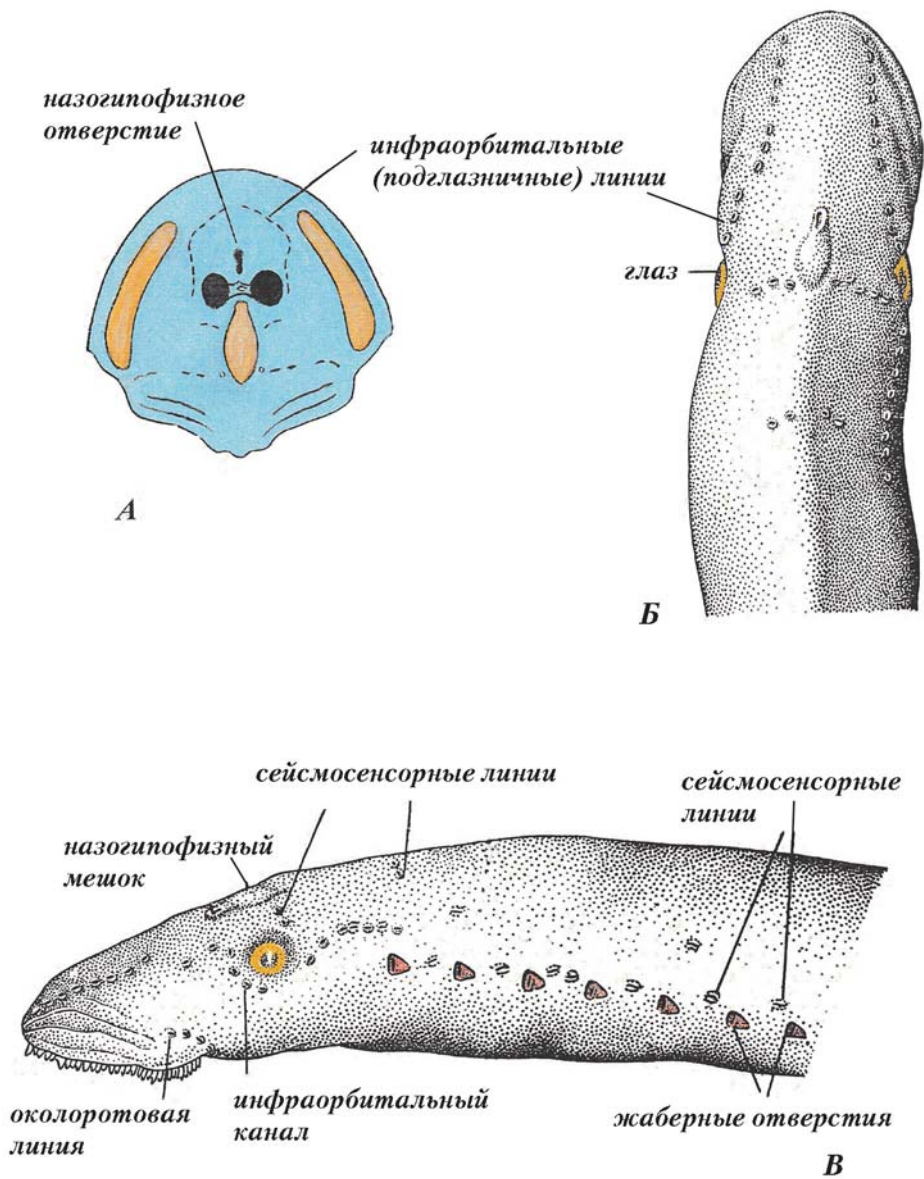


Рис. 35. Расположение сейсмочувствительных линий на головном щите остеоострака и на голове современной миноги. А — остеоострак *Witaaspis (Witaaspis schrenkii)* (по Denison, 1951). Б — минога (*Lampetra fluviatilis*), вид сверху; В — тот же экземпляр, вид сбоку (Новицкая, 1983)

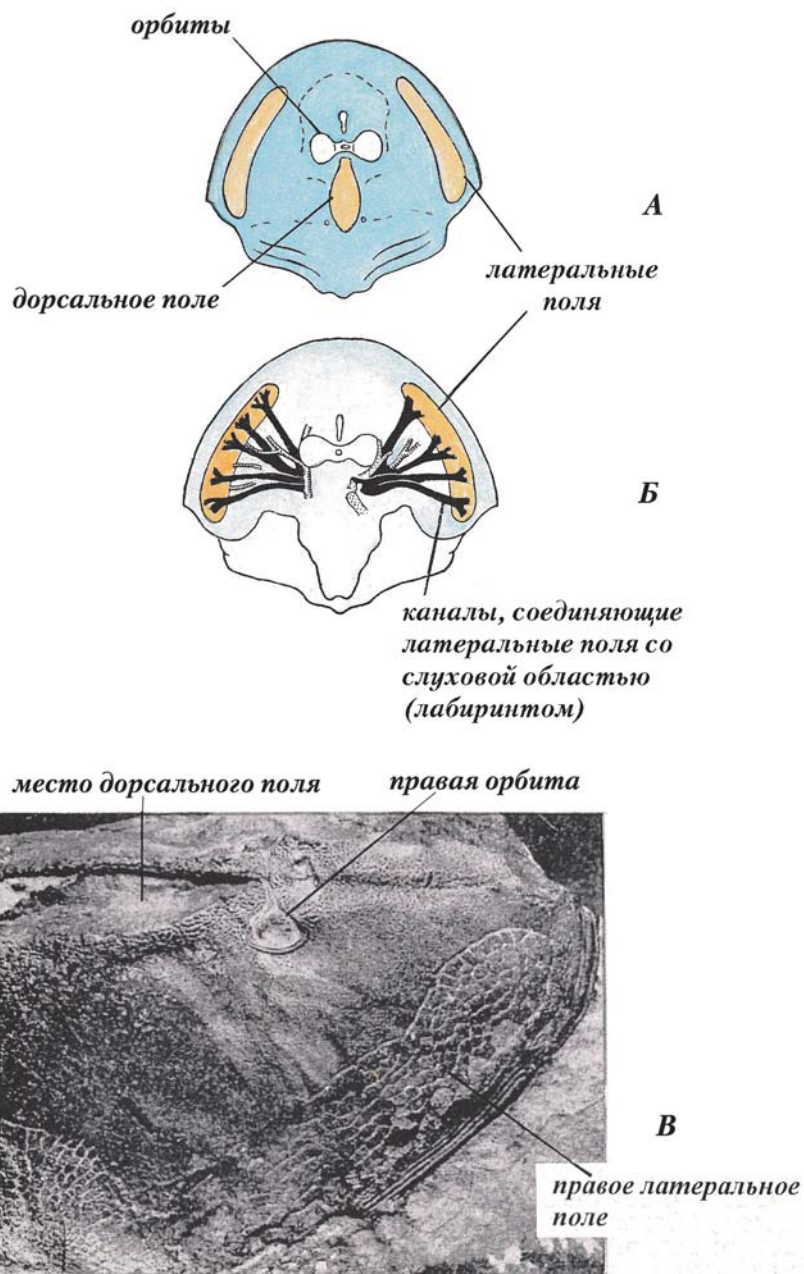


Рис. 36. Латеральные и дорсальное поля остеоостраков. А – схема расположения «полей» на головном щите *Witaaspis* (*Witaaspis schrenkii*), Б – реконструкция каналов, соединявших латеральные поля с областью лабиринта. (А, Б – из Denison. 1951). В – правое латеральное поле на головном щите *Aceraspis* (*Aceraspis robusta*). Увеличено в 2,5 раза. Нижний девон Норвегии. (Kjaer, 1924)

остеостраков от поверхности полей к лабиринту передавалась информация о колебаниях давления во внешней среде. Но есть и другие объяснения функционального значения полей остеостраков. Часть исследователей относит латеральные и дорсальное поля к своеобразным органам боковой линии. (Система боковой линии служит для ориентации в воде). Иногда поля остеостраков объясняют как древние электрические органы.

Каким было действительное назначение этих полей можно лишь предполагать. Вполне вероятно, что поля остеостраков служили для ориентации в воде. В этом случае латеральные и дорсальное поля могли быть функциональным дополнением к обычным для бесчелюстных сейсмическим бороздам и каналам. Но в связи с этим предположением важно отметить, что «поля» формировались у остеостраков независимо от обычной системы сейсмических борозд и в этом смысле не имели к ней никакого отношения. Такой вывод можно сделать, если сравнить строение и механизм действия обычных сейсмических органов (каналов, борозд) и «полей». Начнем с отличий в строении. Сейсмические борозды или каналы – это линии, практически не имеющие площади. В этом легко убедиться, посмотрев на гетеростраков и рыб (рис. 25, 26) или на остеостраков (рис. 32, 35). В отличие от сейсмических линий (называемых иногда системой каналов боковой линии) латеральные и дорсальное поля у остеостраков занимали значительную часть площади их головуловищного щита (рис. 32; 36, фиг. В). Кроме того, поверхность полей была покрыта особыми мелкими, тонкими пластинками.

Теперь о различиях в механизме действия обычных сейсмических органов (борозд, каналов) и «полей». У современных рыб информация о состоянии внешней среды (воды) передается сейсмическими органами (органами боковой линии) по обычным, развитым у всех позвоночных животных, черепно-мозговым нервам. Но у остеостраков к полям подходили не нервы, а особые крупные каналы. Эти каналы остеостраков, не имеют отношения к черепно-мозговым нервам, свойственным позвоночным. Важно так же, что у рыб и у бесчелюстных информация о внешней среде поступает от сейсмических органов по нервным ветвям непосредственно в головной мозг, а у остеостраков крупные каналы соединяли «поля» не с мозгом, а с лабиринтом (органом слуха и равновесия).

То есть на эволюционном уровне бесчелюстных позвоночных, у остеостраков, в появлении дорсального и латеральных полей, возможно, реализовался уникальный (пробный) вариант получения информации о среде. Сведения о внешней среде дают возможность ориентироваться в пространстве. Если исходить из этого, то можно предположить, что остеостраки «опробовали» новый способ ориентирования с помощью сигналов, поступавших непосредственно в орган слуха и равновесия.

После вымирания остеостраков в конце девона такие органы, как дорсальное и латеральные поля, в истории позвоночных не появлялись.

Галеаспиды (*Galeaspida*)

Под названием «галеаспиды» объединены крайне своеобразные бесчелюстные (рис. 37). Они обитали в морях, покрывавших в среднем палеозое территорию современного Китая. Местонахождения галеаспид открыты на юге, востоке и западе Китая, в провинциях Юннань, Сычуань, Хуннань и др. Время существования этих бесчелюстных продолжалось от раннего силура (лландовери) до позднего девона (фамена). Кроме Китая, галеаспиды найдены на севере Вьетнама.

Средний размер галеаспид составлял от 5 до 10 см, но они могли быть и гораздо крупнее. Об особенностях их строения можно прочесть чуть позже, в разделе «Наружный скелет». Сейчас хотелось бы обратить внимание читателя на то, что китайские группы заметно отличаются от бесчелюстных, обитавших в других регионах: например, в регионах занимаемых современной Европой, Америкой, Сибирью. Такая «эксклюзивность» делает галеаспид ярким примером эндемичных групп. Эндемичность означает распространение той или иной группы животных или растений только на определенной территории. Иногда эта территория может быть очень обширной.

Существование эндемичных групп было характерным для палеозоя. С чем это могло быть связано? Одной из причин оказалась естественная изолированность тех или других территорий. В палеозое, в силу природных условий, эти территории, вероятно, не имели доступной (для каких-то групп) связи с соседними областями. Такая связь могла быть затрудненной, например, неустойчивой. Важно также, что бесчелюстные обладали еще слабо развитыми приспособлениями к плаванию: как мы уже узнали, у них плавники или отсутствовали, или были мало эффективными. То есть для бесчелюстных даже незначительные препятствия оказывались трудно преодолимыми или непреодолимыми.

На территории, занимаемой Китаем, эндемичность галеаспид связывается исследователями с наличием в среднем палеозое тектонических областей, служивших своего рода изолирующим барьером.

Наружный скелет (экзоскелет). Со спинной стороны голова и передняя часть туловища галеаспид были покрыты головуловищным щитом (рис. 38, фиг. А). Иногда его называют головным щитом (cephalic shield). Щит не подразделялся на пластинки. Его длина могла составлять от 2 до 20 см и больше. Головотуловищный (спинной) щит перегибался на брюшную сторону, образуя уплощенную вентральную кайму (рис. 38, фиг. Б). Передний край щита мог быть закругленным или слегка приостренным. У некоторых галеаспид передний конец головуловищного щита был вытянут в длинный стержень (рис. 39, фиг. Б). Иногда на конце стержня имелось лопатообразное расширение, которым, как предполагается, галеаспиды могли шевелить и зондировать (to disturb and probe) ил и песок в поисках пищи.

На спинной части головуловищного щита находились отверстия для глаз (орбиты). Они помещались в его передней области, более или менее близко к боковым краям щита (рис. 38, 39). Иногда глаза располагались

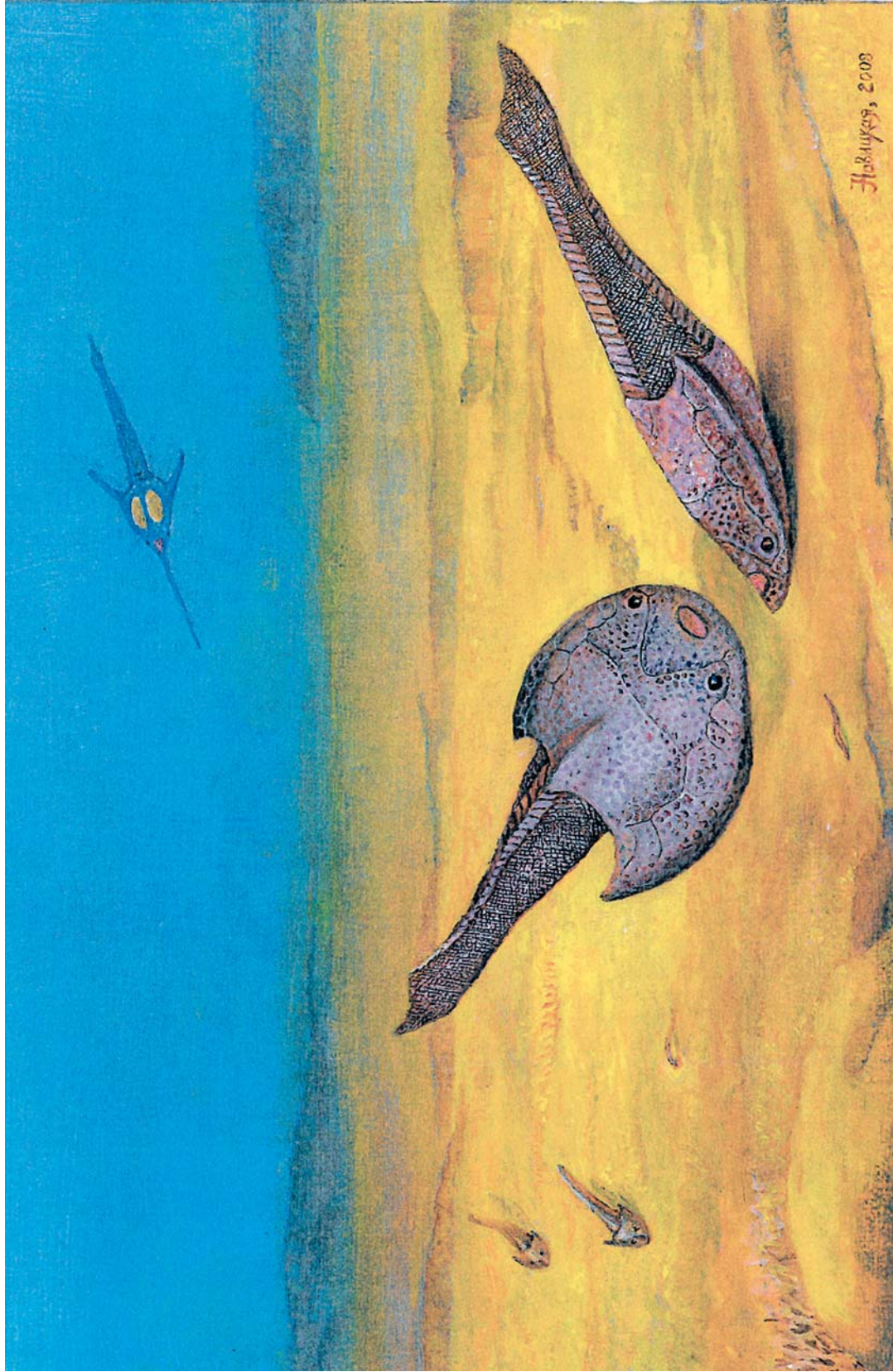


Рис. 37. Галеаспиды в прижизненной обстановке. На переднем плане – Донгфангасписы (*Dongfangaspis*), в воде справа *Sinoszechuanaspis*. (По Pan Jang, 1992). Реконструкция сделана Л.И. Новицкой

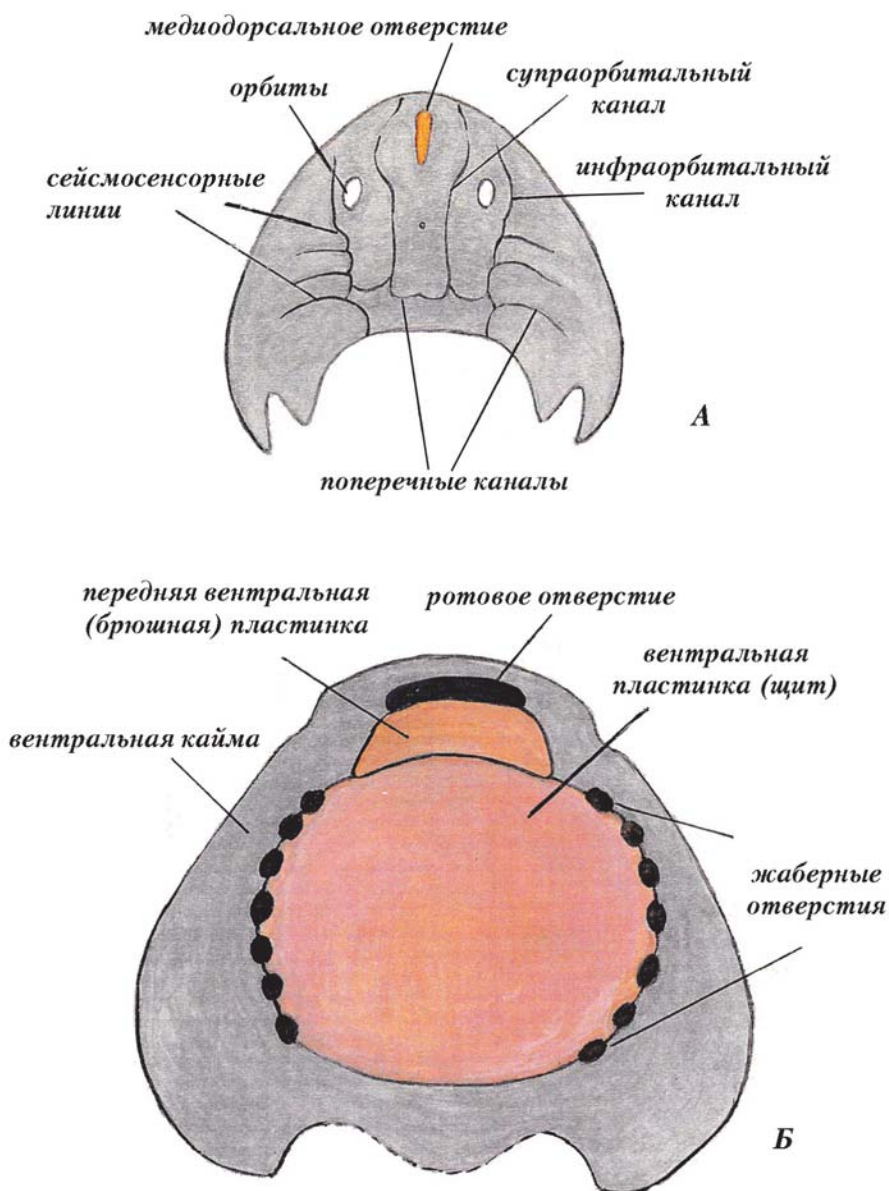


Рис. 38. Головотуловищный (головной) щит галеаспид. А – вид сверху. Синогалеаспис (*Sinogaleaspis*). Показано расположение сейсмодсенсорных каналов. Б – вид снизу. Ханянганспис (*Hanyangaspis*). (По схематическим реконструкциям из Pan Jiang, 1992)

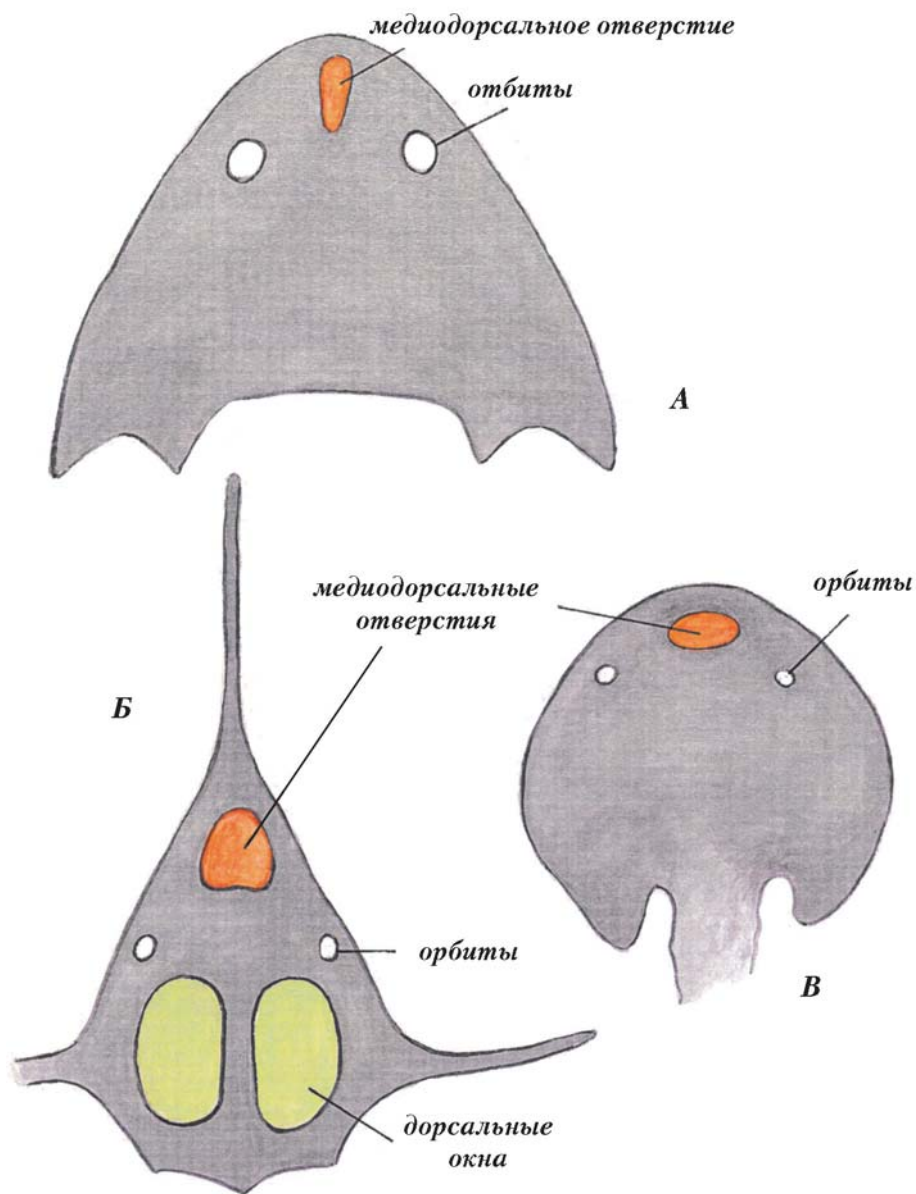


Рис. 39. Варианты строения головного щита галеаспид. А – Синогалеаспид (*Sinogaleaspis*), Б – Макротираспид (*Macrothyraspis*), В – Донгфангаспид (*Dongfangaspis*). (По схематическим реконструкциям из Pan Jiang, 1992)

на боковых краях головного щита. Также в передней части щита, впереди глаз, находилось медиодорсальное (срединное спинное) отверстие. Оно могло иметь различную форму и размеры (рис. 39). *Присутствие медиодорсального отверстия является особенно характерным признаком в строении галеаспид.* У других известных бесчелюстных такие отверстия не были обнаружены. Относительно функционального назначения этих отверстий галеаспид были предложены самые различные гипотезы. Например, согласно одной из них, через медиодорсальное отверстие вода, попадая в систему жаберных мешков, их пассивно вентилировала. В настоящее время часть палеонтологов считает, что медиодорсальное отверстие галеаспид имело отношение к обонятельному органу.

Кроме отверстий для глаз и медиодорсального, у некоторых галеаспид на спинной стороне панциря имелись отверстия, называемые дорсальными окнами (*dorsal fenestra*) (рис. 39, фиг. Б). Они могут быть различной формы и размеров. Присутствие у галеаспид этих дорсальных окон заставляет вспомнить о «полях» остеостраков. Но дорсальные окна галеаспид были совсем другими образованиями. Вот, по крайней мере, три очень заметных отличия между ними: 1). Латеральные поля у остеостраков всегда прижаты к боковым краям спинного щита (рис. 32; 36, фиг. В). У галеаспид дорсальные окна обычно приближены к центральной оси панциря. Эти отличия хорошо видны на рис. 3. На нем «поля» остеостраков показаны желтым (фиг. 6,7), дорсальные «окна» галеаспид показаны зеленым (фиг. 12). 2). Латеральные поля остеостраков были покрыты тонкими полигональными (многоугольными) пластинками (рис. 32, фиг. А). Пластинки хорошо видны на фотографиях (рис. 36, фиг. В). На массовом материале по галеаспидам следы пластинок на «окнах» не обнаружены. 3). Латеральные поля остеостраков связаны мощными каналами с лабиринтом – с ушной областью (рис. 36, фиг. Б). У галеаспид таких каналов нет. Т.е. у галеаспид мы имеем дело со структурами совсем другими, чем у остеостраков.

Функциональное значение дорсальных окон у галеаспид остается невыясненным. Профессор Пан Янг (Pan Jiang, 1992), много сделавший в исследованиях галеаспид, считает, что, возможно, эти окна выполняли гидродинамическую функцию. В чем именно она могла состоять – не поясняется. Едва ли удастся однозначно выяснить назначение этих окон у галеаспид. Но, может быть, гораздо важнее то, что их открытие, безусловно, свидетельствует о разнообразии адаптивных поисков на ранних стадиях эволюции позвоночных. Такие очень своеобразные (уникальные) образования, как латеральные и дорсальное поля у остеостраков, медиодорсальное отверстие и дорсальные окна у галеаспид, дают нам представление о конкретных вариантах реализации различных пробных адаптивных решений.

Середина палеозоя (силур-девон) для первичноводных позвоночных (бесчелюстных и рыб) – время очень активного освоения водной среды. Естественно, что на ранних этапах становления адаптаций к жизни в воде было немало природных экспериментов. Среди них неизбежны варианты,

оказавшиеся недостаточно эффективными. Они не закрепились в эволюции. По всей видимости, дорсальные окна галеаспид являлись одним из таких вариантов.

На брюшной (вентральной) стороне панциря галеаспид имела уплощенную кайму. Она составляет периферическую часть брюшной стороны панциря (рис. 38, фиг. Б). Внутренний край этой уплощенной вентральной каймы ограничивает центральную часть брюшной стороны панциря. В очень редких случаях на ископаемом материале здесь сохраняется довольно крупная вентральная (брюшная) пластинка – щит (рис. 38, фиг. Б). У некоторых галеаспид имела еще одна – передняя вентральная пластинка. Она небольшая, располагается сразу перед основной вентральной пластинкой (рис. 38).

На брюшной стороне панциря, непосредственно перед передним краем вентрального щита помещается ротовое отверстие. Также на брюшной стороне панциря открываются жаберные отверстия. Они размещаются на границе между боковыми краями основной вентральной пластинки и уплощенной боковой каймы панциря. По данным профессора Пан Янга (Pan Jiang, 1992), галеаспиды имели от 6 до 23 пар наружных жаберных отверстий.

Позади панциря галеаспид чешуйный покров сохраняется очень редко. У рода Донгфангаспис (*Dongfangaspis*) сразу за панцирем располагались удлиненные чешуи, образовывавшие спинной и брюшной ряды (рис. 37). Между ними боковая поверхность тела была покрыта мелкими ромбовидными (diamond-shaped) чешуями. Форма хвостового плавника не ясна.

Микростроение панциря галеаспид нуждается в дальнейшем изучении. По опубликованным данным, оно напоминало строение чешуй, характерное для другой группы бесчелюстных – анаспид (*Anaspida*). У анаспид чешуи состояли из бесклеточной пластинчатой кости. Но по результатам исследований китайских специалистов, среди галеаспид в панцире Полибранхиасписа (*Polybranchiaspis*) обнаружены следы костных клеток (Wang, 1991). У галеаспид отмечено отсутствие дентина (данные Ф.Жанвье: Janvier, 1990). Однако остается неясным – свойствен ли этот признак группе в целом, или только отдельным галеаспидам? Напомню, что присутствие дентина в наружном скелете является характерным признаком бесчелюстных, кроме группы анаспид (*Anaspida*). Как исключение, дентин может отсутствовать у некоторых родов в других группах.

Сейсмочувствительная система. Система каналов очень полно развита на спинной стороне панциря галеаспид (рис. 38, фиг. А). На рисунке показано, что в области орбит располагались надглазничные (супраорбитальные) каналы. За ними следовали срединные (медиодорсальные) каналы, продолжавшиеся почти до заднего края панциря. Подглазничные (инфраорбитальные) каналы также хорошо развиты. В направлении к заднему краю панциря они сменялись продольными боковыми спинными каналами. От продольных боковых каналов обычно отходили поперечные каналы, направленные к боковым краям панциря. Поперечные каналы иногда имелись и в центральной части спинного щита.

В целом, галеаспиды составом и расположением сейсмодатчиков каналов напоминают гетеростраков. У тех и других имелись хорошо развитые супра-орбитальные (надглазничные) каналы.

На вентральной стороне панциря галеаспид сейсмодатчиков каналы практически неизвестны. Следы поперечных каналов упоминаются только у одного из силурийских родов (Pan Jiang, 1992).

Заключение к главе «Наружный скелет (экзоскелет)»

Прочитав эту главу, мы получили разностороннюю информацию о наружном скелете (экзоскелете) древнейших водных позвоночных животных – бесчелюстных, обитавших на нашей планете в раннем – среднем палеозое.

На отложениях этого возраста работают палеонтологи и геологи многих научно-исследовательских и поисковых организаций. Во время полевых работ обычными находками являются фрагменты наружного скелета бесчелюстных. Таким образом, самый массовый фактический материал по бесчелюстным представлен наружным скелетом (экзоскелетом).

В чем же состоит научная ценность экзоскелета и что он дает для изучения древнейших позвоночных? Для исчерпывающего ответа на эти вопросы нам пришлось бы прочесть гору статей и книг о бесчелюстных, опубликованных в мире за последние приблизительно 150 лет. Но, коротко, можно ответить так:

*наружный скелет бесчелюстных дает научную информацию
о внешнем виде древнейших позвоночных;
об их внешнем строении и адаптациях (приспособлениях, иногда
уникальных) к водной среде;
об особенностях движения (плавания) на ранней стадии эволюции
позвоночных;
о древнейших скелетообразующих тканях.*

Наружный скелет бесчелюстных был образован прочными тканями: дентином, аспидином (бесклеточной древней костью), костью (имеющей костные клетки), эмалеподобным веществом. В ископаемом состоянии он нередко сохраняется настолько хорошо, что его можно декальцинировать и затем, когда он станет мягким, резать на микротоме, как современный препарат. В музее Палеонтологического института, в витрине, посвященной микростроению панциря бесчелюстных, хранится кусочек такого декальцинированного и пропитанного парафином панциря. Панцирь принадлежал одной из девонских псаммоидей (гетеростраков). Его геологический возраст около 380 миллионов лет.

Декальцинация этого фрагмента панциря сделана автором книги на кафедре гистологии Второго медицинского института. Выяснилось, что после декальцинации внутреннее строение панциря, ставшего мягким, сохранило ту же форму, какая была до декальцинации. Это могло произойти

только в том случае, если образование панциря осуществлялось как минерализация мягкой органической матрицы — кожи (дермы). Т.е. применяемое к панцирю название — «дермальный скелет» вполне оправдано. В опыте декальцинации очень интересен сам факт сохранения мягкой составляющей на протяжении сотен миллионов лет.

Говоря о значении наружного скелета, важно отметить, что он является основой для исследований в систематике. Также важно его значение в биостратиграфии. Именно по наружному скелету (по его признакам) определяется принадлежность найденного материала к конкретной группе бесчелюстных. Другими словами, *наружный скелет служит главным источником информации в определительской работе палеонтологов.*

Определяя фрагменты наружного скелета из конкретных местонахождений, палеонтологи выясняют — какие животные здесь когда-то обитали. Выясняется их состав. Таким образом создается база данных для фаунистической характеристики геологических разрезов. Во многих случаях сведения о фауне позволяют определить возраст разрезов. Если в удаленных геологических местонахождениях обнаружены остатки одних и тех же ископаемых животных, то это помогает в сопоставлении (корреляции) таких разрезов. Иногда сопоставление может быть очень детальным, на уровне зон. Для зональных корреляций в исследованиях силурийских и девонских отложений, как местных, так и имеющих глобальное распространение, часто используются находки бесчелюстных — гетеростраков, телодонтов, остеоостраков. Строение их наружного скелета рассмотрено в этом разделе книги.

Таким образом, *исследования наружного скелета бесчелюстных имеют большое значение для геологии: они важны в разработках стратиграфических схем для отложений силурийского и девонского возраста.*

Но, вместе с тем, в исследованиях биологических проблем, например развития (эволюции) низших позвоночных и происхождения их крупных ветвей, наружный скелет, как фактический материал, имеет и слабые стороны. Нельзя забывать, что наружный скелет подвержен не только очень разнообразной изменчивости, но и редукции. Это значит, во-первых, что он может меняться так сильно, что практически становится мало показательным критерием сходства (и родства). Во-вторых, он может терять составляющие его слои и даже исчезать совсем. В разделе об остеоостраках мы уже узнали, что у некоторых из них утрачивается поверхностный и иногда средний слой экзоскелета. Т.е. *в эволюции наружный скелет является нестабильной структурой, имеющей тенденцию к исчезновению.*

Нестабильность экзоскелета очень существенно снижает его значение в исследованиях родственных связей между крупными ветвями низших позвоночных. Прежде всего, это относится к реконструкциям связей между бесчелюстными позвоночными и челюстноротыми (рыбами). В таких исследованиях ведущее значение приобретают фундаментальные признаки внутреннего строения, т.к. именно они остаются неизменными, в главных чертах, на протяжении длительного процесса эволюции. В данном случае речь идет об огромном интервале времени — от начала палеозоя до современности.

В следующей главе мы переходим к внутреннему строению древнейших бесчелюстных позвоночных.

Реконструирование внутренней организации некоторых групп бесчелюстных может напомнить детективное расследование — вначале кажется, что фактов (улик!) мало и что их можно толковать по-разному. А значит, и реконструкции могут быть очень различными. Но, углубляясь в анализ фактического материала, мы увидим, какие из его трактовок правильны, а какие не подтверждаются.

Каким же было внутреннее строение бесчелюстных? Попытаемся это выяснить в следующей главе.

**ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ
БЕСЧЕЛЮСТНЫХ**



ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ МЯГКИЕ ОРГАНЫ

Как составить себе представление о внутреннем строении бесчелюстных? Один из очень привлекательных ответов на этот вопрос – последовать опыту Алисы, той самой, что побывала в Стране чудес, а потом – в Зазеркалье, и уменьшиться до крошечных размеров. Тогда можно было бы с током воды проникнуть внутрь какого-нибудь бесчелюстного и попутешествовать по системам его органов, например, по дыхательной системе. Было бы здорово прокатиться по цепочке жаберных мешков, как по крутому серпантину, и затем, попав в общий выводной жаберный канал, вылететь из него наружу вместе с водой!..

Но, хотя этот вариант знакомства с внутренними органами захватывающе интересен, нам он не подходит. Во-первых, нам пришлось бы уменьшиться даже не до «крошечных», а скорее до микроскопических размеров, т.к. если бы наш рост оказался больше одного миллиметра (или даже 0,5 мм), то мы могли бы просто застрять в любом канале или жаберном мешке. Без всяких шансов выбраться. Во-вторых, такие уменьшения и затем возвращения к нормальным размерам были возможны в Стране чудес, созданной для Алисы Льюисом Кэрроллом (литературный псевдоним известного английского математика Чарлза Лютвиджа Доджсона), но мы-то оказались не в Стране чудес, а в самом настоящем палеозое. В это древнее время Земля и все ее обитатели жили своей реальной жизнью, в которой чудес такого рода, скорее всего, не происходило. Поэтому нам придется искать другой ключ, открывающий дверь к познанию внутреннего строения палеозойских позвоночных.

Таким «ключом» является изучение на палеонтологическом материале следов, оставляемых иногда внутренними органами (рис. 40). Первые упоминания о находках у бесчелюстных отпечатков мягких органов появились в научных работах XIX века. Но до сих пор объяснения некоторых отпечатков (или естественных слепков) остаются спорными.

Настоящую революцию в изучении бесчелюстных совершил Эрик Стеншё (Stensiö, работы 20-х – 60-х годов XX века). Если раньше сведения об этих позвоночных относились только к их наружному скелету (описания панцирей и их отдельных пластинок были большим достижением),

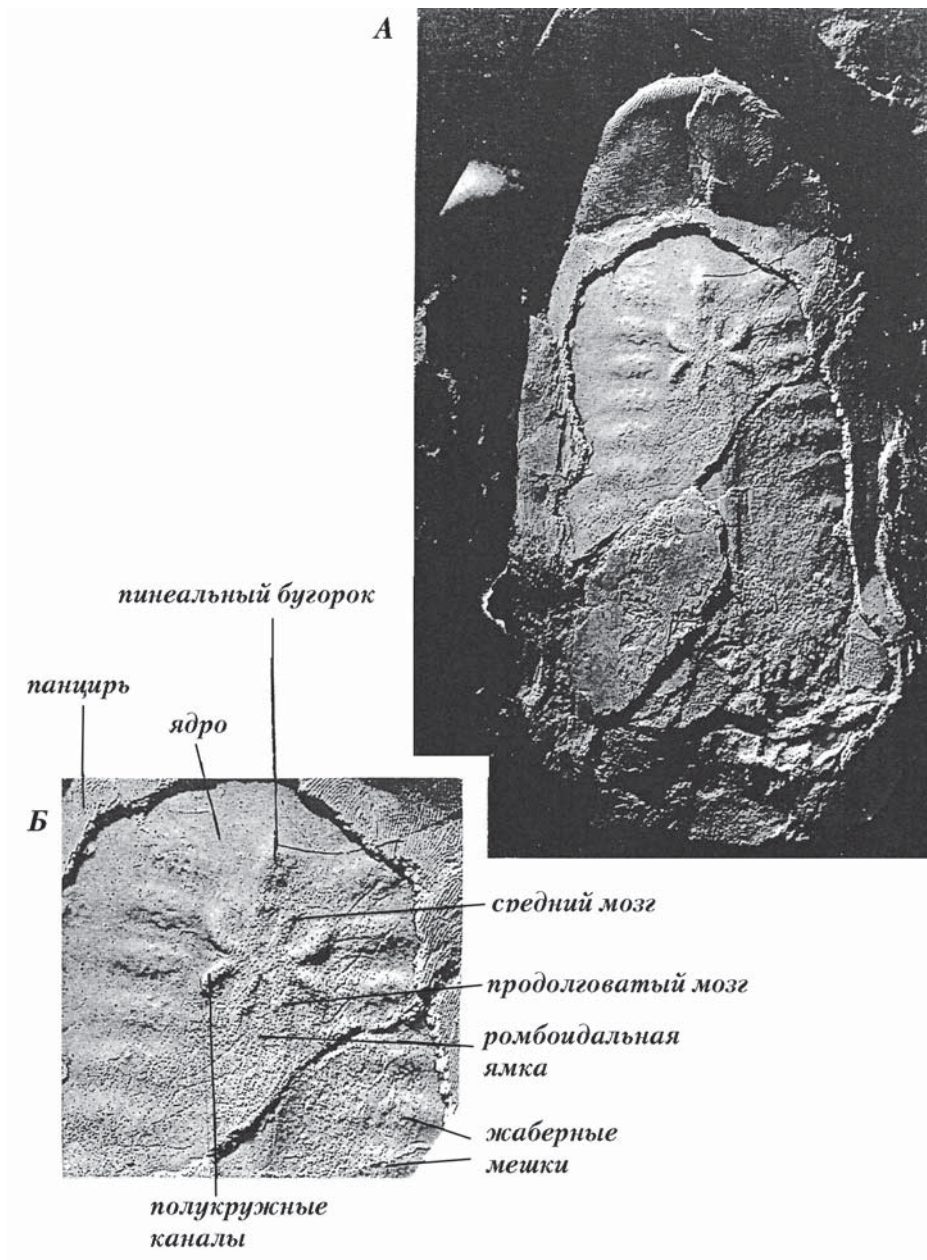


Рис. 40. Естественные слепки внутренних органов у бесчелюстных. Гетерострак Пораспис (Poraspis rotresckji), ядро с фрагментами панциря. А – общий вид, увеличено в 2 раза; Б – область головного мозга (тот же экземпляр), увеличено в 3 раза

то после работ Э. Стеншё исследования в прямом смысле углубились. Стало возможным судить о внутренней организации этих древних существ.

Материалом для исследований Э. Стеншё послужили коллекции своеобразных бесчелюстных — остеостраков (*Osteostraci*). Чтобы вспомнить, как они выглядели достаточно взглянуть на рисунок 31. О строении их наружного скелета мы уже знаем из предыдущей главы. Эта группа бесчелюстных оказалась наиболее «подходящей» для изучения мягких органов, т.к. во внутреннем скелете остеостраков, как уже упоминалось, формировались костные (перихондральные) выстилки. Они, подобно перчатке, окружали полости и каналы, занимаемые мягкими органами, сосудами и нервами. Таким образом, по сохранившимся внутренним окостенениям можно судить о форме и положении этих органов уже после того, как сами органы исчезли, заместившись фоссилизированной («окаменевшей») породой.

Сделав последовательные сериальные пришлифовки через панцири остеостраков и их ядра, Стеншё по внутренним окостенениям реконструировал форму и взаимное расположение мягких органов. ***И тут ученый мир ждала сенсация!!! Оказалось, что внутреннее строение этих древних бесчелюстных позвоночных — остеостраков, в главных чертах, удивительно сходно со строением современных миног*** (рис. 41). На схемах, включенных в рисунок 41, видно, что остеостраки и миноги имеют внешне непарный носовой мешок. Он почти вплотную приближен к головному мозгу (рис. 41, фиг. Б, В). Носовой мешок у тех и других связан с гипофизом — железой внутренней секреции, выделяющей гормоны, влияющие, по современным данным, на рост организма, обмен веществ и некоторые другие процессы. Выяснилось, что у остеостраков, как и у миног, есть назогипофизное отверстие (рис. 41).

Но совсем не так «просто» сложилась история изучения внутреннего строения в самой древней и крупной группе бесчелюстных — гетеростраков (*Heterostraci*). В объяснениях следов их мягких органов палеонтологи далеко не единодушны.

Популярной, хотя и не общепринятой, стала предложенная Э.Стеншё реконструкция внутреннего строения гетеростраков, сделанная по типу миксины (рис. 42).

Если бы удалось доказать, что гетеростраки сходны с миксинами, то это свидетельствовало бы в пользу гипотезы дифилетического происхождения современных круглоротых (т.е. в пользу их происхождения двумя ветвями). Современные круглоротые («Cyclostomata», что означает — круглый рот) состоят из двух групп — миног и миксин. Соответственно, по Э.Стеншё, миноги — это прямые потомки остеостраков, а миксины — гетеростраков.

На реконструкциях, иллюстрирующих эту идею, у гетеростраков, как у миксин (и у круглоротых в целом), показан небольшой непарный носовой мешок (капсула) (рис. 42: носовой мешок выделен синим цветом). Носовой мешок гетерострака вплотную приближен к переднему отделу головного мозга. Такое же положение носовой мешок занимает у миксин и

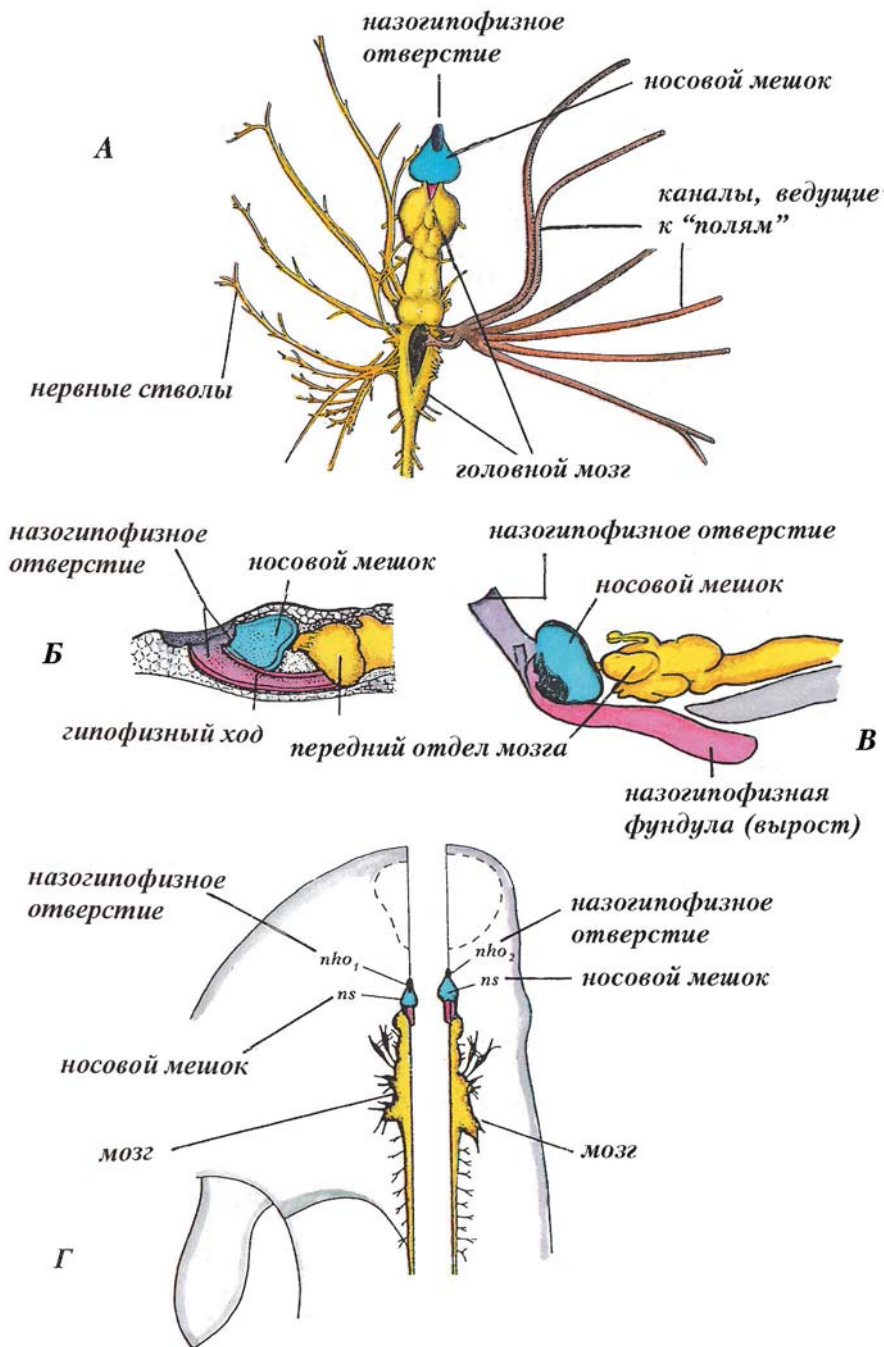


Рис. 41. Схема расположения носового мешка, гипофизного хода (назогипофизного выроста) и головного мозга у остеострака (бесчелюстные) и современных миног. А – остеострак (в основном, по Stensiö, 1927. Добавлен носовой мешок), Б, В – область носового мешка: Б – у остеострака (Janvier, 1974), В – у миноги (по Fontaine, 1958); Г – сравнительная схема строения остеострака (слева) и современной миноги (справа) (Jarvik, 1980, по рисунку Janvier, упрощено).

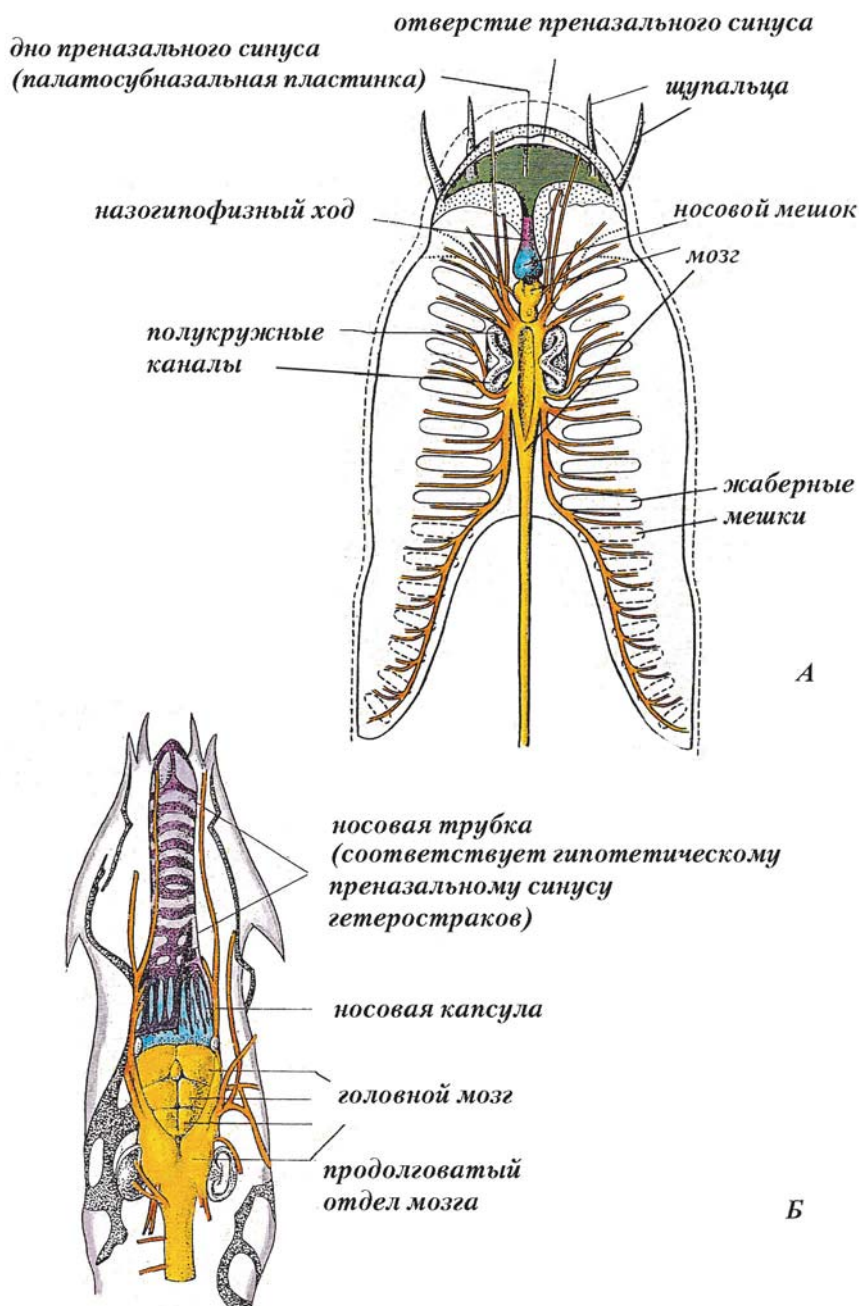


Рис. 42. Реконструкция внутреннего строения гетерострака (по типу миксины) и строение миксины. А – гетерострак: *Poraspis rotresckji*, по Стеншю (Stensiö, 1958); Б – миксина (*Muxine*), по Маринелли и Шренгер (Marinelli, Strenger, 1956, упрощено).

миног. По Э.Стеншё, носовой мешок гетеростраков был связан с гипофизом, как и у других круглоротых.

Опубликование этих реконструкций было принято и одобрено многими палеонтологами и известными морфологами, не занимающимися непосредственно материалом по бесчелюстным. Однако некоторые из крупных специалистов, прежде всего специалистов, изучающих бесчелюстных, выступили с критикой предложенных реконструкций. Например, Л.Б. Тарло (Tarlo, 1961, 1964; Англия), А. Гейнц (Heintz, 1962; Норвегия) и др. Тем не менее, в научной литературе надолго стало популярным представление о сходстве внутреннего строения гетеростраков и миксин.

Лишь позднее, в результате переизучения уже имевшихся материалов и исследования новых находок из Сибири и Украины (Подолія) были получены безусловные доказательства ошибочности мнения о сходстве гетеростраков и миксин. Это показано во многих специальных палеонтологических исследованиях: Новицкая, 1974, 1983, 2004; Novitskaya, 1975, 1981; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986; и др. На фактическом материале были созданы принципиально новые реконструкции внутреннего строения гетеростраков.

Но прежде, чем мы познакомимся с этими реконструкциями, посмотрим, каким материалом располагает палеонтолог, изучающий внутреннее устройство гетеростраков. Какие возможности он имеет? О какой степени детальности реконструкций можно говорить?

Прежде всего, начиная «расследование», надо напомнить, что гетеростраки (в отличие от остеостраков) не имели окостенений вокруг мягких органов. Их внутренний скелет был только хрящевым и в ископаемом состоянии он не сохраняется. Окаменевшее, когда-то мягкое, тело гетеростраков (подобно ядрам орехов) помещалось внутри панциря, между его пластинками (рис. 40). Такие ядра представляют собой fossilized (окаменевший) однородный донный осадок. Обычно, это ил. Затвердевший ил полностью замещает всё, что находилось внутри панциря, т.е. все мягкие органы. Казалось бы, их следы у гетеростраков безвозвратно утрачены. Как же быть в этой ситуации? Но нет, все далеко не так плохо! Оказывается, что следы некоторых (многих!) мягких внутренних органов сохраняются в виде выпуклостей (естественных слепков) на спинной и брюшной стороне ядер. В начале главы мы видели такие очень четкие естественные слепки мягких органов на экземпляре Пораспис (Poraspis) (рис. 40). На внутренней стороне пластинок панцирей эти же выпуклости оставляют отпечатки, имеющие вид небольших углублений. Следы внутренних органов (их естественные слепки и отпечатки) являются только поверхностными. В глубину ядер они не продолжают.

У исследователей не вызывает сомнений, что выпуклости и отпечатки, о которых мы говорим, — это следы мягких внутренних органов. Но мнения относительно того, какими именно органами оставлены те или другие следы, иногда резко расходятся.

Естественно, что от правильности (корректности) объяснения следов какого-то конкретного органа зависит правильность реконструкции внутрен-

него строения животного. От правильности реконструкций, в свою очередь, зависит определение родственных связей этих древнейших позвоночных.

Каким же образом реконструируется внутреннее строение бесчелюстных? На рисунке 43 показана обычная схема создания такой реконструкции. В ней использован материал по циатаспидам (гетеростраки). Напомним, что в главе об экзоскелете можно увидеть, как они выглядели и из каких пластинок состоял их панцирь (рис. 9, 11).

Подготовка к реконструкции внутреннего строения состоит в том, что в коллекциях палеонтологического материала отбираются экземпляры, на которых сохранились следы внутренних органов. Ими могут быть отпечатки или слепки носовых мешков, пинеального органа, полукружных каналов, жаберных мешков и др. (рис. 43, фиг. А, Б).

Следующий, промежуточный, этап создания реконструкции сводится к тому, что следы внутренних органов, имеющиеся на нескольких экземплярах, суммируются. Это показано на том же рисунке, фиг. В. Затем, на основе такой обобщающей схемы делается реконструкция, на которой строение органов прорабатывается более детально (рис. 43, фиг. Г).

Очень важно обратить внимание на то, что создание схематических реконструкций иногда возможно даже для органов, не оставляющих непосредственных следов. Примером могут служить черепно-мозговые нервы. Их направление и протяженность (длину) можно определить, используя реперный метод. Этот метод получил название от французского слова «repère» — ориентир.

Возможности применения реперного метода к реконструированию нервных ветвей у гетеростраков (бесчелюстных) показаны в работах автора этой книги. В этих случаях реперный метод опирается на использование данных об иннервации соответствующих органов у низших позвоночных. Такие данные можно найти в учебниках, практических руководствах и сводках по анатомии позвоночных: Шмальгаузен (1947) и более поздние издания.

Реперный метод, в сущности, довольно прост. Убедимся, в этом прямо сейчас. Поставим перед собой задачу — определить положение и длину зрительных нервов у одного из гетеростраков. Попробуем это сделать. Для этого надо определить, где зрительный нерв заканчивался и где он начинался. Именно в такой последовательности нам будет удобнее решать нашу задачу. Зрительные нервы заканчиваются в глазных яблоках. Значит, надо определить положение глаз у гетерострака, которым мы занимаемся.

На ископаемом материале, как уже известно из главы «Наружный скелет (экзоскелет)», в панцире сохраняются орбиты — отверстия для глаз (рис. 4, 15, рис. 43, фиг. Б). По положению орбит мы совершенно точно определяем место, где находились глаза (рис. 43, фиг. Г). Вот и ответ на первую часть вопроса. Мы выяснили, где зрительные нервы заканчивались.

Теперь нам надо определить, где они начинались. У всех позвоночных животных зрительные нервы отходят от головного мозга. Значит, в коллекции или в литературе надо разыскать гетеростраков (или их изображения) с сохранившимися следами головного мозга. Это не так сложно, как мо-

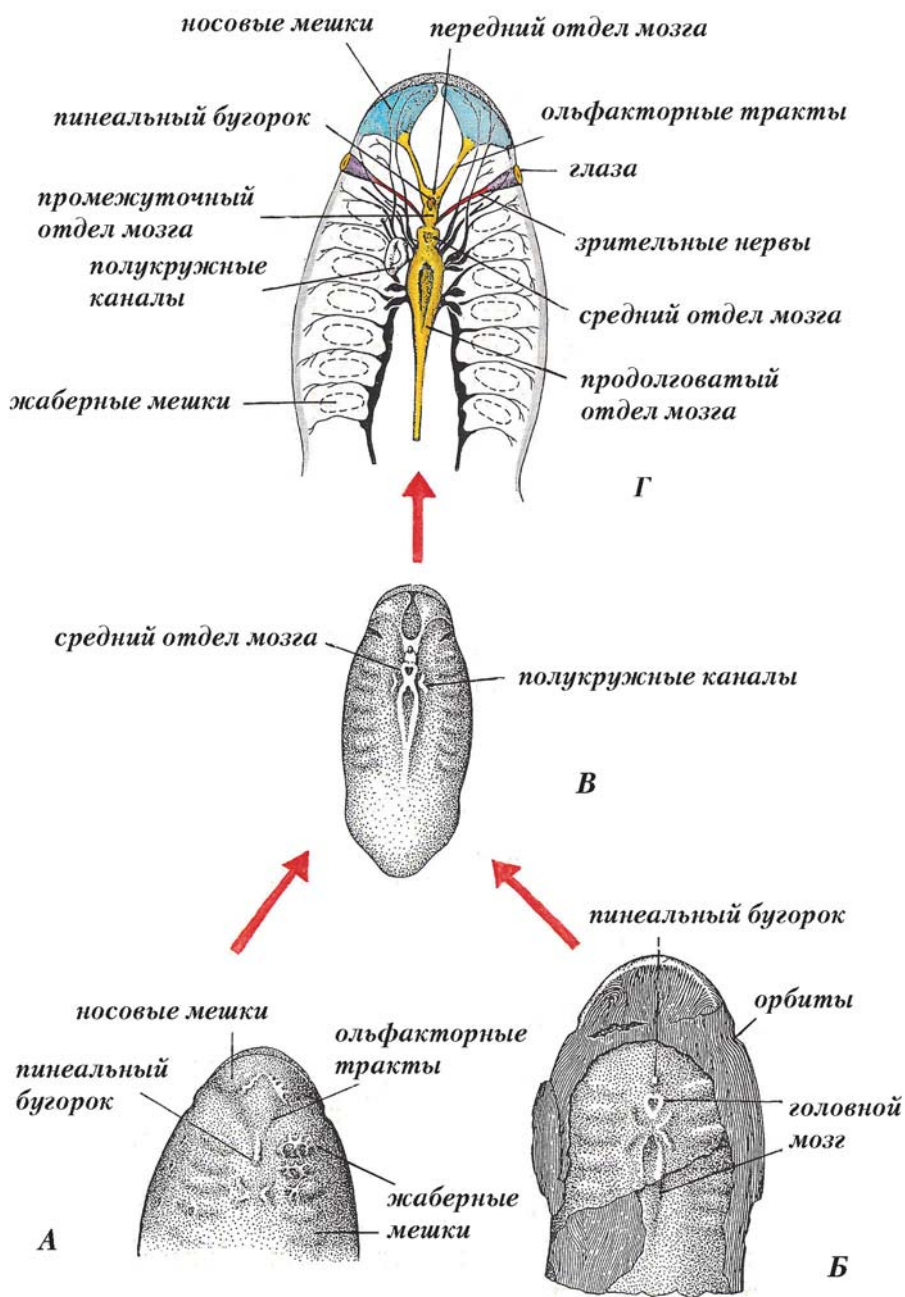


Рис. 43. Этапы реконструирования внутреннего строения гетерострака – Пораспис (*Poraspis*, цитаспиды) (Новицкая, 2002).
 А, Б – палеонтологический материал, В – схема, суммирующая фактические данные, Г – реконструкция

жет показаться. Например, изображения головного мозга и фотографии его следов на материале по гетеростракам можно найти в работах: Kiaer, Heintz, 1935; Denison, 1964; Новицкая, 1986, 2004.

У гетеростраков расположение отделов головного мозга показано также в этой книге, в главе «Краткая справка» (рис. 6). Но сейчас нас интересует только промежуточный отдел (diencephalon). Дело в том, что у бесчелюстных зрительные нервы отходили, скорее всего, от нижней стороны промежуточного мозга (Новицкая, 2015). Найти этот отдел достаточно просто, т.к. у гетеростраков над ним располагается пинеальный бугорок (рис. 43, фиг. Г). Бугорок часто сохраняется на ископаемом материале (рис. 40, 48).

Таким образом, найдя пинеальный бугорок и определив по его положению место промежуточного отдела мозга, мы выяснили, где зрительные нервы начинались (рис. 43, фиг. Г). Где они заканчивались, мы уже знаем — на уровне орбит. Следовательно, длина и направление зрительных нервов у гетеростраков соответствуют линии, проведенной от орбит до места, на котором помещался промежуточный отдел мозга: на рисунке 43 (фиг. Г) зрительные нервы обозначены красным цветом. Итак, нами получен результат — задача реконструирования длины и положения зрительных нервов решена.

Дальше, в этой же главе мы узнаем, как реконструировать некоторые другие черепно-мозговые нервы.

Головной мозг и черепно-мозговые (краниальные) нервы

Мы подошли к разделу о головном мозге — органе, координирующем и контролирующем жизнедеятельность и активность организма. Это самый сложный орган, сформировавшийся у позвоночных за время их эволюции. В наиболее развитом виде он присущ человеку. Попытаемся в самых общих чертах сформулировать, что он собой представляет. Головной мозг человека можно определить как чрезвычайно сложный, во многом еще не изученный универсальный анализатор. Во всяком случае, способность к анализу — одно из его фундаментальных свойств. Глубина и результативность анализа зависит от индивидуальности «пользователя» и от накопленной им информационной базы. Т.е. зависит от конкретного человека. В редких случаях полученные результаты (обычно со знаком +) определяются современниками или потомками как гениальные — дающие совершенно новое представление о чем-то (о каком-то предмете, области знаний или искусства). Такие открытия закрепляются в информационной базе человечества и обеспечивают его переход на новый интеллектуальный и, иногда, духовный уровень.

Сложность строения головного мозга человека была подготовлена всей продолжавшейся сотни миллионов лет эволюцией позвоночных. Человек занимает последнюю, т.е. самую верхнюю известную на сегодня ступень эволюционной лестницы (рис. 7). Если по ней не подниматься вверх, как это происходило в эволюции, а попробовать спуститься вниз, то мы пройдем ступени (или уровни организации):

млекопитающих
пресмыкающихся и птиц
земноводных
рыб
бесчелюстных

Итак, бесчелюстные представляют позвоночных, появившихся задолго до рыб, т.е. задолго до древнейших ныне существующих позвоночных. Строение головного мозга бесчелюстных, очевидно, обеспечивало возможность реакций, позволявших выживать в условиях палеозойских морей.

Если сопоставить эти возможности и возможности мозга человека (включая проявления гениальности, как мощные прорывы в новое), то можно оценить масштабы преобразований в строении головного мозга, совершившихся на протяжении эволюционного пути позвоночных.

В разделе главы, которую мы сейчас читаем, основное внимание будет направлено на данные (иногда косвенные) об отделах мозга гетеростраков. Именно эти бесчелюстные имеют самое непосредственное отношение к теме, вынесенной в название книги.

На материале по бесчелюстным границы между отделами мозга заметны очень редко. Иногда они сохраняются в виде слабо выраженных борозд. В случаях хорошей сохранности экземпляров определить положение и протяженность некоторых отделов можно по контурам мозга. На материале по гетеростракам в определении положения отделов могут помочь следы пинеального органа («пинеальный бугорок») и следы полукружных каналов. Каким образом? — увидим в описаниях конкретных отделов мозга.

Поскольку мы уже «вышли» на пинеальный бугорок и в известной мере от него зависим, анализ мозга придется начать, вопреки принятому порядку, с переднего отдела.

Передний отдел мозга (теленцефалон — telencephalon). В предыдущей части главы, занимаясь реконструкцией зрительных нервов у гетеростраков, мы узнали, что пинеальный бугорок располагается над промежуточным отделом мозга. При этом пинеальный бугорок частично выдается вперед относительно промежуточного отдела (рис. 44, 45). Передний отдел, как видно из его названия, является первым (по положению) среди отделов мозга. Он располагался сразу перед промежуточным мозгом, т.е. перед пинеальным бугорком. Таким образом, находка пинеального бугорка дает возможность определить положение переднего отдела мозга, во всяком случае, его каудальной (задней) части (рис. 45).

Иногда на поверхности ядер гетеростраков на месте переднего отдела мозга заметно слабое углубление. Это объясняется тем, что передний мозг мог помещаться немного ниже поверхности промежуточного мозга. Такое расположение этих отделов известно у некоторых низших позвоночных, например, у миног.

Передний отдел мозга был связан с обонятельным аппаратом. То, как эта связь осуществлялась, — очень важный признак в строении бесчелюс-

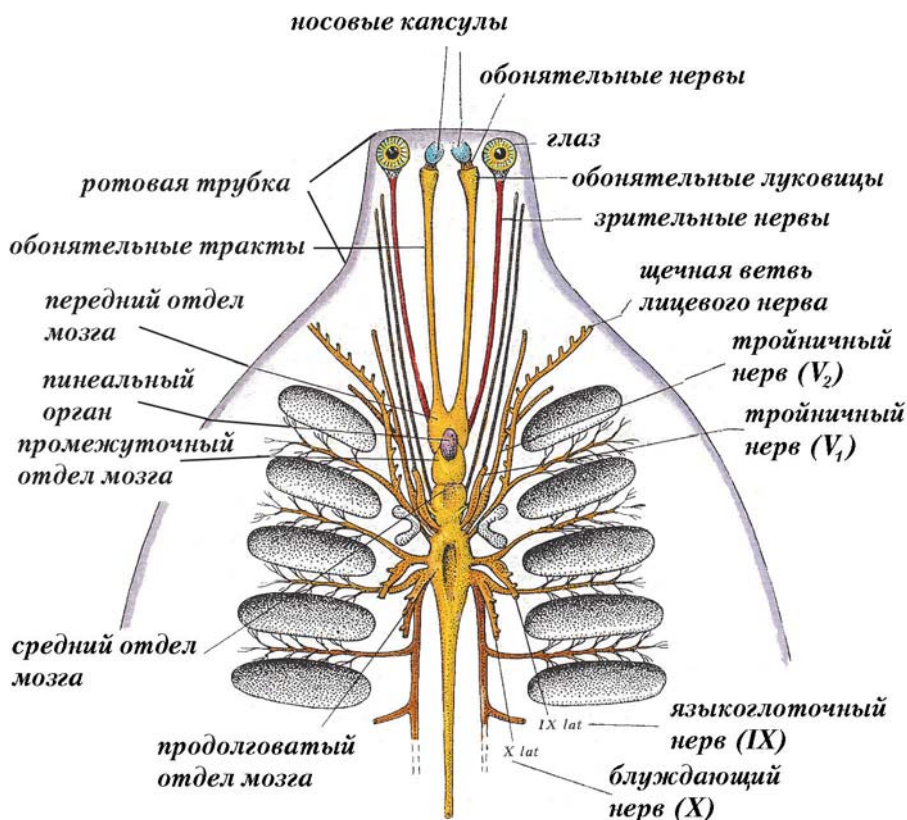


Рис. 44. Обобщенная схематическая реконструкция гетеростраков (амфиаспид), имеющих ротовую трубку (Новицкая, 1983)

тных. Это происходило по-разному у остеоостраков и гетеростраков. У остеоостраков передний отдел мозга и непарный носовой мешок находились очень близко друг к другу, почти соприкасались (рис. 41, фиг. Б). Некоторыми авторами назо-гипофизный мешок реконструируется лежащим на переднем мозге (Janvier, 1985, fig. 75. См. рис. 6, фиг. Б, Б' в этой книге).

У гетеростраков и рыб (например, у древних артродир, современных акул) передний отдел мозга помещался на сравнительно большом расстоянии от носовых капсул. Его связь с носовыми мешками осуществлялась через более или менее длинные, хорошо выраженные выросты – обонятельные (ольфакторные) тракты, заканчивавшиеся обонятельными луковицами (рис. 44, рис. 45, 46, 48). Между луковицами и носовыми мешками находились обонятельные нервы. В сущности, передний мозг гетеростраков (и других двуноздревых бесчелюстных) представлял собой анализатор обонятельных сигналов.

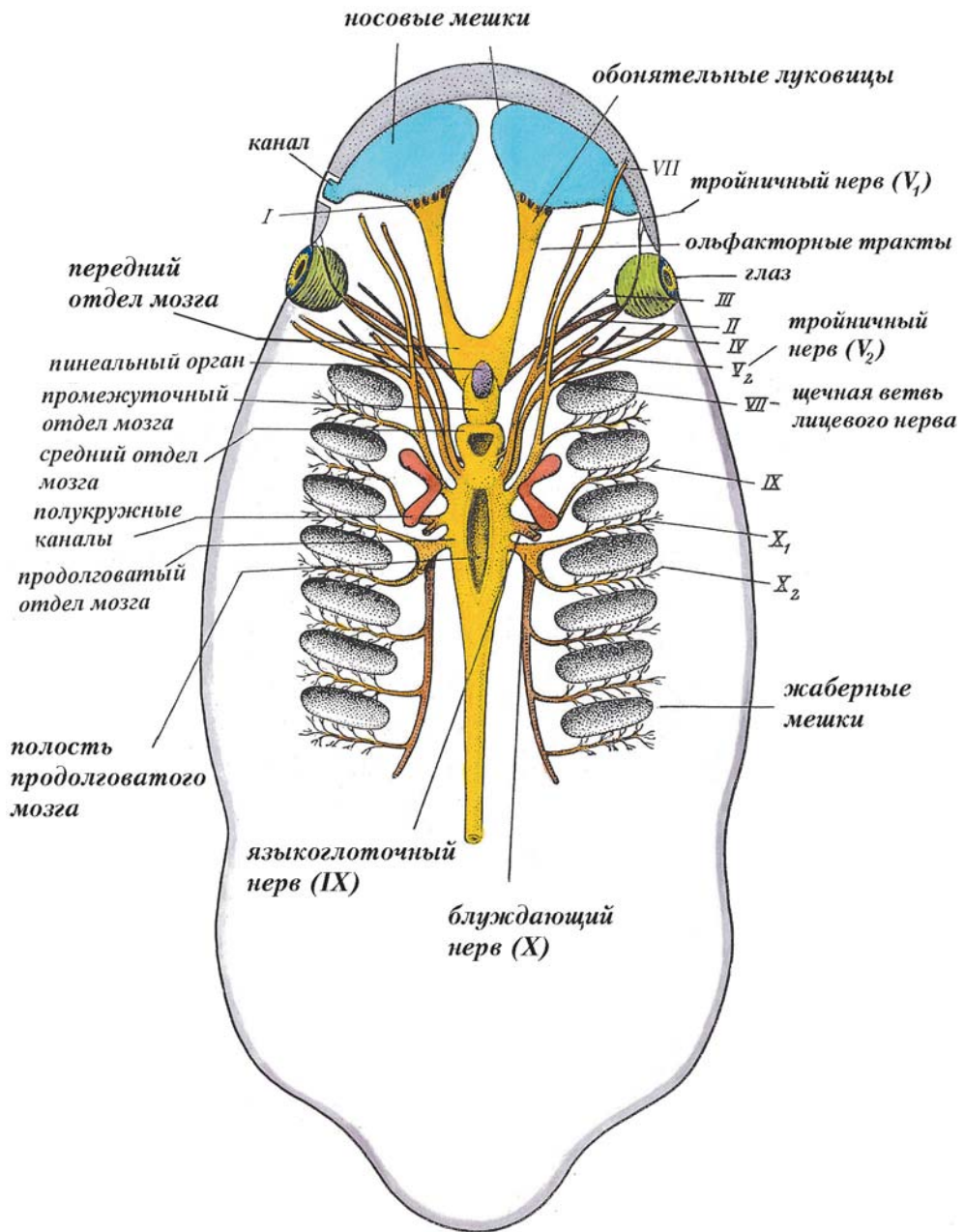
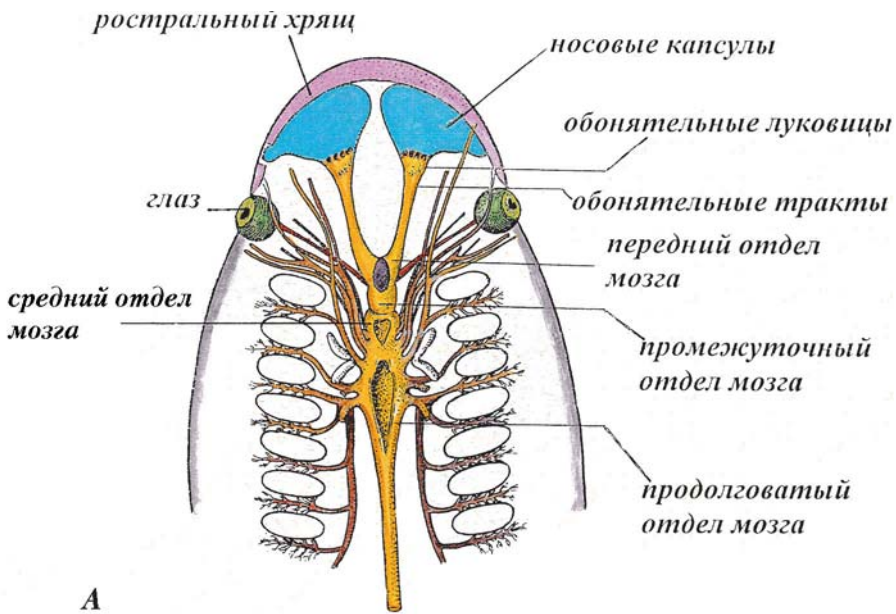
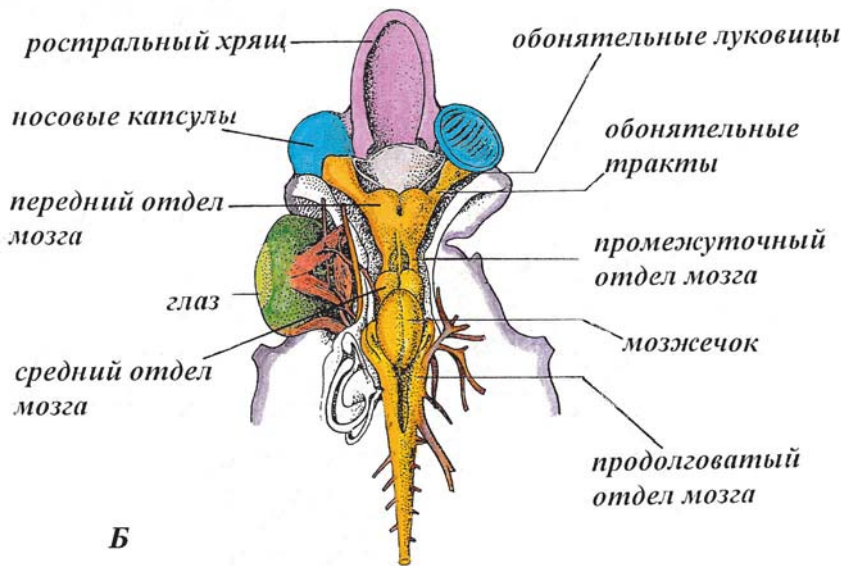


Рис. 45. Реконструкция внутреннего строения гетеростраков. Циатаспиды: Пораспис (Poraspis). (Новицкая, 1983, 2004). Римскими цифрами обозначены краниальные нервы (объяснения даны в тексте главы)



А



Б

Рис. 46. Обонятельный аппарат и головной мозг гетерострака и акулы.
 А – гетерострак (циатаспида), Б – акула. (Акула – по рисунку из Маринелли и Шренгера. Marinelli, Strenger, 1959)

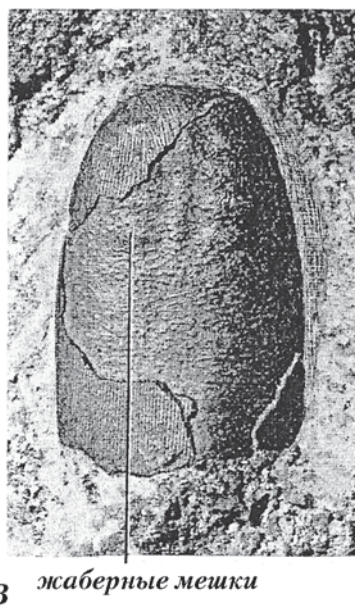
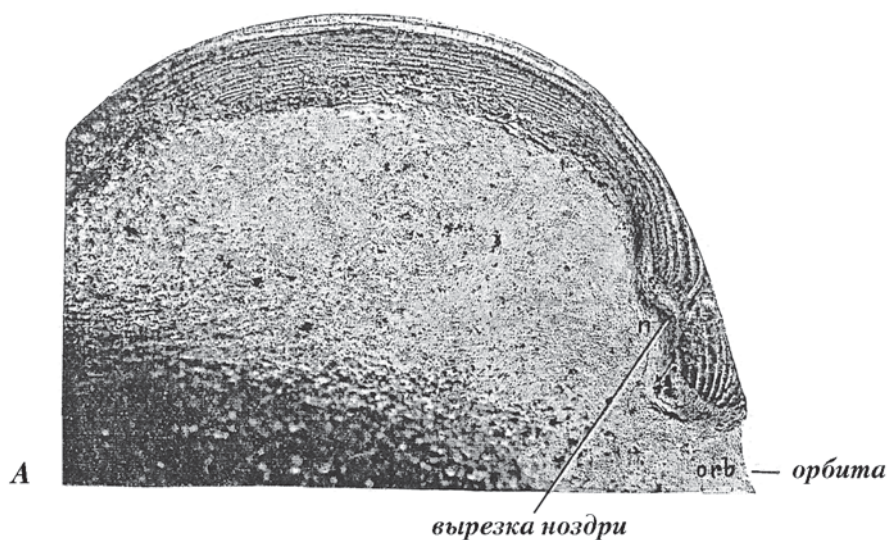


Рис. 47. Следы внутренних органов на панцире и ядрах циатаспид: Пораспис (*Poraspis polaris*). Из Куэра и Гейнца (Kjaer, Heintz, 1935).

***A* – передний край панциря с брюшной стороны. Видна вырезка ноздри.**

***B* – естественные слепки мягких органов на ядре панциря (спинная сторона).**

***B* – следы жаберных мешков на ядре панциря (брюшная сторона)**

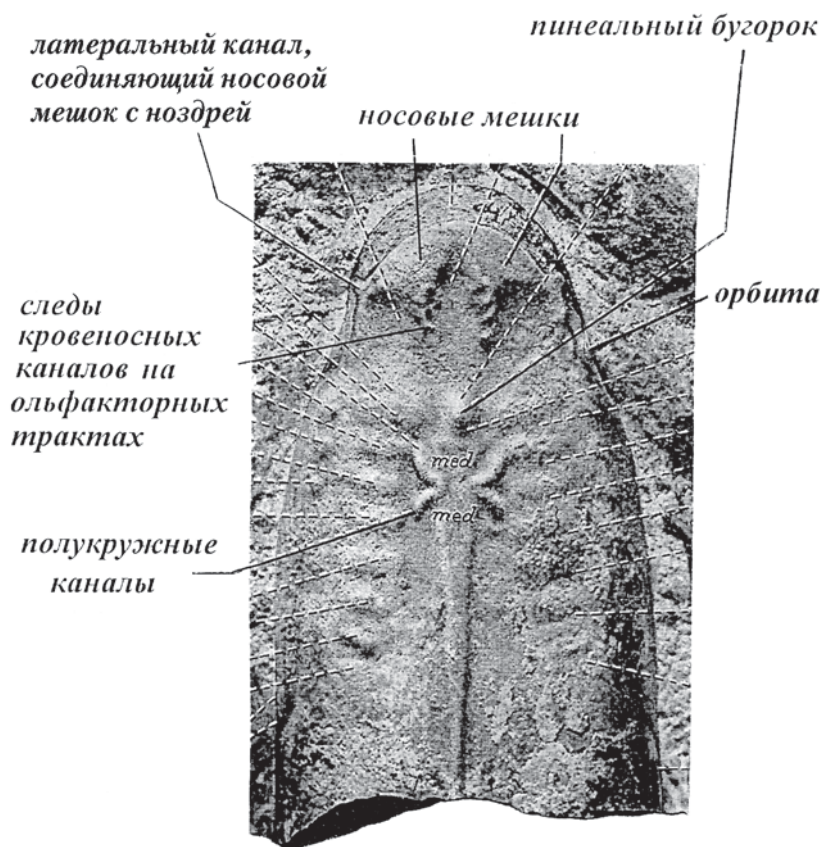


Рис. 48. Естественные слепки внутренних органов на ядре панциря *Пораспис* (*Poraspis rotresckji*). Из Стеншё (Stensiö, 1964, fig. 81A).

Пояснения внутренних органов даны автором этой книги. Они, в основном, не совпадают с пояснениями, предложенными Стеншё

Ольфакторные тракты, хотя и короткие, имелись также у галеаспид (бесчелюстные) (рис. 50). Других данных о переднем мозге галеаспид нет. Данных об остальных отделах мозга мало, а их идентификация противоречива.

Промежуточный отдел мозга (диэнцефалон — dienkephalon) следовал сразу за передним отделом. Промежуточный отдел заканчивался перед передними концами полукружных каналов (рис. 45). С его спинной и с брюшной стороной соединялись железы.

Промежуточный отдел мозга очень показателен для анализа и решения одной из важнейших проблем филогенетики — проблемы происхождения челюстноротых позвоночных — и для исследования эволюции низших позвоночных: бесчелюстные — рыбы. Мы будем подробно говорить о промежуточном мозге в главах «О филогенетике. О родственных связях...»

усики
(щупальца)



Рис. 49. Усики (щупальца), окружающие ротовое отверстие у современной миксины (*Muxine glutinosa*). Живет в Атлантическом океане на глубине до 1000 м, в длину достигает 50 см. Нападет на рыб, пойманных в сети. (Франк, 1982)

и «Об эволюции», раздел «О мозге бесчелюстных и рыб». Здесь ограничимся сказанным.

Средний отдел мозга (мезенцефалон – *mesencephalon*) находился позади промежуточного отдела (рис. 45). Надежным ориентиром для определения положения среднего мозга являются часто сохраняющиеся следы полукружных каналов (материал по гетеростракам). Средний отдел мозга помещался между передними полукружными каналами (рис. 40, 45). Его небольшие размеры, по-видимому, связаны со слабым развитием зрительных долей у многих бесчелюстных, т.е. с их слабым зрением (гетеростраки, остеостраки, галеаспиды). На одном из экземпляров Пораспис (*Poraspis*, гетеростраки), хранящемся в Палеонтологическом институте (Москва), в среднем отделе мозга отчетливо видна довольно крупная полость (рис. 40, 45). Полость имеет форму, которую можно определить как сердцевидную или треугольную. Такие находки свидетельствуют о высокой степени детальности, с которой иногда удается реконструировать внутренние органы бесчелюстных. Этот фактический материал особенно ценен, когда речь идет о группах, не имевших внутренних окостенений, поскольку отсутствие окостенений дает мало шансов получить подробности о мягких органах.

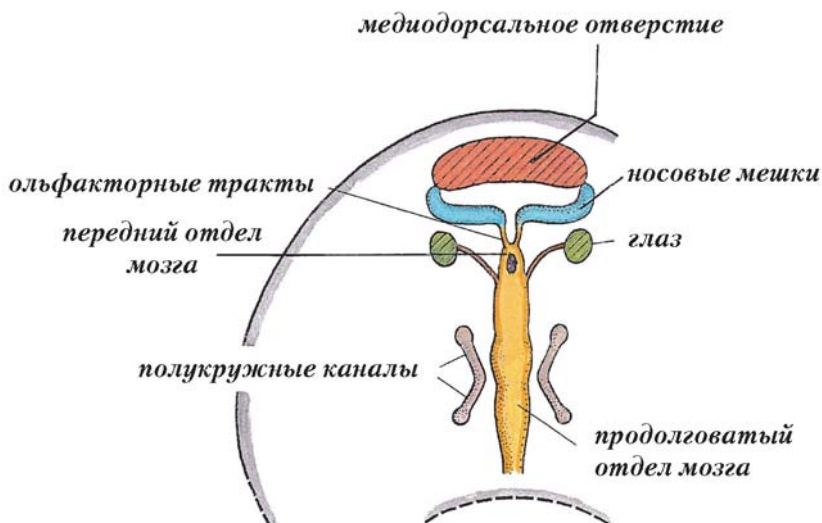


Рис. 50. Схематическая реконструкция внутреннего строения у галеаспид. (Новицкая, 2002)

У остеостраков средний отдел мозга на реконструкциях имеет удлинённую форму (рис. 6, фиг. Б). Это — узкий отдел; возможно, его передняя и задняя границы не были четко выражены. В нем реконструируется (или не реконструируется) центральная полость. Задняя граница отдела определяется или перед валиком, интерпретируемым как задний мозг (рис. 6, фиг. Б, Б₁), или валик включается в состав среднего мозга. Варианты реконструкций подробно показаны в монографии Ф. Жанвье (Janvier, 1985).

У галеаспид положение среднего мозга обозначено приблизительно, между передними полукружными каналами (Pan Jiang, 1992: fig. 13), но в эту же область продолжен продолговатый мозг у другого вида галеаспид (там же, fig. 17, по Halstead, 1979).

Задний отдел мозга (метенцефалон — metencephalon) определяется исследователями у остеостраков (Janvier, 1985): он реконструируется как валик, расположенный позади среднего мозга (рис. 6, фиг. Б). Иногда задним мозгом считается узкая перемычка, ограничивающая спереди ромбоидальную ямку.

У гетеростраков на экземплярах с хорошо сохранившимися следами мозга признаки присутствия заднего мозга не обнаружены. Скорее всего, он не был развит. Замечу, что предположения о его существовании у некоторых гетеростраков (Новицкая, 1983) в дальнейшем не получили достаточно ясного подтверждения.

Однако отсутствие следов не является главным аргументом в пользу мнения об отсутствии заднего отдела мозга у гетеростраков. Другие аргументы в поддержку этого мнения будут рассмотрены нами в главе «Об эволюции»: раздел «О мозге бесчелюстных и рыб».

Продолговатый отдел мозга (миеленцефалон – *myelencephalon*). По размерам, это – крупный отдел (рис. 45). Его передняя часть находилась между задними полукружными каналами. Передняя граница приходилась на уровень сужения между передними и задними полукружными каналами (гетеростраки, остеоостраки). Продолговатый отдел мозга иногда реконструируется продолжающимся вперед, в область передних полукружных каналов (у некоторых галеаспид), но это спорная трактовка. Передняя часть продолговатого мозга была расширенной и удлиненной. На отпечатках и естественных слепках в ней могут сохраняться следы крупной удлиненной ромбоидальной ямки. Следы ямки хорошо известны у гетеростраков (рис. 40, рис. 45).

С областью ромбоидальной ямки у бесчелюстных, как и у других позвоночных (например, рыб) соединялись черепно-мозговые нервы. На их существование указывает присутствие у бесчелюстных тех же органов (сейсмоденситных каналов, жаберных дуг и др.), которые иннервируются этими нервами у современных рыб.

Черепно-мозговые (краниальные) нервы. Их назначение – передавать информацию о состоянии организма и внешней среды в мозг и, соответственно, передавать нужным органам команды к действию. Чтобы организм нормально функционировал, его органы должны контролироваться нервной системой.

Черепно-мозговые нервы соединены с головным мозгом. Их полные латинские названия можно найти в специальной литературе, например, в книге «Основы сравнительной анатомии позвоночных животных (Шмальгаузен, 1947). Данные о происхождении, составе и функциях черепно-мозговых нервов содержатся в учебнике «Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных» (Савельев, 2001).

Обонятельные нервы (имеют порядковый номер I). У современных низших позвоночных обонятельные нервы образуются из отростков клеток обонятельного эпителия носовых мешков. Обонятельные нервы состоят из волокон, которые могут быть отдельными или сливаются в пучки.

Вероятно, так же, из отростков клеток обонятельного эпителия, формировались обонятельные нервы у бесчелюстных. У палеозойских позвоночных о длине обонятельных нервов можно судить по расстоянию между обонятельными органами (носовыми мешками) и передним отделом мозга. Передний мозг или находился близко к носовым мешкам (мешку) (рис. 41, фиг. Б), или вытягивался к носовым мешкам, образуя обонятельные тракты, заканчивавшиеся луковицами (рис. 44, 45). В том и другом случае обонятельные нервы были короткими.

Зрительные нервы (II). В главе о внутреннем строении бесчелюстных мы уже довольно много узнали о зрительных нервах, занимаясь их реконструкцией и, таким образом, знакомясь с практическим применением реперного метода. Напомню лишь, что длина зрительных нервов определяется по расстоянию между орбитами (отверстиями для глаз) и промежуточным отделом головного мозга, от которого отходили зрительные нервы.

У позвоночных зрительные нервы могут соединяться также со средним мозгом или отделяться от границы среднего и промежуточного мозга. В пользу их связи с промежуточным мозгом у гетеростраков свидетельствует простота (примитивность) общей организации этих бесчелюстных. Самым простым и поэтому наиболее вероятным было соединение зрительных нервов с промежуточным отделом мозга (рис. 43, фиг. Г).

У бесчелюстных зрительные нервы могли быть короткими. Например, такими они были у остеоостраков, поскольку их глаза располагались на спинной стороне панциря, совсем близко к головному мозгу (рис. 6, фиг. Б, Б'). У гетеростраков глаза помещались далеко от головного мозга и, соответственно, увеличивалась длина зрительных нервов (рис. 43, фиг. Г). Особенно длинные зрительные нервы характерны для гетеростраков, глаза которых находились у переднего края ротовой трубки (рис. 44: зрительные нервы показаны красным). Удлинение нервов в этих случаях происходило в связи с разрастанием (вытягиванием вперед) области головы, находившейся перед пинеальным органом. Это разрастание и формировало ротовую трубку. У слепых гетеростраков – Леканиасписа (*Lecaniaspis*) или Эглонасписа (*Eglonaspis*) (рис. 14), не имевших на панцире никаких следов орбит (а значит и глаз), зрительные нервы, скорее всего, не развивались.

Глазодвигательные (III, IV – блоковый, VI – отводящий) и слуховые (VIII) нервы. По всей вероятности, у бесчелюстных имелись нервы, контролировавшие положение глаз: глаза, если они были развиты, должны были как-то двигаться, чтобы обеспечить животному, хотя бы отчасти, возможность ориентироваться в пространстве. Так как имелся орган слуха (скорее, равновесия) – полукружные каналы, то существовали и слуховые нервы. Возможно, они сливались с лицевым нервом, как это происходит у некоторых низших позвоночных. Напомню, что у бесчелюстных органы слуха были еще очень просто устроены: формировались только вертикальные полукружные каналы. Они состояли из передней и задней пар. Горизонтальных каналов не было (во всяком случае, их отпечатки не найдены).

Орган слуха и равновесия (лабиринт) остеоостраков имел особенность, выделяющую его среди других бесчелюстных и среди известных позвоночных. Он соединялся крупными каналами со спинным (дорсальным) и боковыми (латеральными) полями (рис. 36). Об этих полях и их возможных функциях уже говорилось в главе «Наружный скелет», раздел «Остеостраки». Здесь замечу лишь, что поля остеоостраков (дорсальное и латеральные) являются дорсальными (спинными). Все они расположены на спинной стороне головотуловищного щита. Но применяемые названия так прочно утвердились в литературе, что едва ли стоит их менять. Это привело бы к большой путанице и непониманию.

Крупные ветви черепно-мозговых нервов могли иннервировать не только отдельные органы, но и значительные участки головотуловищного отдела бесчелюстных.

С переднебоковыми участками продолговатого мозга позвоночных связаны хорошо знакомые всем, хотя бы по названию, тройничный (V) и

лицевой (VII) нервы. Оба нерва, отделяясь от продолговатого мозга, проходят перед передними концами полукружных каналов. Эти нервы хорошо развиты у позвоночных, включая человека.

Тройничный нерв (*n. trigeminus, V*), вполне вероятно, иннервировал у гетеростраков (как и у рыб) переднюю часть головы. Можно предполагать, что у бесчелюстных тройничный нерв уже разделялся на крупные ветви – V_1 и V_2 (рис. 45). Эти ветви, в свою очередь, разделялись на менее крупные. О ветви V_1 можно сказать очень немного. По-видимому, у бесчелюстных она могла проходить медиальнее глаза (как поверхностная глазничная ветвь) и могла соединяться с такой же ветвью (поверхностной глазничной) VII нерва. Вероятно, она иннервировала кожу передней области головы, верхнюю часть ротовой полости, носовые мешки.

Ветвь V_2 у гетеростраков могла разделяться на две ветви (обычно обозначаемые у современных позвоночных V_2 и V_3 , соответствующие верхнечелюстной и нижнечелюстной ветвям у рыб). В этом случае у бесчелюстных ветвь V_2 иннервировала передний конец головы в его области, расположенной выше ротового отверстия, V_3 – ниже ротового отверстия. У современных рыб ветвь V_3 иннервирует мускулатуру нижней челюсти. У бесчелюстных, имевших ротовые пластинки, такая ветвь могла иннервировать мускулатуру, двигавшую пластинки при открывании и закрывании ротового отверстия. (см. также: глава «Об эволюции», раздел «О ротовом аппарате»).

Лицевой нерв (*n. facialis, VII*). Из справочников по анатомии позвоночных можно узнать, что этот нерв у рыб подходит к надглазничным (супраорбитальным) сейсмодатчикам (Шмальгаузен, 1947). По всей вероятности, этот же нерв иннервировал супраорбитальные каналы в группах бесчелюстных, имевших эти каналы. К таким группам относятся гетеростраки и галеаспиды.

Мы уже знаем, как располагались супраорбитальные каналы в этих группах (рис. 26, 38). Известно также, что иннервировавший их лицевой нерв отделяется у позвоночных от переднебоковой стенки продолговатого отдела головного мозга, сразу позади тройничного нерва, V.

Эти данные (положение супраорбитальных каналов и место отделения лицевого нерва) достаточны для того, чтобы схематически реконструировать длину и направление ветви лицевого нерва. Речь идет о поверхностной глазничной ветви (*n. ophthalmicus superficialis VII*), иннервирующей супраорбитальные каналы: на рисунке 45 эта ветвь отмечена цифрой VII.

По такой же схеме реконструируется щечная ветвь бокового нерва (*n. buccalis, VII*), также являющаяся частью лицевого нерва (рис. 45). Щечная ветвь иннервирует инфраорбитальные (подглазничные) каналы, имевшиеся у всех, изученных в это отношении, бесчелюстных (рис. 26, 32, 38). Как и у других позвоночных, у бесчелюстных щечная ветвь, по-видимому, иннервировала ротовую полость. Развитая у современных костистых рыб гиомандибулярная ветвь лицевого нерва (*n. hyomandibularis, VII*) у гетеростраков и у бесчелюстных в целом, очевидно, еще отсутствовала. У рыб гиомандибулярная ветвь иннервирует мускулатуру гиоидной жаберной дуги и

дает оперкулярную ветвь к жаберной крышке. У бесчелюстных жаберные дуги были недифференцированными и неподвижными. Жаберной крышки не существовало.

Языкоглоточный (*n.glossopharyngeus*, IX) и блуждающий (*n.vagus*, X) нервы. У позвоночных языкоглоточный и блуждающий нервы отходят от боковой стенки продолговатого отдела головного мозга сразу позади задних концов полукружных каналов (рис. 45). Хорошими ориентирами для реконструкций крупных ветвей языкоглоточного и блуждающего нервов служат следы жаберных дуг. Так, у водных позвоночных (рыб) языкоглоточный нерв иннервирует первую жаберную дугу, а блуждающий нерв – жаберные дуги, расположенные позади первой (Шмальгаузен, 1947). Поскольку у бесчелюстных (например, у гетеростраков) известно расположение жаберных дуг, отделов головного мозга и полукружных каналов, эти ориентиры могут использоваться для схематической реконструкции положения ветвей языкоглоточного и блуждающего нервов. На рис. 45 показана ветвь языкоглоточного нерва, проходящая по первой жаберной дуге (эта ветвь обозначена цифрой IX). Цифрами X₁, X₂ (и т.д.) обозначены ветви блуждающего нерва, иннервирующие жаберные дуги, следующие после первой.

Органы обоняния

Носовые мешки. Мы уже знаем, что у многих бесчелюстных имелись парные носовые мешки. Об этом можно было бы больше не говорить, если бы не одно обстоятельство. Дело в том, что отпечатки (или естественные слепки), оставленные у переднего края головы гетеростраков носовыми мешками, некоторые палеонтологи объясняют по-другому.

В начале этой главы речь шла о том, что в свое время была предложена реконструкция внутреннего строения гетеростраков по плану строения миксины. При этом отпечатки (или выпуклости на ядрах) у переднего края головы гетеростраков были определены не как следы носовых мешков, а как следы преназального (предносового) синуса (рис. 42, фиг. А). Это объяснение вошло в крупнейшие палеонтологические и зоологические справочники тех лет, а некоторыми авторами используется и сейчас.

Что же такое преназальный синус? Судя по опубликованным реконструкциям (Э. Стеншё, другие авторы), у гетеростраков он должен был представлять собой большую неглубокую полость, в которую через отверстие над ртом поступала вода (рис. 42, фиг. А). На том же рисунке видно, что через преназальный синус открывался наружу назогипофизный ход, ведущий к непарному носовому мешку.

Если мы посмотрим на схему строения головы современной миксины, то увидим, что к ее носовому мешку (носовой капсуле) ведет длинная носовая трубка (рис. 42, фиг. Б). Она открывается на переднем конце головы. Носовая трубка миксин определяется исследователями как назогипофизный ход. Таким образом, если предположить, что у гетеростраков существ-

вовал преназальный синус, то получается, что он соответствовал носовой трубке миксин (а именно, ее передней части).

У миксин носовой мешок (капсула) находится далеко от переднего края головы (рис. 42, фиг. Б). В гипотезе о сходстве гетеростраков с миксинами предполагалось, что у гетеростраков носовой мешок занимал такое же положение (рис. 42, фиг. А). Таким образом, по этой гипотезе, схема строения гетеростраков оказывается сходной со схемой строения миксин.

Что же мешает согласиться с такой трактовкой передних отпечатков у гетеростраков? Почему эти отпечатки (или слепки) не являются следами преназального синуса? Отвечая на эти вопросы подчеркну, что отпечатки у переднего края головы гетеростраков не могут быть следами преназального синуса по очень существенной причине: оставившие их органы имели все признаки строения носовых мешков у рыб.

Попробуем разобраться, что это за признаки строения. Начнем с того, что отпечатки явно парные (рис. 47, 48: носовые мешки), тогда как преназальный синус – непарное образование. На такое несоответствие исследователи указывали давно (А. Гейнц, Д.В. Обручев), но это не главное. Главное в том, что каждый из парных отпечатков имеет короткий латеральный (боковой) канал, открывающийся наружу небольшим отверстием – ноздрей (рис. 48). Это значит, что последовательность соединения названных органов у гетеростраков (носовые мешки – латеральные каналы – ноздри) такая же, как в обонятельном аппарате акул.

На фотографии материала видно, что вырезка ноздри располагается перед орбитой, недалеко от нее (рис. 47, фиг. А). Т.е. ноздри у гетеростраков занимали место, типичное для ноздрей многих низших позвоночных (рыб). На другой фотографии одного из гетеростраков (рис. 48) полностью и отчетливо видно строение обонятельного аппарата: место, занимаемое носовыми мешками, их форма, а также каналы, соединяющие носовые мешки с ноздрями (рис. 48). Интересно, что эта фотография взята из работы Э.Стеншё.

В миксиньем варианте реконструкции внутреннего строения гетеростраков отверстия, расположенные впереди орбит, объясняются как отверстия для выхода «усиков» (щупалец) (Э.Стеншё: рис. 42, фиг. А). Рот миксин действительно окружен «усиками» (щупальцами) (рис. 49). Их усики относятся к ротовому аппарату и не имеют никакой связи с органом обоняния – непарным носовым мешком (капсулой), расположенным далеко от рта (рис. 42, фиг. Б). У гетеростраков строение совсем другое: вырезки (ноздри) связаны с носовыми мешками (рис. 48: см. латеральный канал, соединяющий носовой мешок с ноздрей).

Таким образом, исследование фактического материала дает все основания утверждать, что в строении головы гетеростраков признаки миксин – преназальный синус, окологротовые усики (щупальца) – отсутствуют.

Теперь нам необходимо опять вернуться к обонятельным трактам, хотя о них сказано уже немало.

На некоторых экземплярах гетеростраков на поверхности ядра заметны валики, следующие из области переднего мозга к носовым мешкам. Валики иногда очень хорошо выражены (рис. 48: ольфакторные тракты). В гипотезе, объясняющей строение гетеростраков по типу миксин, о валиках ничего не говорится. Однако они особенно важны для понимания строения гетеростраков.

Валики имеют вполне естественное объяснение – это следы обонятельных трактов (Novitskaya, 1975). Мы уже упоминали о них в этой главе. Мелкие кровеносные сосуды, следы которых иногда заметны на обонятельных (ольфакторных) трактах гетеростраков (рис. 48), известны и на обонятельных трактах рыб. Важно подчеркнуть, что *присутствие обонятельных трактов снимает всякую необходимость введения гипотетического (предполагаемого) преназального синуса для объяснения строения гетеростраков. Парность их носовых мешков с отдельными ноздрями и наличие обонятельных трактов делает гетеростраков совершенно сходными по этим признакам с акуловыми рыбами (эласмобранхиями) (рис. 46).*

Говоря о носовых мешках бесчелюстных, нельзя не обратить внимание на своеобразный обонятельный аппарат, обнаруженный у *галеаспид*. Эти бесчелюстные известны из силурийских и девонских отложений Китая (рис. 37). Строение их обонятельного аппарата показано на схеме (рис. 50). На материале по галеаспидам видны вполне четкие следы носовых мешков: на рисунке носовые мешки выделены голубым (рис. 50). Мешки парные, явно отдельные, удлиненные, вытянутые поперек. От переднего отдела мозга к ним следуют хорошо выраженные короткие ольфакторные (обонятельные) тракты (рис. 50).

Особенность обонятельного аппарата галеаспид в том, что носовые мешки подходили к медиодорсальному (срединному спинному) отверстию (рис. 50) и открывались под этим отверстием. Важно, что носовые мешки галеаспид не имели связи с гипофизом. По данным Форей и Жанвье, назогипофизное отверстие отсутствовало (Forey, Janvier, 1993).

Соединение всех этих признаков (парность отдельных носовых мешков, отсутствие их связи с гипофизом, наличие обонятельных трактов и соединение носовых мешков с медиодорсальной полостью) означает, что в эволюции бесчелюстных в строении их обонятельного аппарата возникали варианты. Подчеркиваем, что речь идет не о назогипофизном комплексе, а именно об обонятельном аппарате. Его основными, уже перечисленными, признаками галеаспиды сходны с гетеростраками и низшими челюстноротыми позвоночными. Вместе с тем галеаспиды имеют свою особенность – медиодорсальное отверстие.

Дыхательная система

Что представляла собой дыхательная система бесчелюстных?

Хорошо, что в начале главы о внутреннем строении мы отказались от идеи прокатиться с током воды по системе жаберных мешков, чтобы уви-

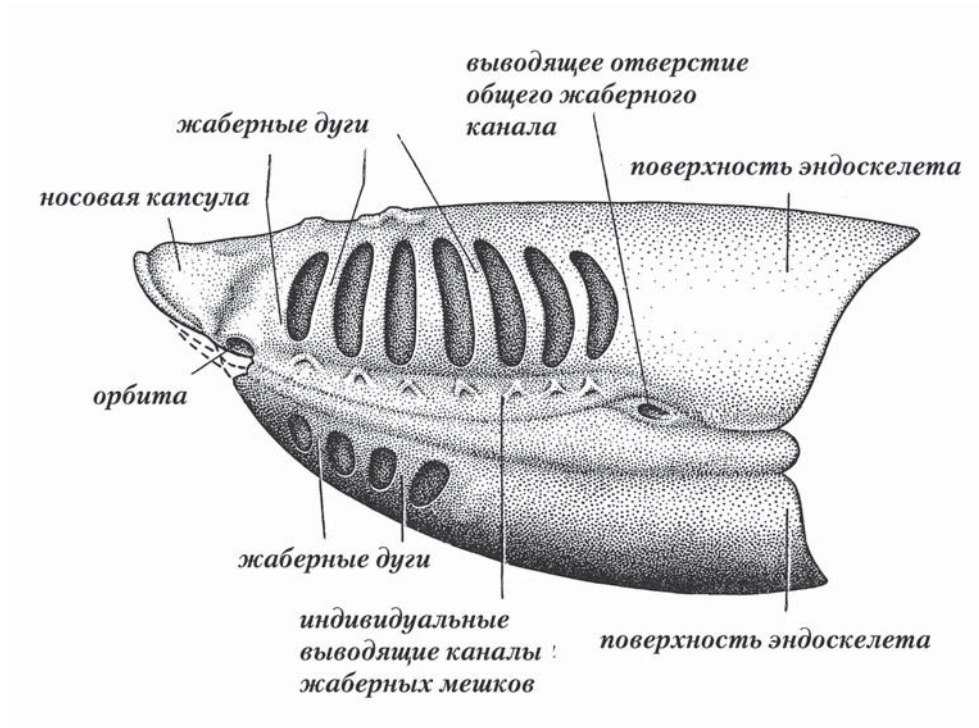


Рис. 51. Реконструкция внутреннего хрящевого скелета (эндоскелета) циатаспид. (Новицкая, 2004)

деть их в действии. Сейчас мы могли бы оказаться в очень сложном, в полном смысле слова «безвыходном» положении. Дело в том, что в настоящее время ничего не известно о клапанах в жаберной системе древних бесчелюстных. На этот счет существуют только предположения. Фактические же данные таковы.

На внутренней стороне панцирей бесчелюстных часто можно видеть ряды углублений, расположенных вдоль боковых краев панциря. Углубления расположены поперечно. Такие углубления встречаются на головотуловищных щитах остеоостраков, галеаспид, на спинной и брюшной пластинках панцирей гетеростраков. На ядрах углублениям соответствуют небольшие выпуклости. Это следы жаберной (дыхательной) системы (рис. 40, рис. 47, фиг. Б, В). Многие исследователи считают, что это следы жаберных мешков. У гетеростраков их обычно насчитывается 7-8 пар (у циатаспид, птераспид), хотя их может быть и больше, например, у ордовикского Сакабамбасписа. У остеоостраков обычно различается 10 пар жаберных мешков. У галеаспид их число меняется от 6 до 23 пар.

Жаберные мешки разделялись хрящевыми жаберными дугами (рис. 51, 52). Дуги не дифференцированы (не делились на элементы), сливались с эндокранием (внутренним черепом), также хрящевым. В целом

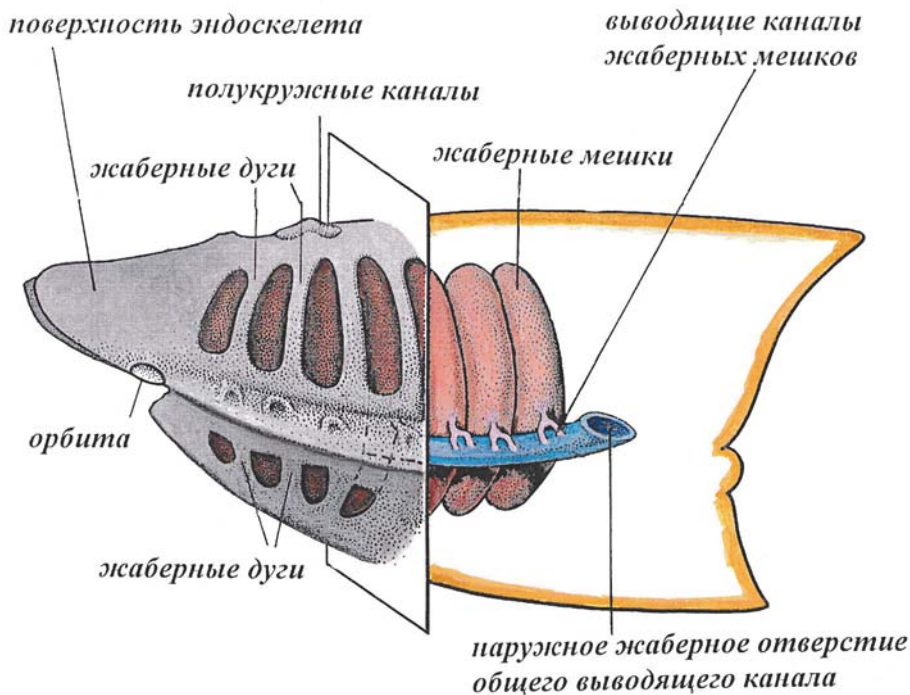


Рис. 52. Реконструкция жаберного аппарата циатаспид (гетеростраки). Позади вертикальной плоскости внутренний хрящевой скелет (эндоскелет) не показан. (Новицкая, 2004)

внутренний череп и жаберные дуги образовывали капсулу хрящевого внутреннего скелета (эндоскелета) (рис. 51).

У бесчелюстных (гетеростраков) жаберная дуга, находящаяся сразу позади орбит соответствует челюстной дуге рыб. Следующая за ней дуга соответствует гиоидной дуге рыб, следующая – первой жаберной дуге рыб, затем – второй и т.д. (рис. 51). Следы жаберных мешков и их разделяющих жаберных дуг, сохраняющиеся на спинной стороне ядер, иногда видны и на брюшной стороне (рис. 47, фиг. Б, В).

Каким был процесс дыхания? Реконструируем его основную схему на примере гетеростраков.

Вода для дыхания поступала через рот в ротовую полость (как и у остальных бесчелюстных и рыб), затем – в глотку. Через внутренние жаберные отверстия вода попадала в жаберные мешки. У каждого жаберного мешка имелся свой выводной жаберный канал. Он открывался в общий выводной канал, который, в свою очередь, сам открывался наружу крупным жаберным отверстием (рис. 51, 52). Обычно, общее выводное жаберное отверстие находилось в заднебоковой части панциря.

Такое строение жаберной системы, а именно, присутствие в ней общего выводного канала и общего выводного отверстия, свойственно очень мно-

гим гетеростракам: циатаспидам, амфиаспидам, птераспидам, псаммоестеидам. Долгое время строение дыхательной системы этого типа считалось одним из самых показательных признаков, характеризующих подкласс гетеростраков. Но в конце XX века находки ранее известного рода Астраспис (*Astraspis*) и нового рода Сакабамбаспис (*Sacabambaspis*) показали, что их жаберные мешки открываются наружу каждый своим отверстием. Оба рода отнесены к гетеростракам. Они обитали на территории Северной и Южной Америки около 470 миллионов лет назад. Положение жаберных отверстий у Сакабамбасписа показано на его реконструкции. Отверстия расположены в один ряд между спинной и брюшной пластинками панциря (рис. 10).

Неожиданным в исследованиях гетеростраков оказалось открытие у них передней пары жаберных отверстий. Материал описан из отложений нижнего девона Сибири (Novitskaya, 1971; Новицкая, 2004). Отверстия расположены в области глаз: между глазами (орбитами) и боковыми краями панциря (рис. 53). Эти отверстия являются преспиракулярными (*praespiracula*). От спиракулярных отверстий современных хрящевых рыб

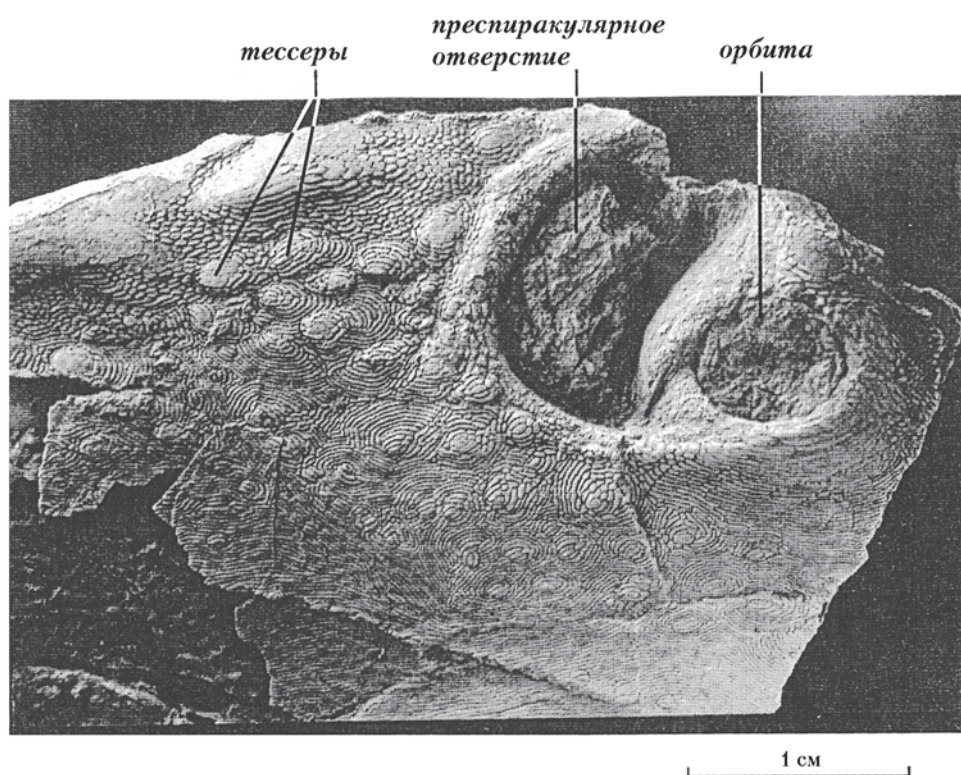


Рис. 53. Область преспиракулярного отверстия на панцире Габрейасписа (*Gabreyaspis tarda*). Девонские отложения Сибири. (Новицкая, 2004).

(акул, скатов) они отличаются положением на голове. Спиракулярные отверстия рыб помещаются между мандибулярной (нижнечелюстной) и гиоидной жаберными дугами, а у бесчелюстных отверстия занимают более переднее положение. Они находятся между мандибулярной и премандибулярной (предчелюстной) жаберными дугами. На материале по сибирским амфиаспидам (гетеростракам) видно, что преспиракулярные отверстия расположены над боковыми частями ротовой полости и связаны с ней. Через них вода могла дополнительно поступать в ротовую полость. Ее дальнейший путь мы уже знаем.

Открытие передних (преспиракулярных) жаберных отверстий у гетеростраков дает повод еще раз вернуться к гипотезе о преназальном синусе. Пока у гетеростраков отверстия около глаз не были известны, этот факт использовался как доказательство того, что верхние части их передних жаберных дуг (предчелюстных) могли формировать дно преназального синуса (рис. 42, фиг. А). Но открытие передних жаберных отверстий означает, что передние жаберные дуги – челюстная и предчелюстная (мандибулярная и премандибулярная), ограничивавшие эти отверстия, выполняли дыхательную функцию – поддерживали жаберные лепестки. Следовательно, передние жаберные дуги не могли участвовать в образовании дна преназального синуса. Для его формирования у гетеростраков просто не было «строительного материала».

Завершая этот раздел, отметим, что дыхательная жаберная система бесчелюстных была устроена довольно разнообразно. Некоторые из них имели один (парный) общий выводной жаберный канал, открывавшийся наружу одним отверстием. Такое строение характерно для основной массы гетеростраков (рис. 51, 52). Но во многих группах бесчелюстных (в том числе, у некоторых гетеростраков) каждый жаберный мешок открывался наружу своим отверстием. Так было у остеоостраков (рис. 33), анаспид (рис. 103), галеаспид (рис. 38), фуркакаудид (рис. 30). У остеоостраков и галеаспид наружные жаберные отверстия помещались на брюшной стороне панциря (рис. 33, 38), у гетеростраков, чаще всего, – на его боковых сторонах (рис. 51, 52), но могли находиться на спинной стороне. У фуркакаудид и анаспид такие отверстия образовывали косые ряды на боковых сторонах головы и передней части тела (рис. 30, 79, 103). Существенно варьировало и число жаберных мешков, например, у галеаспид (см. выше). В целом, жаберный аппарат бесчелюстных мог соответствовать различным схемам строения даже в одной крупной группе.

Этими данными о дыхательной системе мы закончим обзор внутреннего строения бесчелюстных.

Заключение к главе «Внутреннее строение бесчелюстных»

Внутреннее строение бесчелюстных изучается и уже неплохо изучено, например, в группах, имевших перихондральные окостенения (остеоостраки). У бесчелюстных без таких окостенений материалом для исследова-

ний служат отпечатки мягких органов на внутренней поверхности крупных пластинок панциря, а также естественные слепки на ядрах (гетеростраки).

У гетеростраков на основе отпечатков и слепков реконструированы отделы головного мозга, строение обонятельного аппарата и дыхательной (жаберной) системы. В главе даны сведения и о других группах бесчелюстных. Показаны признаки сходства во внутренней организации гетеростраков и акул, остеостраков и миног.

Исследования материала приводят к практическому выводу полезному для работы над реконструкциями внутреннего строения древнейших позвоночных. Вывод состоит в том, что в тех распространенных случаях, когда отделы головного мозга не оставили следов на материале, положение отделов можно определить по реперам (ориентирам). Для гетеростраков – это пинеальный бугорок и полукружные каналы. Ценность этих реперов также в том, что они часто сохраняются на ископаемом материале. Реперным методом у гетеростраков реконструированы черепно-мозговые нервы. Исследования других групп бесчелюстных в этом отношении пока не проводились.

Конечно, известные данные о внутреннем строении, это еще не вся информация, которая может быть получена на материале по бесчелюстным. Реперным методом можно попытаться реконструировать кровеносную систему и, в какой-то мере, мускульную. Но это уже темы для будущих исследований...

В следующей главе попробуем выяснить – к каким группам бесчелюстных уходят корни челюстноротых, т.е. той огромной ветви позвоночных, к которой относится и человечество. В этом нам очень помогут знания о внутренней организации бесчелюстных и об их мягких органах.

О ФИЛОГЕНЕТИКЕ

***О РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ
МЕЖДУ БЕСЧЕЛЮСТНЫМИ, КРУГЛОРОТЫМИ
И ЧЕЛЮСТНОРОТЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ***



О ФИЛОГЕНЕТИКЕ

На рисунке, открывающем эту главу, мы видим современную акулу, в глубокой задумчивости сидящую в позе Роденовского «Мыслителя». (Надеюсь, что великий скульптор не обидится). Она окружена схемами и размышляет о сложностях поисков предков. Действительно, акуле, оказавшейся среди современных филогенетических схем, можно очень посочувствовать. Поясню сразу, что филогенетические схемы это выраженные графически представления тех или других исследователей о родственных связях изучаемых групп. Что касается терминов «филогенез», «филогенетический», то они состоят из двух греческих слов: *phylum*, филум — ветвь, тип и *genesis*, генезис — происхождение. Теперь, выяснив значение ключевых для этой главы слов, попробуем помочь акуле в ее проблеме. Для этого нам очень пригодятся сведения, полученные из предыдущих глав и, особенно, из главы о внутреннем строении бесчелюстных.

Все знают, а многие, может быть, и сталкивались с тем, как трудно восстановить свою родословную. В этом могут помочь записи в документах. Иногда они сохраняются на протяжении нескольких веков. Но как быть с ископаемыми животными, родственные связи которых проходят через миллионы лет?.. «Записи» о таких давно вымерших (исчезнувших) животных могут сохраниться в геологических слоях в виде палеонтологических остатков. Эти остатки обычно разрушены и фрагментарны. Нередко их очень непросто расшифровать. Тем более непросто связать во времени тех, кому они принадлежали, с другими действительно родственными им животными.

Известно немало примеров ошибочного определения принадлежности ископаемых остатков к той или другой группе животных. Так, в середине XIX века, найденные к тому времени бесчелюстные были отнесены к ганноидным рыбам. Птерасписа (*Pteraspis* — также из бесчелюстных) относили к головоногим моллюскам (каракатицам) и даже к ракообразным. Очевидно, в начале изучения бесчелюстных о них было известно слишком мало для того, чтобы правильно судить о их месте в естественной системе животных.

В конце девятнадцатого века остеоостраки и гетеростраки были выделены, вместе с круглоротыми, в класс бесчелюстных — агнат (*Agna-*

tha. Соре, 1889). Это название сохраняется и сейчас в палеонтологии, зоологии и геологии. Оно применяется для обозначения палеозойских водных позвоночных, более архаичных (несовершенных) по уровню строения, чем рыбы.

Даже в наше время быстро прогрессирующих технических средств и новых методик определение фрагментарных остатков может вызывать большие трудности. В этом отношении показателен пример древнейшего из известных позвоночных – Анатолеписа (*Anatolepis heintzi*). Как уже упоминалось, его остатки найдены в кембрийских и нижнеордовикских отложениях Северной Америки и Европы. Этот род, появившийся примерно на 35-40 миллионов лет раньше других среднеордовикских бесчелюстных, описан по фрагментам наружного скелета. Вопрос о его принадлежности к какой-то определенной группе животных долгое время оставался спорным, причем настолько спорным, что сама принадлежность Анатолеписа к позвоночным вызывала сомнения. Точку в этом споре поставило обнаружение дентина в его наружном скелете. Поскольку дентин известен только у позвоночных, этот аргумент (в данном случае этот признак строения) стал решающим. Исследователи предполагают, что Анатолепис относится к прегнатостомным (предшествующим появлению челюстноротых) позвоночным (M.P. Smith, I.J. Sansom, 1995).

С конца двадцатого века филогенетика развивается в нескольких направлениях. Получаемые результаты исследований нередко противоречивы, в чем мы убедимся уже в следующем разделе этой главы. Ее цель – в краткой форме рассказать читателям, включая далеких от палеонтологии и, может быть, от биологии, об основных направлениях исследований в филогенетике и о развиваемых в ней идеях. Мы узнаем о состоянии дел и о глубоких разногласиях в реконструировании родственных связей древнейших позвоночных – бесчелюстных, челюстноротых (рыб) и круглоротых. Мы узнаем также значение основных терминов, используемых в современной филогенетической литературе. Это значительно упростит наше погружение в исследования древнего родства.

Направления исследований

Филогенетика – наука о происхождении и родственных связях существующих и вымерших организмов. Как научная область исследований она сформировалась в девятнадцатом веке. Приблизительно до второй половины двадцатого века методы филогенетических исследований были не такими разнообразными, как сейчас. Они практически исчерпывались сравнительно-морфологическим методом. Его применение к реконструированию родственных связей и создало направление, называемое *«классическая филогенетика»*. Это направление является действующим, а его название широко используется в истории науки. Суть метода состоит в выделении морфологических признаков (признаков строения), сходных в сопоставляемых группах. Важно, что сходные признаки не просто вы-

деляются из всей совокупности признаков у сравниваемых организмов. Важно, что эти признаки анализируются. При этом внимание уделяется (и уделялось), хотя и не всегда, происхождению (генезису) сходства. Это значит, что надо определить — унаследовано сходство от общего предка или нет? От этого зависит решение вопроса о родстве, т.к. сходство могло появиться независимо — параллельно или случайно. Но тогда оно не может быть показателем родства.

Каким образом изучается вопрос о происхождении сходства? В этом может помочь использование теста на присутствие диагностически важных сходных признаков в исследуемых группах и в предполагаемой предковой группе. Такие признаки могут несколько изменяться, но их узнаваемость сохраняется. Важен также геологический возраст предковой группы. Она должна быть древнее групп-потомков.

В классической филогенетике в реконструировании родственных связей (прежде всего это относится к таксонам высокого ранга) большое значение имеет определение филогенетического веса (значения) сравниваемых признаков. Это — непростая задача. Вообще-то, в любом организме каждый орган, каждая черта строения (т.е. каждый признак) имеет значение. Ненужных признаков не бывает. Но в них надо разбираться.

Попробуем определить — какие признаки обладают большим филогенетическим весом. Конечно, ими являются признаки, *обозначающие (характеризующие) основы строения сравниваемых групп. Их можно узнать, поскольку эти признаки сохраняют устойчивость (узнаваемость) на протяжении длительной эволюции групп. Сходство таких признаков в сравниваемых группах — важнейший показатель родства.* То есть признаки, определяющие основы строения и устойчиво сохраняющиеся в эволюции, обладают большим филогенетическим весом. Например, в эволюции низших позвоночных филогенетически весомым, показательным, признаком является наличие связи между органом обоняния (носовым мешком) и гипофизом (аденогипофизом). Эту особенность некоторых древних позвоночных (остеостраков) мы уже отмечали в главе «Внутреннее строение бесчелюстных» (рис. 41). Так же важно отсутствие связи носовых мешков и гипофиза в крупной группе бесчелюстных (гетеростраков).

В задачи филогенетических исследований классического (традиционного) направления входит оценка адаптивной значимости признаков. Что это такое? Это значит, что признаки, относящиеся к быстро меняющимся органам, не могут быть надежными показателями родства. Имеются в виду органы, способные к быстрой адаптивной (приспособительной) изменчивости. Такие органы могут становиться похожими в группах, не связанных непосредственным родством. Иначе говоря, сходство может возникнуть в филогенетически далеких группах. Оно называется конвергентным. В качестве наглядного примера можно привести внешне похожие парные плавники рыб (акул) и некоторых водных млекопитающих (дельфинов).

В исследованиях родства наступает момент, когда сделаны выводы

- о филогенетическом весе сравниваемых признаков,
 - о степени адаптивности признаков и органов, привлекаемых к сравнению,
 - о происхождении (генезисе) сходства в сравниваемых группах.
- Выяснено: присутствуют базовые, показательные, признаки строения в предполагаемой предковой группе или нет.

Ответы по этим пунктам дают основание для вывода о родственной близости сопоставляемых групп или об отсутствии близкого родства.

В классической филогенетике выводы о родстве групп (таксонов) графически изображаются в виде схем, получивших название «филогенетические деревья». Многие из них действительно имели вид дерева. Одну из схем, сделанных в середине XX века, можно видеть на рис. 54. На ней изображены родственные отношения внутри класса древних рыб, плакодерм. Отношения между плакодермами в этой книге не обсуждаются. Схема (рис. 54) дана только как пример изображения результатов исследования в классической филогенетике. К концу двадцатого века разноразмерные (расширяющиеся и суживающиеся) ветви «деревьев» во многих случаях заменяются линиями.

Итак, классическая филогенетика опирается, главным образом, на сравнительно-морфологический метод.

В изучении родственных связей вымерших и существующих групп используется палеонтологический материал. Он является единственным источником фактических данных о древних этапах эволюции. Находки вымерших животных, их строение, позволяет судить о древнейших адаптациях (приспособлениях) к условиям жизни. Совершенствование таких приспособлений и составляет, в сущности, морфологическую эволюцию.

В строении ископаемых животных нередко имеются особенности, отсутствующие в современной фауне. Например, дорсальное и латеральные поля у остоостраков (рис. 36), медиодорсальные отверстия у галеаспид (рис. 39). Адаптивное значение таких особенностей строения может быть объяснено только предположительно (гипотетически). При этом степень достоверности гипотез определяется убедительностью аргументов, обосновывающих точку зрения. Тем не менее, создание таких гипотез (имеются в виду убедительные) очень важно, т.к. они приближают исследователей к более полному пониманию древних этапов развития жизни. Гипотезы, объясняющие фактический материал, постепенно закрывают существенные пробелы в информации о формировании биоразнообразия животного мира.

Можно сказать, что в *классической филогенетике* на фактическом материале дается представление о филогенезе, как о длительном эволюционном процессе формирования приспособлений к условиям жизни. Филогенез объясняется как эволюция адаптациогенезов в близкородственных группах.

Классическая филогенетика внесла существенную ясность в представления о месте многих групп в развитии животного мира. Это относится и к древним, и к современным группам. Тем не менее классическое на-

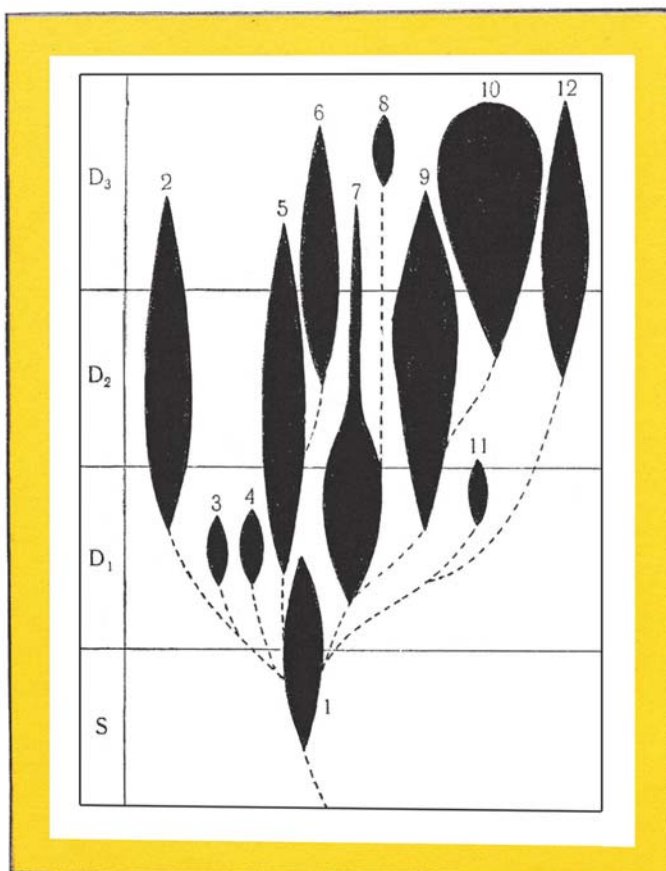


Рис. 54. Схема филогенетических отношений отрядов плакодерм (палеозойских рыб). (Обручев, 1964: т. Бесчелюстные, рыбы. Основы палеонтологии). Пример графического изображения «дерева» в классической филогенетике. S – силур, D – девон: ранний (D_1), средний (D_2), поздний (D_3). Цифрами обозначены отряды плакодерм (в этой книге они не рассматриваются)

правление исследований подвергается активной критике. Скорее – оно вытесняется. Причина в разработках других направлений исследований и в применении других методов. Среди них стали популярными экономная филогенетика и количественные подходы. Также привлекают внимание исследования в области молекулярной филогенетики. Эти направления активно заявляют о себе приблизительно с последней трети XX века. Примерно в это же время лидирующую роль начинает играть кладистический подход. О его основных положениях мы поговорим немного позже.

Принцип экономии (парсимонии, parsimony – экономия, бережливость). Согласно этому принципу, гипотетические элементы (допущения, предположения) должны сводиться в филогенетических реконструкциях

к минимуму или отсутствовать. Характерные для классических реконструкций анализ адаптаций (приспособлений к среде обитания) и анализ направленности эволюции считаются в «экономной» филогенетике «нарративом» (narrative – рассказ, изложение фактов). Конечно «избыточные» данные мешают моделированию процессов филогенеза с помощью компьютерных программ. Но вместе с тем, последовательное применение принципа экономии обедняет филогенетические реконструкции. Они теряют значительную часть своей биологической информативности. Принцип экономии сокращает возможности, предоставляемые палеонтологическим материалом, т.е. подлинные документы эволюции могут остаться за пределами филогенетических исследований.

Популярным оказался также *количественный (нумерический) принцип*: родственная близость групп определяется по количеству сходных признаков. То есть группа объявляется более близкой к той, с которой она имеет больше «общих» признаков. При этом признаки не анализируются: не выясняется их филогенетический вес, их адаптивное значение. (Этим нумерический подход сходен с экономным). Признаки могут быть совершенно разноуровневыми, например, от характеризующих внешнюю морфологию до относящихся к иммунным реакциям или к количеству гемоглобина. Иногда выбираются признаки, наличие которых невозможно проверить в одной из сопоставляемых групп. Например, уже упоминавшиеся иммунные реакции. Это происходит, когда одна из групп является вымершей.

Особенности количественного подхода дают основания ждать от его применения (в чистом виде, без соединения с классическими сравнительно-морфологическими методами, включающими взвешивание признаков) результатов, далеких от указывающих на действительное родство.

Приблизительно с 70-х годов двадцатого века в филогенетических исследованиях, если не единственным, то явно наиболее популярным, стал *кладистический подход*. Он был разработан В.Хеннигом (Hennig, 1953, 1957 (1956), 1966 – Phylogenetic systematics) для филогенетической систематики насекомых. Затем кладистический подход, называемый «кладизмом», стал применяться как общее руководство для филогенетических реконструкций. По Хеннигу, сближаемые группы (сестринские – sister-group или sistergroup в английском языке; братские – groupe-frère, во французском) должны иметь одного общего предка и сходные, унаследованные, признаки специализации. Эти признаки названы *апоморфными (синапоморфными для группы)*. Неспециализированные признаки (т.е. примитивные, древние), называемые *плезiomорфными (симплезiomорфными для группы)*, в сближении групп во внимание не принимаются. Для сближения также не важны *аутапоморфные* признаки, свойственные только какой-то одной группе. Такие признаки считаются филогенетически нейтральными.

Графические изображения представлений о родстве, созданные на основе этих принципов, называются кладограммами. На рисунке 55 мы видим один из вариантов кладограмм.

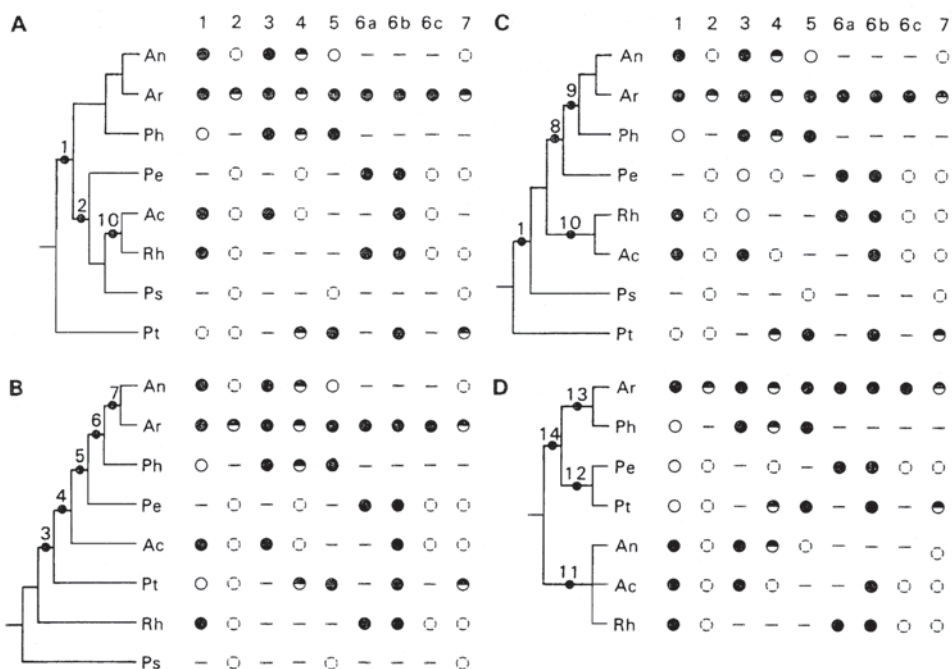


Рис. 55. Схемы филогенетических отношений плакодерм (Young, F.L.S., 1986). Примеры кладограмм. А, В, С, D.

Буквенными сокращениями обозначены названия таксонов (групп); символами (кружками) – сведения о признаках: присутствие, отсутствие, присутствие в целом, вторичное отсутствие, нет сведений. Цифрами в верхнем ряду обозначены конкретные признаки

Кладограммы получили чрезвычайно широкое распространение. Но вместе с тем надо отметить существенные различия в кладограммах, показывающих родственные отношения одних и тех же групп. Такая разновариантность означает, что разброс мнений относительно родственной близости изучаемых групп слишком велик. В этом обилии мнений, отразившихся в кладограммах, проявились слабые стороны кладистического подхода, особенно, его применения на практике.

Слабой стороной, несомненно, является частое отсутствие обоснований выделения синапоморфных (специализированных) признаков. То же самое относится к плезиоморфным (примитивным) признакам. Отнесение признаков к одной из этих категорий чаще всего просто декларируется – объявляется. Нередко к синапоморфным относят признаки, характеризующие высокоадаптивные органы. В таких случаях сходство признаков совсем необязательно – показатель родства.

Одно из главных положений кладистического подхода: плезиоморфные (примитивные) признаки не привлекаются к исследованию родственных связей. Но тогда исследователь оказывается перед очень важным вопро-

сом — что считать примитивными признаками? В чем же проблема (скрытая опасность) жесткого разделения признаков на

примитивные — плезиоморфные (неважные для установления родства)

и на

специализированные — синапоморфные (важные для установления родства)?

Проблема, точнее — большая возможность ошибочного решения — в том, что в эволюции сложных организмов примитивные признаки (плезиоморфные) могут становиться специализированными (синапоморфными). Это прослеживается, например, в эволюции низших позвоночных: бесчелюстных, рыб (детальнее: Новицкая, 2002).

Вот одна из довольно типичных ситуаций. Многие органы позвоночных животных развиваются из парных зачатков. Например, носовые мешки. Считая парные зачатки носовых мешков примитивным состоянием, некоторые исследователи в филогенетических реконструкциях не рассматривают носовые мешки взрослых форм. Само присутствие парных носовых мешков объявляется плезиоморфным (примитивным) признаком. Иногда так делается в реконструкциях родственных связей между бесчелюстными и челюстноротыми. С этим нельзя согласиться. Почему? Мы это увидим, проследив развитие носовых мешков.

Естественно, что в эволюции органы развиваются вместе с организмом. Эволюция в переводе и означает развитие.

На ранних стадиях развития зародыша (в эмбриогенезе) у позвоночных (рыб) носовые мешки закладываются в виде небольших ямок, выстланных эпителием. По всей вероятности, они так выглядели и в самом начале эволюции позвоночных. Это, безусловно, примитивное состояние. Но затем, в индивидуальном развитии организма (в онтогенезе) из примитивных парных зачатков формируются носовые мешки взрослых животных, имеющие уже сложное строение. Так, у акул носовые мешки — это сложные органы, способные воспринимать запахи на очень большом расстоянии. Процесс усложнения носовых мешков происходил и в эволюции бесчелюстных. У хорошо известных девонских циатаспид (гетеростраки) парные носовые мешки взрослых особей были крупными. Как мы видели, каждый мешок имел свой выводной канал, открывающийся наружу своей ноздрей (рис. 45, 48). Носовые мешки этих бесчелюстных были устроены сходно со специализированными мешками рыб (акул).

Если сравнивать хорошо развитые специализированные носовые мешки гетеростраков (циатаспид, птераспид) и акул, то становится очевидным, что это — синапоморфные образования.

Пример с носовыми мешками иллюстрирует необходимость анализа сходных признаков. Их нельзя отбрасывать лишь по подозрению в плезиоморфности. Это прежде всего относится к фундаментальным признакам, имеющим диагностическое значение в таксонах (группах) высокого ранга (подклассах, классах, надклассах, ветвях). Такие диагностические признаки сохраняют устойчивость (явную узнаваемость) на про-

тяжении сотен миллионов лет. Их устойчивость обеспечивает основные отличия очень крупной группы (например, ветви) от других таксонов такого же ранга в течение всей истории их существования. Повторим: **фундаментальные признаки особенно важны в реконструкциях родственных связей таксонов высокого ранга**. Едва ли стоит пытаться относить их к плезиоморфным (примитивным) или к синапоморфным (специализированным) признакам.

Попробуем это пояснить. Итак, фундаментальные признаки сохраняются на протяжении всего, иногда очень длительного времени существования какой-то крупной группы животных. Например, назогипофизный комплекс (соединение носового мешка и гипофиза: рис. 41) известен уже у древних раннесилурийских остеоостраков. Он сохраняется у этих бесчелюстных до их исчезновения в позднем девоне. То есть, у остеоостраков (подкласс Osteostraci) назогипофизный комплекс существовал на протяжении всего среднего палеозоя (около 80 миллионов лет).

Поскольку в эволюции бесчелюстных (и позвоночных в целом) назогипофизный комплекс – очень древний признак, он может рассматриваться как примитивный или, в терминах кладизма, **плезиоморфный**. Но соотношение обонятельного органа и гипофиза (гормональной железы) четко и принципиально (в морфологическом смысле) разделяет бесчелюстных на два класса. Это признается многими исследователями. Один из классов (одноноздревые – монорины) включает остеоостраков и некоторые другие группы бесчелюстных. У них, как мы уже знаем, есть назогипофизный комплекс. Второй класс (двуноздревые – диплорины) включает крупную группу гетеростраков и некоторые другие группы бесчелюстных. У них нет назогипофизного комплекса. Таким образом, наличие назогипофизного комплекса является показателем специализации монорин (одноноздревых бесчелюстных). То есть присутствие назогипофизного комплекса у остеоостраков – **синапоморфный** (специализированный) признак. То же самое относится к отсутствию назогипофизного комплекса у двуноздревых бесчелюстных.

Мы видим, что один и тот же филогенетически важный признак (в рассмотренном случае присутствие назогипофизного комплекса) можно оценить и как плезиоморфный (древний, примитивный), и как синапоморфный (специализированный).

Пример с остеоостраками дает основание считать, что фундаментальные признаки – это отдельная категория признаков древней специализации, образующих основы строения таксона (группы) высокого ранга (подкласса, класса, ветви) на протяжении всей его геологической истории. В ветвях позвоночных (челюстноротых и круглоротых), фундаментальные признаки отчетливо проявляются, например, в строении обонятельного аппарата.

Объявление какого-то признака плезиоморфным или синапоморфным не должно освобождать от необходимости его анализировать. Без этого кладограммы лишены доказательности.

Мы сделали совсем краткий обзор состояния дел в филогенетике. Но до сих пор почти не упоминалось об одном очень заметном, быстро

развивающемся направлении. Это – *молекулярная филогенетика и молекулярная систематика*.

Сообщая о революционном значении своих исследований, некоторые молекулярные филогенетики отмечают разительное несовпадение их результатов с выводами в традиционных классификациях (Шаталкин, 2005). Следует заметить сразу, что такое несовпадение совсем необязательно может быть плюсом в пользу молекулярных исследований.

Филогенетиками нового направления в качестве одного из аргументов, уменьшающих значение традиционных признаков сравнительно с молекулярными, указана необходимость взвешивания традиционных признаков. Считается, что взвешивание субъективно и этим влияет на оценку значимости признаков.

Прежде всего, надо сказать, что макроморфологические (традиционные) признаки имеют свою специфику, придающую им большую ценность. Они позволяют на палеонтологическом материале визуально различать изменения, происходившие с макроструктурами в филогенезе и эволюции таксонов, существовавших в большом интервале времени. Иногда макроморфологические признаки дают возможность расшифровать направление морфогенезов, формировавших те или другие адаптации (приспособления) к условиям жизни. Например, удлинение ротовой трубки в филогенезе амфиаспид (бесчелюстные: гетеростраки) свидетельствует о своеобразном морфогенезе – разрастании области головы перед пинеальным органом.

Едва ли молекулярные признаки (даже если бы они оказались применимы к материалам палеозойского возраста) могут дать документальные подтверждения направленных морфогенезов в конкретных филогенезах.

Что касается взвешивания признаков, то это – обычный прием в морфологических исследованиях. В работе с традиционными признаками он дает результаты не менее объективные, чем всякий другой обосновываемый выбор признаков. Например, синапоморфных в кладистическом анализе.

В критике традиционных методов молекулярными биологами указывается на то, что традиционные признаки пригодны для изучения только отдельных групп. Это действительно так. По реконструкциям групп восстанавливаются части (фрагменты) филогенетического дерева жизни. По мере продвижения исследований, фрагменты реконструкций отдельных групп соединяются между собой. В таком подходе есть определенные гарантии или «запасы прочности»: если по каким-то причинам (например, появление новых данных о материалах) те или другие фрагменты придется изменить, заменить или убрать, то это не приведет к разрушению дерева в целом.

В отличие от традиционных, молекулярные признаки, как утверждается, универсальны. То есть их можно определить у всех организмов – от человека до бактерий (Шаталкин, 2005). Как считают молекулярные филогенетики, это позволяет сравнивать очень далекие группы организмов, сопоставление которых ранее не было возможным из-за различий в

их строении. Но в сравнениях далеких групп нельзя отрицать возможность существенных ошибок. Нельзя не согласиться с мнением, что, например, филогения млекопитающих может быть «уточнена» в свете филогенетических реконструкций для цианобактерий и что «осмысленность этого вызывает сомнения» (Павлинов, 2005).

Из самой универсальности молекулярных признаков, определяемых в пределах всего живого (бактерии – человек), следует много вопросов. Например, как ориентироваться внутри универсальных признаков? Как по универсальным молекулярным признакам реконструировать конкретные филогенезы? И, следовательно, реально ли морфологам и молекулярным филогенетикам прийти к сходным выводам в реконструировании родства?

Сравнительно с молекулярными, одним из недостатков традиционных признаков считается их разноуровневость. Надо сказать, что разноуровневость имеет небольшое отношение к традиционным фенотипическим (характеризующим взрослое состояние) признакам. Их набор обычно ограничен уровнем строения органов.

Во многих современных работах филогенетического содержания действительно наблюдается разноуровневость привлекаемых признаков. Десятки разноплановых признаков помещаются авторами в виде списка или таблицы. Вероятно, цель такого разнообразия – убедить читателя в объективности исследований. Распространенность разноуровневых признаков – это, в основном, результат практического применения нумерических (количественных) подходов. Работы последних лет нередко могут быть иллюстрацией того, что в филогенетических реконструкциях такой (количественный) принцип не срабатывает. Он не дает четкой картины родства.

Для реконструирования филогенетических (родственных) отношений таксонов, особенно таксонов высокого ранга (например, ветвь бесчелюстных – надкласс рыб), достаточно совсем немногих взвешенных, значимых признаков, включающих, прежде всего, фундаментальные. (Подробнее – в предыдущем тексте главы и, далее, в ее разделах о родстве челюстноротых).

В число задач молекулярной филогенетики входит создание универсального (основанного на универсальных молекулярных признаках) дерева жизни.

Схема универсального дерева жизни может выглядеть как на рисунке 56. На схеме дерево состоит из трех блоков – очень крупных объединений: архебактерий (Archaea), бактерий (Bacteria) и эукариот (Eukarya). Внутри эукариот обозначены животные – Animalia. Они выделены мной красным.

Универсальное дерево жизни (рис. 56) не содержит информации, которая могла бы быть использована в решении конкретных крупных филогенетических проблем, обсуждаемых в этой книге: проблем реконструкции родственных связей между бесчелюстными, челюстноротыми и круглоротыми позвоночными. Но привлекает внимание тот факт, что универсальное дерево охватывает все формы жизни. Полнота филогенетического дерева

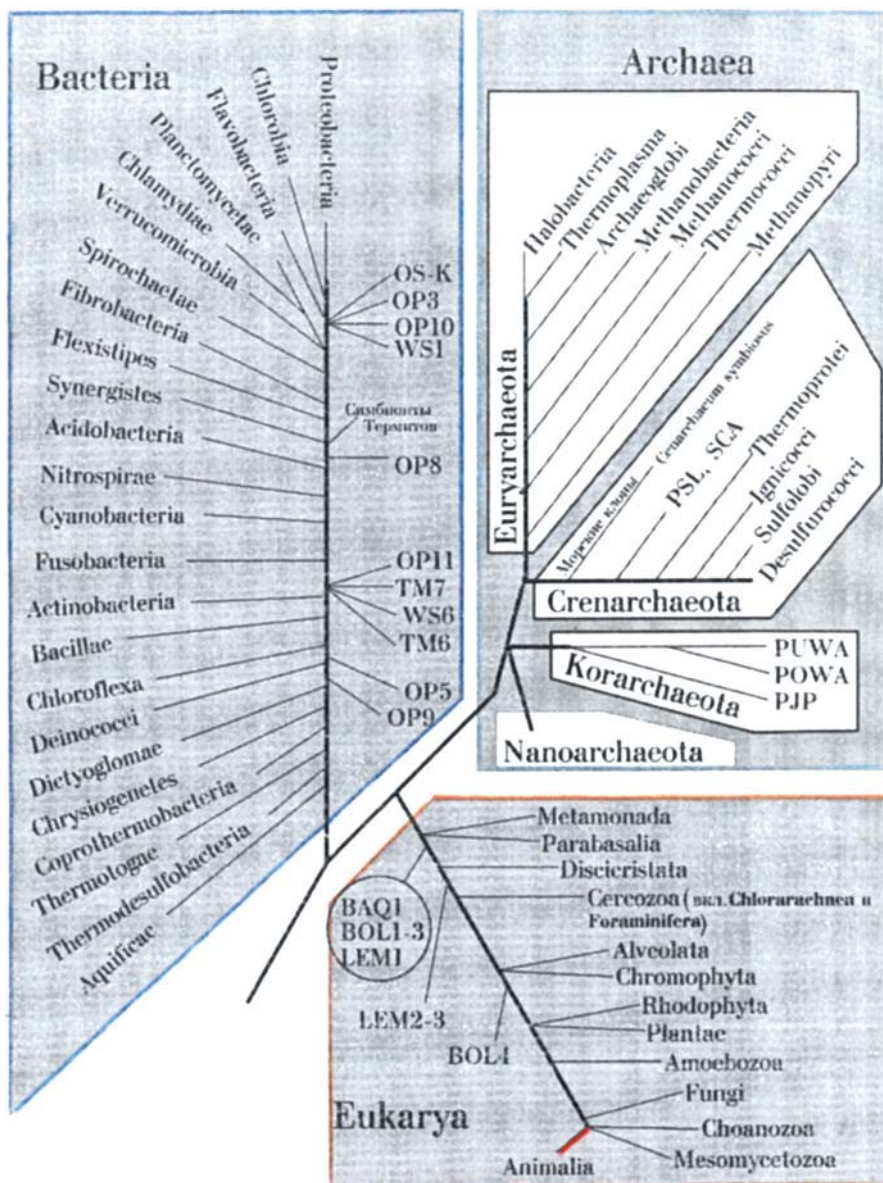


Рис. 56. Универсальное дерево жизни (по: Hugenholtz et al., 1998; Madigan et al., 2000; Dawson, Pace, 2002; Valdauf, 2003, с дополнениями. Из: Шаталкин, 2005). В схему добавлен цвет. Линия «Животные» (Animalia) выделена красным

делает достаточно ясным следующее: в изучении (не методами молекулярной биологии) некоторых вопросов эволюции, например, связанных с ее темпами, сопоставления могут выходить далеко за пределы непосредственных рабочих групп исследователя.

Остановимся на одном из вопросов такого плана. Например, как соотносятся усложнения строения с изменениями в протяженности геологического времени, разделяющего эти последовательные морфологические усложнения. В основном, речь идет о морфо-эволюционных уровнях. Сокращаются или нет интервалы геологического времени между крупными последовательными этапами морфологической эволюции? Ускоряется ли эволюция? Возможно, краткая информация о материалах, относящихся к изучению этих вопросов, будет интересна.

По современным данным, образующие древнейший уровень жизни бактерии (прокариоты) появились 3,5 миллиарда лет назад (усредненная цифра). И только через миллиарды лет после этого стали появляться сложные организмы – животные. Ниже нами приводятся данные, относящиеся (начиная от уровня позвоночных) к направлению эволюции, давшему человека.

Прокариоты – появились 3,7 – 3,1 миллиарда лет назад.

Эукариоты – 1,7 – 1,5 миллиарда лет (есть мнение, что почти одновременно с прокариотами).

Животные появились приблизительно 1 миллиард лет назад.

Позвоночные – приблизительно 500 миллионов лет.

Человек – приблизительно 4 миллиона лет.

Человек разумный – приблизительно 150 тысяч лет назад.

Эта последовательность появления более сложных групп (главным образом, морфо-эволюционных уровней) дает представление о темпах эволюции только в одном из ее направлений (позвоночные – человек). Для выяснения картины в целом нужно изучение других крупных направлений эволюции.

Мы видим из приведенных выше цифр, что эволюция ускоряется. Особенно резко – после появления человека. Между временем его появления и появлением вида *Homo sapiens* прошло всего около 3 миллионов 850 тысяч лет. Сравните эти цифры с сотнями миллионов и миллиардами лет эволюции предшествующих групп (уровней развития)... Эволюция *Homo sapiens* выражается довольно своеобразно, поскольку эволюционирует практически только головной мозг – повышаются его интеллектуальные возможности. В развитии мозга, по-видимому, было несколько «рывков». Один из них ярко дает о себе знать на протяжении XX-XXI веков. То есть, имея в виду приведенный пример, можно сказать, что всеохватность универсального дерева (рис. 56) сама по себе привлекает внимание к проблемам, изучение которых включает всю историю жизни. Исследование таких проблем возможно макроморфологическими методами.

Однако мы отклонились от вопросов, связанных с молекулярной филогенетикой. Вернемся к ней.

Методы молекулярных исследований, судя по появляющимся сообщениям, дают важные практические результаты и очень перспективны. Это проявляется разносторонне. Например, в медицине, где в будущем становится возможным исправление генетических ошибок. Уже сейчас упростились решение вопросов о родстве на современных материалах. Вместе с тем, едва ли можно отрицать объективные ограничения в использовании молекулярных методов в изучении истории жизни, длящейся на Земле миллионы и миллиарды лет.

Исследования генов, насколько это известно автору, в настоящее время не выходят за пределы 40 тысяч лет. (Расшифровка генома неандертальца. Институт Макса Планка).

Традиционные (морфологические) и молекулярные (биохимические) реконструкции развития жизни строятся на очень разных основаниях. Может быть, иногда они могут давать сходные результаты. Но они не могут друг друга подменять или заменять.

На этом закончим обзор направлений в современных филогенетических исследованиях. Хотя мы получили о них лишь краткие сведения, текст в целом оказался довольно концентрированным. Возможно, некоторые из читателей впервые узнали о филогенетике, ее терминах и о трудностях, сопровождающих реконструирование родственных связей...

Получив необходимую вводную информацию, мы переходим к основной задаче этой главы – попробуем помочь акуле все-таки найти ее предков.

ГДЕ ИСКАТЬ ПРЕДКОВ АКУЛ?..

или

О РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ БЕСЧЕЛЮСТНЫМИ, ЧЕЛЮСТНОРОТЫМИ И КРУГЛОРОТЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ

Где же искать предков акул?

Мы в начале сложного и очень интересного пути. Проделав его, надеюсь, мы выясним – с какими древними бесчелюстными связана ветвь челюстноротых позвоночных, включающая акул.

Но прежде вспомним, из каких самых крупных подразделений состоят позвоночные. Посмотрим на рисунок 57. Хотя он и немного шуточный, но вполне четко отражает **три основные составляющие позвоночных животных. Это – бесчелюстные, круглоротые и челюстноротые.** Обычно, систематики называют эти подразделения «ветвями». Что касается круглоротых и челюстноротых, с таким определением ранга, по видимому, надо согласиться. Бесчелюстные представляют собой, скорее, морфо-эволюционный уровень. Поэтому дальше в тексте, чтобы его не усложнять, будем иногда называть бесчелюстных, круглоротых



Рис. 57. Схема соотношения бесчелюстных, круглоротых и челюстноротых в эволюции позвоночных (Новицкая, 2006).
 Бесчелюстные: слева – остеоострак, справа – гетерострак. Круглоротые: слева – миксины, справа – миноги. Челюстноротые: Amphibia – земноводные, Aves – птицы, Mammalia – млекопитающие, Pisces – Рыбы, Reptilia – пресмыкающиеся. Все фигуры имеют только иллюстративное значение

и челюстноротых группами. Этот термин нейтрален в таксономическом отношении.

Бесчелюстные, как видно на рисунке 57, образуют нижний «этаж» в развитии позвоночных. Это самый древний, известный на сегодня, уровень строения позвоночных животных. К бесчелюстным уходят две ветви позвоночных: круглоротые и челюстноротые. Обе ветви прослеживаются по палеонтологическим находкам от палеозоя до современности.

Круглоротые показаны на рисунке двумя линиями (рис. 57). Из них левая обозначает миксин, правая — миног. Обе группы очень небольшие. Ископаемые круглоротые (миноги) вполне похожи на современных. Они найдены в отложениях среднего-верхнего палеозоя, в девоне и карбоне.

Недавняя находка миноги сделана в отложениях верхнего девона (фамена) Южной Африки (по данным из Gess, Coates, Rubidge, 2006). Эта минога Прискомизон (*Priscomyzon*) имеет крупную круглую ротовую воронку (диск). Воронка более крупная относительно длины тела, чем у современных миног. Зубы расположены по кругу воронки. Сохранились следы жаберной корзинки. Тело удлиненное. Т.е. у девонской миноги выражены характерные признаки современных миног.

Обе группы круглоротых благополучно существуют в наше время в морях и реках (миноги) или в морях (миксины).

Челюстноротые образуют в современной фауне (за вычетом круглоротых) все оставшееся огромное разнообразие позвоночных. На рисунке 57 видно, что они включают рыб (*pisces*), земноводных (*amphibia*), пресмыкающихся (*reptilia*), птиц (*aves*) и млекопитающих (*mammalia*), в том числе человека. В состав челюстноротых входят высшие формы жизни на нашей планете, обладающие высокоразвитым интеллектом.

Итак, коротко обозначены главные составляющие позвоночных животных. Из них о бесчелюстных мы говорили и будем продолжать говорить в этой книге. Но сейчас нас особенно интересуют ветви круглоротых и челюстноротых животных.

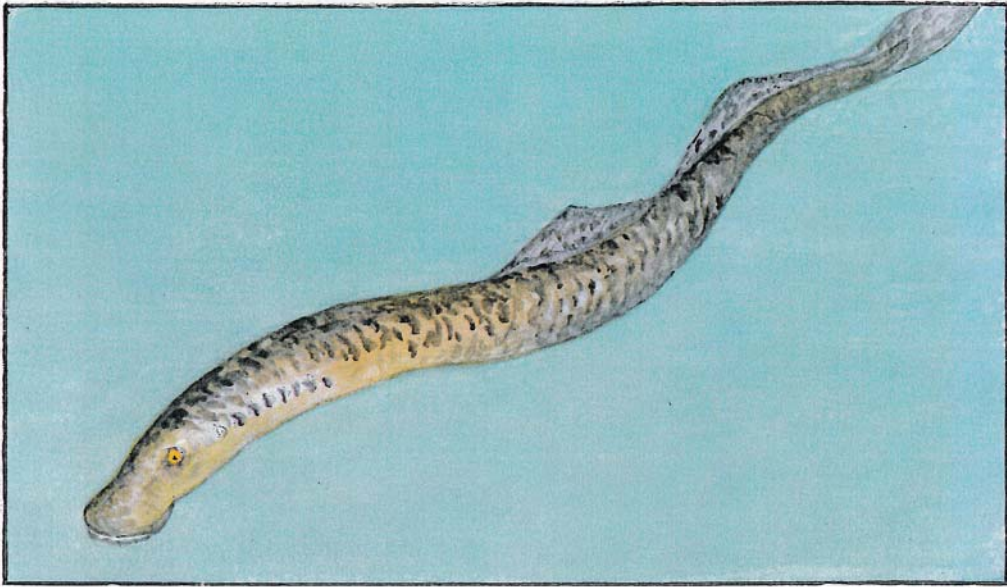
Узнаем о них подробнее.

Круглоротые — очень своеобразная, можно даже сказать, малоприятная группа. Поясню почему. **Среди позвоночных животных круглоротые представляют редчайший случай паразитизма.** Немного дальше мы увидим, как он проявляется.

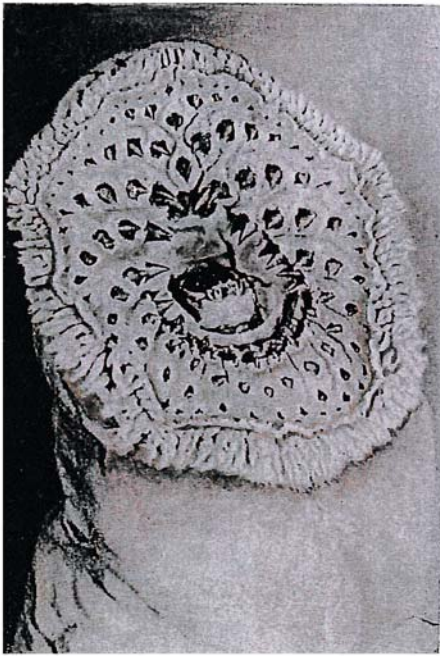
Круглоротые имеют червеобразную форму тела, полностью лишены наружного скелета и парных плавников (рис. 58, фиг. А; рис 59, фиг. А). Сразу напомним, что у **круглоротых есть назогипофизный комплекс: носовой мешок соединен с гипофизом, есть назогипофизное отверстие (рис. 41).**

Современные миноги (рис. 58, фиг. А) обитают в реках, морях и могут быть проходными — живущими и в морях, и в пресных водах. Длина морских миног (Петромизон, *Petromyzon*) достигает 90 см. Длина речных миног, например, европейской речной (Лампетра, *Lampetra*), всего 40-50 см, а европейской ручьевой — 10-16 см.

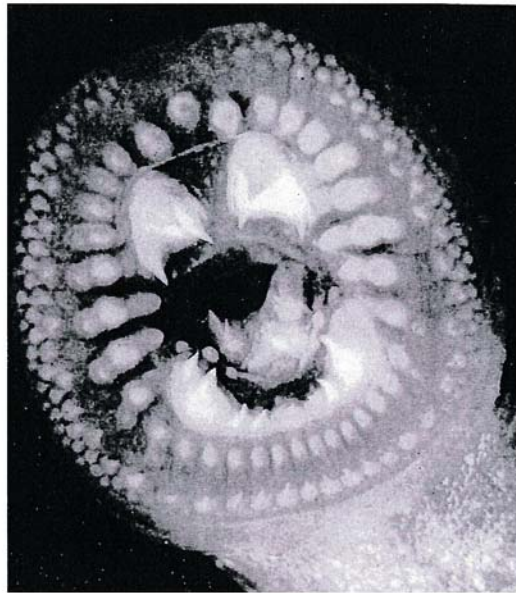
Личинки миног, называемые пескоройками, отличаются от взрослых особей внешним видом. У личинок глаза затянуты кожей, жаберные



A



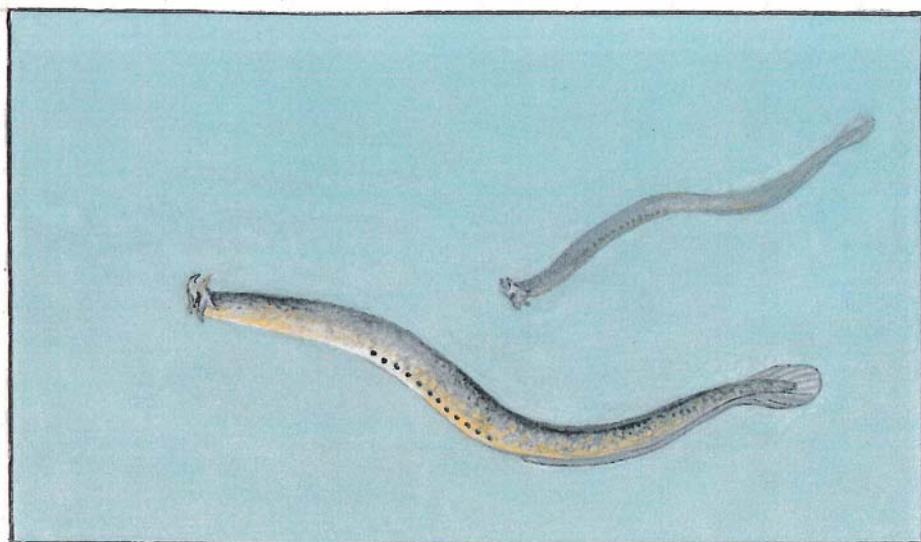
Б



В

Рис. 58. Современная взрослая морская минога. На нерест входит в реки, поднимаясь против течения.

А—общий вид, Б, В — ротовые воронки (присоски). (А — рисунок Л.И. Новицкой, Б — Франк, 1982; В — Potter, Strahan, 1968)



A



Б



В

Рис. 59. Современные взрослые миксины. Ротовой аппарат у личинки и взрослой миноги.

А – Миксины в поисках добычи. Б – голова личинки миноги (пескоройки) снизу: ротовое отверстие имеет подковообразную форму, ограничено верхней и нижней губой. В – ротовое отверстие (воронка) взрослой миноги. (А – рисунок автора книги, Б, В – Франк, 1982)

отверстия помещаются в щели. У пескороек и у взрослых форм совсем разное строение рта. На личиночной стадии он имеет подковообразную форму (рис. 59, фиг. Б). Резко различен образ жизни личинок и взрослых миног. Личинки в основном держатся у дна. Они питаются растительными остатками (детритом) и мелкими организмами в донных осадках и в воде, а также отфильтровывают микроорганизмы. У 4-летних личинок происходит метаморфоз (превращение), в результате чего резко меняется строение ротового аппарата и кардинально меняется образ жизни. Рот из подковообразного превращается в воронку, покрытую роговыми зубами (рис. 58, фиг. Б, В; рис. 59, сравните фиг. Б и В).

С помощью ротовой воронки взрослая минога присасывается к жертве (рыбе) (рис. 60, фиг. А). Используя зубы ротовой воронки, миноги повреждают кожные покровы и питаются кровью. С помощью поршнеобразных движений языка (специализированного органа, также несущего зубы) миноги могут разрывать мускульные ткани. Если рыба погибает, то минога присасывается к другой.

Как многие наверно знают, миног употребляют в пищу. Морских миног обычно жарят. Они считаются деликатесом.

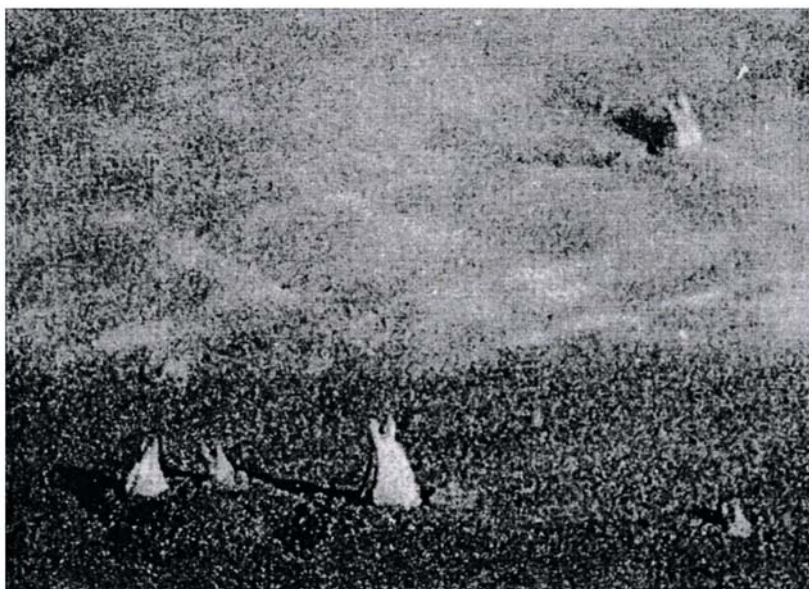
Современные миксины (рис. 59, фиг. А). О них мы уже довольно много узнали в главе о внутреннем строении бесчелюстных (рис. 42, фиг. Б; 49). У миксин нет метаморфоза. В отличие от миног, прикрепляющихся к рыбе снаружи, миксины проникают внутрь. Насколько известно, миксины – единственная среди позвоночных животных группа эндопаразитов. Проникнуть внутрь тела рыбы миксинам удается, используя язык. У миксин он действует не как поршень (что свойственно миногам), а совершает буравящие движения. Проникнув в тело рыбы, миксина выгрызает ее внутренности, оставляя иногда только скелет и кожу. Нередко в рыбу, в зависимости от ее размеров, проникает несколько (возможно, несколько десятков) миксин. Миксины часто охотятся группами или стаями. Это ночные охотники. Найти жертву помогает, главным образом, орган обоняния, хорошо улавливающий запахи. Миксины могут питаться и мертвой рыбой. Они – слепые животные: глаза не развиты, закрыты слоем кожи. В дневное время миксины закапываются в грунт, выставляя наружу только голову (рис. 60, фиг. Б). Особенностью миксин является их способность выделять при раздражении много слизи. Слизь защищает их от пищеварительных соков жертвы, в которую они проникли.

Как это ни странно, но некоторых миксин (парамиксин, пиявкоротых миксин Бургера) тоже едят (Япония, Корея). Их очень тщательно очищают от слизи и затем варят или жарят, или коптят.

Некоторые систематики считают круглоротых (миног и миксин) бесчелюстными. К бесчелюстным они были отнесены еще в конце XIX века (Cope, 1889). Но с этим согласны не все. Строение круглоротых (Cyclostomata), приспособленных к паразитизму и чрезвычайно высоко специализированных в этом направлении, дает все основания выделять их как группу позвоночных, отдельную от бесчелюстных (Agnatha) и от челюстноротых (Gnathostomata).



А



Б

Рис. 60. Современные круглоротые: миноги и миксины. А – минога, присосавшаяся к треске (рисунок Новицкой). Б – миксины. На дне видны головы миксин, зарывшихся в грунт (Strahan, 1963)

Челюстноротые. Теперь перейдем к челюстноротым – самой мощной ветви позвоночных (рис. 57).

Объем ветви челюстноротых, включающей надкласс и классы очень разных животных, чрезвычайно велик. Он несопоставим с составом круглоротых (рис. 57). Учитывая это, мы не будем говорить здесь о морфологических характеристиках и особенностях челюстноротых в целом. Замечу лишь, что в отличие от круглоротых, **челюстноротые не имеют назогипофизного комплекса: их носовые мешки не соединены с гипофизом, нет назогипофизного отверстия.** В книге уже отмечалось, что надо обратить особое внимание на присутствие или отсутствие назогипофизного комплекса, т.к. эти признаки очень важны для понимания родственных связей позвоночных.

В этой главе мы займемся главным образом рыбами, поскольку материал по рыбам имеет самое непосредственное отношение к изучению вопроса о происхождении челюстноротых.

Вспомним, что внутри ветви челюстноротых позвоночных об основных этапах их эволюции можно судить по освоению ими сред обитания (рис. 7). Прорыв в освоении самой древней – водной среды осуществился в результате появления и развития рыб. Этот этап эволюции объясняется исследователями очень противоречиво. Глубокие разногласия среди филогенетиков вызывает ответ на вопрос – с какой группой бесчелюстных связывать становление рыб, т.е. начало эволюции челюстноротых позвоночных?

Но вопрос не только в этом. Так же важно выяснить – среди каких челюстноротых (среди каких рыб, а их очень много!) надо искать группу наиболее близкую к бесчелюстным? Что это значит – группа рыб, наиболее близкая к бесчелюстным? Как определить степень такой близости? Для этого существует один путь: надо выяснить – какие группы древних рыб имели в своем строении признаки, свойственные также бесчелюстным. Затем, основываясь на анализе этих признаков, можно определить нужную нам группу.

Итак, начинаем искать группу рыб близкую к бесчелюстным. Ее надо искать среди самых древних рыб. Среди них архаичными (имеющими немало примитивных признаков) являются плакодермы (Placodermi – пластинокожие), акулловые (Elasmobranchii – пластиножаберные) и акантоды (Acanthodei – имеющие шипы).

Плакодермы известны, начиная с силура. Самые древние найденные виды появились приблизительно 420 миллионов лет назад. Группа существовала около 60 миллионов лет, исчезла в конце девона. Голова и передняя часть туловища плакодерм были покрыты костными пластинками (рис. 61). Они составляли головной и туловищный панцирь. Поэтому плакодерм часто называют панцирными рыбами. Перед грудными плавниками у многих имелся более или менее длинный выступ (спинале, spinale) (рис. 61, фиг. В). Уже сам внешний вид этих рыб говорит об их древности и примитивности.

Однако плакодермы напоминают бесчелюстных очень немногими чертами строения. Плакодермы сходны с некоторыми группами бесчелюстных

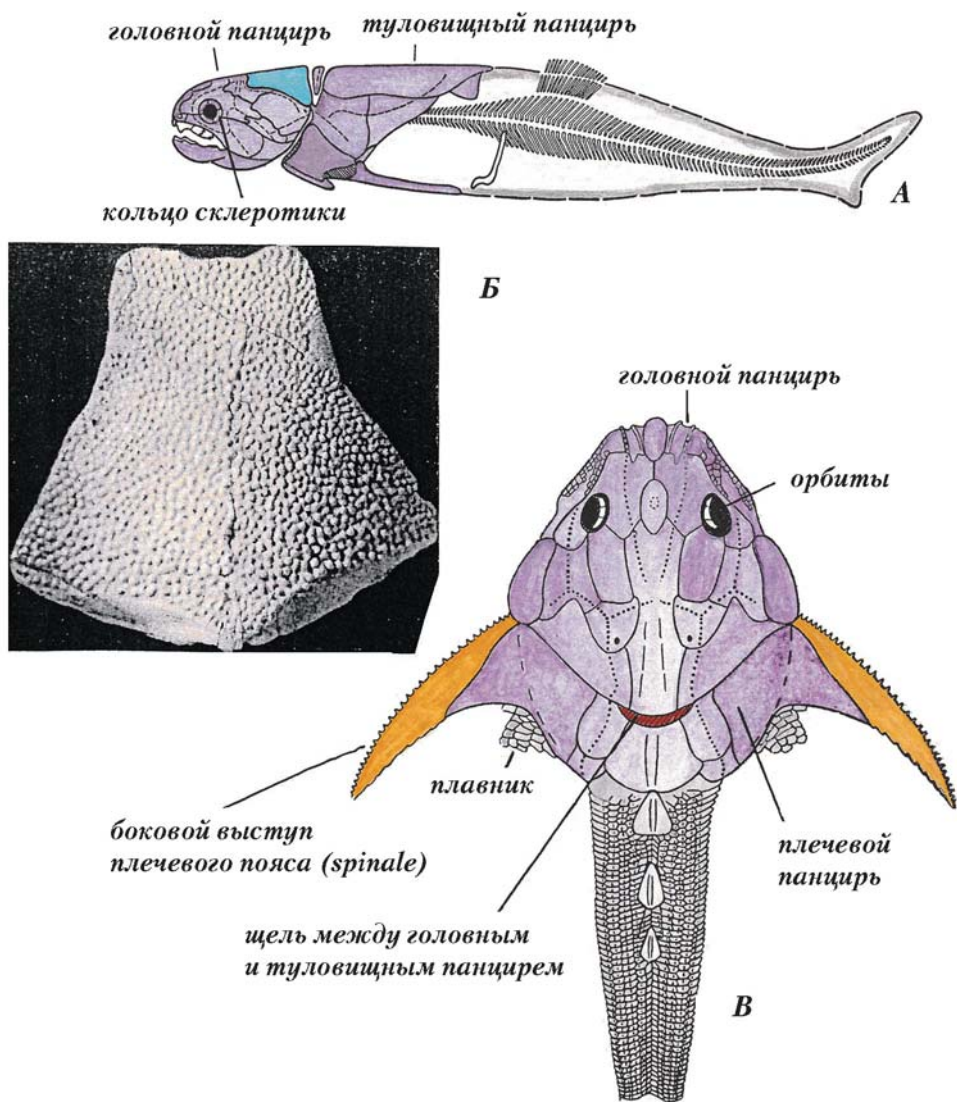


Рис. 61. Древние челюстноротые рыбы – плакодермы (*Placodermi*).
 А – схематическая реконструкция Плуордостеуса (*Plourdosteus*) (Обручева, 1959). Полная длина рыбы около 60 см. Верхний девон Ленинградской области.
 Б – затылочная кость (*nuchale*) той же рыбы (на фиг. А выделена голубым). В – Лунаспис (*Lunaspis*) – реконструкция сверху (Gross, 1961). Полная длина рыбы около 30 см. Нижний девон Рейнской области, Германия

(гетеростраков) системой сенсорных каналов, состоявшей из продольных, поперечных и V-образных линий. Во внутреннем строении сходство проявляется в присутствии ольфакторных (обонятельных) трактов у артродир (плакодермы), например у макропеталихтиид, и у двуноздревых бесчелюстных (гетеростраков).

Подробный сравнительный анализ плакодерм и бесчелюстных сделан в книге «Морфология древних бесчелюстных» (Новицкая, 1983: глава V о проблеме связей бесчелюстных и челюстноротых позвоночных).

Время появления акуловых остается неясным. В справочниках оно обычно датируется средним девоном (приблизительно 387 миллионов лет назад), но может быть более древним. Не исключено, что среди разрозненных чешуй силурийского возраста могут оказаться и чешуи, принадлежавшие акулам. Акуловые населяют моря и в наше время. Наверно, все видели фильмы со съемками акул или об акулах... Вспомним хотя бы «Челюсти» – очень сильный фильм С. Спилберга о том, что человек не должен с самоуверенной неосторожностью проникать (тем более, вторгаться) в чужую среду обитания! Это может плохо кончиться. Хотя в «Челюстях» снималась не живая акула, а робот, получилось правдиво.

Чтобы представить себе челюсти акул, посмотрим на фотографии (рис. 62). Впечатляют и зубы ископаемых акул (рис. 62, 63). Акулы – идеальные быстрые морские охотники. Особенно часто они встречаются в тропических водах. Внешне и по размерам современные акулы очень разнообразны (рис. 64).

Именно акулы обладают многими очень существенными признаками сходства с бесчелюстными. В число сходных признаков входят:

- отсутствие жаберной крышки,
- наличие жаберных мешков,
- большое количество жаберных отверстий (у акул – до семи, у других рыб их обычно пять),
- наличие простых зубовидных (плакоидных) чешуй (среди бесчелюстных этот признак характерен для части телодонтов),
- строение переднего отдела мозга, дифференцированного на обонятельные доли, тракты и луковицы (среди бесчелюстных этот признак характерен для гетеростраков),
- строение черепа (эндокrania), образующего единую хрящевую коробку,
- система сенсорных каналов у эмбрионов и взрослых акул, как мы уже знаем из главы об экзоскелете, сходна с системой каналов у бесчелюстных (гетеростраков) (рис. 26).

Такой набор признаков строения, характерных для бесчелюстных, известен среди рыб только у акуловых.

Помимо плакодерм и ископаемых акул, к древним, архаичным, группам рыб относятся акантоды (от греч. acantha – колючка, шип). Обычно их выделяют в отдельный класс Acanthodei. Эти рыбы известны с конца силура, вымирают в начале перми. Таким образом, время их существования приходится на две последние трети палеозоя. Внешний

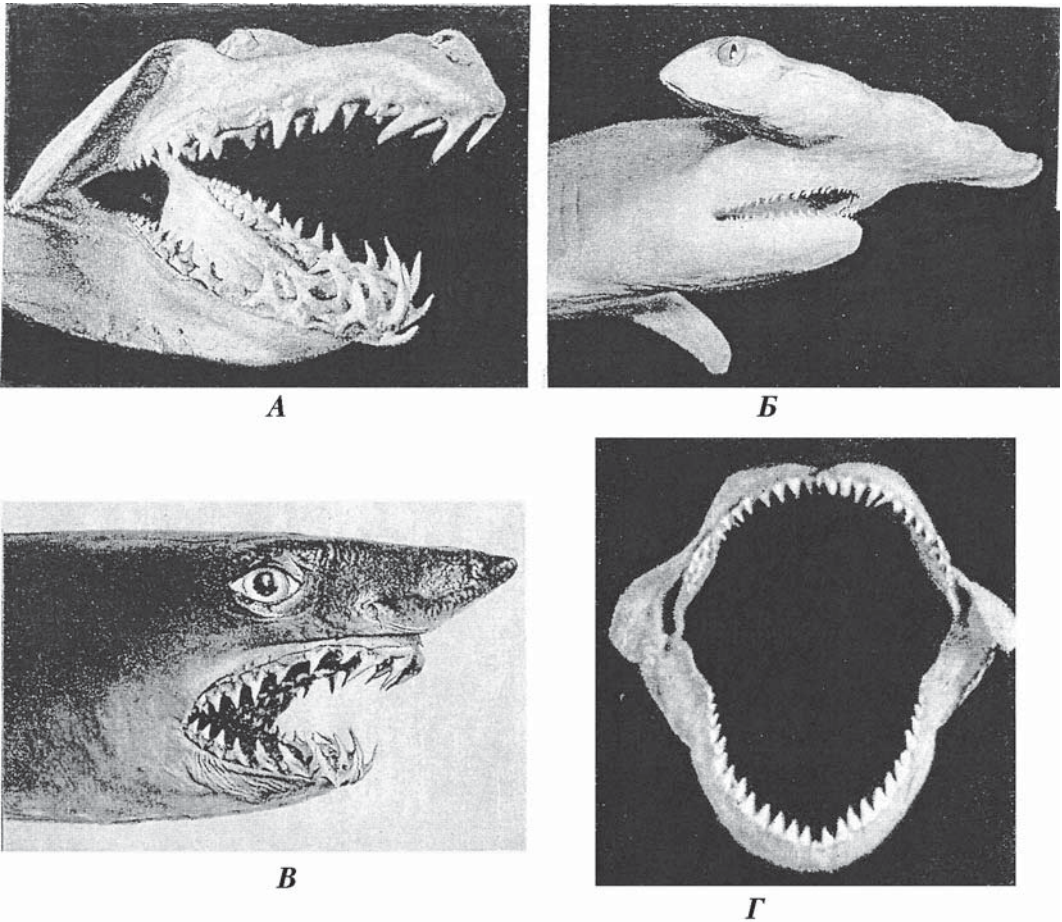


Рис. 62. Зубы на челюстях современных акул.

А – *Негеприон* (*Negaprion brevirostris*) из семейства кархаринид (*Carcharinidae*). **Б** – акула-молот (Сфирна, *Sphyrna tokarran*) встречается вблизи берегов Кубы, иногда нападает на людей. **В** – *Изурус* (*Isurus oxyrinchus*), в длину достигает 4-х метров. **Г** – *Кархародон* (*Carcharodon carcharias*), общая длина до 13 м, длина зубов до 3 см, акула-людоед (Франк: *Иллюстрированная энциклопедия рыб*, 1982)

вид типичных акантодов показан на реконструкции Таймырского моря (рис. 13, слева).

Одна из ярких особенностей акантодов – строение их жаберной области. У некоторых силурийских и девонских акантодов нижняя часть жаберной полости покрывалась одной крупной мандибулярной (нижнечелюстной) жаберной крышкой. Верхнюю часть полости закрывали несколько небольших жаберных крышек, крепившихся каждая к своей жаберной дуге. Особенность акантодов не только в сложном строении жаберной области, но и в том, что основная жаберная крышка крепилась

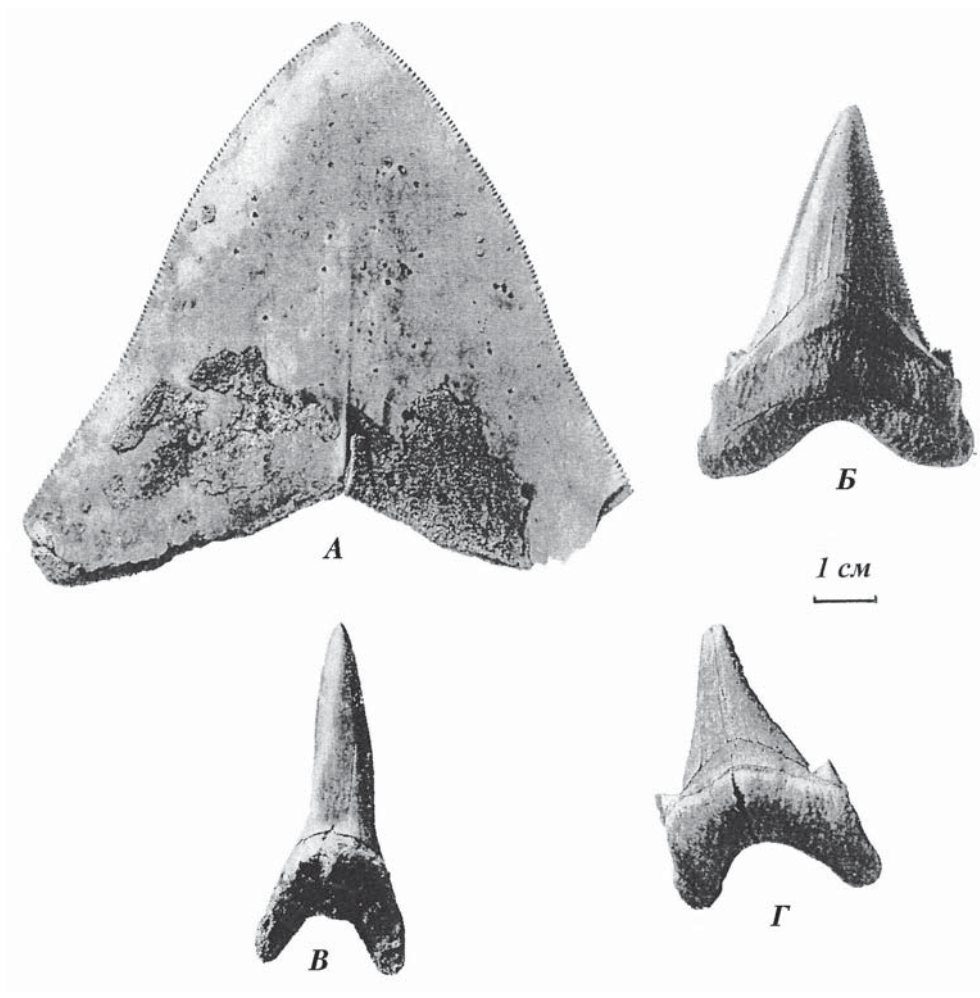


Рис. 63. Зубы акул. Палеонтологический материал.

А – Мегаселакхус (Megaselachus megalodon). Миоцен, дно Тихого океана. Б – Отодус (Otodus turgidus). Оligоцен, Мангышлак. В – Стриатоламия (Striatolamia rossica). Оligоцен, Мангышлак. Г – Отодус (Otodus obliquus), Эоцен, Приаралье (Гликман, 1964: Основы палеонтологии, т. Бесчелюстные, рыбы)

к нижнечелюстной дуге. У других рыб жаберная крышка крепится к следующей за ней гиоидной дуге. У части акантодов жаберная полость была покрыта одной жаберной крышкой.

Надо подчеркнуть, что самим присутствием жаберной крышки (крышек) акантоды, как и плакодермы, существенно отличаются от бесчелюстных.

Привлекающей внимание особенностью акантодов, о которой нельзя не сказать еще раз, являются их шипы. Перепонки непарных и парных

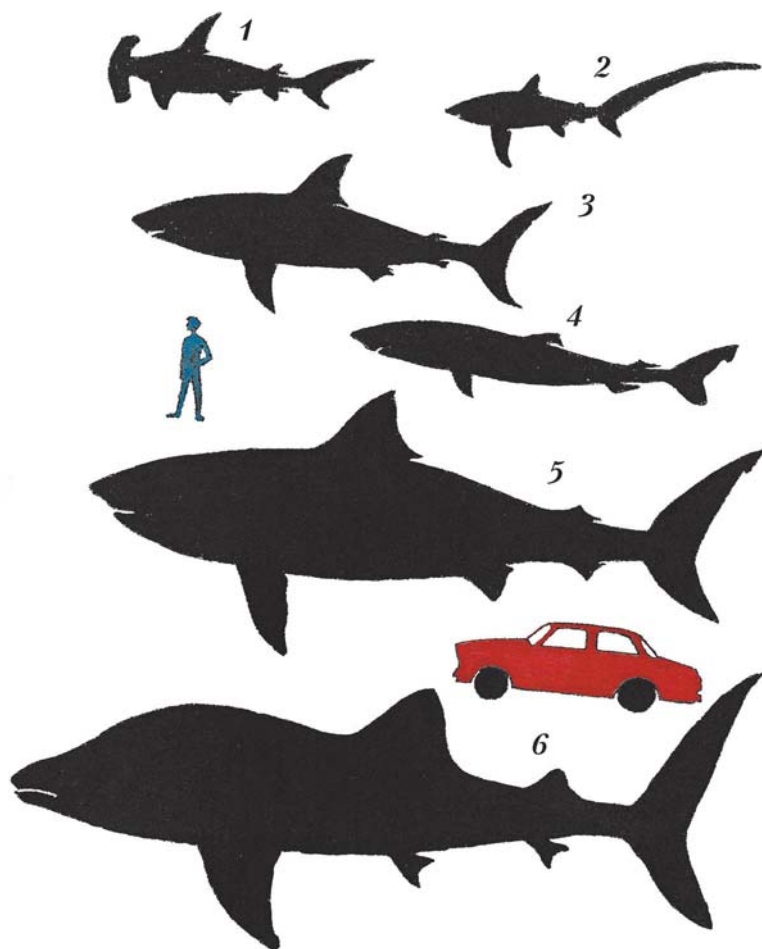


Рис. 64. Сравнительные размеры современных акул (Парин, 1983: хрящевые рыбы. «Жизнь животных», т. 4).

1 – акула-молот (до 4,5–6 м), 2 – акула-лисица (до 6 м), 3 – акула-людоед (до 8 м), 4 – полярная акула (до 6,5 м), 5 – гигантская акула (до 15 м), 6 – китовая акула (до 20 м). Рост человека – 1,85 м, длина автомобиля – 4,8 м

плавников (кроме хвостового) крепились к шипам, иногда довольно мощным. Они состояли из остеодентина (разновидности дентина). Кроме того, у древних форм на брюхе, между грудными и брюшными плавниками имелось несколько пар шипов – до пяти пар.

Действительно, это были очень колючие, шипастые рыбы.

Некоторыми признаками строения акантоды сходны с акуловыми, с плакодермами и даже с лучеперыми (актиноптеригиями). Как раз сходство с лучеперыми делает акантодов особенно важной группой для выяснения вопроса о происхождении основной массы современных рыб. Но

это же сходство с продвинутыми рыбами (лучеперыми) удаляет акантодов от бесчелюстных, представляющих архаичный уровень в эволюции позвоночных. Таким образом, акантодов можно оценить как группу рыб, мало подходящую для сравнения (и сближения) с бесчелюстными.

Дальше, сравнивая рыб с бесчелюстными, мы будем обращаться, главным образом, к акуловым. Сейчас замечу лишь, что акуловые имеют явные преимущества перед плакодермами. Одно из них в том, что, являясь современной группой, акулы дают значительно больше возможностей для сравнения. Например, на материале по акулам можно получить самые подробные данные не только об их внутреннем строении (что уже очень ценно), но и об онтогенезе – об их индивидуальном развитии. К онтогенезу мы вернемся немного дальше, в этой же главе.

Таким образом, вывод ясен: из рыб в качестве основного материала для сравнения с бесчелюстными мы выбираем акуловых.

Среди бесчелюстных нам также надо выбрать группу, с которой сравнивать древних челюстноротых. Прежде всего, эта группа бесчелюстных должна быть хорошо изученной. Нужны данные о ее внешнем и, особенно, о внутреннем строении. Такими хорошо изученными группами являются гетеростраки и остеостраки. В этом мы могли убедиться, читая главы о наружном скелете (экзоскелете) и внутреннем строении бесчелюстных.

Здесь необходимо дать краткую справку.

Проблема происхождения челюстноротых позвоночных (*Gnathostomata*), которой посвящена эта глава, в сущности, является важнейшей в филогенетике. Это надо признать без натяжек. Значение проблемы определяется тем, что к челюстноротым относится человек, представляющий единственный на Земле биологический вид живых существ, приобретший в эволюции высокоорганизованный головной мозг и высокоразвитый интеллект. Хотя особое развитие интеллекта реализуется индивидуально, оно, безусловно, выделяет человечество (в целом) в биосфере, проявляясь, например, в уже упоминавшемся изучении космического пространства. Из впечатляющих достижений, получивших глобальное распространение, можно отметить создание интернета.

Исследования палеонтологами ряда стран проблемы происхождения челюстноротых начались в 70-80-х годах XX века, после опубликования данных о важных признаках сходства в строении палеозойских бесчелюстных (гетеростраков) и современных челюстноротых – акул (Новицкая, 1974, Novitskaya, 1975). Результаты исследований, связанных с поисками группы бесчелюстных, ближайшей к челюстноротым позвоночным, опубликованы во многих изданиях (Novitskaya, 1981; Janvier, 1981; Новицкая, 1983; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986; Forey, Janvier, 1993; Novitskaya, 1993; Donoghue, Smith, 2001; Новицкая, 2002, 2004; и др.).

На протяжении последовавших затем десятилетий и в настоящее время челюстноротых сближают с гетеростраками и телодонтами – с диплоринной частью бесчелюстных (*Diplorhina* – двуноздревые). Но во многих кладограммах челюстноротых сближают с остеостраками. Это – моноринные бесчелюстные (*Monorhina* – одноноздревые).

На каких признаках основаны сближения челюстноротых с такими разными группами бесчелюстных, как гетеростраки и остеостраки?

Попробуем оценить сходные признаки в строении бесчелюстных и челюстноротых, как показатели родства. Попытаемся определить — является ли сходство таких признаков результатом преемственности основ строения в продолжительной эволюции групп или оно (сходство) недостаточно для сближения. Нам придется оценить филогенетический вес и степень адаптивности выбранных сходных признаков.

Начнем с варианта, в котором челюстноротые сближаются в качестве сестринской группы с остеостраками.

Остеостраки — сестринская группа для челюстноротых?

Гипотеза миоптеригий, частью которой является сближение этих групп, разработана французским палеонтологом Ф. Жанвье (P. Janvier), известным своими работами по остеостракам. Аргументы в пользу близости остеостраков и челюстноротых даны в его статье (Janvier, 1981). Позднее эта идея была принята частью палеонтологов и нашла отражение во многих кладограммах.

Посмотрим на кладограмму (схему родственных связей) краниат — черепных позвоночных (рис. 65). На ней остеостраки (Ost. — на кладограмме) подчеркнуты красным. Слева от остеостраков помещены (в составе миоптеригий — Муорт.) анаспиды (Anas.), два ископаемых вида (E.a., J.k.), относимых к бесчелюстным, и миноги (Petr.). Анаспиды — небольшая группа бесчелюстных, имеющая назогипофизный комплекс. У миног он также есть. Справа от остеостраков помещено объединение челюстноротых (на схеме — Gnath., подчеркнуто красным). На кладограмме (рис. 65) в него включены акантоды (Acant.), хрящевые рыбы (Chon.), плакодермы (Plac.) и костные рыбы (Osteich.).

Сближение челюстноротых (на схеме — Gnath.) с остеостраками (Ost.) основано на нескольких (семи) признаках. Они расцениваются автором гипотезы как синапоморфные, т.е. специализированные, свойственные только сближаемым группам. Из выделенных признаков 3 относятся к плавникам, остальные — к скелету.

Какова их значимость, как показателей родства? В гипотезе миоптеригий выделены следующие признаки, относящиеся к плавникам и разделяемые (по Жанвье) остеостраками и челюстноротыми, имеющиеся у тех и других:

- эпицеркный хвостовой плавник (ось тела заходит в верхнюю лопасть плавника);
- два спинных (дорсальных) плавника;
- концентрированные грудные плавники.

Эпицеркный хвостовой плавник. Прежде всего, вспомним, что плавники — это органы движения в воде. Плавники, включая хвостовые,

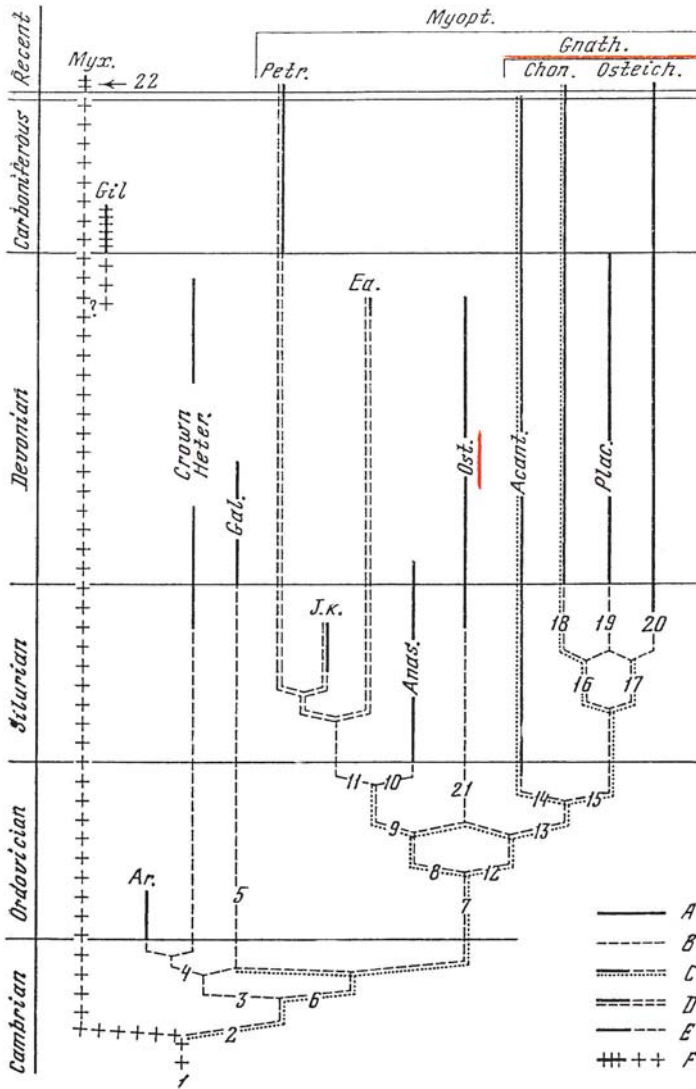


Рис. 65. Филогения краниат (черепных позвоночных). Кладограмма. По Ф. Жанвье (Janvier, 1981). А – стратиграфическое распространение, В – нет ископаемых остатков, С – формы с экзоскелетом (наружным скелетом), D – формы с вторично редуцированным (сокращенным) или отсутствующим экзоскелетом, F – формы первично лишённые (не имевшие) – минерализованного экзоскелета. (E – в статье Жанвье не поясняется).

Acant. – акантоды, Anas. – анаспиды (бесчелюстные, бесчел.), Ar. – араукаспиды (бесчел.), Chon. – хрящевые рыбы, E.a. – проблематичн. бесчел., Gal. – галеаспиды (бесчел.), Gil. – ископаемая миксина (?), Gnath. – челюстноротые, подчеркнуты красным, Crown Heter. – гетеростраки (бесчел.), J.k. – проблематичн. бесчел., Myopt. – миоптеригии, Мух. – миксины, Ost. – остеостраки (бесчел.), подчеркнуты красным, Osteich. – костные рыбы, Petr. – миноги, Plac. – плакодермы. В подписи к рисунку мной указана принадлежность к бесчелюстным.

могут иметь разную форму. Она заметно варьирует внутри бесчелюстных. Например, гетеростраки имеют усеченные хвостовые плавники (рис. 17, 19) и гипоцеркные — ось тела заходит в нижнюю лопасть плавника. Типы хвостовых плавников, обычных для гетеростраков, показаны на рисунке 93. У телодонтов и анаспид также известны гипоцеркные плавники (рис. 27, 103). Фуркакауидам свойственны вилкообразные плавники (рис. 30), обнаруженные и у гетеростраков — иррегуляреаспид. Для остеоостраков характерны эпицеркные хвостовые плавники — ось тела идет вверх (рис. 31, рис. 101, фиг. А). Как интересный факт, можно отметить возникновение настоящих гипоцеркных плавников (ось тела отклоняется вниз) в далекой от рыб группе позвоночных, вторично вернувшихся в воду. Это произошло у мезозойских, а именно, юрских ихтиозавров (рептилии, пресмыкающиеся).

Пример с ихтиозаврами показывает, что одни и те же типы хвостового плавника могли появляться и появлялись в эволюции в различных группах позвоночных. В том числе в филогенетически далеких группах (гипоцеркный плавник у бесчелюстных и пресмыкающихся). Поэтому, хотя тип хвостового плавника и является характерным для некоторых крупных групп позвоночных, этот признак нельзя отнести к доказательствам родства.

Что касается остеоостраков, то у этих бесчелюстных хвостовой плавник, в строгом смысле, *аутапоморфен* — имеет признаки, известные только в этой группе животных. Действительно, в основании хвостового плавника остеоостраков есть парные лопасти, отсутствующие у других позвоночных. В кладистической филогенетике аутапоморфные признаки не препятствуют сближению групп (Hennig, 1953), но они и не свидетельствуют в пользу сближения.

Второй признак, касающийся плавников: есть два спинных плавника. Два спинных плавника имеют не только остеоостраки и челюстноротые, но и круглоротые (миноги). Таким образом, рассматриваемый признак не является показателем близкого родства остеоостраков и челюстноротых, не является синапоморфным. Это отмечает и автор гипотезы миоптеригий.

Третий признак: присутствие концентрированных грудных плавников у остеоостраков и челюстноротых. На эволюционном уровне бесчелюстных у позвоночных начали формироваться органы, необходимые для корректирования движения в воде. Это были первые варианты образования парных плавников в истории позвоночных животных. Они имели вид колючек (у анаспид), уплощенных выступов (у телодонтов: рис. 27), объемных, удлиненных, покрытых чешуями подвижных образований (у остеоостраков: рис. 31, 32).

Почему грудные плавники остеоостраков не являются признаком их близкого родства с челюстноротыми? Грудные плавники остеоостраков — очень своеобразные мускульные образования, не имевшие внутреннего скелета (Wängsjö, 1952; Janvier, 1977). По известным данным, такое строение грудных плавников свойственно только остеоостракам. Но в таком случае мы опять имеем дело с *аутапоморфным* признаком, нейтральным как показатель родства.

Нам остается рассмотреть еще четыре признака, имеющих и у остеоостраков, и у челюстноротых. Здесь мы сделаем это очень коротко.

Эндолимфатические каналы. У современных рыб они являются остатком первичной связи между органом слуха и внешней средой. У некоторых челюстноротых (хрящевых рыб, плакодерм) и у остеоостраков каналы открывались на наружной поверхности головы. У современных рыб (кроме хрящевых) эндолимфатические каналы заканчиваются слепо, обычно небольшими мешочками (вздутиями). Иногда эти мешочки дают выросты и каналы. Судя по известным данным, эндолимфатические каналы не имеют большого значения для выводов о родстве, во всяком случае на уровне таксонов высокого ранга.

Кольцо склеротики защищает глаза. Способность к защите жизненно важных мягких органов, контактирующих с внешней средой, проявляется рано в эволюции позвоночных. Об этом писал известный биолог – эволюционист А.Н. Северцов (Северцов, 1945). Кольцо склеротики является примером такой защиты. Среди бесчелюстных защитные пластинки около глаз показаны на реконструкциях остеоостраков и телодонтов (Флеболепис, *Phlebolepis elegans*: Marss, 2004).

Образование кольца склеротики у бесчелюстных (остеоостраков) и челюстноротых можно объяснить не как признак их родства. На древних этапах истории позвоночных кольцо склеротики могло быть проявлением общей эволюционной тенденции к защите мягких органов.

Перихондральные окостенения (окостенения хрящевой ткани), как отмечает автор гипотезы миоптеригий, не являются, по всей вероятности, синапоморфией остеоостраков и челюстноротых, поскольку, возможно, они имелись также у галеаспид (бесчелюстные).

Костные клетки ведут себя довольно непостоянно в эволюции позвоночных. Внутри бесчелюстных они отсутствуют у гетероостраков, телодонтов, но имеются у остеоостраков. Среди древних челюстноротых костные клетки отсутствуют у акул, но есть в других группах палеозойских рыб (у плакодерм, акантодов). Как показатель филогенетической близости, присутствие костных клеток не более важно, чем их отсутствие.

Мы закончили обзор признаков, выделенных в качестве общих у челюстноротых и остеоостраков. Дают ли они основание для сближения челюстноротых с остеоостраками? Как оказалось, часть признаков относится к плавникам – органам, способным существенно меняться и быть сходными в неродственных группах. Кроме того, хвостовой и грудные плавники остеоостраков – это аутапоморфные признаки, не влияющие на установление родства. Выяснилось, что некоторые признаки остеоостраков и челюстноротых не синапоморфны. Они есть и в других группах позвоночных (два спинных плавника; возможно, перихондральные окостенения). Часть признаков отражает определенные тенденции в эволюции скелета позвоночных (кольцо склеротики, костные клетки). Значение открывающихся наружу эндолимфатических каналов, как показателя родства, не ясно, но едва ли оно велико.

То есть, рассмотренные признаки не дают оснований для сближения челюстноротых (Gnathostomata) с остеостраками (Osteostraci) в качестве близкородственных (сестринских) групп.

Какова роль гетеростраков в гипотезе миоптеригий? В предыдущей главе «Внутреннее строение бесчелюстных» мы видели, что план строения гетеростраков в основных чертах вполне сходен с планом строения челюстноротых (акул). У гетеростраков и челюстноротых сходно строение обонятельного аппарата, головного мозга, сейсмодатчика системы (рис. 46, 26). Остеостраки всеми этими признаками принципиально отличаются от челюстноротых и сходны совсем не с ними, а с миногами (рис. 41, фиг. Б, В, Г, рис. 35).

Между тем, в гипотезе миоптеригий данные *о внутреннем строении* отсутствуют среди признаков, на которых основываются выводы о родстве.

В тексте гипотезы гетеростраки рассматриваются как сестринская группа для «миоптеригий», хотя на кладограмме это совсем не так ясно (рис. 65). Что же такое «миоптеригии»? Под этим названием объединены, а вернее, искусственно соединены миноги, анаспиды, остеоостраки, челюстноротые (акантоды, хрящевые рыбы, плакодермы, костные рыбы) (рис. 65). Как считает автор гипотезы, общие признаки для миоптеригий таковы: есть настоящие парные плавники и непарные плавники, имеющие мускулы. Замечу, что у миног (на схеме Petr.) парных плавников нет. Само название «миоптеригии» немного вольно можно перевести – мускульноплавниковые (pteron греч. – крыло, конечность, в данном случае – плавник).

С объединением «миоптеригии» нельзя согласиться. Почему? Прежде всего потому, что «миоптеригии» – это конгломерат, составленный из явно неродственных групп. (Конгломерат – соединение разнородных частей). ***Группы, из которых составлены «миоптеригии», фундаментально различны по своей внутренней организации.*** Например, миноги (на схеме Petr.) и хрящевые рыбы (на схеме Chon.) (рис. 65). Важно, что у такого искусственного объединения, каким являются миоптеригии, не может быть сестринской группы.

В этом убеждают и те признаки, которые по мнению автора гипотезы, «разделяются» гетеростраками и миоптеригиями, т.е. имеются у тех и других. К этим признакам в гипотезе отнесены: два вертикальных канала в слуховом аппарате, хорошо развитая система боковой линии (система ориентации) и, возможно, минерализованный кожный скелет (Janvier, 1981).

Что представляют собой эти признаки как критерии (показатели) родства?

Два вертикальных канала в слуховом аппарате свойственны, насколько это известно в настоящее время, морфо-эволюционному уровню бесчелюстных. Присутствие горизонтального канала (в дополнение к вертикальным) у челюстноротых позвоночных является их эволюционным приобретением. Таким образом, строение слухового аппарата (включающего два вертикальных канала у бесчелюстных или два вертикальных и горизонтальный – у челюстноротых) характеризует не столько гетеростраков

и челюстноротых, сколько морфо-эволюционные уровни позвоночных (бесчелюстные, челюстноротые).

Система боковой линии (система ориентации) свойственна первичноводным позвоночным, живущим в воде или сохраняющим обязательную связь с водой: бесчелюстные, рыбы, земноводные. Ее присутствие является, прежде всего, показателем среды обитания (воды). Как показатель родства, строение системы боковой линии (сейсмо-сенсорной системы) может оказаться эффективным лишь в сочетании с анализом фундаментальных признаков строения в сравниваемых группах.

Кожный скелет развивался у очень многих древних позвоночных. Скорее всего — это общая тенденция, свойственная раннему периоду эволюции позвоночных. Что касается «миоптеригий», в состав которых включены миноги (Petr. На рис. 65), то у миног, известных в ископаемом состоянии из отложений верхнего девона — карбона, нет наружного скелета.

Посмотрим на кладограмму (рис. 65). Гетеростраки (на схеме они обозначены Crown Heter.) помещены в левой части схемы. Хотя они не связаны с миксинами (Мух.) непосредственно, близкой линией слева от гетеростраков оказалась как раз линия миксин (рис. 65). Привлекает внимание тот факт, что ближайшей родственной группой для гетеростраков (Crown. Heter.), выбраны арандаспиды (отряд Arandaspida, на схеме Ar.). Этот отряд основан на роде Арандаспис (Arandaspis). Род найден в Австралии в отложениях среднего ордовика и отнесен описавшими его исследователями к гетеростракам. В строении Арандасписа, насколько он известен, нет ничего, что давало бы основания для какого-то его обособления, отделения, от остальных гетеростраков. Но на схеме сделано именно это (рис. 65). И это иногда делается на кладограммах других авторов.

С кладограммой, о которой мы уже много говорили, можно просто не согласиться. Но важно, чтобы причины несогласия были ясны.

Дело в том, что на схеме (рис. 65) очень отчетливо проявилось то, что происходит, если в филогенетических сближениях не принимать во внимание **фундаментальные признаки строения** сближаемых групп. Если эти признаки не учитывать, то возможны **любые «сближения»**. Именно это произошло в обсуждаемой нами кладограмме и происходит во многих других более поздних кладограммах, где челюстноротые сближаются в качестве сестринской группы с остеостраками.

В филогенетике, как науке о родственных связях, опасны не только маловероятные (иногда невероятные) сближения. Не менее опасны разрушающие систему и систематику произвольные подразделения групп, имеющих глубоко сходное строение.

Это можно видеть на примере разделения круглоротых. Круглоротые (цикlostомы, Cyclostomata) — одна из самых морфологически обоснованных групп, выделяемых в системе низших позвоночных. Но на схеме круглоротых просто нет (рис. 65). Миксины (Мух.) и миноги (Petr.), составляющие ветвь круглоротых, помещены в различных частях схемы, т.е. ветвь круглоротых (Cyclostomata) уничтожена, как таксон.

Линия миног (Petr.) расположена довольно далеко от остеостраков (Ost.), что, безусловно, противоречит их глубокому морфологическому сходству. Сейчас особенно интересно посмотреть еще раз на рис. 41, фиг. Г или на рис. 68, фиг. А₂, В₄ и вспомнить Э. Стеншё, считавшего миног прямыми потомками остеостраков (Stensiö, 1964, 1968).

Конечно, говоря о круглоротых, нельзя не отметить, что между миногами и миксинами есть заметные различия в строении и образе жизни. В главе, которую мы читаем, об этом говорилось, коротко, в разделе «Круглоротые». (См. также главу о внутреннем строении). Но очень важно, что известные морфологические различия между миногами и миксинами имеют второстепенное значение на фоне их фундаментальных сходств

– *в главных признаках строения обонятельного аппарата (внешне непарный носовой мешок);*

– *в его связи с гипофизом (аденогипофизом);*

– *в типе онтогенеза, отличающего круглоротых от остальных позвоночных (данные эмбриологов: Gorbman, Tamarin, 1986);*

– *в несвойственной позвоночным приспособленности к паразитизму.*

То есть фундаментальными признаками строения (наличием назогипофизного комплекса), типом онтогенеза и необычным образом жизни миноги и миксины выделяются среди позвоночных, как обособленная ветвь эволюции. К выводу о том, что миноги и миксины – естественная группа, приводит и изучение их ротового аппарата (Mallat, 1996). Ветвь круглоротых прослеживается от середины палеозоя и нормально существует в наше время. Ее ликвидация (как систематической единицы) ведет к серьезным разрушениям в системе низших позвоночных.

* * *

Мы получили представление об основных признаках, на основе которых челюстноротые позвоночные сближаются с остеостраками.

На что хотелось бы обратить внимание читателей? Особенно тех, кто, может быть, заинтересуется бесчелюстными, как материалом для собственных профессиональных исследований. Прежде всего, на возможные последствия произвольного разделения и перемещения таксонов (систематических единиц) высокого ранга. Надо учитывать, что устоявшиеся действующие системы, проверенные временем, как правило, имеют хорошее морфологическое обоснование. Их нельзя разрушать без веской морфологической мотивации.

Конечно, как в любой области науки, новые идеи нужны и в систематике. Но они требуют глубокого анализа групп.

В систематике и в филогенетических сближениях, признаки строения нельзя считать равными. Они не равны. Признаки должны взвешиваться. Это значит: надо определять – являются они фундаментальными или нет, надо выяснять степень их адаптивности. Только так можно понять и сформулировать филогенетическое значение признаков.

На вопрос, вынесенный в заголовок раздела – могут ли остеостраки быть сестринской группой для челюстноротых? – можно ответить толь-

ко — нет. Ответ основан на анализе признаков, предложенных в качестве «разделяемых» названными группами, и на принципиальных различиях во внутренней организации остеостраков и челюстноротых (см. следующий раздел в этой главе).

Сама идея сближения челюстноротых с остеостраками искусственна, поскольку кроме остеостраков, в палеозое существовали крупные группы бесчелюстных, строение которых (прежде всего, внутреннее) близко к строению челюстноротых.

Двуноздревые бесчелюстные (Diplorhina) — ближайшие родственники челюстноротых позвоночных

Теперь проанализируем идею, сформулированную в заголовке этого раздела. Чем она подтверждается?

Чтобы это выяснить, мы применим подход, принципиально отличающийся от использованного в предыдущем разделе.

Наши исследования будут основаны, главным образом, на сравнении внутреннего строения и типов (схем) онтогенеза у бесчелюстных и рыб.

В предыдущих главах, мы видели, что бесчелюстных можно разделить на две части (на два класса) по строению обонятельного аппарата.

У двуноздревых (класс диплорина, Diplorhina) носовые мешки парные, раздельные (не объединены в общий мешок); открываются наружу каждый своей ноздрей; не связаны с гипофизом (рис. 66, фиг. А).

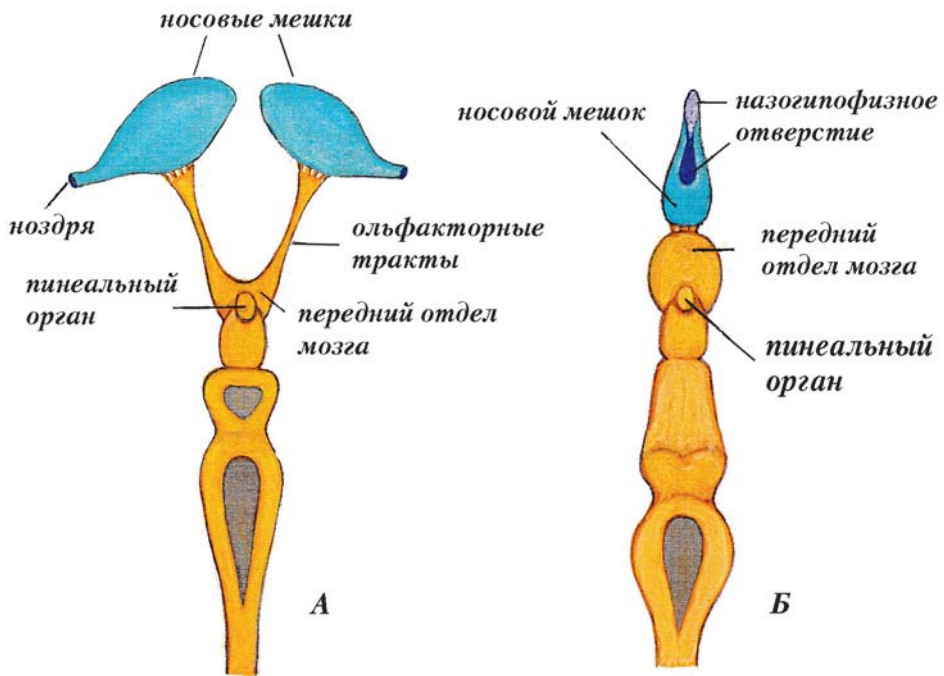
У одноноздревых (класс монорина, Monorhina) носовой мешок внешне непарный; открывается наружу назогипофизным отверстием; связан с гипофизом (рис. 66, фиг. Б).

Чем же эти признаки так важны для изучения родственных отношений позвоночных животных: бесчелюстных, челюстноротых и круглоротых?

На этот очень серьезный (!) вопрос нам предстоит ответить.

Начнем с того, что *все колоссальное разнообразие современных позвоночных* (от червеобразных круглоротых длиной 12–15 см до огромных синих китов, достигающих 30–33 м, от крошечных, карликовых землероек, имеющих 3,5 см в длину, до самого высокого в современной фауне почти 6-метрового жирафа) *поддается делению на две группы: на маленькую группу круглоротых (цикlostом, Cyclostomata) и гигантскую по амплитуде морфологического разнообразия группу челюстноротых (гнатостом, Gnathostomata) (рис. 57).*

Среди диагностических признаков, вполне четко отличающих круглоротых от челюстноротых, систематики выделяют строение обонятельного аппарата и его отношение к гипофизу (Франк, 1983 — Круглоротые; Расс, 1983 — Челюстноротые: справочник «Жизнь животных» под ред. акад. В.Е. Соколова, т. 4; Новицкая, 2004 — диагнозы Diplorhina, Monorhina (бесчелюстные), диагноз Gnathostomata (челюстноротые): справочник «Бесчелюстные и древние рыбы» под ред. Л.И. Новицкой и О.Б. Афанасьевой; и др.).



*Рис. 66. Схема двух типов строения органов обоняния (носовых мешков) и их положения относительно переднего отдела головного мозга у бесчелюстных. Вид сверху. А – двуноздревые бесчелюстные (диплорины, *Diplorhina*), Б – одноноздревые бесчелюстные (монорины, *Monorhina*): сверху не виден гипофиз (см. рис. 41, фиг. Б).*

То есть, современные позвоночные делятся на челюстноротых и круглоротых по тем же признакам, которые разделяют бесчелюстных на двуноздревых и одноноздревых (см. выше).

На эти признаки (строение обонятельного аппарата и его отношение к гипофизу), как на морфологический стержень «нанизывается» всё разнообразие других признаков. Они (другие признаки) появляются в эволюции позвоночных, меняются и нередко исчезают.

Образно говоря, такой процесс – схему развития челюстноротых и круглоротых от уровня бесчелюстных – можно представить себе в виде двух очень высоких крутящихся вокруг своей оси стержней или шестов (фундаментальные признаки), на которых вращается множество обручей разного диаметра. Обручи символизируют «другие признаки».

Раскручиваясь вместе со стержнями, обручи двигаются вверх. При этом какие-то из них слетают со стержней, какие-то остаются, но поднимаются на более высокий уровень. В целом, это похоже на аттракцион, который многие видели, хотя бы по телевизору.

Но вернемся к поставленному вопросу – Чем строение обонятельного аппарата и его отношение к гипофизу так важны для реконструирования родственных связей между основными группами позвоночных – бесчелюстных, челюстноротых и круглоротых?

Эти признаки важны тем, что они дают основание для вывода: *на эволюционном уровне палеозойских бесчелюстных уже сформировались фундаментальные признаки челюстноротых и круглоротых позвоночных. Искать ближайших родственников челюстноротых надо среди двуноздревых (диплоринных) бесчелюстных.* К ним относятся хорошо известные гетеростраки (Heterostraci) и телодонты (Thelodonti) (Novitskaya, 1981; Новицкая, 1983, 2002, 2004; Новицкая, Каратают-Талимаа, 1986, Novitskaya, Turner, 1998).

И все же у читателей могут возникнуть сомнения: если современные позвоночные делятся на две ветви – круглоротые, имеющие одну ноздрю, и челюстноротые, имеющие две ноздри, то как быть, например, с китами?

Дело в том, что у китообразных известны как две ноздри, так и одна (подотряд зубатых китов). Получается, что внутри отряда китообразных реализуются состояния, свойственные челюстноротым и круглоротым?! Но не будем спешить. Это совсем неправильный вывод.

Круглоротые сохраняют, в главных признаках, древнее строение, свойственное позвоночным середины палеозоя – бесчелюстным: моноринам (остеостракам). Его характерной чертой является соединение носового мешка с гипофизом.

Китообразные – гораздо более поздняя группа млекопитающих (челюстноротых). Они имели наземных предков, но перешли к жизни в воде около 70 миллионов лет назад. Эта группа приобрела в эволюции совершенно уникальные специализации. Некоторые из них сопряжены с потерями. В том числе, китообразными утрачено обоняние. У них или полностью отсутствуют обонятельные доли мозга и обонятельные нервы (у зубатых китов), или они сохраняются в зачаточном состоянии. Наружные носовые отверстия (одно или два), называемые «дыхало», используются китами только для дыхания. У многих китообразных носовой канал соединен с воздушными мешками и вместе с ними действует как звукопроводящий орган (Томилин, 1989: «Жизнь животных», т. 7). Все это значит, что у китообразных преобразования их обонятельного органа, действительно – исключительная специализация. Конечно, носовое отверстие китообразных («дыхало»), даже в тех случаях, когда оно открывается наружу только одной ноздрей, нельзя приравнивать к назогипофизному отверстию современных круглоротых или некоторых палеозойских бесчелюстных (монорин). В специализации обонятельного органа китов нет ничего общего с назогипофизным комплексом – у китов носовой орган не связан с гипофизом.

Сейчас нам надо разобраться в других фактах (и процессах) очень важных для выводов о родстве бесчелюстных, челюстноротых и круглоротых. Нам предстоит выяснить – наличие или отсутствие связи органа обоняния с гипофизом – что это? Это обычные, рядовые признаки, способные к достаточно свободным изменениям в эволюции? Или эти признаки

свидетельствуют об очень устойчивых (сохраняющихся сотни миллионов лет) глубоких различиях в процессах формирования головы у позвоночных?

Каким образом у взрослых особей появляется или одна «ноздря» общая для носового мешка и гипофиза (назогипофизное отверстие), или парные отверстия – ноздри носовых мешков? Чтобы это выяснить, надо составить себе представление хотя бы о некоторых стадиях зародышевого и индивидуального развития у круглоротых и челюстноротых. В этом нам помогут схемы.

На рисунке 67 показаны стадии зародышевого (эмбрионального) развития современной миноги (слева) и акулы (справа). Носовой мешок (и его плакода – ранняя эмбриональная закладка) на рисунке обозначены – о, ро, выделены голубым цветом. Гипофиз (аденогипофиз) обозначен – буквой а, показан ярким розовым. (В качестве аденогипофиза на современном материале выделяется передняя доля гипофиза).

Посмотрим на развитие миноги (рис. 67, левый ряд).

На ранней стадии развития зародыша (рис. 67, фиг. В₁) гипофизный мешок – карман Ратке (обозначен а) и появляющийся позднее носовой мешок (обозначен о) формируются в общем эктодермальном впячивании. Оно расположено на вентральной (брюшной) стороне головы; выделено сиреневым цветом. То есть, будущий носовой мешок развивается в верхней части зародышевого гипофизного мешка (Gorbman, Tamagin, 1986)*. **Таким образом, начинает формироваться назогипофизный комплекс.**

Уже на самых ранних стадиях эмбрионального развития миноги (рис. 67, фиг. В₁) гипофизный мешок (а, обозначен розовым) и примордиум (зачаток) носового мешка (о, показан голубым) свободно сообщаются между собой и открываются общим непарным назогипофизным отверстием (фиг. В₁ – nho₁). Сразу позади гипофизного (или назогипофизного) мешка образуется зачаточная постгипофизная складка (F₁, показана оранжевым). Эта складка очень важна.

Дальше, по мере развития зародыша миноги (рис. 67, фиг. В₂), постгипофизная складка (F₁) разрастается. Она отодвигает назогипофизный мешок (включающий формирующийся носовой мешок на рисунке – о и гипофиз – а) вперед и вверх. То есть общий назогипофизный карман перемещается к брюшной стороне головы (фиг. В₁) к спинной стороне (фиг. В₂).

Затем, в индивидуальном развитии миноги назогипофизный комплекс продвигается на спинную (дорсальную) сторону головы (рис. 67, фиг. В₃). Назогипофизный комплекс взрослой миноги состоит из сформировавшегося носового мешка (ns) и гипофиза (рис. 67, фиг. В₃). Гипофиз образует вырост (назогипофизную фундулу – nhf). Фундула сообщается с носовым мешком (фиг. В₃).

Так как одновременно с этими процессами развивается мускулатура головы, первичное назогипофизное отверстие (на фиг. В₁ и В₂ – nho₁) оказывается у взрослых миног в основании назогипофизного хода (Janvier, 1975). На поверхности головы этот ход открывается наружу вторичным назогипофизным отверстием (фиг. В₃ – nho₂).

* Библиографические данные можно найти в: Новицкая, 2002, 2004.

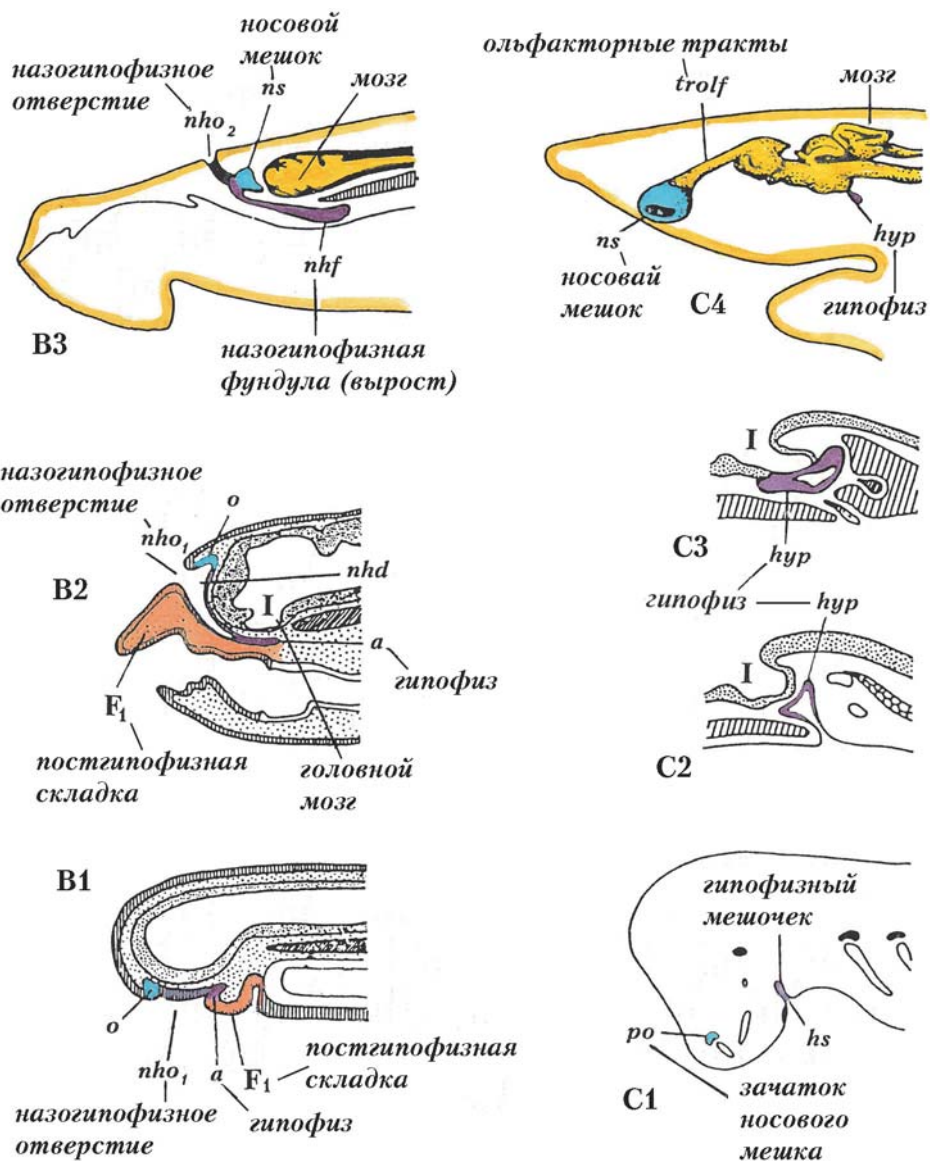


Рис. 67. Последовательные состояния в развитии (онтогенезе) миноги (слева) и акулы (справа). Обозначения фигур как на рис. 69. В₁, В₂ – эмбрионы миноги (из Gorbman, Tamarin, 1986), В₃ – взрослая минога; С₁ – эмбрион акулы (из Bjerring, 1989), С₂, С₃ – изменения гипофиза в онтогенезе акулы (по Devillers, 1958), С₄ – взрослая акула (из Marinelli, Strenger, 1959, упрощено). В₃ – (по Bjerring, 1989, упрощено). а – гипофиз (аденогипофиз), F₁ – постгипофизная складка, I – инфундибулум (выступ на нижней поверхности мозга), nhd – назогилофизный ход; nho₁, nho₂ – первичное и вторичное назогилофизное отверстие, о, ро – зачаток нозового мешка.

Надо отметить, что онтогенез (индивидуальное развитие) миксин, входящих в состав круглоротых, отличается от схемы, свойственной миногам. Так, назогипофизный комплекс миксин открывается наружу не на спинной стороне головы, а на ее конце. Миксины имеют довольно длинную носовую трубку (рис. 42, фиг. Б), соответствующую (гомологичную) назогипофизному ходу миног. В отличие от миног, у миксин есть ход (назофарингеальный), соединяющий носовой мешок с глоткой.

Но в целом, в схеме онтогенеза круглоротых (миног и миксин) развитие аденогипофиза отличает их от остальных позвоночных. К такому выводу приводят исследования эмбриогенеза круглоротых (Sholdice, McMillan, 1985; Gorban, Tamarin, 1986).

На сложное и очень своеобразное развитие головы миног совсем не похоже развитие головы у акул (челюстноротых).

Посмотрим на рисунок 67, правый вертикальный ряд (фиг. С₁ – С₄).

На ранней эмбриональной стадии акулы (*Squalus acanthias*) парная обонятельная плакода (зачаток носового мешка, на фиг. С₁ обозначен – ро) находится на большом расстоянии от гипофизного мешочка (hs). Обонятельная плакода (будущий носовой мешок) появляется независимо от гипофизного мешочка и не имеет с ним никакой связи (рис. 67, фиг. С₁).

Дальше, в индивидуальном развитии акулы (тот же рисунок, фиг. С₂, С₃) гипофизный мешок растет в направлении к воронке (infundibulum, обозначен I), выступу на нижней поверхности промежуточного отдела мозга (фиг. С₂). Затем гипофиз соединяется с воронкой (фиг. С₃).

На протяжении всего онтогенеза акулы носовые мешки и гипофиз разделены большим расстоянием и никак не связаны между собой (рис. 67, фиг. С₁–С₄). Т.е. *в развитии головы акул назогипофизный комплекс не возникает.*

Итак, суммируем основные отличительные особенности онтогенезов у миног и у акул. Речь идет об их развитии от ранних эмбриональных стадий до взрослого состояния.

У миног (круглоротые)

- *гипофиз (аденогипофиз) и носовой мешок развиваются в одном (гипофизном) кармане, т.е. они изначально объединены в назогипофизный комплекс;*
- *образуется общее назогипофизное отверстие;*
- *разрастается постгипофизная складка, перемещающая назогипофизный комплекс на спинную сторону головы.*

У акул (челюстноротые)

- *гипофизный мешочек развивается отдельно от носовых мешков, назогипофизный комплекс не образуется;*
- *гипофиз соединяется с промежуточным отделом мозга (а не с органом обоняния);*
- *нет разрастающейся постгипофизной складки.*

Теперь посмотрим на взрослых миног, акул и бесчелюстных (рис. 68). Рядом с современными миногой (фиг. В₄) и акулой (С₅) на рисунке показаны палеозойские бесчелюстные – остеоострак (фиг. А₂) и гетерострак (фиг. D).

В фигурах верхнего ряда сходство между остеоотраком и современной миногой оказывается просто поразительным (рис. 68, фиг. A₂, B₄). У остеоотрака и миноги имеется небольшой внешне непарный носовой мешок (обозначен голубым). Мешок соединяется с гипофизом (обозначен сиреневым). Имеется назогипофизное отверстие (у остеоотраков – pho_1 , у миног – pho_2). У остеоотраков и у миног носовой мешок тесно сближен с головным мозгом.

В нижнем ряду рисунка 68 изображены акула (фиг. C₅) и гетеротрака (фиг. D). Они отличаются от фигур верхнего ряда всеми признаками (перечисленными выше), которыми остеоотрака и минога сходны между собой.

Вместе с тем совершенно очевидно сходство между акулой и гетеротраком (рис. 68, фиг. C₅, D).

Прежде всего, привлекает внимание присутствие у них крупных парных носовых мешков (выделенных голубым) и хорошо развитых обонятельных трактов. Длина обонятельных (ольфакторных) трактов вместе с луковицами равна расстоянию между носовыми мешками и обонятельными долями переднего отдела мозга (tel). Носовые мешки не имеют связи с гипофизом. (На рис. 68, фиг. C₅, D гипофиз не виден, т.к. он находится на вентральной стороне мозга).

Сейчас нам остается сделать ответственный шаг, ради которого анализировались рисунки 67 и 68. Соединим их на одном рисунке. То есть объединим изображения стадий эмбрионального развития со схемами дефинитивного (взрослого) строения (рис. 69).

Из сводного рисунка следует очень важный вывод:

Тип (схема) онтогенеза, такого как у миног (рис. 69, фиг. B₁ – B₃), не может сформировать строение головы, такое как у взрослой акулы (рис. 69, фиг. C₅). И наоборот: тип онтогенеза, такой как у акул (рис. 69, фиг. C₁ – C₄), не может сформировать строение головы взрослой миноги (фиг. 69, фиг. B₄).

Это действительно очень важно. Именно поэтому, когда мы видим, что строение взрослого гетеротрака (бесчелюстные) принципиально (явно!) сходно со строением взрослой акулы (рис. 69, сравните фиг. D и C₅), то это значит, что тип онтогенеза гетеротрака был, в главных чертах, таким, как у акулы (Novitskaya, 1993; Новицкая, 2002).

То же самое относится к группам остеоотраков (бесчелюстные) и миног (круглоротые) (рис. 69). В своё время о возможном сходстве онтогенезов остеоотраков и миног писал Э. Стеншё (Stensiö, 1968).

Таким образом, из анализа схем (рис. 67, 68, 69) отчетливо видно, что среди палеозойских бесчелюстных имелись группы двуноздревых (гетеротраки) главными (фундаментальными) чертами строения и типом онтогенеза сходные с современными челюстноротыми (акулами). И имелись группы одноноздревых (остеоотраки) главными признаками строения и типом онтогенеза сходные с круглоротыми (миногами).

Естественно, что близкородственной (сестринской) группой для челюстноротых (Gnathostomata) могли быть только двуноздревые бесчелюстные.

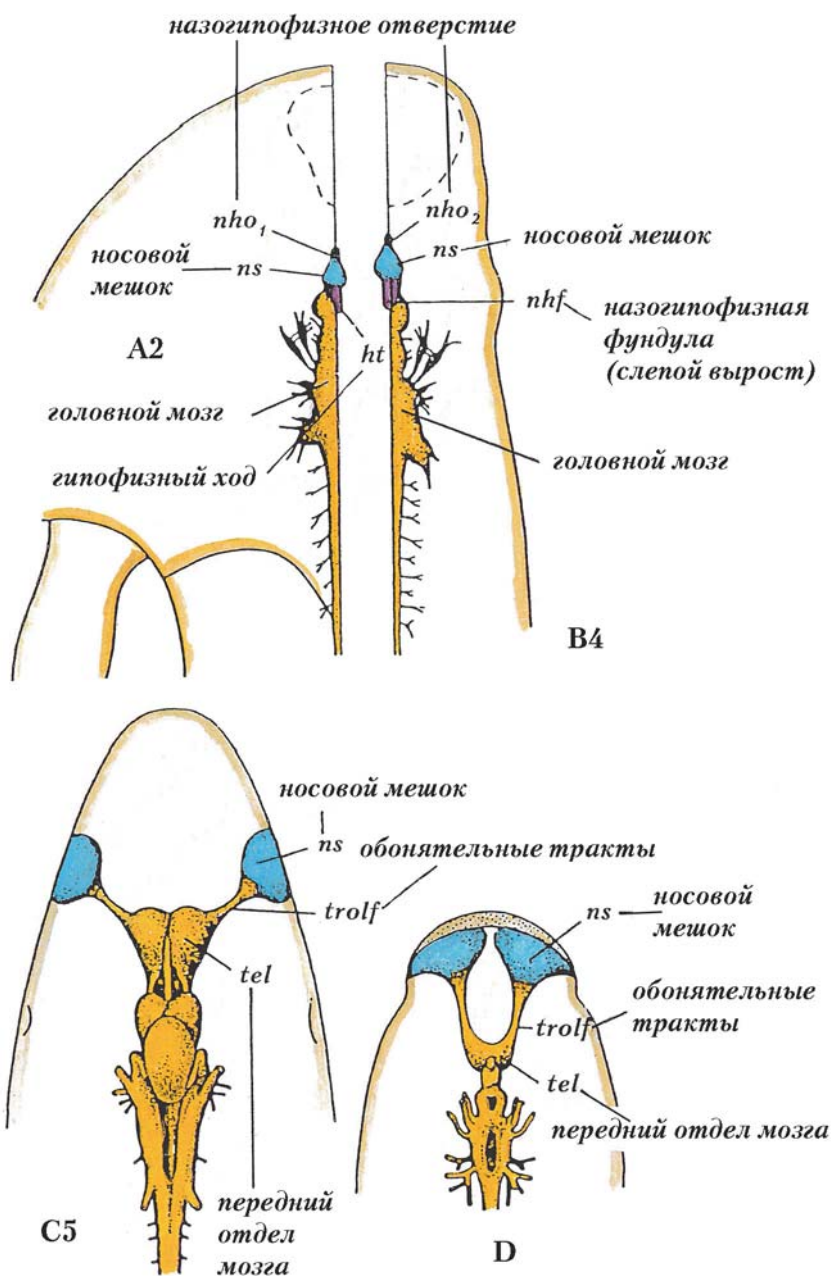


Рис. 68. Строение органов обоняния и их положение относительно головного мозга у взрослых бесчелюстных, челюстноротых и круглоротых.

Обозначения фигур как на рис. 69. *A₂* – остеострак (бесчелюстные), *B₄* – современная минога (круглоротые), *C₅* – современная акула (челюстноротые), *D* – гетерострак (бесчелюстные). (*A₂*, *B₄* – из Jarvik, 1980, по рис. Janvier; *C₅* – Marinelli, Strenger, 1959; *D* – по Novitskaya, 1993). В рисунки введен цвет.

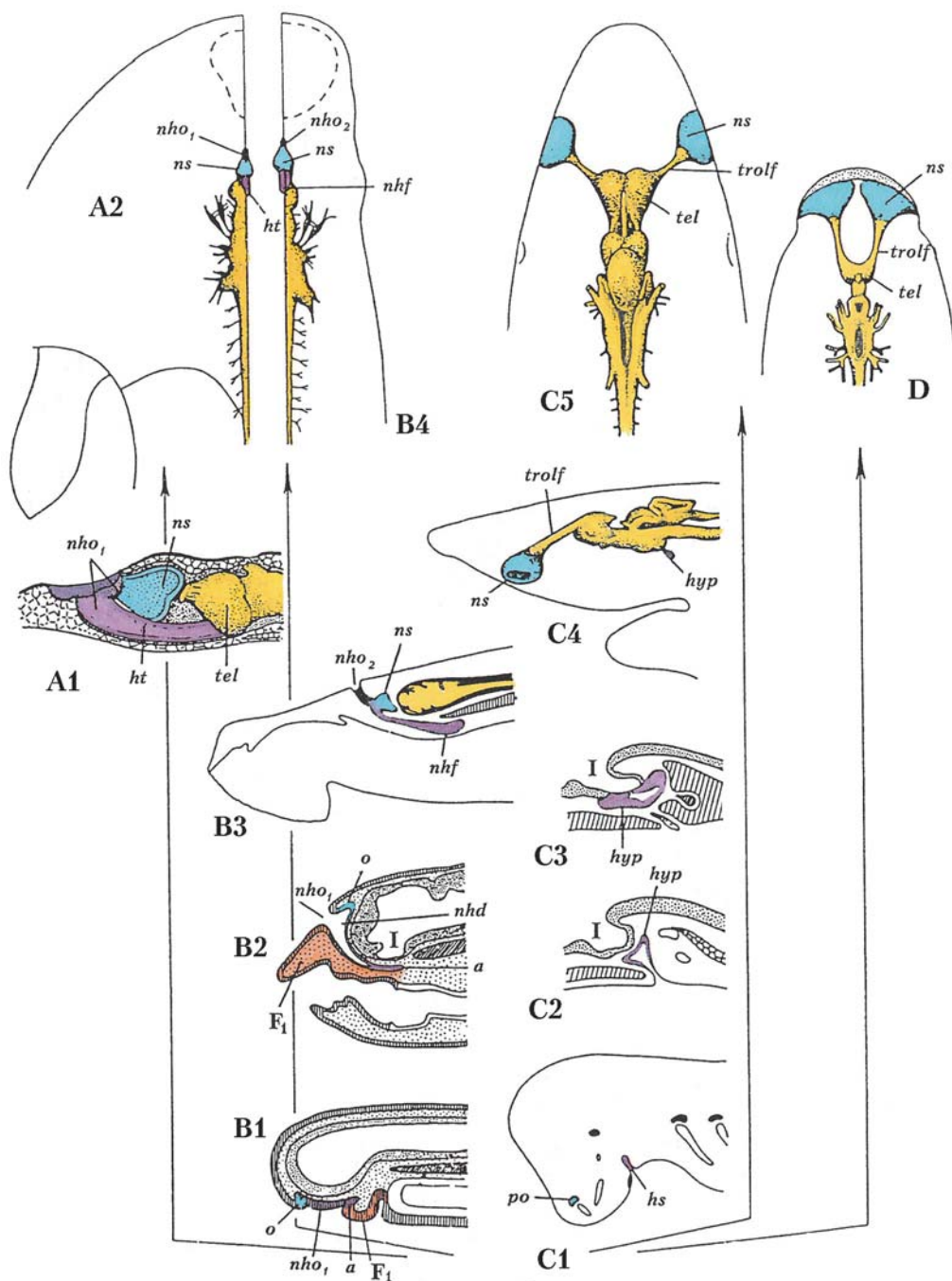


Рис. 69. Сравнительная схема, иллюстрирующая онтогенез современных миног (круглоротые, линия В) и акул (челюстноротые, линия С). Линия А показывает строение взрослого палеозойского остеоотрака (бесчелюстные), линия D – строение взрослого гетеротрака (бесчелюстные). (Новицкая, 2002). А₁ – остеоотрак (по Janvier, 1974). Пояснения буквенных обозначений даны на рисунках 67 и 68.

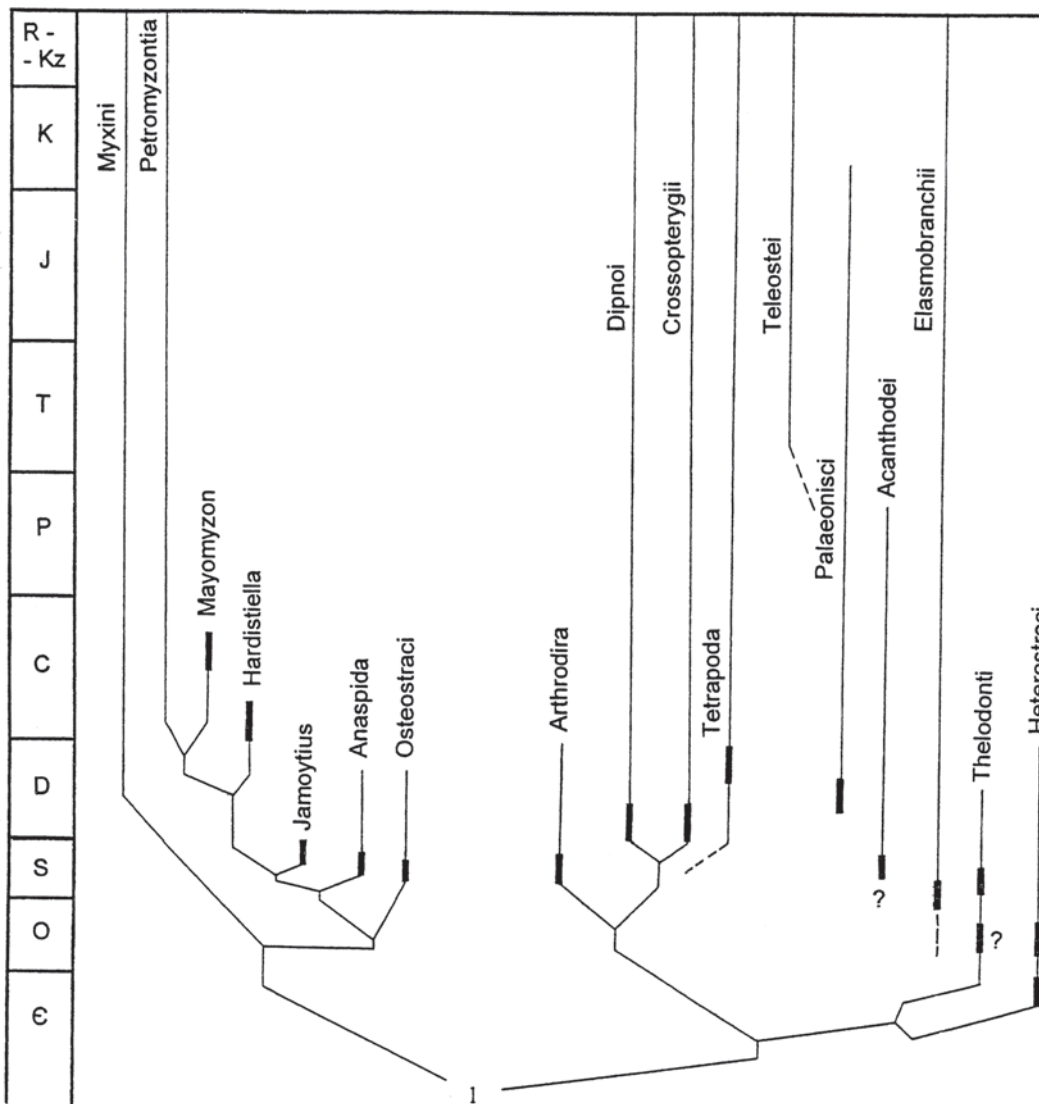


Рис. 70. Схема, иллюстрирующая разделение низших позвоночных на два дивергирующих (расходящихся в двух направлениях) пучка групп (Новицкая, 2004). Левый пучок характеризуется связью носового мешка с гипофизом, т.е. наличием назогипофизного комплекса. Это — план организации (внутреннего строения) круглоротых и части бесчелюстных (*Osteostraci*, *Anaspida*). Правый пучок характеризуется отсутствием связи носовых мешков с гипофизом, т.е. отсутствием назогипофизного комплекса. Это — план организации челюстноротых позвоночных и части бесчелюстных (*Heterostraci*, *Thelodonti*).

Заключение к разделу «О родственных связях между бесчелюстными, круглоротыми и челюстноротыми позвоночными»

Мы выяснили, что взрослые гетеростраки (бесчелюстные) и акулы (челюстноротые) сходны между собой фундаментальными признаками строения. Также сходны между собой взрослые остеостраки (бесчелюстные) и миноги (круглоротые).

Сходные признаки (строение носовых мешков, их связь с гипофизом или ее отсутствие) сохраняются в филогенезе сотни миллионов лет: от палеозоя до настоящего времени. На основе сходства в строении взрослых экземпляров (остеостраков — миног, гетеростраков — акул) определены типы (схемы) онтогенезов у палеозойских бесчелюстных: остеостраков и гетеростраков.

Полученные данные являются основанием для вывода:

в эволюции позвоночных от низов-середины палеозоя до современности прослеживаются два направления:

*двуноздревые бесчелюстные — челюстноротые;
одноноздревые бесчелюстные — круглоротые.*

Схема, иллюстрирующая оба направления, дана на рис. 70.

Из существования в эволюции позвоночных двух (обозначенных выше) направлений очевидно, что сближение челюстноротых позвоночных с остеостраками (одноноздревыми бесчелюстными), присутствующее во многих современных кладограммах, противоречит естественной дивергенции позвоночных — их естественному разделению на две ветви.

Итак, заканчиваем исследование родственных связей... В начале главы «О филогенетике» было дано обещание найти близких родственников акулы. Обещание можно считать выполненным.

Рассмотренные в этом разделе признаки сходства, прежде всего, относящиеся к основам строения сравниваемых групп, приводят к заключению: *ближайшими родственниками древних челюстноротых позвоночных (акуловых рыб) были двуноздревые бесчелюстные, включающие гетеростраков (Heterostraci) и мелодонтов (Thelodonti).*

Детальный анализ онтогенезов у круглоротых, челюстноротых и бесчелюстных позвоночных сделан в статье (Novitskaya, 1993).

* * *

Мы прочли главу о родственных связях между основными группами позвоночных. Одним из ключевых в ней является слово **челюстноротые**.

Систематики оценивают челюстноротых как надкласс или как ветвь.

В настоящее время челюстноротых позвоночных в целом на нашей планете живет совсем не так много. Это становится очевидным, если сравнить челюстноротых с другими крупными систематическими объединениями. Например, в подтипе хелицеровых (членистоногие) класс паукообразных (Arachnida), включающий около 60 000 видов (Ланге, 1984: «Жизнь животных», Т. 3), количественно не уступает всей ветви челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) с ее надклассом рыб и четырьмя классами.

И все же, именно челюстноротые позвоночные привлекают повышенное внимание человека с первобытных времен. Они были объектом охоты, поклонения (древние божества изображались в виде животных или с головой животного) и искусства: рисунки в пещерах и на скалах изображают, в основном, животных. Позвоночные (а это в подавляющей массе – челюстноротые) не могут не интересовать современного человека.

Чтобы создать хотя бы относительно полное представление о внешнем виде и образе жизни челюстноротых, нужна большая серия альбомов... В нашем случае речь идет об иллюстрациях к одной главе. Но, думаю, что и этот минимум будет интересен.

Предлагаю посмотреть фотографии некоторых челюстноротых животных. Цель этой «мини-галереи» не в том, чтобы показать как можно больше изображений, и даже не в том, чтобы проиллюстрировать идеи систематики или эволюции. Наша цель – вызвать в памяти зрительные образы хотя бы немногих из тех, кого систематики относят к **челюстноротым**.

Мы увидим животных самых обычных, хорошо всем знакомых. Среди них – заяц, петух, попугай, волк и другие (табл. I), рыбы (табл. II), всем известные лягушки, ящерицы, змеи, черепахи (табл. III, IV), млекопитающие (табл. I, VI – IX).

На таблице II помещена фотография Латимерии. Это целакант – представитель древней группы рыб, считавшейся вымершей около 50 миллионов лет назад. В конце 30-х – начале 40-х годов XX века живые целаканты были обнаружены вблизи острова Мадагаскар. На фотографии (табл. II, верхний ряд, слева) мы видим точную копию чучела Латимерии. Она выставлена в Палеозойском зале Палеонтологического музея (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН).

В «галерее» можно посмотреть не только на «обычных» животных, но и на настоящие «произведения искусства», анатомия которых делает, казалось бы, невозможным само их существование. Это – жирафы (табл. VI). Между тем они не только существуют, но даже бегают, хотя их сложение для этого, как будто бы, не приспособлено. Но бежать они могут очень недолго – 2-3 минуты. Физиологическая проблема жирафа в резком перепаде кровяного давления при быстром переходе от опущенной головы к поднятой. Рост животного от земли до лба составляет 4,8 – 5,8 м. Во время кормления в кронах деревьев голова поднимается почти до 7 м. При этом в мозгу создается перепад давлений, а сердце перегружается кровью. Как

выяснилось в результате специальных исследований, эта проблема решается системой запирающих клапанов в шейной вене. Клапаны выравнивают давление («Жизнь животных», под ред. акад. В.Е. Соколова, т. 7, 1989).

Рядом с жирафом фотография льва. Пока он спокоен (табл. VI). Но мы увидим также глаза льва, готового напасть (табл. VII).

По-видимому, внимание привлечет портрет шимпанзе, принявшей (или принявшего?) кокетливую позу, типичную для клиентов городских ателье художественной фотографии (табл. VIII). Рядом – устрашающе огромная раскрытая пасть гиппопотама (бегемота) (табл. VIII). Это – невероятная сила! Гиппопотам может перекусить крокодила среднего размера. Практически ему никто не страшен. Кроме человека, конечно.

Африканский слон (табл. IX) не нуждается в комментариях. Напомню лишь, что это – самое крупное современное (пока еще существующее) наземное животное. Крупные самцы (если они еще сохранились) могут достигать в плечах 4 м высоты, их вес иногда превосходит 7 тонн («Жизнь животных», т. 7, 1989). Средний вес – 5 тонн. От индийского слона (табл. VIII) африканский отличается более крупными общими размерами, величиной ушей и некоторыми другими особенностями строения.

Может быть, это трудно себе представить, но *когда-то в раннем палеозое не было и намека на великолепный, фантастически разнообразный мир современных позвоночных животных.*

Этот мир мог никогда и не появиться на Земле или он выглядел бы совсем по-другому, если бы полмиллиарда лет назад в морях не начали развиваться именно те бесчелюстные, остатки которых сохраняются в отложениях палеозоя и о которых мы говорим в этой книге.

ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ

Таблицы I-IX



Таблица I. Челюстноротые позвоночные: птицы, млекопитающие.

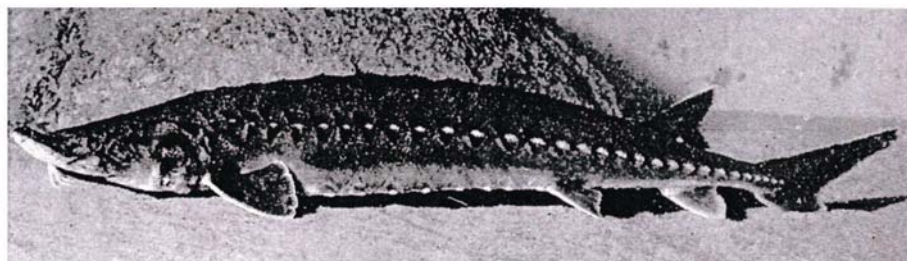
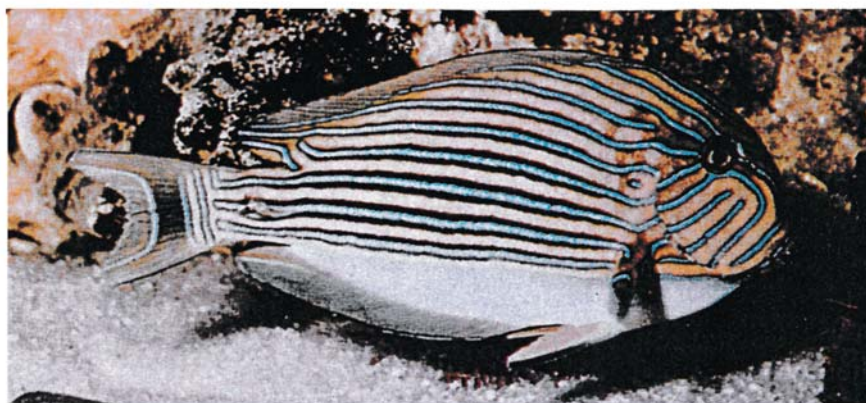


Таблица II. Челюстноротые позвоночные: рыбы, земноводные



Таблица III. Челюстноротые позвоночные: земноводные (лягушки), пресмыкающиеся (хамелеон, черепаха, змея)



Таблица IV. Челюстноротые позвоночные: пресмыкающиеся (ящерица, змея, крокодил), птица



Таблица V. Челюстноротые позвоночные: пресмыкающиеся (крокодил), птицы

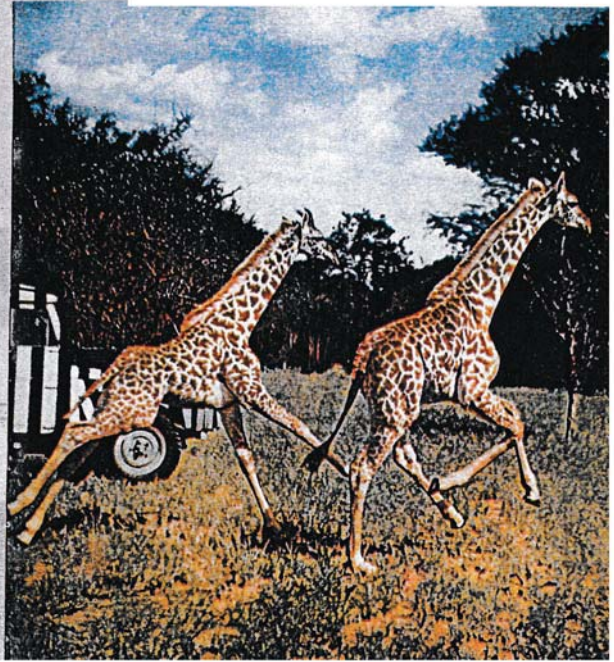
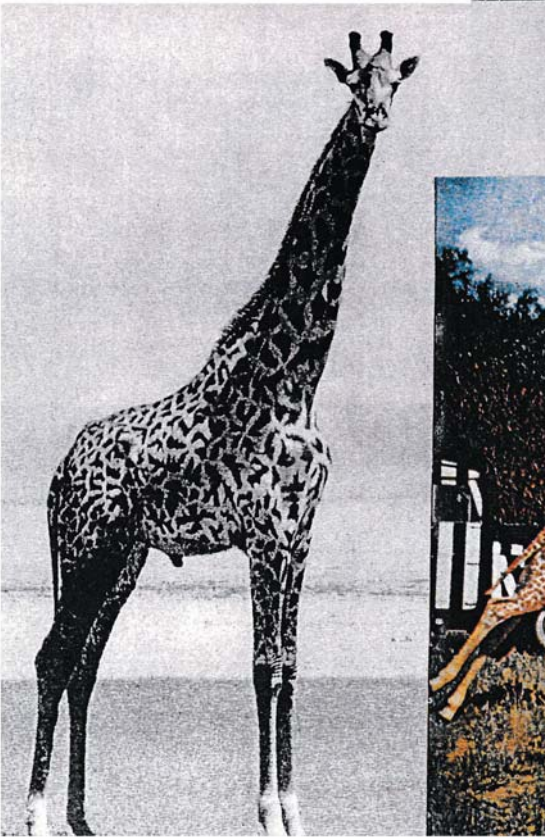
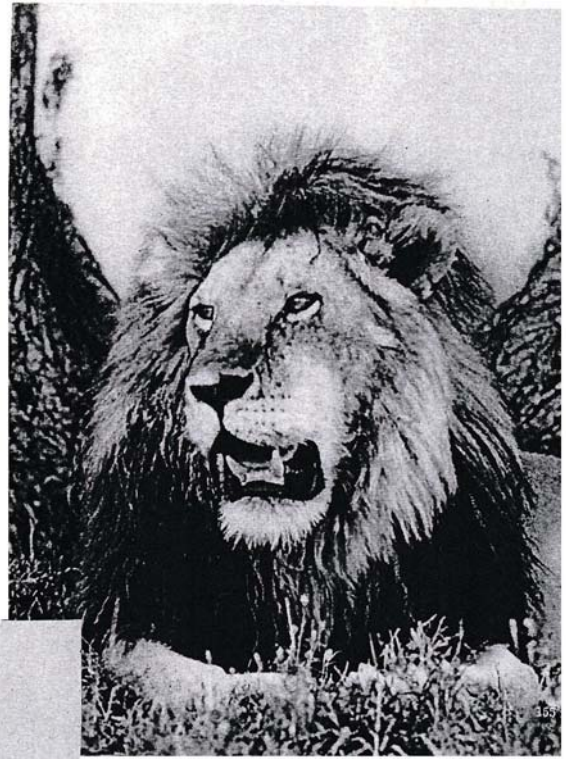


Таблица VI. Челюстноротые позвоночные: млекопитающие

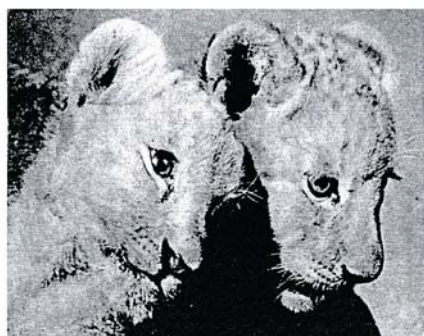
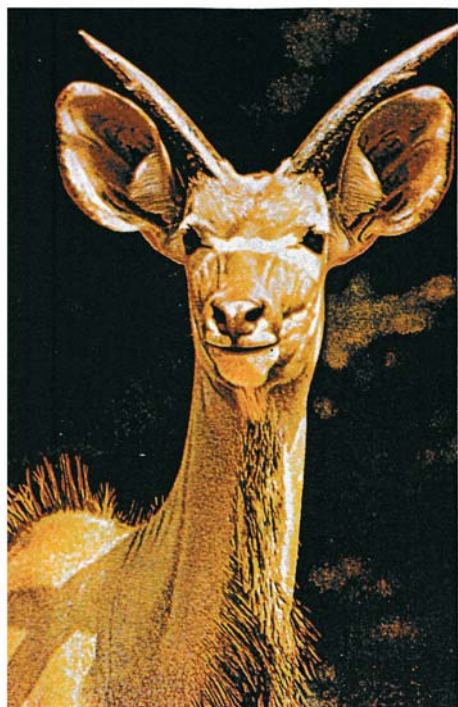
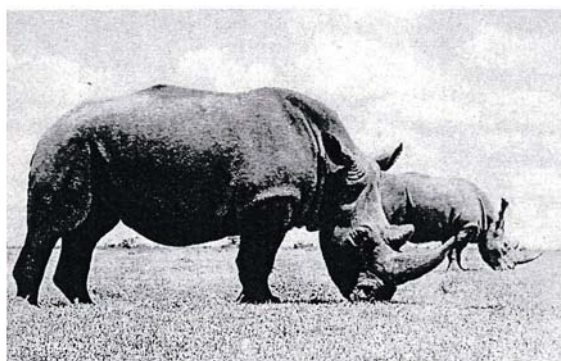


Таблица VII. Челюстноротые позвоночные: млекопитающие

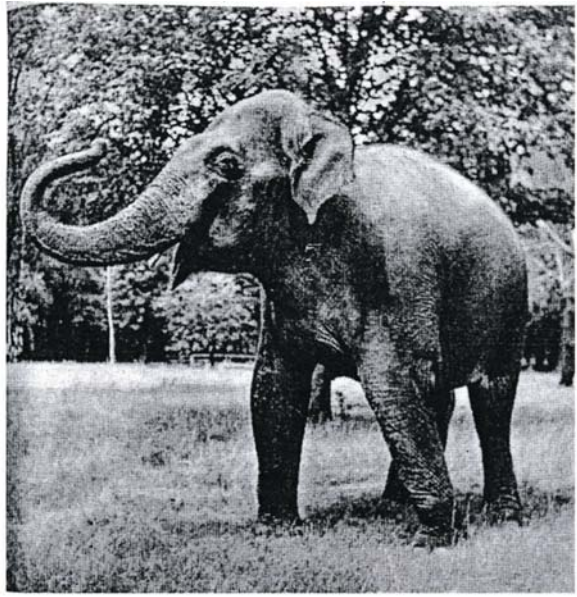


Таблица VIII. Челюстноротые позвоночные: млекопитающие (помещены фотографии человекообразных обезьян — орангутана, в верхнем ряду, и шимпанзе)



Таблица IX. Челюстноротые позвоночные.

**В фототаблицах “Челюстноротые”, таблицы I-IX,
использованы фотографии из книг:**

Ян Стычинский (фотографии). Ян Жабинский (текст)
Животные близкие и далекие.
Второе издание.
Спорт и туризм. 1959. Варшава.

Bernhard Grzimek
Aj nosorožce patria l'udstvu.
Smena. 1966. Братислава.

Ст. Франк
Иллюстрированная энциклопедия рыб.
Второе издание.
Артия. 1982. Прага.

Жизнь животных, т. 5.
Земноводные, пресмыкающиеся.
Второе издание.
“Просвещение”. 1985. Москва.

Жизнь животных, т. 6.
Птицы.
Второе издание.
“Просвещение”. 1985. Москва.

Палеонтологический календарь.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка. 2010. Москва.

* * *

Сейчас позвоночные, в первую очередь крупные, быстро исчезают, истребляемые и вытесняемые человеком из мест их обитания.

Совершенно реальна возможность того, что в природе, прежде всего, в наземных биотопах их просто не останется. В современных условиях мощно и быстро действующей техники, массового браконьерства, усиливающегося даже в заповедниках, это может произойти очень быстро. В считанные десятилетия или годы.

Уничтожение — выдавливание существенной части позвоночных из эволюции, а происходит именно это, отражается на сбалансированности биосферы. По-другому просто не может быть.

По этой причине *сохранение естественного разнообразия жизни на Земле, создающего баланс в биосфере, представляет значительную часть проблемы выживания человека, как рода и вида.*

У этой проблемы есть сторона, о которой редко говорят, но она важна. Дело в том, что млекопитающие являются близкими родственниками человека, нашими филогенетическими родственниками. Их присутствие особенно активно влияет на эмоциональное восприятие человеком природного мира. Иногда животные идут на контакты. Все это гармонизирует отношения между природой и человеком. Сокращение численности, угрожающее существованию хорошо известных, прежде всего, крупных животных (например, слонов, китов, дельфинов, различных кошачьих — тигров, леопардов, ирбисов, гепардов и т.д., а также многих других млекопитающих) ведет к опасным изменениям в психике человека — к ожесточению и обострению чувства одиночества в биосфере.

ОБ ЭВОЛЮЦИИ



ОБ ЭВОЛЮЦИИ

Из предыдущих глав мы знаем, что время существования позвоночных (т.е., в сущности, их эволюции) составляет приблизительно 500 миллионов лет: от кембрия до наших дней. Конечно, не стоит сравнивать такую цифру с жизнью человека. Но много это или мало в космическом времени? Как эта продолжительность — 500 миллионов лет — соотносится с временем существования жизни на Земле? Самой Земли? С временем существования Вселенной?

Попробуем сопоставить эти величины.

Жизнь на Земле существует 3,7–3,1 миллиарда лет (см. предыдущую главу). Возраст Вселенной определяется в 13,7 или в 14–14,5 миллиардов лет от момента Большого взрыва. (Гипотеза взрыва широко принята, как объяснение происхождения Вселенной). Из этих цифр следует, что на Земле, образовавшейся далеко не сразу после взрыва, жизнь стала развиваться приблизительно через 11 миллиардов лет, считая от возникновения Вселенной (диаграмма 1). Эта цифра и данные о Земле (см. ниже), дают основания предполагать, что до появления на нашей планете, жизнь могла возникнуть в каких-то других планетных системах.

Возраст Земли составляет около 5 миллиардов лет (4,5–5). Жизнь на ней существует, в среднем, 3,5 миллиарда лет (диаграмма 1). Это значит, что приблизительно 1,5 миллиарда лет потребовалось на то, чтобы на Земле (одной из небольших планет в Солнечной системе, находящейся на периферии нашей галактики) сложились условия, при которых появление жизни и ее существование стало возможным.

Как на Земле могли появиться живые клетки? Были они принесены метеоритами из космоса? Или они появились непосредственно на Земле?

Эти проблемы изучаются в различных областях современной науки. Некоторые результаты были представлены в чрезвычайно интересных лекциях об открытиях в бактериальной палеонтологии и химии (программа «Academia», TV — 2010-11).

Исследования метеоритов приводят к выводам о вероятном существовании жизни вне Земли и о возможности переноса ее простых форм космическими телами — метеоритами, кометами (лекция академика РАН А.Ю. Розанова). То есть жизнь в каких-то формах существовала и, по всей вероятности, существует не только на нашей планете.

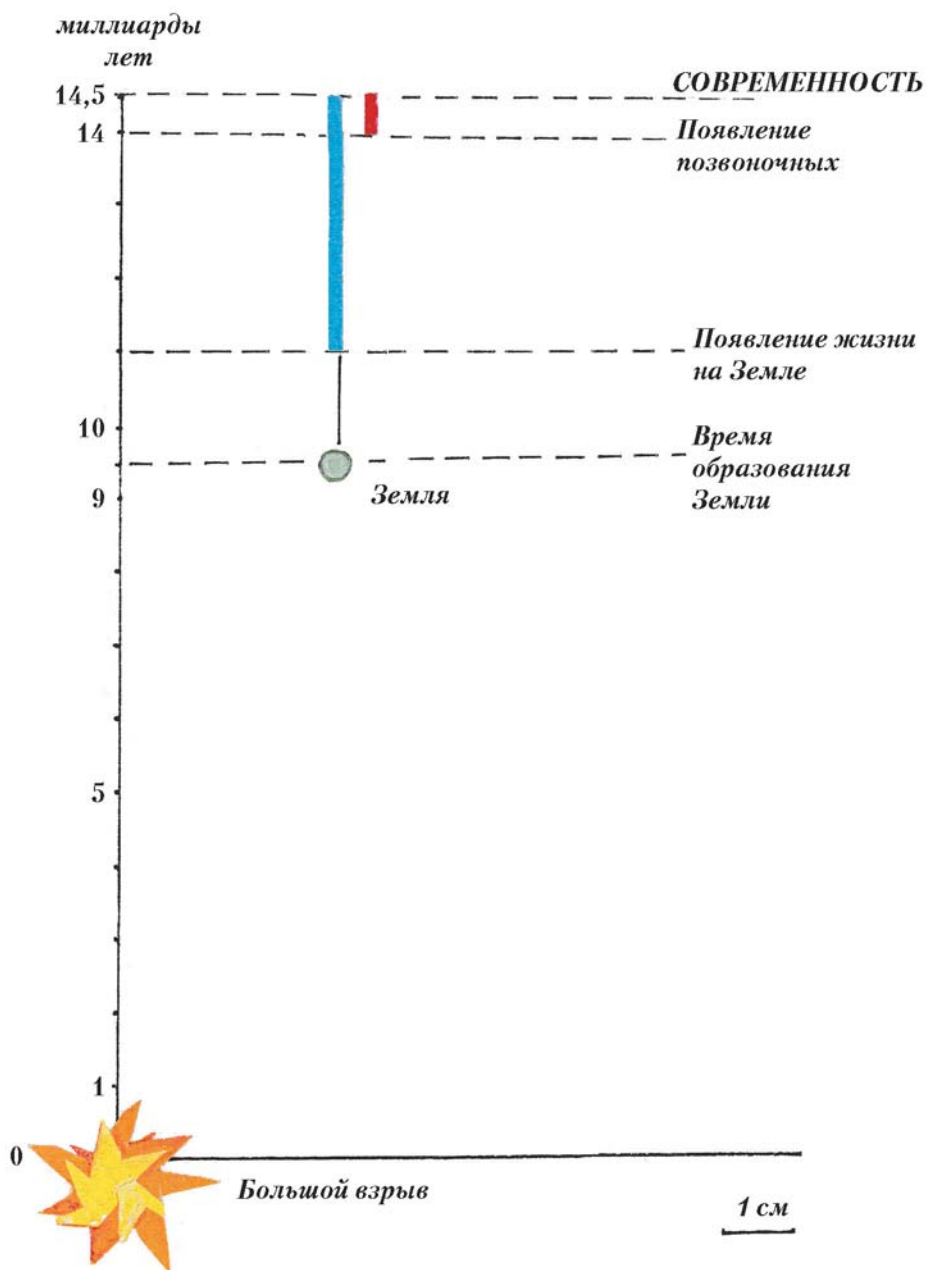


Диаграмма 1. Показаны соотношения времени существования Вселенной, Земли, жизни на Земле, позвоночных.

Время существования Вселенной – левая вертикальная линия (0 – 14,5). 1 см соответствует 1 миллиарду лет. Время существования жизни на Земле обозначено синей линией, время существования позвоночных – красной. Цифры на левой вертикальной линии имеют значение ориентиров

Можно привести и косвенные аргументы в пользу большой вероятности возникновения жизни на других планетах, в том числе, образовавшихся раньше, чем Земля. Мы уже выяснили, что образование Земли, как планеты, и появление на ней жизни разделяют приблизительно *1,5 миллиарда лет*.

Предположим, что примерно такое же время могло пройти между образованием других, похожих на Землю, планет и появлением на них жизни. (При благоприятных условиях). Образование Земли отделяют от Большого взрыва 9 миллиардов лет (9-9,5) (диаграмма 1). Такого времени, судя по опыту нашей планеты, вполне достаточно для возникновения (и, может быть, даже для исчезновения) жизни в других планетных системах, сформировавшихся до образования Земли или «одновременно» с ней.

В продвижении к пониманию процесса возникновения жизни на Земле очень важны результаты изучения химических элементов на уровне супрамолекул (лекция академика РАН А. И. Коновалова). Образование супрамолекул представляет собой процесс самоорганизации (самосборки), в котором реализуется способность к самораспознаванию. (Замечу, что самораспознавание на добиологическом уровне можно считать предшествующим сенсорному восприятию на биологическом уровне). Изучение формирования супрамолекул дает исследователям основание для вывода о том, что самоорганизация — фундаментальный принцип развития. Исследования супрамолекул показали, что объекты каждого уровня образуют последовательно более сложные системы. Эти наблюдения ведут к заключению, что возникновение жизни предопределено при наличии соответствующих условий (лекция академика А. И. Коновалова).

Если развитие предбиологических и, затем, биологических систем осуществляется по такому принципу, то на планетах, имевших подходящие условия, жизнь могла возникать и развиваться независимо, хотя совсем необязательно сходно. Она могла принимать разные формы, что определялось особенностями конкретной планеты: составом ее атмосферы, температурным, световым режимами и другими факторами. На ранних этапах развития Земли (и каких-то других планет) жизнеспособные клетки могли появляться автохтонно (непосредственно на месте), по принципу самосборки и усложнения супрамолекул. Но, вместе с тем, нет причин отрицать и возможность приноса таких клеток извне, из космоса.

В начале своего появления на Земле жизнь была представлена одиночными клетками и их группами. О них уже упоминалось в связи с универсальным деревом жизни (рис. 56: Archea, Bacteria). В этих клетках еще не было обособленного ядра. Отсюда их название — прокариоты. Это — примитивнейшие формы жизни.

Роль первых форм жизни очень велика в развитии Земли. Результатом их жизнедеятельности явилось формирование некоторых осадочных пород, например, карбонатных толщ, достигающих иногда 1000 метров мощности. Бактериям человечество обязано также формированием столь важных для него железных руд, фосфоритов, нефти, газа и других полезных ископаемых. ***В истории Земли прокариоты приняли и принимают активное***

участие в формировании земной коры – субстрата, на котором эволюционирует жизнь.

Даже краткие сведения о начальном этапе развития жизни дают нам возможность представить себе масштабы биологических структурных преобразований, осуществившихся в интервале времени между появлением прокариот и появлением позвоночных животных.

Позвоночные (Vertebrata), судя по известным на сегодня их древнейшим находкам, появились, как уже отмечалось, около полумиллиарда лет назад. На диаграмме 1 они показаны красным. Если от времени появления жизни на Земле (приблизительно 3,5 миллиарда лет тому назад) отнять 0,5 миллиарда, то получится около 3 миллиардов лет. Что это за цифра? 3 миллиарда лет (!) ушло (или потребовалось) на то, чтобы жизнь от прокариотного уровня развилась до уровня древнейших позвоночных, обладающих сформировавшимися сложными системами органов.

Как можно оценить сложность строения первых позвоночных – бесчелюстных, если иметь в виду ранние этапы эволюции жизни? Оценка будет двойственной, как и оценка всякого морфоэволюционного уровня. Древнейшие позвоночные (бесчелюстные) были чрезвычайно высокоорганизованными, имевшими сложное строение существами. Так можно сказать, если сравнивать их с прокариотным уровнем или даже с более поздним «доагнатным» (Agnatha – бесчелюстные). Вместе с тем бесчелюстные были примитивными (как мы видели в главе «Строение бесчелюстных») по отношению к более продвинутым рыбам.

Развитие жизни, осуществляется на нашей планете в бесчисленных группах организмов, находящихся на самых разных уровнях строения. Изучение этих процессов развития ставит перед исследователями немало вопросов. Например, каким образом происходили преобразования в системах органов, обеспечившие переход от эволюционного уровня бесчелюстных к рыбам? Среди таких вопросов немало трудных, не имеющих простого ответа. Основные из них будут обсуждаться в этой главе.

О ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ

«Непреодолимые» различия в дыхательной системе бесчелюстных и рыб, или как сформировалась дыхательная система рыб?

Это действительно важный и сложный вопрос. Многие морфологи-эволюционисты XX века считали его нерешаемым. Отсутствие ответа расценивалось как основание для того, чтобы не признавать бесчелюстных возможными предками рыб или, в лучшем случае, сомневаться в такой возможности.

Различия в дыхательной системе бесчелюстных и челюстноротых позвоночных (рыб) отражены в их диагнозах. Например, очень четко это

сделано Д.В. Обручевым (1964) в «Основах палеонтологии», в томе «Бесчелюстные, рыбы».

По данным из «Основ палеонтологии», и других справочников, у *бесчелюстных* жаберный скелет находится *снаружи* от кровеносных сосудов и нервов. Жабры в виде *энтодермальных* мешков (т.е. формировались из внутреннего зародышевого листка).

У *челюстноротых* жаберный скелет – жаберные дуги – находятся *внутри* от кровеносных сосудов и нервов. Жабры в виде *эктодермальных* пластинок (т.е. формируются из наружного зародышевого листка).

Попробуем разобраться – можно ли преодолеть эти различия?

На рисунке 71 мы видим поперечные сечения через жаберную область современной взрослой миноги и акулы. Отметим сразу, что у миноги расположение жаберных дуг относительно сосудов и нервов такое же, как у бесчелюстных.

Посмотрим на рисунок 71. На фигуре А, у миноги жаберная дуга (выделена черным кружком слева), расположена *снаружи* от кровеносных

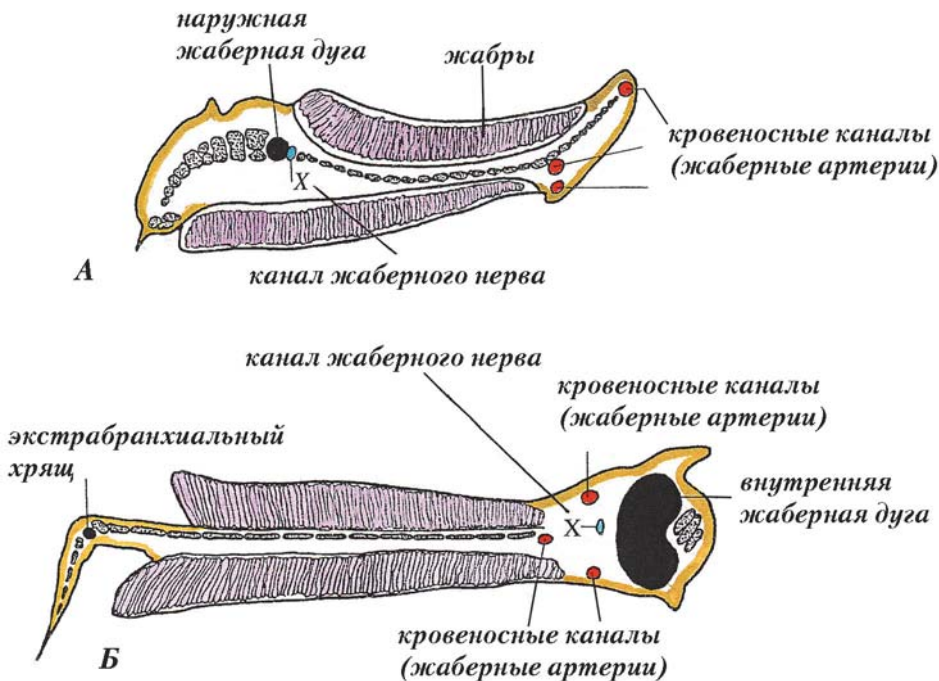


Рис. 71. Жаберная область современной миноги (круглоротые) и акулы (челюстноротые) в поперечном сечении (по Mallatt, 1984).

А – минога, Б – акула

каналов (показаны красным) и от каналов, проводящих нервы (показаны синим). На фигуре Б того же рисунка отчетливо видно, что у акул (челюстноротых) жаберная дуга (выделена черным справа), расположена внутри относительно кровеносных каналов (отмечены красным) и каналов, пропускающих нервы (отмечены синим).

Как в эволюции от бесчелюстных к рыбам мог совершиться такой «прыжок» в положении жаберных дуг? Как образование жабр из внутреннего зародышевого листка (энтодермы) сменилось их образованием из наружного зародышевого листка (из эктодермы)?

Палеонтологические материалы не дают ответа на эти вопросы. Чтобы в них разобраться нам необходимо обратиться к современным материалам по рыбам и посмотреть, как в индивидуальном развитии (в онтогенезе) рыб формируется их дыхательная система.

Напомню, что среди рыб жаберные мешки имеются у акул. На материалах по современным акулам изучено их индивидуальное развитие.

Посмотрим на схему (рис. 72). По данным эмбриологов, образование жаберных мешков начинается с того, что стенка глотки начинает выпячи-

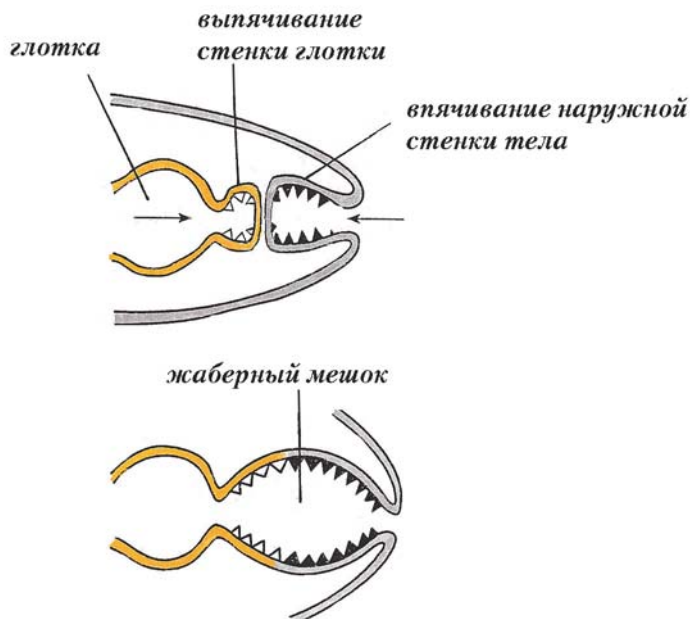


Рис. 72. Схема образования жаберного мешка. (Новицкая, 1998).

А — начальная стадия: выпячивается стенка глотки и впячивается наружная стенка тела. Выпячивание (энтодермальная составляющая будущего жаберного мешка) и впячивание (его эктодермальная составляющая) растут по направлению друг к другу.

Б — энтодермальная и эктодермальная части сливаются и образуется жаберный мешок

ваться, а боковая стенка тела – впячиваться внутрь (рис. 72, фиг. А). Эти два образования (выпячивание и впячивание) растут навстречу друг другу и сливаются между собой. Перегородка между ними разрывается и, таким образом, появляется жаберный мешок (рис. 72, фиг. Б). Так образуются жаберные мешки у современных низших позвоночных (Шмальгаузен, «Основы сравнительной анатомии», 1947) и нет никаких оснований считать, что у бесчелюстных они формировались как-то по-другому.

Надо сразу обратить внимание на то, что мешок состоит из двух частей. Его часть, образовавшаяся из глотки, является энтодермальной. Энтодермальная часть жаберного мешка на рис. 72 (фиг. А, Б) показана желтым и белыми зубчиками. Оставшаяся часть мешка образована стенкой тела. Это – эктодермальная часть жаберного мешка, она показана серым и черными зубчиками. Итак, жаберный мешок изначально имеет две составляющих: энтодермальную и эктодермальную. (Их называют также энтобранхиальной и эктобранхиальной).

Теперь представим себе жаберный мешок бесчелюстных. В этом нам поможет схема поперечного разреза через жаберную область одного из бесчелюстных. Возьмем экземпляр, имевший жаберные мешки, открывавшиеся наружу каждым своим отверстием (рис. 73, фиг. А). Это может быть какой-то телодонт или гетерострак, из тех, жаберные мешки которых открывались наружу раздельно. Так же, раздельно, открываются наружу жаберные мешки акул.

Еще раз посмотрим на рис. 73, фиг. А. Жаберный мешок состоит из двух частей: энтобранхиальной (как и на предыдущем рисунке она показана желтым с белыми зубчиками) и эктобранхиальной (показана серым с черными зубчиками). Соотношение этих частей дано произвольно, но это не так важно. На рис. 73 хрящевой скелет обозначен зеленым цветом. Мы видим, что у бесчелюстных жаберные дуги сливаются с хрящевым черепом (эндокранием, фиг. А). Хрящевой скелет – это единая капсула. Чтобы представить себе, как она выглядела не в разрезе, а в естественном виде, обратимся к рисункам 51, 52. Замечу лишь, что на них в отличие от рис. 73, изображены гетеростраки, жаберные мешки которых открываются наружу не раздельно, а через общий выводной жаберный канал. Сейчас на это можно не обращать внимание. В данный момент нас интересует только внутренний хрящевой скелет (эндоскелет), в котором нет границ между черепом (продольной осевой частью скелета) и жаберными дугами.

Но вернемся к рисунку 73 (фиг. А). На нем видно, что жаберные дуги (показаны зеленым) расположены снаружи по отношению к кровеносным каналам и жаберным нервам.

Что же должно было произойти в эволюции для того, чтобы на базе строения бесчелюстных возникла жаберная система такая, как у челюстноротых (рыб)? То есть что должно было произойти, чтобы жабры стали эктодермальными, а жаберные дуги оказались внутри по отношению к кровеносным сосудам и нервам? Невольно вспоминается Алиса, очень любившая задавать вопросы. В Зазеркалье, куда она попала по воле Льюиса Кэрролла, Белая Королева, беседуя с ней, в мгновение ока превратилась в овцу,

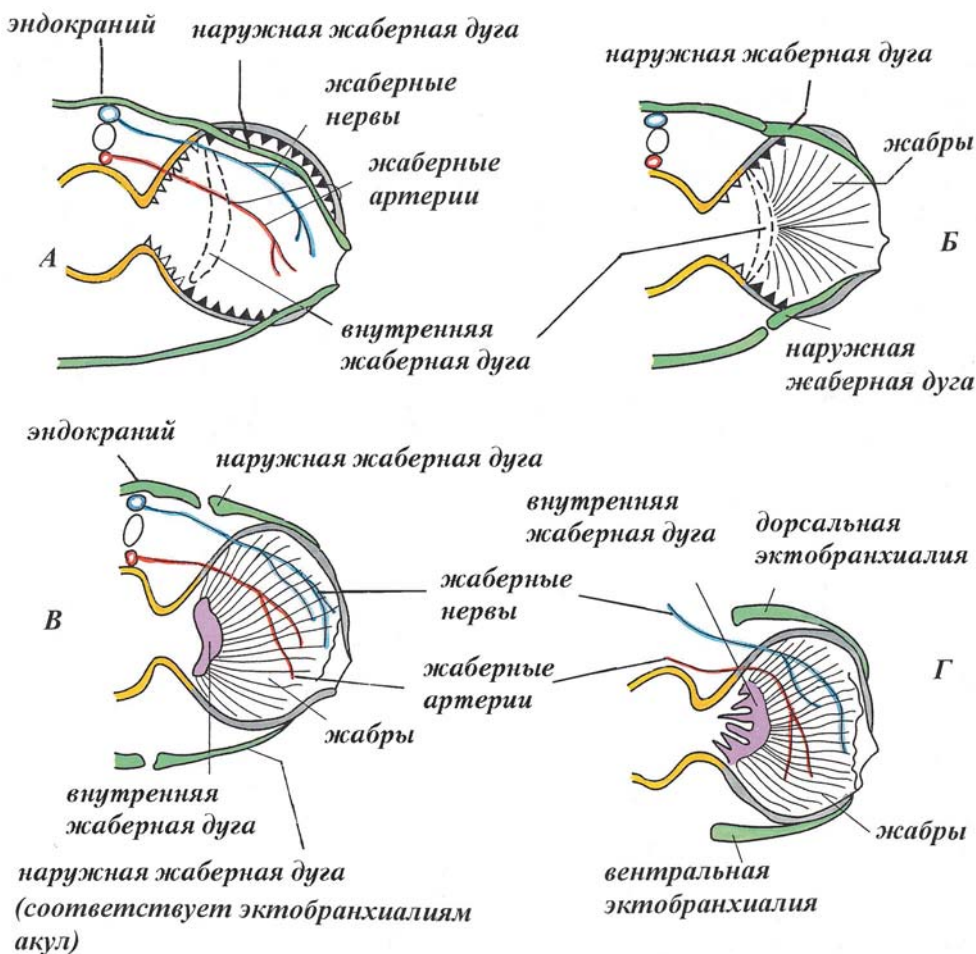


Рис. 73. Схема перехода от жаберных мешков бесчелюстных к жаберным мешкам акул. (Новицкая, 1998).

А – поперечный разрез через жаберный мешок гетерострака. Внутренняя жаберная дуга (гипотетическая) показана прерывистой линией. Б – следующая стадия в эволюции бесчелюстных: жабры крепятся к внутренней жаберной дуге; начинается отделение наружных жаберных дуг от эндокrania (показаны зеленым). В – стадия, заканчивающая переход от дыхательной системы, такой как у бесчелюстных, к жаберной системе акул: наружные жаберные дуги (соответствуют эктобранхиалиям акул на фиг. Г) отделились от осевых зон эндоскелета и уменьшились (частично редуцировались); жабры расположены снаружи относительно внутренней жаберной дуги (показана сиреневым); кровеносные каналы и нервы занимают также наружное положение по отношению к внутренней жаберной дуге. Г – поперечный разрез через жаберный мешок акулы: жабры, нервные и кровеносные каналы расположены снаружи относительно жаберной дуги (показана сиреневым), как на фиг. В. (В фиг. Г. использованы рисунки из Marinelli, Strenger, 1959)

ловко орудовавшую спицами, число которых все время увеличивалось. Но так было в Зазеркалье. А бесчелюстные находились совсем не в нем. Поэтому нам придется отказаться от чудесных превращений и заняться морфологией.

Представим себе, что в индивидуальном развитии (в онтогенезе) бесчелюстных, кроме обычной для них капсулы хрящевого скелета — эндоскелета (на рис. 73, фиг. А — эндоскелет выделен зеленым), стали формироваться еще *внутренние жаберные дуги*. На том же рисунке (фиг. А) они показаны прерывистой линией. Они могли развиваться на границе энто- и эктобранхиальной составляющей жаберного мешка (Новицкая, 1998). Предположение об их существовании вполне вероятно. В его пользу свидетельствует тот факт, что внутренние жаберные дуги обнаружены у эмбрионов миксин. По данным Н. Хольмгрена, у эмбриона миксины вторая бранхиальная (жаберная) дуга развивается близко к жаберной области кишки. Поэтому она должна рассматриваться как «внутренняя жаберная дуга» (Holmgren, 1942, p. 237). У палеозойских бесчелюстных могла закладываться серия таких внутренних дуг, соответствовавших количеству жаберных мешков (подробнее: Новицкая, 1998). К сожалению, у бесчелюстных (гетеростраков, телодонтов) хрящевые внутренние дуги, располагавшиеся в глубине тела, практически не имели шансов сохраниться. (В главе о внутреннем строении уже говорилось о том, что внутри ядер у гетеростраков не остается никаких следов мягких органов). Тем не менее возможность существования внутренних жаберных дуг (по аналогии с зародышем миксины) вполне реальна.

Итак, принимаем, что у палеозойских гетеростраков серия внутренних жаберных дуг существовала. Надо подчеркнуть, что переход от бесчелюстных к челюстноротым позвоночным — сложный процесс. Он осуществлялся путем перестроек многих органов и систем органов. Совершенно очевидно, что в процессе становления челюстноротых позвоночных преобразования происходили и в *хрящевом жаберном скелете* (на рис. 73, фиг. А, Б, В он показан зеленым цветом). Насколько можно судить, сопоставляя бесчелюстных (гетеростраков) и акул, в эволюции изменения у бесчелюстных состояли в следующем. Верхняя (спинная) и нижняя (брюшная) жаберные дуги отделялись от продольной (осевой) области хрящевой коробки эндоскелета (рис. 73, фиг. Б). Отделившиеся части жаберных дуг в какой-то мере редуцировались — сокращались в размерах (рис. 73, фиг. В).

Одновременно с этими процессами (разделением сплошной коробки эндоскелета и уменьшением размеров наружных жаберных дуг) усиливались внутренние жаберные дуги.

На рисунке 73, (фиг. А, Б) внутренняя жаберная дуга обозначена прерывистой линией. Усиливаясь, внутренне жаберные дуги функционально стали опорой для эктодермальной составляющей жаберных мешков (рис. 73, фиг. Б). Таким образом, *в эволюции позвоночных, в жаберных мешках жаберные пластинки (жабры) стали крепиться к внутренним дугам и стали эктодермальными. Как у челюстноротых (акул) (рис. 73, сравните фиг. Б, В и Г).*

Нам надо ответить еще на один вопрос. Каким образом в эволюции от двуноздревых бесчелюстных к челюстноротым жаберные дуги поменяли свое положение (наружное на внутреннее) относительно кровеносных каналов и нервов?

Но дело в том, что никакой «перемены мест» не происходило вовсе. В ней не было никакой необходимости!

Если у бесчелюстных (гетеростраки, телодонты) их внутренние жаберные дуги (присутствие которых, как уже подчеркивалось, вполне вероятно) соответствуют жаберным дугам челюстноротых (акул), то все встает на свои места (см. рис. 73, фиг. В, Г). Тогда наружные жаберные дуги бесчелюстных (фиг. В — показаны зеленым) соответствуют (гомологичны) эктобранхиалиям акул (фиг. Г). А внутренние жаберные дуги (обозначенные сиреневым) в силу своего положения уже являются внутренними относительно жаберных артерий и нервов (рис. 73, фиг. В). По этим и другим признакам строение жаберной системы, изображенное на рисунке 73, фиг. В, совершенно сходно со строением жаберной системы акул (челюстноротых) (рис. 73, фиг. Г).

Итак, предложенная гипотеза о переходе от жаберного аппарата бесчелюстных к жаберному аппарату челюстноротых (Новицкая, 1998) объясняет возможность такого перехода. Эта гипотеза опирается на существование внутренних жаберных дуг у эмбрионов круглоротых — миксин (*Muxine glutinosa*).

Конечно, присутствие у эмбрионов миксин внутренних жаберных дуг не может оцениваться как показатель их близкого родства с гетеростраками, на примере которых нами рассмотрен жаберный аппарат бесчелюстных. В предыдущих главах «Внутреннее строение бесчелюстных» и «О родственных связях между бесчелюстными, круглоротыми и челюстноротыми позвоночными» мы могли убедиться в том, что двуноздревые бесчелюстные (*Diplorhina*: гетеростраки) фундаментально отличаются от круглоротых — миног и миксин. Различия проявляются в строении органа обоняния и в его отношении к гипофизу. Именно эти различия исключают возможность близкого родства между двуноздревыми бесчелюстными (гетеростраками, телодонтами) и круглоротыми — миксинами.

Присутствие внутренних жаберных дуг у эмбрионов миксин может быть проявлением состояния, свойственного древнейшим позвоночным. Оно могло реализоваться у бесчелюстных.

В эволюции переход от дыхательной системы бесчелюстных (гетеростраков, телодонтов) к дыхательной системе рыб тесно связан с формированием челюстей. Рассмотрим этот вопрос в следующем разделе главы.

О РОТОВОМ АППАРАТЕ

Почему в эволюции позвоночных появились челюсти?

Челюсти свойственны всем группам животных, образующим ветвь челюстноротых (*Gnathostomata*): рыбам, земноводным, пресмыкающимся, птицам, млекопитающим.

Внутри групп позвоночных строение челюстей может быть очень различным.

Что же такое – челюсти?

Челюстной аппарат позвоночных состоит из верхней и нижней челюсти (рис. 74). Основу челюстей составляют хрящи: палатоквадратный – в верхней челюсти и меккелев – в нижней. В эволюции позвоночных эти хрящи частично или полностью окостеневают. Челюсти прикрепляются к осевому черепу с помощью сочленений, иногда верхняя челюсть сливается с черепом. Как это происходит, мы увидим дальше, в основном, на материалах по рыбам.

Челюсти обычно несут зубы. Среди современных позвоночных зубов нет у птиц, но некоторые их древние виды были вполне зубастыми. Например – Гесперорнисы (*Hesperornis*), что в переводе означает – «Вечерняя птица». Зубов нет также в немногих других группах позвоночных: у беззубых китов, у муравьедов и у некоторых других. С исчезновением зубов и утратой функции жевания нижняя челюсть делается слабой, иногда тонкой и палочковидной. Но обычно челюсти, имеющие зубы, служат для хватания, удержания и поедания добычи (хищники) или для пережевывания и для перетирания пищи (растительноядные).

Оба способа питания известны и у рыб, среди которых много ярко выраженных хищников (большинство акул, щуки, мурены, пирании и т.д.), но есть и не хищные. Некоторые из рыб, не относящихся к хищным, при-

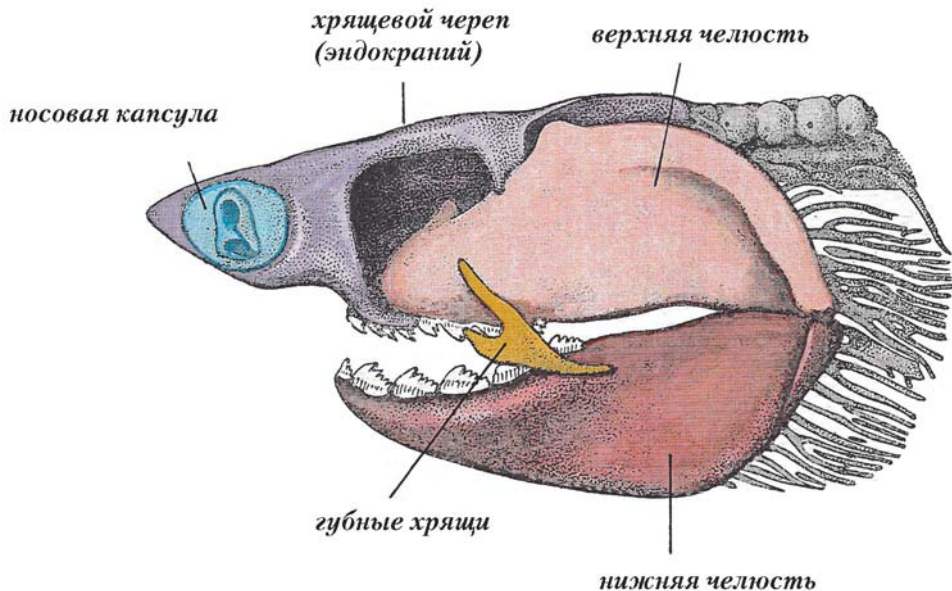


Рис. 74. Осевой череп и челюсти акулы. (Основы палеонтологии, т. Бесчелюстные, рыбы, 1964; по Daniel)

способлены к раздавливанию раковин моллюсков, панцирей крабов, морских ежей (химернообразные, двоякодышащие рыбы) или к питанию мелкими планктонными животными (китовые акулы, гигантские акулы). Эти крупные акулы особенно интересны их способом питания. Китовая акула (Ринкодон, *Rhincodon typus*) – самая крупная из известных рыб (рис. 64, фиг. 6). Она совершенно не опасна для человека, если, конечно, не попадать под удар ее хвостового плавника. Китовая акула питается планктонными организмами, небольшими рыбами, кальмарами, ракообразными. Закрывая рот, китовая акула процеживает воду через жаберные отверстия, снабженные мягким фильтром – своеобразным ситом. Отцеженный таким образом корм поступает в пищевод, затем, в желудок. Для задерживания пищи в ротовой полости служат и зубы. Они очень мелкие, их насчитывается до 15 тысяч. Зубы не используются для нападения. Сходным образом питаются акулы, относящиеся к виду гигантских акул (Цеторинус, *Cetorhinus maximus*) (рис. 64, фиг. 5). Они обладают очень высокими жаберными щелями, проходящими через всю боковую поверхность тела – почти от спины и до брюха. Каждая жаберная дуга имеет до 1000 и более жаберных тычинок, образующих цедильный аппарат. Зубы на челюстях очень мелкие (до 5 мм в высоту) («Жизнь животных» под ред. В.Е. Соколова, т. 4, 1983).

Однако надо отметить, что разделение на два типа питания у рыб не является жестким. Современные рыбы практически всеядны. Это хорошо видно на примере китовой и гигантской акул, проглатывающих не только планктон, но и мелких рыб.

Роль челюстей в жизни современных позвоночных вполне понятна. Она в схватывании пищи (животной или растительной) и ее подготовке к проглатыванию – отрыванию кусков или пережевыванию. ***Челюсти позвоночных – это органы ротового аппарата. Вместе с тем они участвуют в дыхании.***

Но как обстояли дела в палеозое, у бесчелюстных, не имевших челюстей?

Как был устроен ротовой аппарат бесчелюстных?

Если они не могли ни жевать, ни откусывать, то ***как они питались и что было их пищей?*** Об этом уже упоминалось в объяснениях функционального значения особенностей строения бесчелюстных. Сейчас обсудим эти вопросы на фактическом материале.

Сразу надо отметить, что такого материала мало.

Ротовая область бесчелюстных (гетеростраков) снаружи была покрыта небольшими, скорее очень мелкими, пластинками (рис. 75, 76). Если у птераспид (гетеростраков) среднего размера длина одной из самых крупных пластинок панциря – (брюшной) составляла около 6 см, то длина оральных (ротовых) пластинок обычно не превышала 4 мм. У погибшего животного пластинки ротовой области, разъединяясь, легко терялись в донных осадках. В изолированном виде они обычно остаются незамеченными сборщиками материала или не вызывают их интереса, поскольку они трудно определимы.

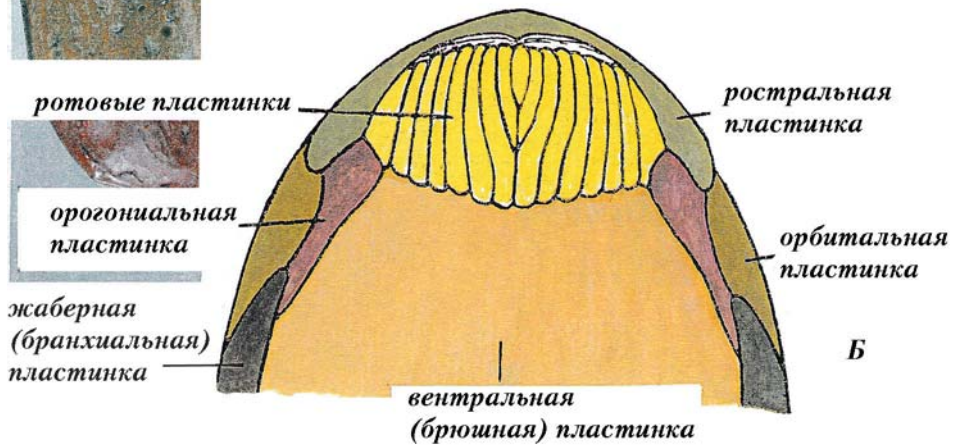


Рис. 75. Ротовая область у Протоптераспис (*Protopteraspis vogti*: птераспиды, гетеростраки).

А – муляж, Б – схематическая реконструкция (по Kiaer, 1928)

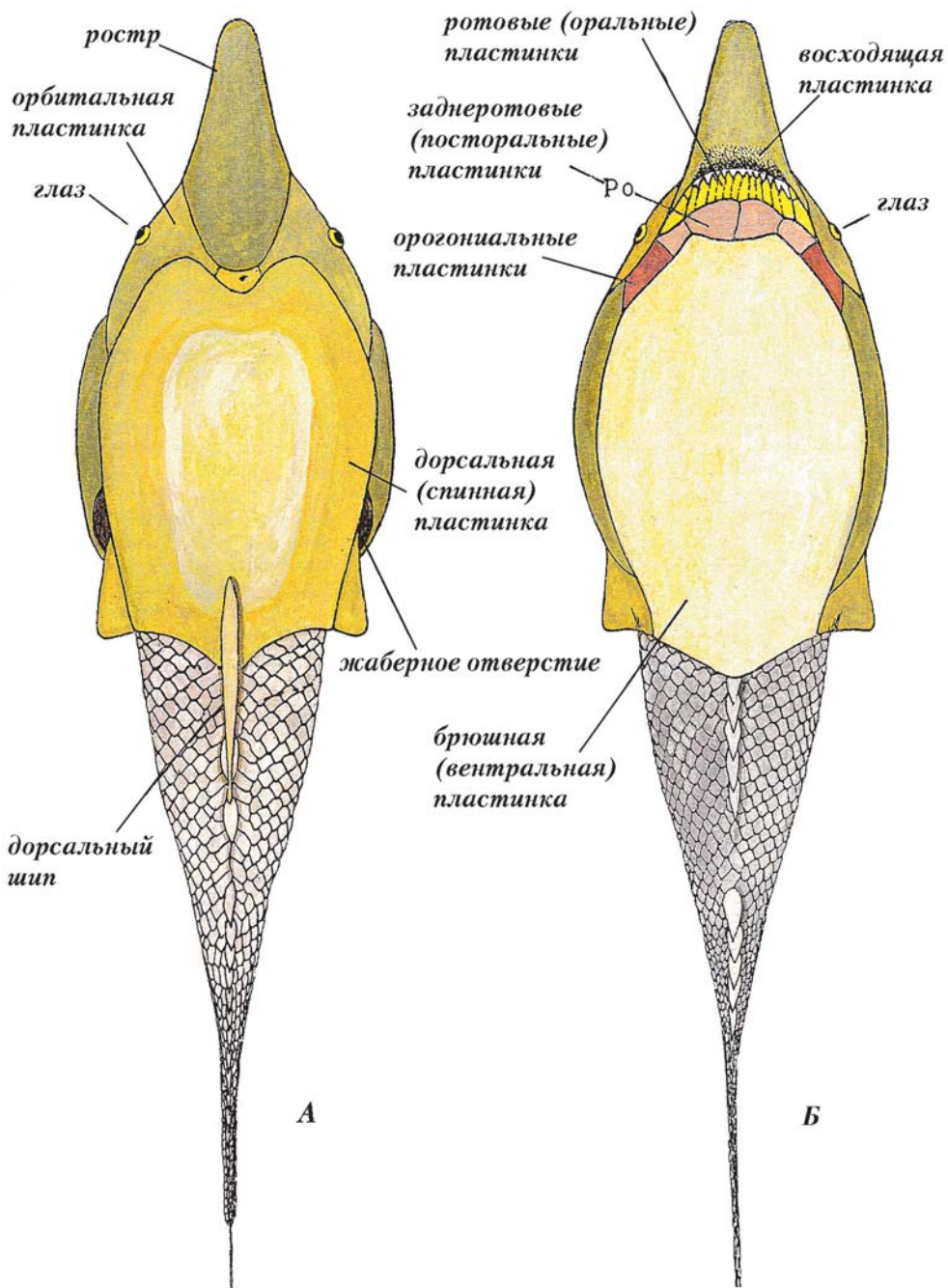


Рис. 76. Общий вид и строение ротовой области у Птерасписа (гетеростраки: *Pteraspis rostrata*). (по White, 1935).
 А – общий вид со спинной стороны, Б – вид с брюшной стороны, показана ротовая область

Находки панцирей бесчелюстных с сохранившимися пластинками в области рта известны, главным образом, у гетеростраков. На основе материала по птераспидам, найденным в нижнедевонских отложениях Шпицбергена, сделана полная реконструкция пластинок ротовой области у Протоптерасписа (*Protopteraspis vogti*). Посмотрим на реконструкцию (рис. 75).

На ней показана серия длинных ротовых (оральных) пластинок. Своими задними концами они соприкасаются с брюшной (вентральной) пластинкой. Передние концы ротовых пластинок подходят к восходящей пластинке, расположенной на нижней стороне ростра (рис. 76, фиг. Б).

Когда у живых гетеростраков (например, у птераспид) ротовые пластинки находились в положении, показанном на рисунках 75, 76, ротовое отверстие было ими закрыто. Вполне вероятно, что узкая щель оставалась между передними концами ротовых пластинок и восходящей пластинкой ростра (рис. 76). В такую щель могла поступать, практически, только вода. Это значит, что во время питания, для того, чтобы пища попала в рот, ротовые пластинки должны были отодвигаться (опускаться вперед). Опускаясь, они открывали ротовое отверстие и доступ в ротовую полость. Но для того, чтобы ротовые пластинки могли сохранять свое расположение в виде ряда, как на рисунках 75, 76, и при этом двигаться, они должны были находиться в слое кожи (т.е. в кожной складке). В этой складке пластинки были закреплены. Движение ротовых пластинок в таком случае осуществлялось соответствующими мускулами, открывающими и закрывающими рот.

К ротовым пластинкам примыкали или близко подходили орогониальные пластинки (рис. 75, 76). Судя по их положению между неподвижными пластинками панциря (глазничными, брюшной, жаберными), орогониальные пластинки были также неподвижными. Можно предполагать, что они использовались для прикрепления мускулов, открывающих и закрывающих рот (Протоптераспис: рис. 75, Б). У Птерасписа (рис. 76, фиг. Б) такие мускулы могли крепиться к посторальным пластинкам.

По-видимому, как и у других позвоночных, ротовая полость бесчелюстных иннервировалась максиллярной (верхнечелюстной) ветвью тройничного нерва. Его положение у гетеростраков показано на рисунке 45 (ветвь V_2).

Схемы строения и действия пластинок ротовой области сходны у Протоптерасписа и Птерасписа (рис. 75, 76). Различия между этими птераспидами заметны в длине и форме ростра. Кроме того, у Птерасписов имелись небольшие посторальные пластинки (рис. 76, фиг. Б).

Схема строения ротовой области по типу этих птераспид известна и в других группах гетеростраков. По такой схеме, как у Протоптерасписа (*Protopteraspis*), был устроен ротовой аппарат циатаспид – группы, близкой к птераспидам (см. рис. 11, фиг. Б).

На морфоэволюционном уровне бесчелюстных опробовались различные варианты в строении высокоадаптивных (приспособительных) органов. Несмотря на относительную устойчивость типичной схемы (рис. 75, 76), это относится и к ротовому аппарату. Его строение могло меняться внутри подклассов и даже внутри менее крупных групп бесчелюстных. На-

пример, в отряде амфиаспид (подкласс гетеростраков) у некоторых из них ротовое отверстие помещалось на конце ротовой трубки (рис. 77, 78). Как мы уже знаем из главы о морфологии, ротовая трубка представляла собой вытянувшуюся вперед часть головы, расположенную перед пинеальным органом (железой внутренней секреции). Ротовое отверстие находилось у края ротовой трубки (рис. 77). Другие детали строения ротовой области этих амфиаспид неизвестны.

Длинные ростральные выросты есть у некоторых остеостраков («бореаспид») и у китайских галеаспид (рис. 37, 39). Но у них ротовое отверстие расположено не на конце выроста, а у его основания.

Представления о ротовой области в других крупных группах (подклассах) бесчелюстных во многом гипотетичны. Попытки объяснить ее строение относятся, в основном, к остеостракам и анаспидам.

У остеостраков (бесчелюстных, обладавших головоуловищным щитом, рис. 31) имелась крупная ротожаберная полость (рис. 33, фиг. Б). Вода поступала в нее через рот, омывала жабры и выводилась через жаберные отверстия. Пищевая составляющая, по-видимому, отцеживалась (Афанасьева, 2004). Ротовое отверстие у остеостраков было поперечным, продольным и, возможно, круглым. Предполагается, что некоторые остеостраки имели язык-терку, похожий на язык миног. Однако это мнение остается недоказанным.

Возможность сходства с миногами допускается и в исследованиях анаспид. Эти небольшие бесчелюстные (их длина обычно составляла около 20 см) имели веретенновидное удлинненное тело и сильный гипоцеркный хвостовой плавник (позвоночник продолжается в нижнюю лопасть плавника). Сходство с миногами анаспидам придают жаберные отверстия, образующие косой ряд по бокам головы (рис. 79). Иногда у анаспид реконструируют круглый сосущий рот (рис. 79). Гипотетически у них допускается существование языка, действовавшего как у круглоротых. Надо отметить, что заключение о возможном сходстве языка анаспид с языком-поршнем современных миног основывается на том, что наружные жаберные отверстия у анаспид сдвинуты назад (рис. 79). Предполагается, что эта сдвинутость была вызвана смещением назад жаберного аппарата (жаберной корзинки) в связи с образованием длинного языка, напоминающего язык миног.

Хотя такое объяснение привлекательно, тем не менее, оно оставляет неясным вопрос — на кого в силуре-девоне могли охотиться анаспиды (тем более остеостраки), используя язык-терку? Эти бесчелюстные не были быстроходными пловцами. Но главное в том, что существовавшие в то время рыбы (плакодермы, акантоды, ?акуловые, а также появившиеся в среднем девоне палеониски) и сами бесчелюстные (как потенциальные жертвы) имели или панцирь, или сильный чешуйный покров. Маловероятно, что с такой защитой мог справиться язык-терка. Надо также иметь в виду, что современные миноги поражают жертву не моментально. Они к ней присасываются и затем уже действуют языком, снабженным роговыми зубами (рис. 60, фиг. А). Едва ли можно себе представить анаспид или

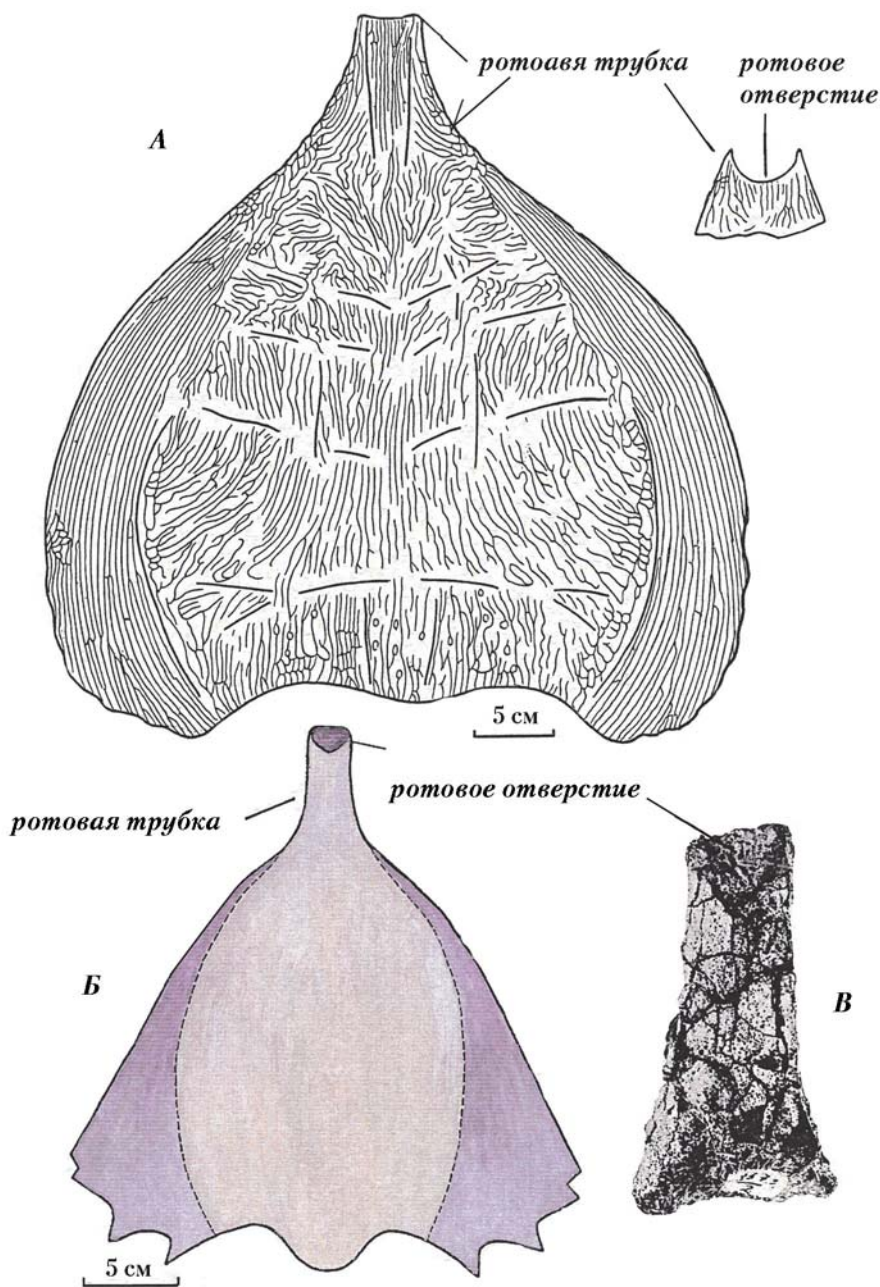


Рис. 77. Амфиаспиды (гетеростраки), имеющие ротовую трубку.
 А – схематическая реконструкция панциря *Леканиаспис* (*Lecaniaspis lata*) со спинной стороны, справа – передний конец ротовой трубки с брюшной стороны. Б – схематическая реконструкция панциря *Эглонаспис* (*Eglonaspis rostrata*), В – его ротовая трубка с брюшной стороны (палеонтологический материал, нижний девон, Сибирь; Палеонтологический институт РАН)

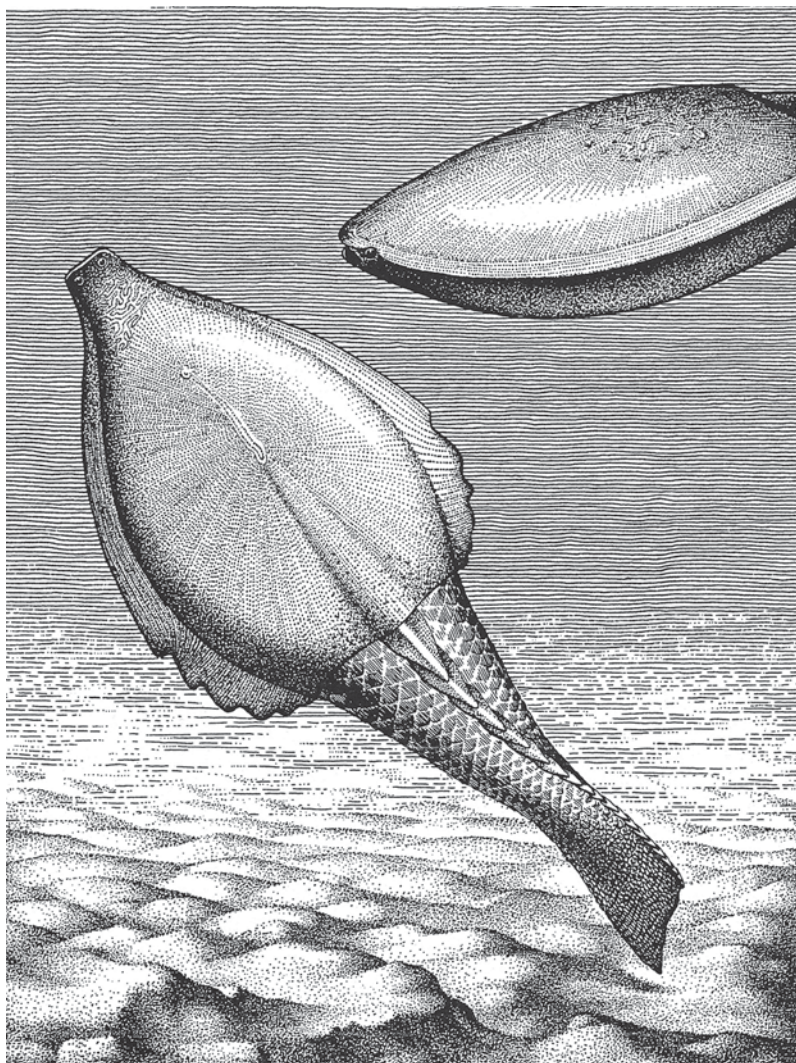


Рис. 78. Реконструкция Эмпедасписа (Empedaspis inermis) – гетерострака, имеющего ротовую трубку. Эмпедаспис в центре, справа сверху Аргуриаспис (Arguriaspis tcherkesovae). (Новицкая, 2004). Длина панциря Эмпедасписа около 16 см, Аргуриасписа – 16–18 см. Найдены в нижнедевонских отложениях полуострова Таймыр (Сибирь)

остеостраков (!) присасывающимися к кому-то. Их наружное строение для этого не подходит (см., например, рис. 31).

Интересно, что позднедевонские миноги (Прискомизон), открытые в Африке (сведения о них даны в предыдущей главе), имели крупный ротовой диск очень похожий на ротовую воронку современных миног. Африканские девонские миноги (в отличие от остеостраков и анаспид), судя по ротовому диску и по форме их удлиненного тела, сходного с телом совре-

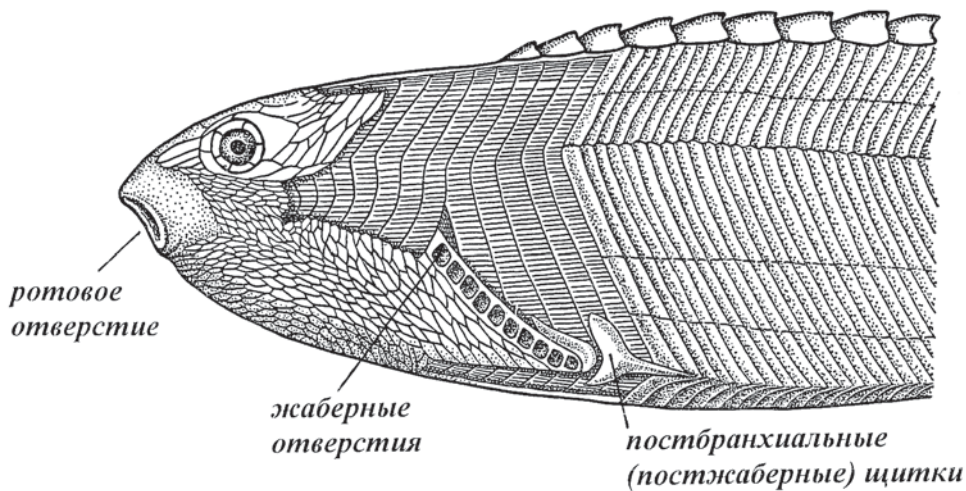


Рис. 79. Реконструкция анаспиды: Птериголепис (Pterygolepis nitidus). (По Э.Стеншё, Stensjö, 1958). Реконструирован круглый рот. Жаберные отверстия образуют косой ряд, далеко отодвинуты от переднего конца головы

менных миног, явно были способны присасываться. По-видимому, в конце девона стало проще и с выбором подходящей жертвы.

В целом, можно с полной уверенностью говорить о том, что остеоотраки и анаспиды, хотя и обладали важнейшими признаками сходства с миногами, но это сходство проявлялось в других признаках – в присутствии назогипофизного комплекса и в его строении (глава «О филогении...»). Что касается ротового аппарата, то данных о нем пока слишком мало.

Итак, среди бесчелюстных ротовой аппарат наиболее полно известен у гетеростраков. Очень важно, что у них (птераспид) он реконструирован не предположительно, а по фактическому материалу (Протоптераспис, Птераспис, рис. 75, 76).

Достаточен ли этот материал для того, чтобы, основываясь на нем, наметить пути перехода от ротового аппарата бесчелюстных к ротовому аппарату челюстноротых (древних рыб)? Нет, не достаточно. Дело в том, что ротовая область бесчелюстных (рис. 75, 76) дает представление только о поверхностных (кожных) пластинках, действовавших в ротовом аппарате. Эти поверхностные пластинки не гомологичны (не соответствуют) внутренним хрящевым дугам, из которых развились челюсти челюстноротых животных (Gnathostomata – гнатостом).

По способу питания бесчелюстных считают илоядными – питавшимися на дне, и планктоноядными – питавшимися в толще воды. Илоядными были виды с коротким или отсутствующим, или слабо развитым ростром (циатаспиды, некоторые птераспиды, амфиаспиды и др.). Проводя значительную часть времени на дне, эти гетеростраки копались в илу, разыскивая небольших мягких или очень тонкораквинных беспозвоночных

и различные органические остатки. Конечно, в случае удачи, они могли подхватить какую-то мягкую личинку и в воде, но это случалось, по-видимому, не слишком часто.

Бесчелюстные с хорошо выраженным ростром (птераспиды — рис. 76) кормились, по всей вероятности, чаще в воде, чем на дне. Их основную пищу мог составлять планктон (скопления мелких организмов в толще воды). Но, возможно, в их рационе не были редкостью отдельные свободноплавающие личинки, а также пища, находимая в мягких илах. С питанием в толще воды хорошо согласуется форма тела этих бесчелюстных. Так, на рисунке 76 видно, что в контуре тела Птерасписа вытянутый узкий ростр плавно переходит в удлиненный головотуловищный панцирь и, затем, в хорошо развитый хвостовой отдел. Есть длинный спинной дорсальный шип и корнуальные пластинки — дополнительные несущие плоскости. Животные с таким внешним строением уже приобрели явные приспособления к движению в толще воды и к питанию в воде. Мы не говорим сейчас о сравнительной эффективности этих приспособлений.

Способ питания бесчелюстных, державшихся на дне и у дна, часто сравнивается исследователями с использованием совка. Ротовыми пластинками, как совком, ил разгребался, рыхлился, пища подхватывалась на пластинки, как на совок. Ротовыми пластинками она направлялась в рот, откуда попадала в пищевод.

Бесчелюстные, проводившие много времени в воде, более приспособленные к плаванию, могли использовать и другой способ питания. Когда они кормились в воде, их ротовые пластинки, отодвигаясь, образовывали вместе с нижней поверхностью ростра своего рода воронку, в которую втягивалась вода и планктон (Обручев, 1964: «Основы палеонтологии»). Но, вместе с тем, на дне они могли пользоваться ротовыми пластинками, как совком. По-видимому, у бесчелюстных, в их массе, не было жесткой приспособленности к какому-то одному типу питания.

Уже упоминалось о том, что бесчелюстных иногда относят к некрофагам (к питающимся мертвыми животными). Но если такой способ питания и мог проявиться, то, скорее всего, только как редкий частный случай всеядности. Он не был основным способом питания, хотя бы в силу слабости ротового аппарата бесчелюстных.

Сравнительно недавно появились сообщения о находках очень хорошо сохранившихся ротовых пластинок у гетеростраков (птераспид). На пластинках обнаружены ранее неизвестные детали строения и на этой основе предложен новый вариант, объясняющий способ питания гетеростраков; использование ротовых пластинок, как совка, отвергается (Purnell, 2001). Ранее неизвестные факты сводятся к следующему: *1* — на ротовых пластинках сохранились следы прижизненного стирания; *2* — обнаружено слияние некоторых ротовых пластинок; *3* — на поверхности ротовых пластинок и на поверхности восходящей пластинки ростра найдены дентикли — очень мелкие зубчики. Что все эти находки могут означать?

Начнем со следов стирания. Они найдены на вентральной (брюшной) стороне ротовых пластинок, на их самых выпуклых участках. На передних концах ротовых пластинок следы стирания отсутствуют. Эти факты используются в предлагаемой новой трактовке способа питания гетеростраков (Purnell, 2001). Как считает Парнелл, гетеростраки были микрофагами, питавшимися взвесью (microphagous suspension feeders). Присутствие следов стирания на выпуклых частях ротовых пластинок рассматривается им как аргумент против объяснения действия ротовых пластинок по способу совка. Однако именно приуроченность стертых участков к самой выпуклой части нижней поверхности ротовых пластинок не очень согласуется с питанием взвесью. Взвесь должна была оставлять следы стирания на всей длине пластинок. Стертость только выпуклых участков вполне можно объяснить как раз использованием ротовых пластинок во время поисков пищи в донных осадках. Стирание о грунт выпуклых или выступающих частей других пластинок (брюшной, жаберных) часто встречается у гетеростраков (см., например, рис. 21). Т.е. положение следов стирания скорее подтверждает идею сравнения действия ротовых пластинок гетеростраков с совком.

Слияние некоторых ротовых пластинок, по мнению автора новой гипотезы, уменьшало возможность широкого, веерного, раздвигания пластинок. Но при использовании ротовых пластинок, как совка, широкое раздвигание этих пластинок не нужно. Едва ли оно было широким и в тех случаях, когда пластинки не сливались. Слияние пластинок делало их более прочными, более надежными для использования, именно, в качестве совка. Следует подчеркнуть, что подвижность ротовых пластинок у гетеростраков проявлялась не в том, что они широко раздвигались, образуя подобие веера. Их подвижность выражалась в том, что они могли в какой-то мере наклоняться («откидываться») вперед, расширяя вход в ротовую полость и, затем, возвращаться на прежнее место, отправляя захваченную пищу в рот и закрывая выход из ротовой полости.

Наконец, что могут означать находки дентиклей? Дентикли – это очень мелкие зубчики или зазубринки. Они расположены на внутренней и боковых сторонах ротовых пластинок и на нижней поверхности восходящей пластинки ростра. Как соотносятся ротовые пластинки и восходящая пластинка ростра у птераспид можно увидеть на рис. 76. Дентикли появляются в результате того, что обычные скульптурные гребешки, покрывающие поверхность ротовых пластинок, распадаются (break up) на серии зубчиков. Такие зубчики (дентикли) найдены у циатаспид и птераспид (гетеростраков). Зубчики направлены наружу (Purnell, 2001). По мнению описавшего их автора, зубчики преграждали путь в рот, мешали схватывать жертву, клевать (или щипать – biting). Присутствие зубчиков мешало и другим формам макрофагии (питания чем-то крупным), потому что контакт дентиклей с крупными пищевыми частицами препятствовал бы движению пищи во рту.

Предложенное объяснение функционального значения дентиклей не может не вызывать возражений.

Прежде всего, дентикли (зубчики) слишком малы для того, чтобы мешать пище продвигаться во рту (размеры зубчика около 1/10 миллиметра). Кстати, присутствие таких же зубчиков во рту современных акул свидетельствует о том, что продвижению пищи они не мешают. Дальше: направленность зубчиков наружу (outwardly) явно преувеличена. Судя по фотографиям, у гетеростраков они направлены различно – и немного вперед, и просто прямо.

Вполне вероятно, что функциональное значение этих зубчиков в том, чтобы сделать внутреннюю поверхность ротовых пластинок не гладкой, а шагреневой, чтобы пища (в том числе, жертва) не соскальзывала с ротовых пластинок, еще не попав в рот или едва попав в него. Для этого же нужны были и зубчики на восходящей поверхности ростра.

Исходя из давно известных фактов и фактов, с которыми мы только что познакомились, *о гетеростраках, в целом, можно говорить как о всеядных, для своего времени, существах*, питавшихся мелкими беспозвоночными, их личинками, различными органическими остатками в иле или в воде, не пренебрегавших растениями и планктоном. Некоторые из бесчелюстных были уже специализированными в способе питания. Например, это гетеростраки, имевшие ротовую трубку (рис. 77, 78), а также остеоостраки и галеаспиды, имевшие длинный стержневидный роstralный выступ (рис. 31, 37, 39 фиг. Б). Выступ не мешал питанию планктоном. По-видимому, бесчелюстные с таким строением могли лишь всасывать пищу.

Итак, мы подробно остановились на фактических материалах, относящихся к ротовому аппарату бесчелюстных. Таких материалов не очень много. Но среди них существуют находки, сохранность которых позволяет составить детальное представление о ротовой области некоторых палеозойских бесчелюстных позвоночных, в основном, гетеростраков.

Мы выяснили на материале по гетеростракам, что на основе ротового аппарата бесчелюстных, состоявшего из пластинок наружного скелета, не мог сформироваться ротовой аппарат челюстноротых. Как же в эволюции позвоночных он все-таки появился? На этот счет существуют гипотезы. Но узнаем подробнее о строении ротового аппарата челюстноротых.

Что представляет собой ротовой аппарат челюстноротых позвоночных (рыб)? Как он образовался?

Поскольку среди рыб очень существенные признаки сходства с бесчелюстными обнаружены у акул (см. предыдущие главы), мы будем пользоваться данными о ротовом аппарате акулорыб.

Откроем изображение черепа акулы (рис. 80). Осевой череп (хрящевой у акул) на рисунке показан сиреневым цветом. С ним соединяются **челюстная дуга** (мандибулярная, обозначена светлым и темным розовым) и **гиоидная дуга** (обозначена светлым и темным голубым)

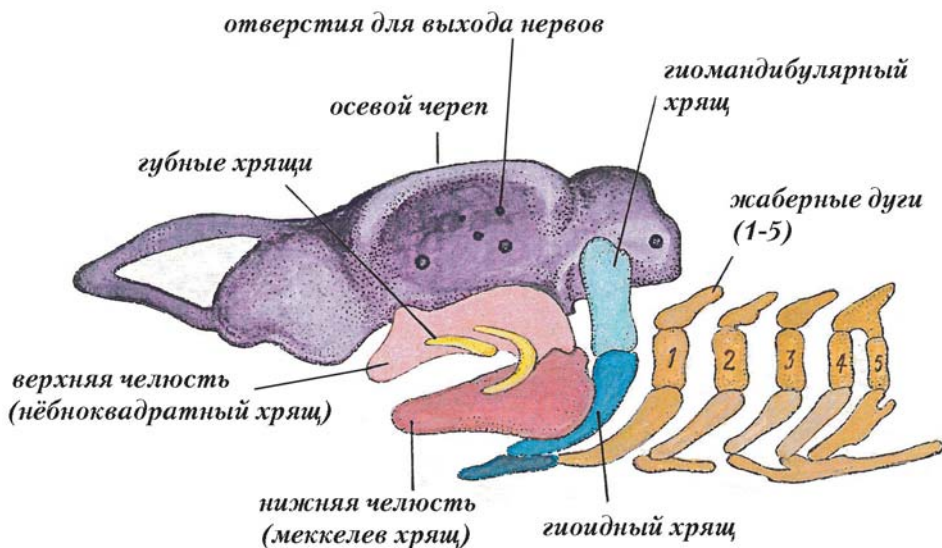


Рис. 80. Осевой череп акулы, челюсти и жаберные дуги. (По Шмальгаузену «Основы сравнительной анатомии позвоночных животных»)

Верхняя часть челюстной дуги — это верхняя челюсть. Она образована небноквадратным (палатоквадратным) хрящем.

Нижняя часть челюстной дуги — нижняя челюсть, образована меккелевым хрящом.

Челюстная дуга «подвешивается» к осевому черепу с помощью гиоидной дуги (показана голубым).

Гиоидная дуга также состоит из двух частей. Ее верхний отдел называется гиомандибулярный, нижний — гиоидный.

Позади гиоидной дуги следуют обычные жаберные дуги, служащие для дыхания (рис. 80).

На рисунке 80 видно, что челюстная и гиоидная дуги очень заметно отличаются от обычных жаберных дуг. Челюстная и гиоидная дуги гораздо крупнее и состоят из двух частей, а не из четырех, характерных для дуг, следующих за ними. Однако остатки (рудименты) двух отсутствующих элементов челюстной и гиоидной дуг найдены у акул. Это значит, что челюстная и гиоидная дуги на более ранних этапах эволюции имели обычное для жаберных дуг 4-х членное строение и выполняли обычную, дыхательную функцию. О том же свидетельствует существование у хрящевых рыб жаберной щели между челюстной и гиоидной дугами. Такая щель присутствует и у некоторых других рыб. Она сохраняется во взрослом состоянии в виде спиракулярного отверстия (брызгальца). В брызгальце находят остатки (рудименты) жабры. Эмбриональные закладки жаберных щелей иногда отмечаются исследователями и в более переднем положении — впереди

брызгальца. Указанные факты свидетельствуют о том, что *на ранних этапах становления позвоночных все жаберные дуги выполняли только дыхательную функцию*. В то время жаберные дуги, ставшие впоследствии челюстной и гиоидной, еще не приобрели свойственных им специализаций.

В связи с этим интересны находки преспиракулярных жаберных отверстий у бесчелюстных (рис. 81). Судя по расположению преспиракулярного отверстия сбоку от орбиты (рис. 81, фиг. Б), они (отверстие и орбита) могли быть ограничены сзади только одной и той же жаберной дугой. Это так, поскольку преспиракулярное отверстие и орбита находились на одном уровне.

Считается, что у бесчелюстных жаберная дуга, ограничивающая орбиту (глазницу) сзади, соответствует мандибулярной, т.е. челюстной дуге рыб.

Таким образом, принимая это соответствие, надо признать, что у бесчелюстных отверстия, о которых идет речь (преспиракулярные), помещались между мандибулярной и расположенной перед ней премандибулярной (предчелюстной) дугами. У бесчелюстных эти дуги выполняли только функцию дыхания: через находившееся между ними преспиракулярное отверстие вода поступала в ротовую полость и дальше — в глотку и жаберные мешки.

Так как же в дыхательной системе, состоявшей из одинаковых жаберных дуг, могли образоваться челюсти?

Появление челюстей объясняют тем, что в эволюции позвоночных у одной из передних пар жаберных дуг изменилась функция (Шмальгаузен, 1947). Эта дуга стала использоваться для удержания добычи во рту. Позднее она стала использоваться и для захвата добычи. С изменением функции связано и изменение строения дуги. Эта (первоначально жаберная) дуга утратила свои верхний и нижний элементы, а оставшиеся два средних элемента существенно увеличились. Так образовались челюсти. Их формирование сопровождалось развитием сильной мускулатуры и механизма, прикрепляющего их к осевому черепу. Прикрепление осуществлялось связками или непосредственным причленением, или тем и другим.

В прикреплении челюстей к черепу особенно важна гиоидная (подязычная) дуга, следующая сразу после челюстей (рис. 80, 82, выделена голубым). Она менялась одновременно с челюстной дугой и сходным образом: в гиоидной дуге также исчезли верхний и нижний элементы (первоначально она состояла из 4-х частей, как и остальные жаберные дуги). Средние элементы заметно увеличились (рис. 80). Предполагается, что в древнейшем (исходном) состоянии челюстная и гиоидная дуги прикреплялись к осевому черепу независимо одна от другой. Они подвешивались к черепу своими верхними концами. Затем, в эволюции, гиоидная дуга стала основным элементом, поддерживающим челюсти.

Варианты прикрепления челюстей к черепу разнообразны. Так как в этой книге нас интересуют древние челюстноротые, особенно акулы, рассмотрим некоторые способы прикрепления челюстей на примере акул.

Среди современных акул, у наиболее примитивных, челюстная дуга имеет тройную связь с осевым черепом. На рисунке 82 (фиг. А) верхняя

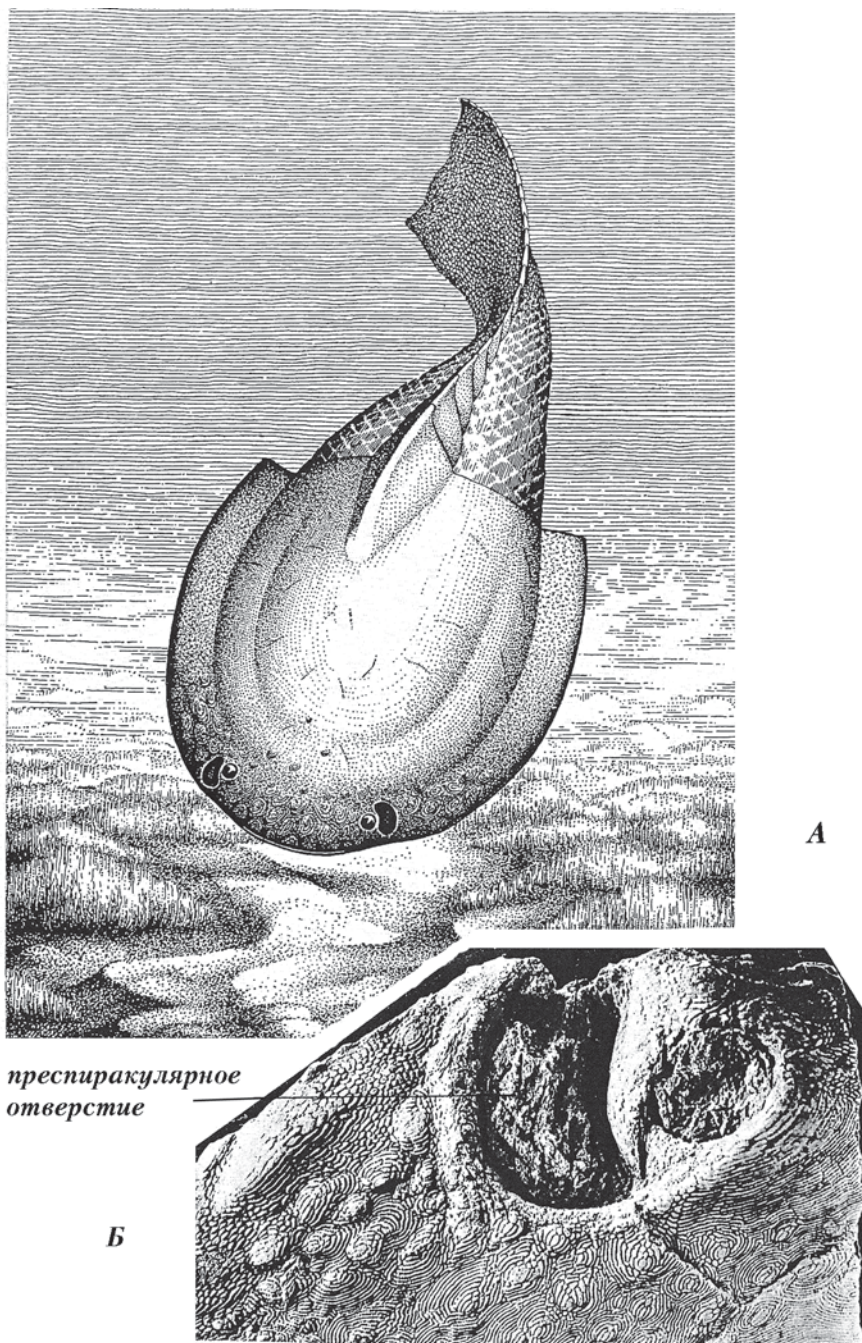


Рис. 81. Преспиракулярные отверстия у амфиаспид (гетеростраки).
А – реконструкция Габрейасписа (*Gabreyaspis tarda*). (Новицкая, 2004). Полная длина панциря – 14 см, его максимальная ширина 14–15 см.
Б – область преспиракулярного отверстия. Палеонтологический материал. Палеонтологический институт РАН

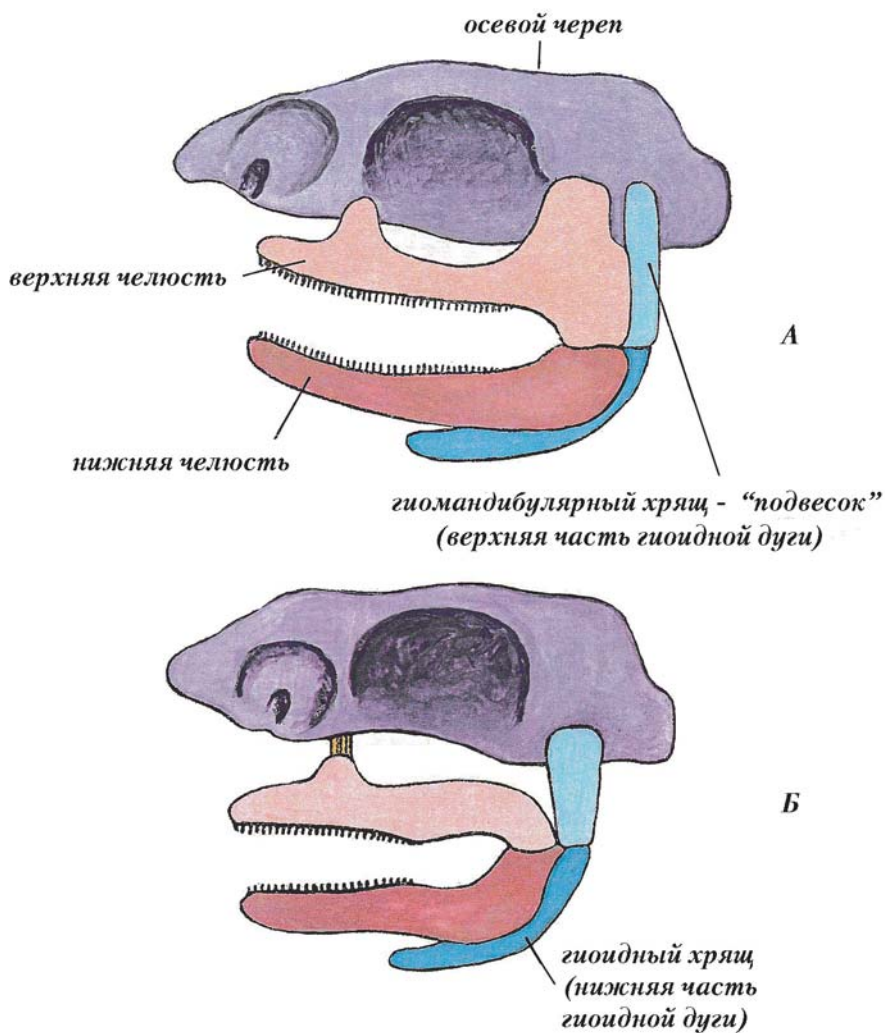


Рис. 82. Схемы соединения челюстей с осевым черепом. (По Шмальгаузен: «Основы сравнительной анатомии»).

А – амфистильный тип соединения у акулы. (*Гептанхус, Hembranchius*). Челюстная дуга прикрепляется к осевому черепу впереди, в слуховой области и, кроме того, связана с ним гиомандибулярным хрящом. Тройное прикрепление.

Б – гиостильный тип соединения у акулы. Свойствен большинству рыб. Челюстная дуга связана с черепом впереди, ее задний конец подвешивается к черепу гиомандибулярным хрящом (гиоидной дугой)

челюсть, т.е. палатоквадратный (небноквадратный) хрящ показан светлым розовым. Челюсть прикрепляется к дну черепа передним отростком (в глазничной области) и задним отростком (в слуховой области) (рис. 82, фиг. А). Кроме того, задняя часть челюстей соединена связками с гиомандибулярным хрящом (с гиоидной дугой). Череп, имеющий строение такого типа, называется амфистильным.

Для рыб характерно состояние, когда верхняя челюсть (палатоквадратный хрящ) связана с черепом только в своей передней части (рис. 82, фиг. Б). Задняя часть челюстей подвешивается к черепу с помощью гиоидной дуги, а именно, гиомандибулярного хряща (на рисунке показан светлоголубым). Это — гиостильный тип черепа.

Отметим еще один тип черепа — аутостильный. Он характерен для некоторых рыб и для наземных позвоночных. В черепе такого типа челюстная дуга соединена с ним в передней (обонятельной) и задней (слуховой) области. Иногда верхняя челюсть сливается с осевым черепом. При таком строении черепа гиомандибулярный хрящ утрачивает свое значение, как подвеска для прикрепления челюстей.

Появление таких различных типов черепов в эволюции челюстноротых позвоночных, по всей вероятности, было связано со специализациями аппарата захватывания и удержания добычи.

В классических гипотезах, объясняющих происхождение челюстей, признается, что челюсти сформировались в эволюции позвоночных из жаберных дуг, т.е. из органов дыхания. И это, в сущности, доказано.

В последнее время предлагаются более подробно разработанные идеи, объясняющие причины и механизмы появления челюстей. Формирование челюстей связывается с изменениями в вентиляторном механизме древних позвоночных (Mallatt, 1996). Автор гипотезы считает, что жаберные дуги, ставшие впоследствии челюстями, расширились (увеличились) в связи с их вентиляторной функцией: сближение увеличившихся дуг (будущих челюстей) препятствовало отливу воды через рот во время сильного выдоха. Затем челюсти еще расширились (enlarged), приобретая функцию схватывания жертвы в процессе питания. Сильное всасывание и прикус при закрывании рта, хотя и развивались для вентиляции, преадаптировали (подготовили) первых гнатостом (челюстноротых) для всасывания и схватывания жертвы.

Увеличиваясь, челюсти наклонились вперед, тем самым выжимая ротовую полость («старый рот») перед собой в щель между челюстями и губами. Одновременно, передняя часть глотки (позади челюстей) вытянулась вперед и стала «новым ртом» — ротовой частью ротоглоточной (буккофарингеальной) полости челюстноротых. В течение перехода к челюстноротым, премандибулярные (расположенные перед челюстной дугой) щеки и губы старого рта оставались на месте. По данным автора гипотезы (Mallatt, 1996), их следы есть у личинок миног, химеровых рыб и акул.

Стадии в эволюции ротового аппарата позвоночных моделируются так:

предковые позвоночные — животные с разъединенными жаберными дугами;

ранние пре-гнатостомы (т.е. древние позвоночные, предшествовавшие появлению челюстноротых) — имелись соединенные внутренние жаберные дуги и сильная вентиляция;

поздние пре-гнатостомы — имелись закрывающие рот вентиляторные «челюсти»;

ранние гнатостомы (челюстноротые) — имелись челюсти (feeding jaws), используемые для питания (Mallatt, 1996).

«Gnathostomes feed with their ventilatory pharynx» (Mallatt, 1996, p. 397) — челюстноротые питались с помощью их вентиляторной глотки. (!).

Мы в основных чертах познакомились с гипотезой происхождения ротового аппарата у челюстноротых позвоночных. Хотелось бы обратить внимание на следующее.

Одной из очень спорных гипотез в изучении дыхательной системы древних рыб является афетогноидная гипотеза. Она состоит в том, что гиоидная дуга была свободной, не являлась подвеском для челюстной дуги. Эта гипотеза использовалась для объяснения строения плакодерм и акантодов. Автор детализированной гипотезы происхождения челюстей (см. выше) считает, что афетогноидная гипотеза поддерживается современными данными по развитию (...by modern developmental data), а также данными по многим ископаемым группам (остракодермам), имевшим полную жаберную щель между челюстной и гиоидной дугами (Mallatt, 1996).

В связи с вопросами, обсуждавшимися в предыдущей главе «О родственных связях между бесчелюстными, челюстноротыми и круглоротыми», важны также следующие выводы. Они сделаны в результате изучения проблемы происхождения челюстей (Mallatt, 1996). Один из выводов состоит в том, что возрождается концепция циклотом (т.е. круглоротых: миног и миксин), как естественной группы. О том, что миноги и миксины — естественная группа уже говорилось в главе о родственных связях, хотя при этом имелись в виду другие признаки строения.

Важен также вывод о том, что в отличие от миног и миксин предки челюстноротых никогда не имели мягкого неба (velum), действующего как насос, и не имели в ротовом аппарате «языка» (Mallatt, 1996).

Против гипотезы о существовании у гетеростраков ротового аппарата, подобного языку миксин, свидетельствуют и другие авторы (Purnell, 2001), основывающиеся на строении ротовой области у гетеростраков. Исследования по сравнительной эмбриологии приводят к выводу о том, что в развитии ротового аппарата у миног и у челюстноротых участвуют негомологичные зачатки (Kuratani, 2004). Это — существенные дополнительные аргументы против сближения челюстноротых с круглоротыми (миногами, миксинами) и с остеоостраками. Подробно родственные связи челюстноротых обсуждены в специальной главе этой книги («О филогении. О родственных связях...»).

В целом, гипотеза о формировании челюстей на основе дыхательной системы древнейших позвоночных, имевших только отдельные жаберные дуги, по-видимому, вполне отражает направление процесса эволюции. Произошедшие преобразования передних жаберных дуг в ротовой аппарат обеспечили челюстноротым серьезные адаптивные преимущества.

О НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ. О ГОЛОВНОМ МОЗГЕ

В эволюции позвоночных двуноздревые бесчелюстные и челюстноротые принадлежат к одному и тому же направлению. (См. в предыдущей главе раздел «О родственных связях...»). Это же направление эволюции включает и человечество. Есть ли в строении бесчелюстных и человека какие-то признаки сходства?

Есть ли доказательства того, что мы (последняя, на сегодня, ступень эволюции позвоночных) связаны с двуноздревыми бесчелюстными родством, хотя и невообразимо древним? Оказывается, доказательства есть. Древние признаки сходства (в данном случае — родства) имеются у каждого из нас и это не какие-нибудь рудименты, т.е. остатки утраченных органов. Такими признаками, прошедшими через всю эволюционную историю позвоночных — от бесчелюстных до высших млекопитающих — являются дентин и кость — ткани, образующие скелет и зубы.

Следы (или черты) плана строения бесчелюстных, проходящие через всю эволюцию позвоночных, можно обнаружить и в других системах органов. Как это ни странно, но они заметны в центральной нервной системе — сложнейшей из систем органов. Естественно, что в истории позвоночных она, как и другие системы, эволюционировала. Что же происходило с ней? *Какие сходства и различия в нервной системе (в мозге) можно найти на морфоэволюционном уровне бесчелюстных и у рыб? И есть ли сходство в строении мозга у далеко разнесенных во времени «исходных» позвоночных — бесчелюстных (двуноздревых) и «конечных» — человека?*

Посмотрим, можно ли ответить на поставленные вопросы. Но полезно начать с небольшой экскурсии в историю развития нервной системы. Для этого нам будут нужны справочники: «Основы палеонтологии» под редакцией академика Ю.А. Орлова (ряд томов), «Жизнь животных» под ред. акад. В.Е. Соколова (ряд томов), «Основы сравнительной анатомии» И.И. Шмальгаузена, «Анатомия и физиология» Е.А. Воробьевой, А.В. Губарь, Е.Б. Сафьянниковой, «Бесчелюстные и древние рыбы» под ред. Л.И. Новицкой (ответственный редактор) и О.Б. Афанасьевой, а также ряд других книг. В качестве одного из источников сведений о современных животных будет использована «Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных» С.В. Савельева.

Нервная система. О ее усложнениях в эволюции

У позвоночных, даже у низших, нервная система уже сложно устроена. Но в эволюции животных головной мозг появился далеко не сразу... Что представляла собой нервная система до его появления? Попробуем выяснить это, хотя бы в самых общих чертах.

Нервная система простейшего типа состоит из нервных клеток (нейронов), равномерно распределяющихся по телу животного. Иногда нервные клетки приурочены к части тела. Нервная система такого типа представляет собой сеть.

Сетевидное нервное сплетение известно у современных кишечнополостных, являющихся самыми древними и низкоорганизованными среди многоклеточных животных («Жизнь животных», т. 1, 1987). Иногда системе такого типа называют диффузной нервной системой. В ней отростки связывают только соседние нервные клетки, т.е. нет протяженных путей. От рецепторов – воспринимающих клеток эпителия – волокна идут в сеть. Из сети к поверхности мышечных клеток отходят двигательные волокна.

Происхождение нервных клеток объясняется различно. В одной из гипотез второй половины XIX века, нервные и мышечные клетки считаются независимо происходящими из эпителия эктодермы. Их взаимодействие расценивается как вторичное. [Мнение Гертвигов (O. Hertwig, R. Hertwig, 1878–1880).]

В другой версии дается представление о нервной и мышечной системах как о едином целом, сформировавшемся из эктодермы без деления на нервные и мышечные клетки. Первичные клетки обладали и нервными, и мышечными функциями. Позднее клетки дифференцировались на сенсорные (чувствующие) и моторные (двигательные). [Гипотеза Клейненберга (Kleinenberg, 1872), разрабатывалась А.А. Заварзиным (1941).]

Какие основные преобразования в нервной системе беспозвоночных можно отметить, как особенно важные в свете ее эволюции у животных? В одной из гипотез последнего времени, считающей кишечнополостных предками основных групп животных, главные преобразования, приведшие к формированию нервной системы хордовых, связываются с переходом к передвижению по дну. Такой переход вызвал появление признаков билатеральной симметрии. По этой гипотезе, у вероятного предка хордовых – примитивного свободноплавающего животного («гидроида») – существовала радиальная симметрия, диффузная нервная система и имелось окологлоточное нервное кольцо. Переход такого существа к движению по дну должен был вызвать появление спинной и брюшной поверхностей тела. Активизация движения по дну способствовала скоплению нервных клеток на переднем (головном) конце тела. То есть способствовала образованию головных ганглиев, а также появлению нервных тяжей по бокам тела и появлению поперечных комиссур, соединяющих продольные тяжи (Савельев, 2001). Эта гипотеза в ее части, изложенной выше, дает представление о вероятном переходе от диффузной нервной системы к ганглионарной (ганглиозной, имеющей ганглии).

Ганглии полностью состоят из нервных клеток и их отростков: внутренняя полость отсутствует. Ганглии связаны выходящими из них отростками нервных клеток (аксонами) с органами пищеварения, дыхания, с мышечными клетками — между нервными центрами и органами образуются проводящие пути.

Нервная система эволюционирует, обычно, в сторону усложнения. Попробуем выбрать какой-то пример. Это должна быть относительно примитивная группа беспозвоночных с заметно прогрессирующей нервной системой. Хорошей иллюстрацией такого рода могут служить исследования материалов по современным червям. Систематики делят их на несколько типов, включенных в раздел двусторонне-симметричных животных — билатералий (Bilateralia) («Жизнь животных», т.1, 1987). В эволюции нервная система червей важна тем, что, по-видимому, она послужила основой для формирования нервной системы в других более сложных группах организмов.

На ранних этапах развития нервной системы (у просто устроенных плоских червей) от ганглия, находящегося на головном конце тела, отходят назад нервные продольные тяжи. Они соединяются между собой поперечными перемычками — комиссурами (рис. 83). В местах пересечения находятся скопления нейронов. В целом система напоминает лестницу. Она называется ортогональной. Органы чувств у плоских червей представлены, в основном, кожными ресничками, связанными с нервными клетками. Ими воспринимаются механические раздражения и присутствие некоторых химических соединений. У части плоских червей есть глаза (глазкú). Иногда имеется орган равновесия (статоцист).

Более сложно устроена нервная система у кольчатых червей. В сегментах их тела ганглии сближены. Они образуют брюшную нервную цепочку. У них имеется скопление нервных клеток, расположенное над пищеводом, обозначаемое иногда как головной мозг (рис. 83, фиг. Б). В коже, особенно на переднем конце тела, есть светочувствительные клетки (фоторецепторы). У многих есть «глаза» (рис. 83, фиг. Б). Имеются обонятельные клетки, воспринимающие запахи. У некоторых морских кольчатых червей (эхиурид) обнаружены органы слуха, сходные с органами боковой линии рыб (Свешников, 1987: «Жизнь животных», т.1).

Итак, у двустороннесимметричных беспозвоночных на переднем, головном, конце тела имеются заметные скопления нервных клеток — нервные ганглии. От них отходят продольные нервные тяжи, становящиеся сегментированными (у кольчатых червей). Выделяются брюшной тяж (брюшная цепочка) и спинной. Начинается формирование пока примитивно устроенных органов чувств: зрения, обоняния, равновесия.

Сходство с нервной системой, свойственной кольчатым червям, отмечается у моллюсков («Основы палеонтологии», 1960: т. Моллюски — Брюхоногие, т. Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие), и у древних членистоногих. Среди беспозвоночных нервная система становится особенно сложной в этих группах.

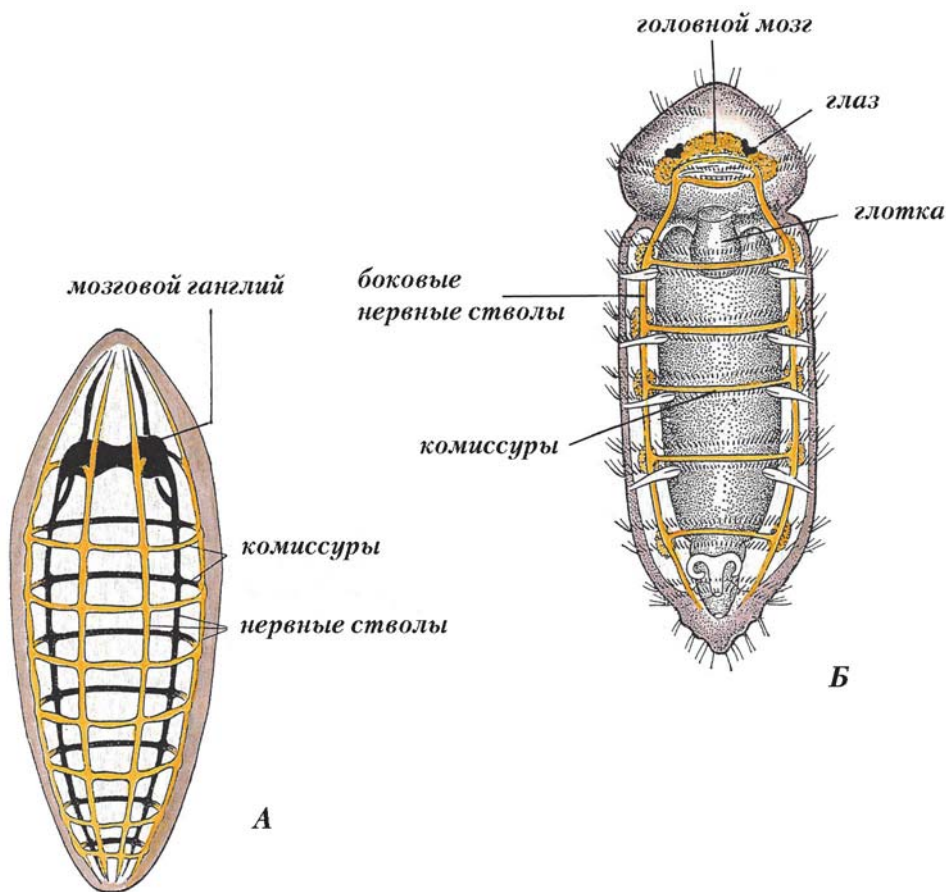


Рис. 83. Схемы строения нервной системы у некоторых низших двусторонне-симметричных животных.

А – ортогональный тип нервной системы. **Б** – примитивный представитель кольчатых червей (кольцецов: Динофилус, *Dinophilus*). («Жизнь животных», т. 1: **А** – из Иоффе, 1987; **Б** – из Свешников, 1987)

У брюхоногих моллюсков вокруг пищевода располагаются четыре пары головных ганглиев. Они соединены продольными и поперечными тяжами так же, как у червей. У головоногих моллюсков нервная система особенно усложняется, что связано с их образом жизни: это – свободноживущие, хорошодвигающиеся хищники. Они обладают крупным мозгом, образующимся в результате слияния головных ганглиев, сконцентрированных вокруг пищевода. Ганглии управляют дыхательным центром и иннервируют внутренние органы. Из органов чувств особенно хорошо развито зрение. Глаза головоногих моллюсков имеют строение, похожее на строение глаз позвоночных. Хорошо развиты рецепторы, воспринимающие запахи и химические раздражители.

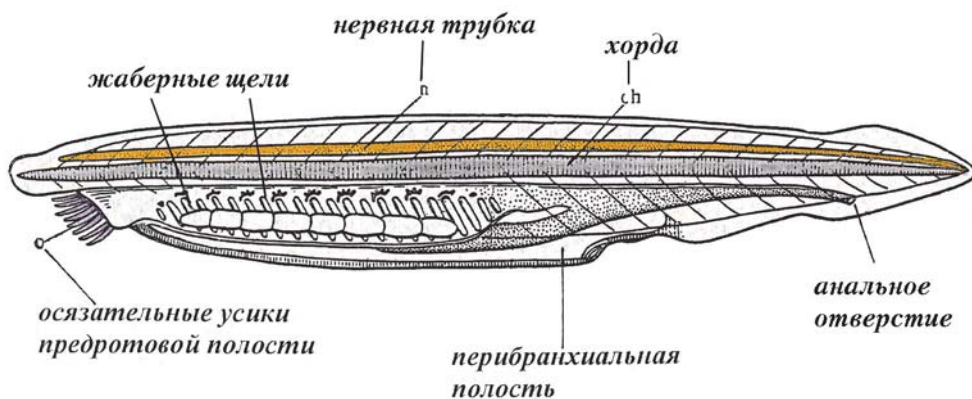


Рис. 84. Схема строения ланцетника. (Обручев, 1964 по Ziegler, 1907)

Очень высокого уровня развития достигает нервная система членистоногих, что является результатом длительного процесса цефализации нервной системы беспозвоночных. Результатом цефализации стало появление у членистоногих (как и у некоторых червей) грибовидных тел, анализирующих всю поступающую информацию, т.е. выполняющих, в сущности, ассоциативные функции. Мозг членистоногих способен сохранять информацию: например, многие насекомые обладают развитой памятью. В мозге членистоногих отмечается сегментация, что связано со специализацией частей мозга, перерабатывающих сенсорную информацию. Нервная система членистоногих определяется исследователями как вершина ее развития у беспозвоночных.

В целом, направление развития нервной системы беспозвоночных можно определить следующим образом: от диффузной – к ганглионарной, затем – к слиянию ганглиев, образующему примитивный мозг.

Переходим к типу хордовых (Chordata). В состав хордовых систематиками включаются, в качестве подтипа, позвоночные.

Для хордовых характерно появление трубчатой центральной нервной системы.

Строение современных хордовых известно по ланцетникам (подтип бесчерепных, *Ascania*), оно гораздо более примитивно, чем у позвоночных.

Ланцетники имеют вид полупрозрачных существ розоватого цвета. Форма тела веретеновидная (рис. 84), длина тела от 3-5 до 8 см.

Есть хорда (эластичная спинная струна), продолжающаяся от переднего конца головы до конца хвостового плавника (рис. 84). Нервная трубка короче хорды. По некоторым данным, в передней части нервной трубки ее центральный канал расширяется. Обособленных нервных узлов нет. Органы чувств очень слабо развиты. Имеется обонятельная ямка. На нервной трубке есть светочувствительные пятна, расположенные на ее переднем

конце и вдоль нее. Таким образом, вся нервная трубка является светочувствительной. Есть осязательные клетки в окологротовых щупальцах (усиках) и на коже. Жабры защищены перибранхиальной полостью, в которую открываются жаберные щели (рис. 84).

Ланцетники живут в морях, в прибрежной полосе, ведут зарывающийся образ жизни, более активны ночью.

Из описания и схемы (рис.84) видно, что общее строение и нервная система ланцетников еще очень просты (примитивны). Однако эти животные крайне важны для изучения сложных вопросов происхождения и эволюции хордовых.

Гораздо более совершенна нервная система низших позвоночных (тип хордовые, подтип позвоночные, Vertebrata). У высших позвоночных – млекопитающих и, особенно, у человека она достигает максимальной сложности.

Позвоночные.

Центральная нервная система позвоночных включает головной и спинной мозг. С головным мозгом связаны черепно-мозговые нервы, 12 пар. Среди них есть сенсорные (передающие в головной мозг информацию от внешних и внутренних рецепторов), моторные (двигательные) и смешанные. Спинной мозг помещается в полости канала, образованного нервными (занимающими верхнее положение) дугами позвонков. С ним связаны спинно-мозговые нервы.

Представления о начальных стадиях развития нервной системы позвоночных, ставшие широко известными, показаны на рис. 85. На ранних эмбриональных стадиях закладка нервной системы у позвоночных имеет вид полосы утолщенной эктодермы (наружного слоя кожи) (рис. 85). Полоса занимает обычное для хордовых положение: она закладывается на спинной стороне зародыша. С обеих сторон формирующегося желобка полоса эктодермы образует небольшие валики – нервные складки (рис. 85, фиг. Б–Г). Валики смыкаются, становясь ганглионарными пластинками (рис. 85, фиг. Д). Из этой полосы утолщенной эктодермы (затем – нервной трубки) и из нервных складок (ганглионарных пластинок) развивается головной и спинной мозг, а также черепно-мозговые и спинно-мозговые нервы.

Для позвоночных характерно образование в головном мозге желудочков (полостей). Среди беспозвоночных внутренние полости известны только в ганглиях головоногих моллюсков.

Как исключение, сворачивание поверхностного слоя эктодермы, нейроэпителиа, в нервную трубку не происходит у костистых рыб. Первоначально их головной и спинной мозг представляет собой нейроэпителиальный тяж без внутренней полости. Нервная трубка образуется в результате миграции клеток из внутренней зоны тяжа к его внешней стенке (Савельев, 2001).

Современными исследованиями показано, что ранние стадии образования нервной трубки намного сложнее схемы, описанной выше. Появле-

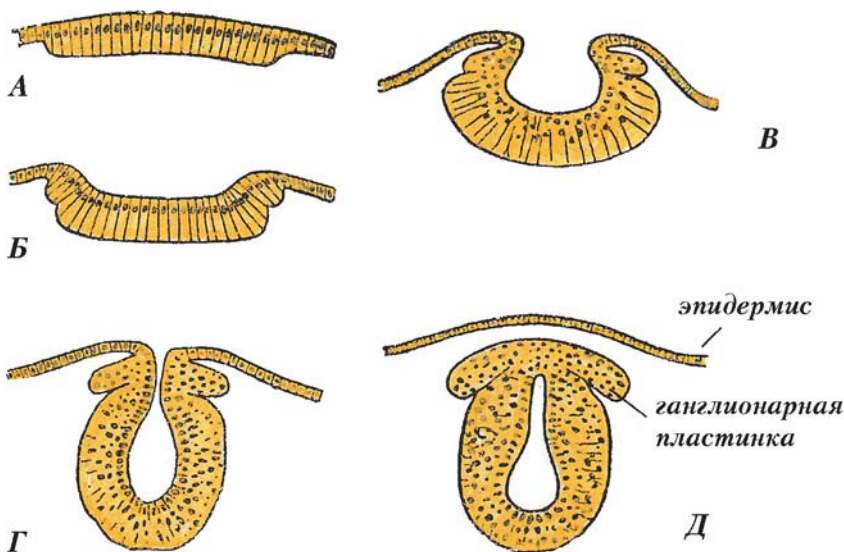


Рис. 85. Схемы последовательных стадий развития центральной нервной системы у позвоночных. (Поперечные разрезы).

А – образуется полоска утолщенной эктодермы (нервная пластинка), Б, В – полоска изгибается в виде желобка, Г – стенки желобка сближаются, Д – образовалась нервная трубка. (Шмальгаузен, «Основы сравнительной анатомии»)

ние нервной трубки сопровождается появлением групп нервных клеток, называемых клетками нервного гребня. Из этих клеток формируется основная часть периферических нервов и ганглиев. Часть периферической нервной системы образуется из эктодермальных плакод, не связанных с клетками нервного гребня. Развитие и дифференциация нервной системы сопровождается непрерывной пролиферацией (быстрым размножением) нейробластов.

Следует отметить, что описание процессов эмбриогенезов на современных материалах по степени детализации и доступным для изучения уровням строения существенно превосходит возможности, предоставляемые ископаемым материалом. В древних группах эмбриональное развитие органов или их систем иногда можно реконструировать, исходя из взрослых (дефинитивных) состояний. Пример такой схематической реконструкции дан в главе «О филогенетике. О родственных связях...» (развитие гипофиза). Находки личиночных (мальковых) стадий древних рыб (например, девонских двоякодышащих) известны, но все-таки очень редки и фрагментарны (Krupina, 1992, 1995; Krupina, Reisz, 1999).

О ГОЛОВНОМ МОЗГЕ

Классическое представление о схеме эмбрионального развития головного мозга сложилось уже в первой трети XX века.

В начале своего формирования нервная трубка выглядит так, как показано на рисунке 86 (фиг. А).

Уже на самых ранних стадиях эмбриогенеза она вздута на переднем конце и имеет изгиб. Это – первичный мозговой пузырь (рис. 86, фиг. А). Затем он разделяется на два отдела – *prosencephalon* и *rhomencephalon*. Далее образуются три мозговых пузыря (рис. 86, фиг. Б). После этого происходит дальнейшее усложнение в строении мозга. Из трех первичных мозговых пузырей (рис. 86, фиг. Б) образуются пять эмбриональных отделов мозга (рис. 86, фиг. В): передний (обозначен буквой *p*), промежуточный (*d*), средний (*m*), задний (*mt*) и продолговатый (*ml*). Крыша заднего мозга (*mt*) иногда имеет вид поперечной складки. У многих позвоночных из крыши заднего мозга образуется мозжечок (церебеллум, *cerebellum*). Продолговатый мозг (*ml*) переходит в спинной мозг.

У современных животных, мозг которых может изучаться непосредственно, в качестве границ отделов принимаются те или другие морфологические элементы. Границы в значительной мере условны (рис. 86, фиг. Г). У бесчелюстных границы отделов мозга также определяются по следам хорошо различимых структур: перешейка (*isthmus*), пинеального бугорка, учитывается положение желудочков мозга.

Развиваясь, головной мозг растет неравномерно. Его отдельные части на спинной стороне, растут быстрее, чем на брюшной. В результате образуются изгибы. Особенно заметен теменной изгиб, появляющийся в области среднего мозга (рис. 86, фиг. Г, Д). Его появление вызвано быстрым ростом крыши среднего и переднего мозга. При этом передний мозг оказывается в позиции подогнутого (рис. 86, фиг. Г).

Кроме классической схемы существуют другие модели образования мозговых пузырей. Стало известно, что в эмбриональном развитии мозга число стадий может существенно варьировать. Наряду с двух-, трех-, пятипузырной стадиями существуют двух-, четырех- и пятипузырные стадии, а также другие варианты. В первичные мозговые пузыри могут входить в любом сочетании закладки будущих отделов взрослого мозга. То есть схемы эмбрионального развития мозга вариабельны. Изменчивость проявляется даже у близкородственных видов. Вариабельность эмбриогенезов, по всей вероятности была обычной и для ранних этапов эволюции позвоночных. Так, можно предположить, что *rhomencephalon* (см. выше) некоторых древних бесчелюстных не подразделялся на продолговатый и задний мозг, а функционировал как один отдел, переходящий в спинной мозг.

Этим закончим наш очень краткий обзор преобразований в эволюции нервной системы и перейдем непосредственно к материалам по бесчелюстным и рыбам.

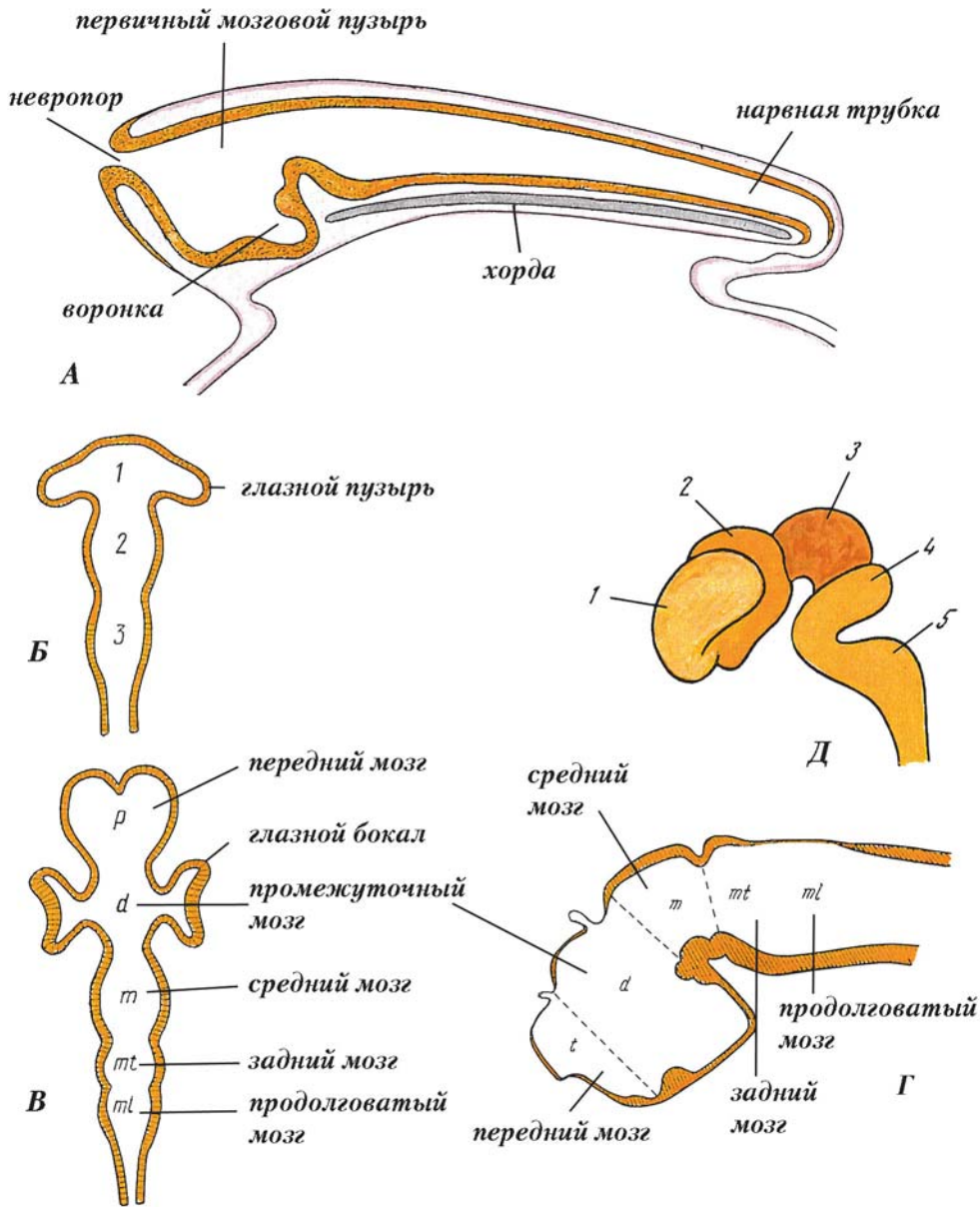


Рис. 86. Схемы строения нервной трубки и головного мозга на эмбриональных стадиях развития позвоночных.

А – продольный разрез через эмбриональную нервную трубку (ранняя стадия развития нервной системы зародыша), *Б* – стадия трех мозговых пузырей, *В* – стадия пяти мозговых пузырей, *Г* – условное разделение мозга на отделы, *Д* – изгиб в расположении отделов головного мозга у эмбриона. (По Шмальгаузен, 1947; Воробьева, Губарь, Сафьянникова, 1981 – фиг. Д)

О мозге бесчелюстных и рыб

В главе «Внутреннее строение бесчелюстных» показан фактический материал – отпечатки и естественные слепки мозга палеозойских бесчелюстных (рис. 40, 47, 48). Там же даны реконструкции головного мозга и черепно-мозговых нервов (рис. 41, 43, 44, 45, 46, 50).

В этом разделе мы попробуем выяснить – есть ли сходство в мозге современных рыб и палеозойских бесчелюстных? Есть ли основания считать строение головного мозга рыб «продолженным» во времени развитием строения мозга бесчелюстных? Данные о мозге двуноздревых бесчелюстных (диплорин: гетеростраков) будут привлечены для более детального, чем это делалось раньше, сравнения с современными рыбами (в основном, акулами). Уточню, что среди диплорин следы отделов мозга известны пока только у гетеростраков. Как отмечалось в предыдущих главах, такие следы сохраняются на внутренней стороне крупных пластинок их панцирей и на ядрах. У телодонтов (также диплорин, но не имевших панциря) после гибели животного чешуи, покрывавшие тело, распались и разносились по дну течением и животными. Таким образом, строение экзоскелета телодонтов не обеспечивало сохранение следов внутренних органов, в том числе мозга.

Прежде чем переходить к сравнению отделов мозга, обратим внимание на то, что его внешние контуры у гетеростраков и рыб во многом сходны. У тех и других отчетливо виден узкий отдел промежуточного мозга (рис. 87, фиг. Б и В), за ним – резко расширяющийся средний отдел, сужение (перешеек), и затем – удлиненный, постепенно сужающийся продолговатый отдел мозга. То есть уже первый беглый взгляд достаточен для того, чтобы обнаружить определенное сходство.

Продолговатый мозг (миеленцефалон, *myelencephalon*). В некоторых сводках по анатомии отмечается, что между продолговатым и задним мозгом у современных позвоночных нет резкой границы; оба отдела рассматриваются как одно целое: продолговатый и задний мозг (Савельев, 2001). Функции продолговатого и заднего мозга не разграничиваются, во всяком случае, четко. Иногда для этих отделов употребляется название ромбовидный мозг.

Сравним строение продолговатого мозга современных позвоночных с материалами по бесчелюстным. Конечно, мы можем сравнивать, главным образом, макроморфологические признаки, сохраняющиеся на палеонтологическом материале: форму отделов, их протяженность, наличие и размеры желудочков мозга и т.д.

Как это ни странно, но за интервал времени от раннего девона до современности внешнее строение продолговатого отдела мозга мало изменилось. В основных чертах (даже в некоторых деталях) у современных рыб и у палеозойских бесчелюстных оно сходно (рис. 87, фиг. Б, В).

У рыб продолговатый отдел в своей передней области расширяется. То же самое хорошо заметно и на фотографиях материала по бесчелюстным (рис. 48, 87, фиг. Г).

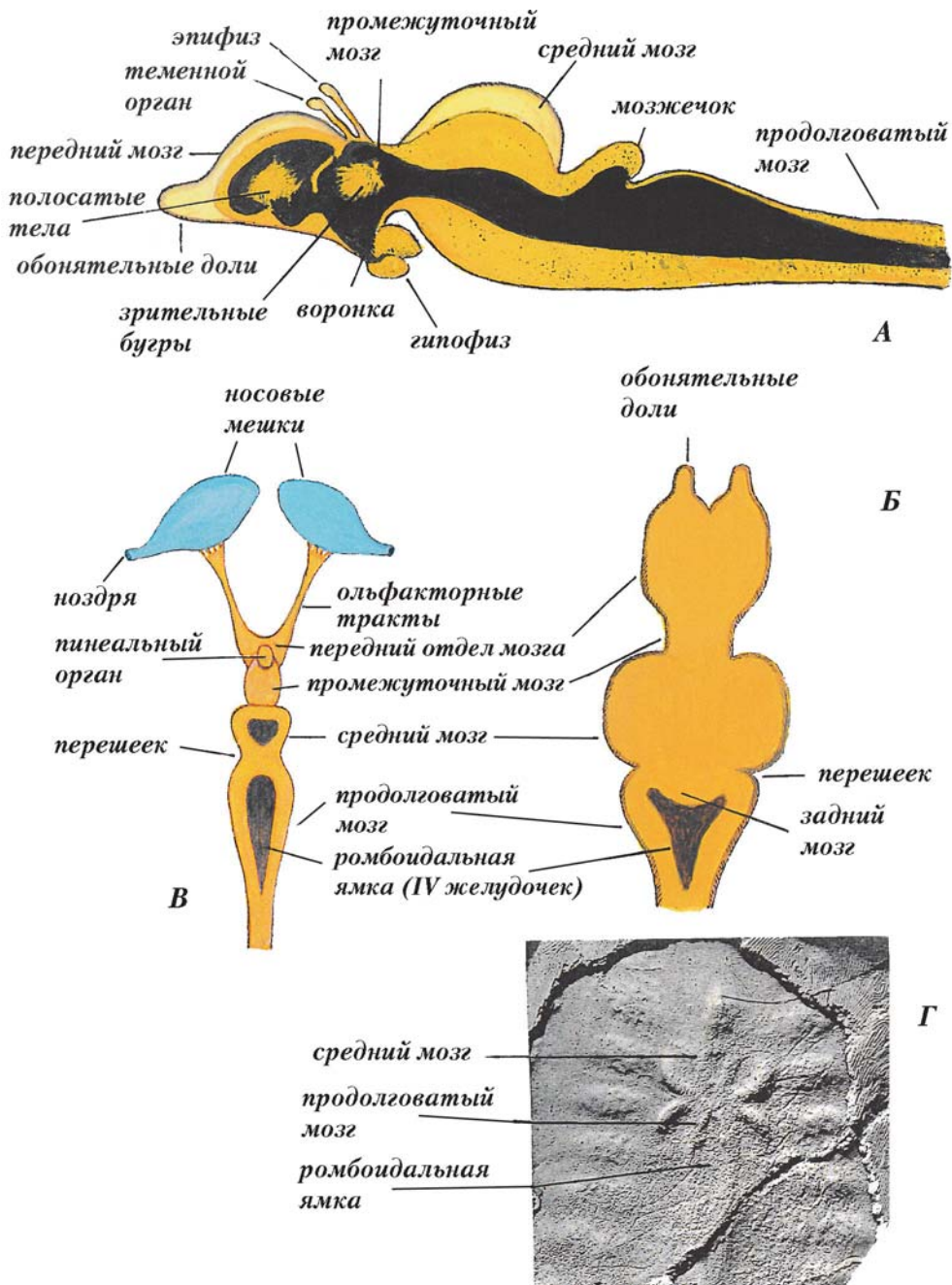


Рис. 87. Схемы строения головного мозга рыбы и гетерострака (бесчелюстные). А – продольный разрез через мозг рыбы, Б – мозг рыбы сверху (желудочки, кроме IV, не показаны), В – мозг гетерострака сверху, Г – естественный слепок мозга гетерострака (палеонтологический материал, ПИН РАН). (А, Б – по Шмальгаузен, 1947; В – Новицкая, в этой книге; Г – Новицкая, 2004)

Продолговатый мозг у современных позвоночных переходит в спинной мозг. Это же происходило у бесчелюстных. В передней части продолговатого отдела мозга рыб центральный канал сильно расширяется и образует желудочек, определяемый как четвертый (IV) (рис. 87, фиг. Б). Его называют ромбовидным или ромбоидальным (ромбоидальной ямкой). В продолговатом отделе мозга ромбоидальная ямка имеется и у гетеростраков (рис. 87, фиг. В, Г).

Четвертый желудочек у рыб продолжается вперед, в область заднего мозга. Затем четвертый желудочек отделяется от полости среднего мозга резким сужением (перешейком, isthmus) (Шмальгаузен, 1947).

У гетеростраков сужение между полостью продолговатого мозга (ромбоидальной ямкой) и полостью среднего мозга также хорошо выражено (рис. 87, фиг. В, перешеек).

В ромбовидном (продолговатом и заднем) мозге современных позвоночных находятся ядра черепно-мозговых нервов, в том числе, тройничного – V, лицевого – VII, языкоглоточного – IX и блуждающего – X. Они связаны с областью ромбоидальной ямки. Тройничный нерв (V) является одним из основных чувствительных нервов головы; блуждающий нерв (X), наряду с другими функциями, иннервирует органы дыхания (по Воробьева, Губарь, Сафьянникова, 1981). Это имеет значение для сопоставления современных позвоночных с бесчелюстными.

У бесчелюстных (гетеростраков) жаберные мешки, сопоставляются палеонтологами с жаберными мешками рыб (гиоидным, первым жаберным и т.д.). Крупные сейсмодатчики каналов бесчелюстных гомологичны каналам (органам боковой линии) рыб (Новицкая, 1983). Следовательно, есть все основания считать, что от переднебоковых участков продолговатого мозга гетеростраков (от области ромбоидальной ямки) к их жаберным мешкам и сейсмодатчикам каналам отходили те же нервы (V, VII, IX, X), что у рыб.

Функциональное значение продолговатого мозга. В продолговатом отделе мозга современных животных находится дыхательный центр, автоматически обеспечивающий вентиляцию дыхательной системы. Здесь же расположен сердечно-сосудистый центр, регулирующий деятельность сердца и кровеносных сосудов. В продолговатом мозге находятся вестибулярные ядра, участвующие в перераспределении тонуса мышц (Анатомия и физиология, 1981). Ромбовидный мозг позвоночных объединяет центры двигательной активности и сенсорные центры.

Вполне вероятно, что и у бесчелюстных в продолговатом отделе мозга были сосредоточены центры (хотя и менее высоко организованные), контролирующие дыхательную и кровеносную системы. Очевидно, этот отдел управлял двигательной активностью бесчелюстных и влиял на состояние мышечной системы. Возможно, в нем находились сенсорные (чувствительные) центры, получавшие информацию от сейсмо-сенсорных каналов и борозд.

Задний мозг (метенцефалон, metencephalon). **Мозжечок** (cerebellum). У современных рыб задний мозг расположен в области ромбоидальной ямки,

исключая ее каудальную (заднюю) часть. Производным заднего мозга является мозжечок (рис. 87, фиг. А; рис. 88, фиг. А, Б). Иногда мозжечок развит очень слабо. В этих случаях он представляет собой небольшую поперечную складку, ограничивающую ромбоидальную ямку спереди. У рыб мозжечок может становиться крупным (некоторые акулы). Разрастаясь, он покрывает переднюю часть продолговатого мозга и заднюю часть среднего (рис. 88, фиг. Б). Поверхность мозжечка иногда увеличивается за счет появления складок, образующих извилины (некоторые акулы).

Среди бесчелюстных известны группы, в которых задний мозг был развит. Он реконструирован у остеостраков, например у бореаспид (*Boreaspididae*) и у бенневиаспид (*Benneviaspidae*) (Janvier, 1985). На реконструкциях задний мозг показан менее крупным, чем другие отделы. В своей передней части он немного сужается (рис. 6, фиг. Б). Задний мозг остеостраков расположен между продолговатым и средним мозгом.

Уже отмечалось, что у гетеростраков задний отдел мозга не обнаружен (глава «Внутреннее строение»). Скорее всего он отсутствовал. Однако, по мнению некоторых неонтологов, показателем его существования является наличие ромбоидальной (ромбовидной) ямки. С этим нельзя согласиться, поскольку ромбоидальная ямка принадлежит не только заднему, но и продолговатому мозгу: полость спинного мозга переходит в ромбовидную ямку продолговатого мозга (данные по Савельев, 2001). Простой (для позвоночных) уровень организации гетеростраков и примитивное строение их мозга свидетельствуют в пользу того, что их продолговатый (ромбовидный) мозг также был очень простым — он мог не подразделяться на продолговатый и задний (подробнее: Новицкая, 2015).

Функциональное значение заднего отдела мозга. У современных рыб главные функции заднего мозга связаны с движением. Отсутствие заднего отдела у гетеростраков (имевших продолговатый мозг, выполнявший те же функции) вполне отвечает примитивному уровню плавания этих бесчелюстных. В эволюции позвоночных гетеростраки осваивали самый древний способ плавания. Возможности их движения определялись только наличием хвостового плавника и формой панциря (см. главу «О движении...»). Такие простейшие приспособления к плаванию делают вполне вероятным, что в качестве центра двигательной активности им было достаточно очень просто организованного мозга.

В отличие от гетеростраков, у остеостраков задний мозг мог формироваться вместе с усложнением их способа плавания. Сравнительно с гетеростраками, остеостраки в эволюции приобрели несколько большую свободу движений. Увеличению такой свободы способствовало укорочение головного щита. Это сделало постпанцирную часть тела более длинной и гибкой — подвижной. Имело значение и появление подвижных грудных плавников.

Таким образом, есть веские основания считать, что в эволюции позвоночных, на морфологическом уровне бесчелюстных задний мозг появлялся (приобретал выраженную форму) не во всех группах. Там, где он имелся, он был небольшим и очень просто устроенным.

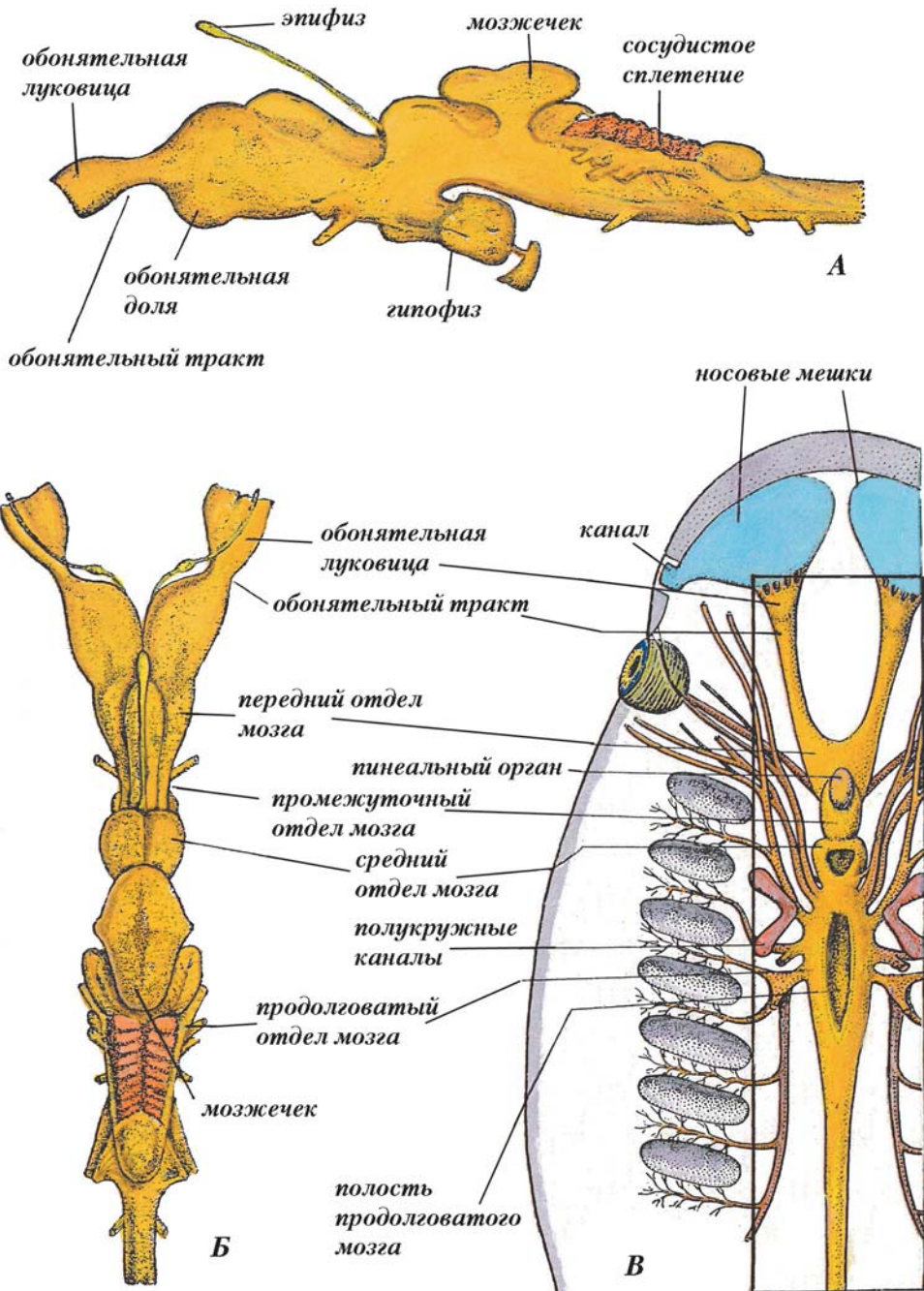


Рис. 88. Схема строения головного мозга акулы и гетерострака (бесчелюстные).
 А – мозг акулы сбоку, Б – мозг акулы сверху, В – мозг гетерострака сверху. (А, Б – по Шмальгаузен, 1947, В – Новицкая, в этой книге)

Средний мозг (мезенцефалон, mesencephalon). У современных рыб этот отдел меняется от крупного (рис. 87, фиг. А, Б) до небольшого (рис. 88, фиг. Б). Его крыша выпуклая, делится продольной бороздой на две зрительные доли. Полость среднего мозга крупная. Она заходит в зрительные доли, где образует желудочки. (На рис. 87, фиг. Б полость среднего мозга не обозначена).

У палеозойских бесчелюстных (гетеростраков) средний отдел мозга отчетливо выражен (рис. 87, фиг. В, Г). Форма отдела и его центральной полости хорошо видна сверху (рис. 87, фиг. Г). Следов подразделения крыши на две доли нет. У гетеростраков, не имевших заднего мозга, средний отдел располагался перед продолговатым.

В реконструкциях остеоостраков средний мозг показан без открытой центральной полости или с полостью. По поводу протяженности центральной полости мнения расходятся (Janvier, 1985). Предполагается, что она заканчивается перед задним мозгом, имеющим вид валика. В другой интерпретации этот «валик» считается частью среднего мозга. В этом случае центральная полость среднего мозга протягивается через «валик» и заканчивается перед тонкой перемычкой, ограничивающей продолговатый отдел мозга спереди. В такой трактовке эта перемычка определяется как задний мозг.

Функциональное значение среднего мозга. У современных позвоночных средний мозг является прежде всего зрительным центром. На эволюционном уровне бесчелюстных его значение, возможно, было таким же. У современных рыб в зрительные центры среднего мозга передаются импульсы от сетчатки глаза. Эти центры участвуют в рефлексах ориентирования, например, в поворотах на свет. Вполне вероятно, что рефлекторное реагирование на свет и управление четкостью изображения предметов были важнейшими функциями среднего мозга и на древних этапах эволюции позвоночных, у бесчелюстных.

Промежуточный мозг (диенцефалон, diencephalon). Сверху этот отдел виден у современных позвоночных со сравнительно примитивным мозгом (круглоротые, некоторые рыбы) (рис. 87, фиг. Б). У остальных он обычно закрыт соседними отделами мозга или сосудистым сплетением. В целом, это – небольшой, но очень сложный отдел. Мы коснемся только тех его структур, с которыми можно сравнить промежуточный мозг бесчелюстных.

С крышей промежуточного мозга рыб соединяются железы – пинеальный орган (эпифиз), парапинеальный орган (теменной глаз) и парафиз (сосудистый мешочек) (рис. 87, фиг. А; рис. 88, фиг. А). Иногда их строение напоминает органы зрения. Чаще других желез сохраняется эпифиз, являющийся нейроэндокринным органом. У современных круглоротых присутствуют парафиз и эпифиз.

Промежуточный отдел мозга бесчелюстных виден сверху (рис. 87, фиг. В). Обычно, на его спинной поверхности хорошо заметен бугорок, известный в мировой литературе как пинеальный орган (гетеростраки, телодонты, остеоостраки, галеаспиды и др.).

Есть основания считать, что у бесчелюстных, в частности у гетеростраков, орган, называемый пинеальным, развивался непосредственно на месте своей закладки. Длинных стебельков, подобных имеющимся у рыб (рис. 87, фиг. А; рис. 88, фиг. А), вероятно, не было. На это указывает стабильное положение пинеального бугорка на панцире бесчелюстных.

У остеоостраков пинеальное отверстие находится на пинеальной пластинке. Пластинка очень небольшая, ограничена с боков орбитами (рис. 32). Пинеальный орган остеоостраков, помещаясь на узкой пластинке, занимал также стабильное положение. Из элементов строения, свойственных промежуточному мозгу рыб, у остеоостраков отмечаются небольшие выпуклости, расположенные на спинной стороне мозга. Они объясняются как несимметричные ганглии — *ganglia habenulae* (Janvier, 1985).

На нижней стороне промежуточного мозга рыб и двуноздревых бесчелюстных также имелись железы: здесь находился гипофиз. У диплорин его следы не сохраняются. Вывод о его соединении с нижней поверхностью *diensephalon* следует из сходства схем онтогенезов у гетеростраков и акул (глава «О филогенетике. О родственных связях...», рис. 67, 69).

Функциональное значение промежуточного мозга. У современных позвоночных промежуточный мозг — важнейший орган, контролирующей работу эндокринных органов. Гипофиз современных позвоночных выполняет роль регулятора гормональных процессов. В гипофизе накапливаются гормоны, поступающие из гипоталамуса (нижней области промежуточного мозга). Они поступают в кровь вместе с собственными гормонами гипофиза, образующимися в его передней доле («Анатомия и физиология», Воробьева, Губарь, Сафьянникова, 1981). Одним из главных свойств гормонов, выделяемых гипофизом, является их влияние на рост костей. Можно утверждать, что эта функция гипофиза реализовалась у бесчелюстных. Если принять во внимание время появления костной ткани в эволюции позвоночных [около 470 миллионов лет назад (ордовик) — бесклеточная кость (аспидин); около 440 миллионов лет назад (силур) — клеточная кость], то гормоны, выделяемые гипофизом, надо отнести к очень древним. Они, или близкие к ним, вырабатывались уже в начале палеозоя.

Передний мозг (теленцефалон, *telencephalon*). В классической схеме описания эмбрионального развития обонятельной области переднего мозга суть процесса такова (Шмальгаузен, 1947). В передней стенке переднего мозга низших позвоночных образуется парное выпячивание, в которое могут заходить полости боковых желудочков мозга. Это парное выпячивание представляет собой обонятельные доли (*lobi olfactorii*). Обонятельные доли могут быть простыми сидячими, располагающимися всей массой на передней стенке переднего мозга (рис. 87, фиг. А). Иногда они вытягиваются в длину, иногда (нередко) дифференцируются на тракт (по Шмальгаузену, стебелек) и обонятельную луковицу (*bulbus olfactorius*) (рис. 88, фиг. А, Б).

Совершенно такую же дифференциацию переднего мозга на обонятельные доли, тракты и луковицы мы видим у палеозойских двуноздревых бесчелюстных (рис. 88, фиг. В): обонятельные доли — это часть переднего

мозга, примыкающая к промежуточному отделу. Она переходит (вытягивается) в обонятельные тракты и луковицы. Именно по этим морфологическим элементам можно сопоставить передний мозг рыб и двуноздревых бесчелюстных.

По данным из более поздней сводки о нервной системе позвоночных (Савельев, 2001), с ростральной частью переднего мозга слиты (объединены) обонятельные луковицы. В тех случаях, когда обонятельные луковицы не слиты с мозгом, то луковицы соединяются с ним с помощью обонятельных трактов.

У остеостраков передний отдел мозга иногда реконструируется крупным, почти как продолговатый отдел. На заднюю часть переднего отдела налегает промежуточный мозг (рис. 6, фиг. Б). Обонятельный орган (непарный носовой мешок) реконструируется в небольшом грушевидном углублении, расположенном антеро-дорсально относительно отдела переднего мозга (...dans une petite cavité piriforme située antero-dorsalement par rapport à la division télencéphalique) (Janvier, 1985, p.70, fig. 37). По реконструкции Ф. Жанвье, эта интерпретация показана в нашей книге на рис. 6. Назогипофизное отверстие состояло из двух соединявшихся между собой частей: носовой и гипофизной (рис.6, фиг. Б, Б). На других реконструкциях носовой мешок помещается перед передним отделом мозга (рис. 41, фиг. Б, Г).

Независимо от положения непарного носового мешка у остеостраков (перед передним мозгом или в небольшом углублении на переднем мозге) очевидно следующее. Строение переднего мозга остеостраков принципиально отличается от строения этого отдела у двуноздревых бесчелюстных и челюстноротых (рыб): у остеостраков нет дифференциации переднего мозга на доли, тракты и луковицы.

Функциональное значение переднего мозга. У бесчелюстных, особенно двуноздревых, и у рыб передний мозг функционировал, главным образом, как анализатор сигналов, поступающих от органов обоняния.

Мы сравнили отделы мозга современных рыб и палеозойских бесчелюстных. Оказалось, что сходство между рыбами и двуноздревыми бесчелюстными (гетеростраками) присутствует, в той или иной мере, во всех отделах мозга (за исключением заднего: у некоторых бесчелюстных он не выражен). Особенно показательным сходство между рыбами (акулами) и гетеростраками в дифференцированности переднего мозга. *Этот признак важен не только сам по себе, как характеристика строения. Он является безусловным показателем принадлежности двуноздревых бесчелюстных к направлению эволюции, давшему рыб – первых челюстноротых позвоночных.*

Что общего в строении мозга гетеростраков (бесчелюстные) и человека?

Уже сам заголовокстораживает. Не правда ли? Но посмотрим на материалы.

Сейчас, не в отдельных, никак не связанных между собой литературных источниках, а в книге, которая находится у нас в руках, мы имеем возможность увидеть и сопоставить изображения мозга человека и мозга древнейших позвоночных. Попытки такого сопоставления, насколько известно автору, до сих пор не предпринимались. Наш опыт будет первым. (Если книга выйдет из печати раньше статьи на эту же тему).

Сосредоточим внимание на следующем. Промежуток времени, отделяющий строение головного мозга современного человека от строения мозга изученных в этом отношении гетеростраков (диплорин) составляет больше 400 миллионов лет. Такова продолжительность изменений и перестроек, происходивших в мозге позвоночных, если считать от раннего девона. Из отложений этого возраста известны хорошо сохранившиеся естественные слепки и отпечатки головного мозга бесчелюстных.

Результаты исследований мозга однооздревых бесчелюстных (монорин: например, остеостраков) опубликованы в работах Э.Стеншё (Stensiö, 1927–1964), Г. Вэнгшё (Wängsiö, 1952), Ф.Жанвье (Janvier, 1981, 1985) и других авторов. Здесь схема строения мозга остеостраков дана на рисунках б и бб. Однако в этом разделе нас будет интересовать, главным образом, мозг гетеростраков, имеющий сходство с мозгом челюстноротых позвоночных. К челюстноротым относится и вид *Homo sapiens* – человек разумный.

Что представляет собой мозг человека как биологический объект? Об этом опубликовано много книг, нередко не совпадающих в определениях, оценках и характеристиках структур мозга, что хорошо известно специалистам. Но тем, кто строением мозга не занимался и не занимается, вероятно, будет интересно получить о нем хотя бы краткую информацию.

У новорожденного головной мозг (энцефалон, encephalon), в среднем, весит 330–340 г, у взрослого человека (по данным из разных источников) его вес может заметно отклоняться от обычного: 1245–1350–1375 г. К 20 годам жизни человека мозг достигает своих окончательных размеров, до этого он интенсивно растет (Анатомия и физиология, 1981). У взрослого человека в нем выделяют пять отделов: продолговатый, задний, средний, промежуточный и передний. В мозге человека имеется до 100 миллиардов нейронов (нервных клеток). В коре переднего мозга человека общее число нейронов составляет 11 миллиардов (последняя цифра из: Савельев, 2001). Нейроны общаются друг с другом языком химических сигналов. Сигналы одних нейронов воспринимаются рецепторами других. В целом мозг оценивается (вполне справедливо), как «орган выживания» (академик РАН М.В. Угрюмов, лекция в проекте «Academia», 2010).

Прежде чем перейти к некоторым характеристикам мозга, попробуем, хотя бы отчасти, представить себе его значение в становлении человека.

На протяжении времени развития человечества все, что сделано руками человека (или изготовленными им машинами), является материальным воплощением деятельности его мозга. По схеме идея – воплощение сделаны и самые простые орудия труда (например, каменные скребки в палеолите), и инструменты для сложнейших современных исследований (например, адронный коллайдер).

В истории человечества мозг — это своего рода «двигатель», обеспечивающий осуществление технической эволюции. Иногда она совершается быстро и глобально, меняя качество жизни практически всего человечества. Например, компьютеризация в XX-XXI веке. Хотя нельзя не заметить, что переходы на новые уровни жизни расширяют и усиливают не только положительные, но и отрицательные возможности человека.

Мозг человека нередко оценивается как компьютер. При этом возникают вопросы — как и зачем создан такой естественный биологический «компьютер»? На первый вопрос можно ответить — мозг человека появился как результат очень длительной эволюции. Остается вопрос — зачем?

Одно из главных назначений головного мозга человека, по-видимому, действительно в том, чтобы находить способы выживания в сложных меняющихся условиях. Но мозг — не только орган выживания. Он обладает свойствами и возможностями, которые во многом остаются еще не познанными. Иногда мозг продуцирует идеи, не имеющие, на первый взгляд, непосредственного отношения к материальному выживанию. Эти особенности деятельности мозга могут ярко проявляться в искусстве, в науке. Едва ли назначение мозга человека сводится к функциям компьютера, хотя какие-то «компьютерные» функции он выполняет. Возможно, одно из основных назначений мозга человека — научное изучение окружающего мира и, как выясняется, — гораздо более дальнего. Космическими аппаратами уже исследуются планеты Солнечной системы и их спутники: Луна, кольца Сатурна, поверхность Титана (спутника Сатурна), поверхность Марса, атмосферы Венеры и Юпитера, ледяной панцирь и глубинные слои Европы, изучается Ио (Европа, Ио — спутники Юпитера). Начинаясь исследования дальнего космоса. При этом, мозг используется далеко не полностью, по некоторым данным лишь на 10% его возможностей. Вместе с тем, есть информация о том, что сложность связей в мозге увеличивается и что в нем появились новые зоны (Институт исследований мозга им. Макса Планка, Германия. Интервью с профессором Зингером; Россия — К, 2010); мозг продолжает эволюционировать.

Можно предполагать, что познавательные способности, другими словами, изучение мира на доступных уровнях его строения — неотъемлемое свойство всякого мозга. Если это так, то надо признать, что в этом отношении человек достиг исключительных результатов.

Возможно, интеллектуальные достижения человека производят сильное впечатление, потому что мы рассматриваем их в пределах Солнечной системы. Здесь их не с чем сравнивать. Исследованиями последних лет установлено, что в Солнечной системе нет планет (кроме Земли) и нет их спутников, на которых высокоорганизованная жизнь могла бы существовать. Хотя нельзя исключить вероятность обнаружения низших форм жизни под поверхностным льдом некоторых спутников.

Выяснено так же (и это очень важно!), что во Вселенной изучению имеющимися техническими средствами поддаются только 5% материи и энергии. Это значит: несмотря на то, что человечество очень продвинулось вперед, мы знаем еще мало о Вселенной и, вероятно, о формах жизни.

Вернемся к строению головного мозга. Прежде всего, предлагаю просто эстетически оценить компактность и совершенство организации мозга человека (рис. 89).

Передний отдел мозга покрывает почти все остальные отделы. Его относительные размеры хорошо видны на рисунке 89. Сверху мы видим кору полушарий – правого и левого. Они разделены глубокой щелью (рис. 90). Щель продолжается до мозолистого тела – пучка волокон (в другой интерпретации – волокнистой пластинки, соединяющей оба полушария) (рис. 89, 90). Для человека и млекопитающих, в целом, характерно присутствие свода, состоящего из нервных волокон (рис. 89, 90). Полушария образованы серым и белым веществом (рис. 90). Серое вещество является скоплением нервных клеток с находящимися близко к ним частями их отростков. Скопления серого вещества внутри полушарий образуют базальные ядра. Белое вещество состоит из множества нервных волокон, идущих в разных направлениях. Белое вещество внутри полушарий помещается между корой и базальными ядрами (Анатомия и физиология, 1981).

Кора имеет сложное строение. Названия ее структур и структур подкорки (основания переднего мозга) менялись и уточнялись, что вносит определенные трудности в понимание их строения. В настоящее время всю дорсальную часть переднего мозга принято называть плащом (*pallium*). В состав плаща входят: старая кора, древняя кора и новый плащ (*neopallium*), находящийся между старой и древней корой. Обычно новый плащ обозначается как кора мозга (*cortex cerebalis*) или как неокортекс (*neocortex*).

Кора образована слоями нервных клеток и волокон. Строение коры меняется на разных ее участках. Ее поверхность покрыта бороздами и извилинами, образующими изменчивый рисунок. Поверхность полушарий для упрощения классификации делят на доли, т.е. на крупные участки. В каждом полушарии выделяют теменную, височную, затылочную, лобную доли и, обычно, пятую – островок. Борозды делят на три типа. Постоянные – самые глубокие, присутствующие всегда. У человека их выделено 10. Борозды второго типа иногда могут отсутствовать. Но они устойчивы в близкородственных группах, например, в семейных. Борозды третьего типа – самые неглубокие и изменчивые, их изменчивость проявляется индивидуально. Рисунок этих борозд не повторяется даже у близких родственников.

Различные участки коры полушарий являются специализированными зонами, обрабатывающими сенсорную информацию, поступающую от зрительных, слуховых, вкусовых, соматосенсорных анализаторов. Некоторые участки коры связаны с двигательными центрами, эти участки являются моторными. Интегративные участки коры объединяют информацию от сенсорных и моторных участков. Кроме них имеются ассоциативные зоны коры, представляющие «надстройку» над другими участками коры мозга, неокортекса. В ассоциативных зонах осуществляются познавательные (когнитивные) и мыслительные процессы, в них же хранится память (индивидуальная и видовая).

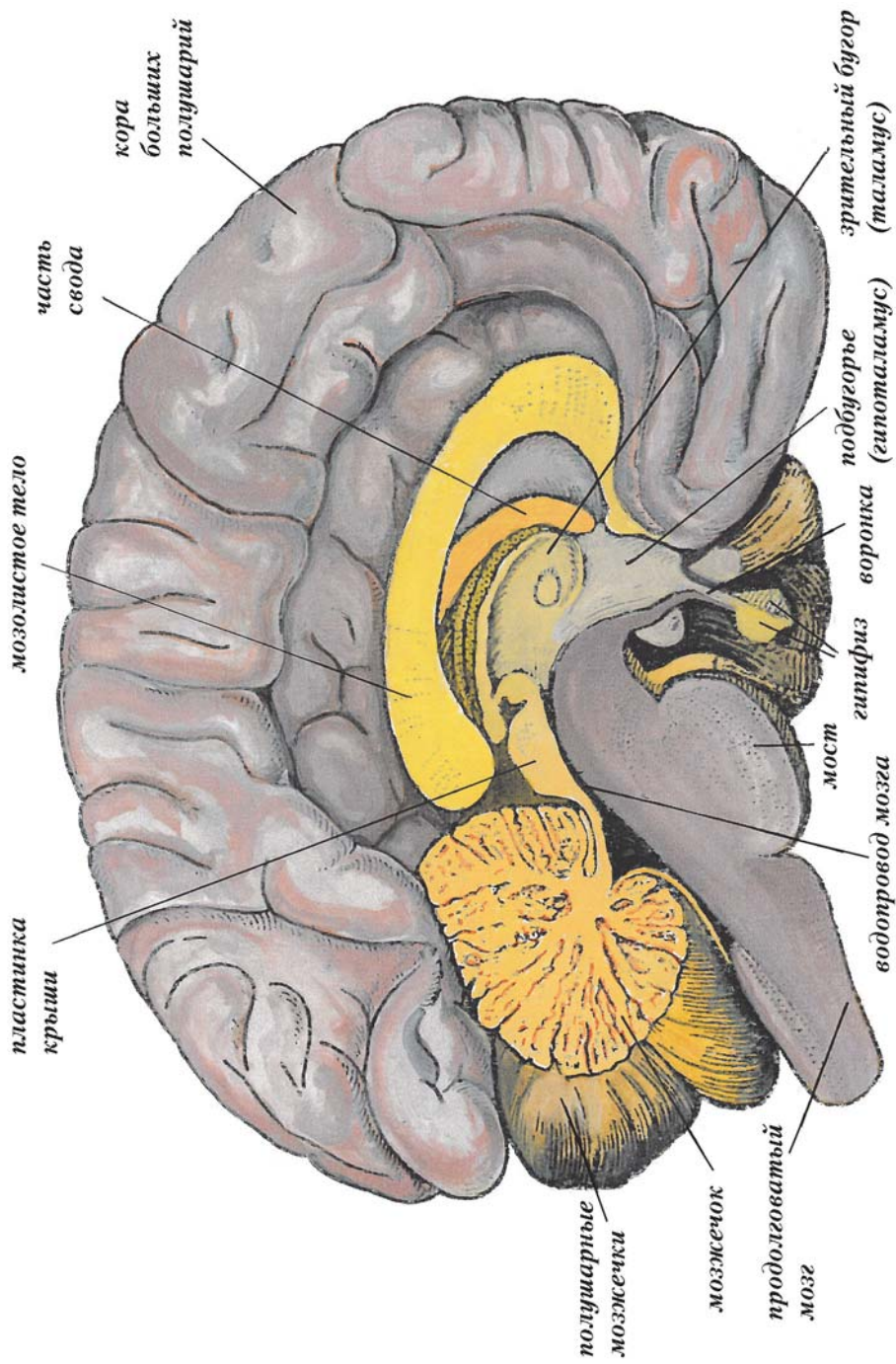


Рис. 89. Срединный разрез через головной мозг человека. (Анатомия и физиология, 1981). Введен цвет

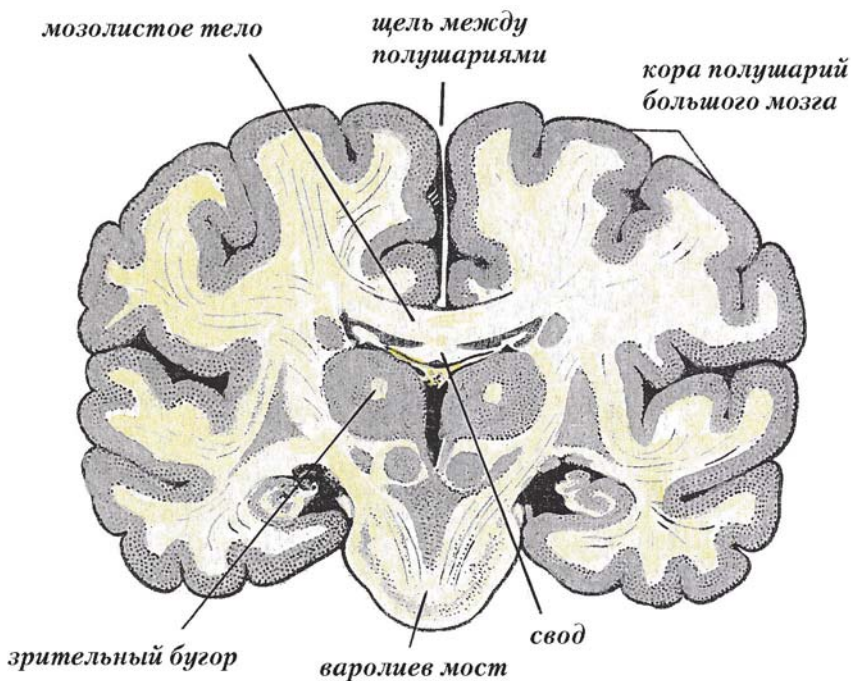


Рис. 90. Поперечный (фронтальный) разрез через головной мозг человека. Видно распределение серого и белого вещества (Анатомия и физиология, 1981)

В функционировании высокоорганизованного мозга очень велика роль лимбической системы, иногда называемой висцеральным мозгом. Волокна, соединяющие ее структуры, образуют свод переднего мозга (рис. 89, 90). Среди многих функций лимбической системы выделяют две важнейшие: контроль за эмоционально-гормональной активностью и взаимодействие с механизмами памяти (главным образом, долгосрочной).

Интересно, что до появления неокортекса (его первые зачатки появляются у рептилий) основное назначение лимбической системы позвоночных сводилось к обонятельным реакциям. Замечу, что у бесчелюстных и у современных рыб основной (если не единственной) функцией переднего мозга является обонятельная, видимо одна из древнейших функций мозга позвоночных. С формированием неокортекса в лимбической системе стало возможным объединение (интеграция) самых разнообразных сенсорных сигналов.

В справке о головном мозге человека (и млекопитающих) в основном использованы «Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных» (Савельев, 2001) и «Анатомия и физиология» (Воробьева, Губарь, Сафьяникова, 1981). Данные адаптированы.

Прежде чем начать сравнение с бесчелюстными, напомню, что мы располагаем только внешними характеристиками отделов мозга этих древнейших позвоночных.

Итак, сверху отделы мозга человека почти полностью закрыты полушариями переднего мозга (рис. 89). Поскольку это так, то сравнивать с мозгом бесчелюстных просто нечего. Казалось бы, на этом сравнение можно закончить..., но не стоит спешить. Повернув мозг человека нижней стороной вверх, мы увидим совершенно неожиданное (учитывая морфо-эволюционный уровень, с которым мы сравниваем) сходство. Оно вполне отчетливо выражено в обонятельной области переднего отдела мозга. Начнем с этого отдела.

Близко от переднего края полушарий *переднего мозга* человека, по бокам от щели, разделяющей полушария, видны длинные обонятельные тракты, следующие вдоль щели; тракты заканчиваются обонятельными луковицами (рис. 91, фиг. А). Посмотрим на рисунок внимательнее! Он ничего не напоминает? Сравним его с реконструкцией головного мозга у гетерострака (рис. 91, фиг. Б): мы видим очень похожие обонятельные (ольфакторные) тракты и луковицы. Т.е. **обонятельная часть мозга у гетеростраков и человека дифференцирована на те же элементы.**

Хотя мозг гетерострака обращен к нам своей верхней поверхностью, а мозг человека — нижней стороной, на форму и размеры обонятельных трактов и луковиц это не влияет. Они одинаково выглядят и сверху, и снизу.

Чтобы определить положение и размеры других закрытых сверху отделов мозга человека, попробуем привлечь морфологические реперы (ориентиры). Посмотрим, на какие из них можно опереться для получения данных об отделе, находящемся позади обонятельных трактов.

Далее назад относительно обонятельных трактов, четко виден перекрест зрительных нервов (рис. 91, фиг. А). Перекрест (хиазма) находится на нижней части *промежуточного мозга*. Перекрест зрительных нервов, как и воронка, соединяющаяся с гипофизом (рис. 91, фиг. А), входят в состав гипоталамуса — нижней области промежуточного мозга человека (рис. 89).

Как мы уже знаем, у гетеростраков (и у других позвоночных) сразу позади переднего отдела мозга располагался *промежуточный мозг* (рис. 91, фиг. Б; рис. 88, фиг. В). Ничего нельзя сказать о том, как у гетеростраков зрительные нервы вели себя на его нижней поверхности. Данных об этой стороне мозга гетеростраков просто нет. Но положение их гипофиза вполне ясно. Он находился на нижней стороне промежуточного мозга. Это уже обсуждалось (глава «О родственных связях...»).

Почему все-таки положение гипофиза так однозначно? По вполне естественной причине. У позвоночных животных могут быть выделены *два* варианта развития гипофиза (аденогипофиза) в онтогенезе. Один из них реализуется у челюстноротых и у двуноздревых бесчелюстных. Этот вариант показан на схемах (рис. 67, фиг. С₁ — С₄; рис. 69, С₁ — С₅, D): его главный признак — **гипофиз не связан с носовыми мешками**. Такой тип развития осуществляется и у человека (рис. 89: гипофиз соединен с воронкой).

Второй вариант: на ранних стадиях зародышевого развития закладывается гипофизный карман и в его стенке начинает развиваться носовой мешок: связь гипофиза с носовым мешком устанавливается изначально. В

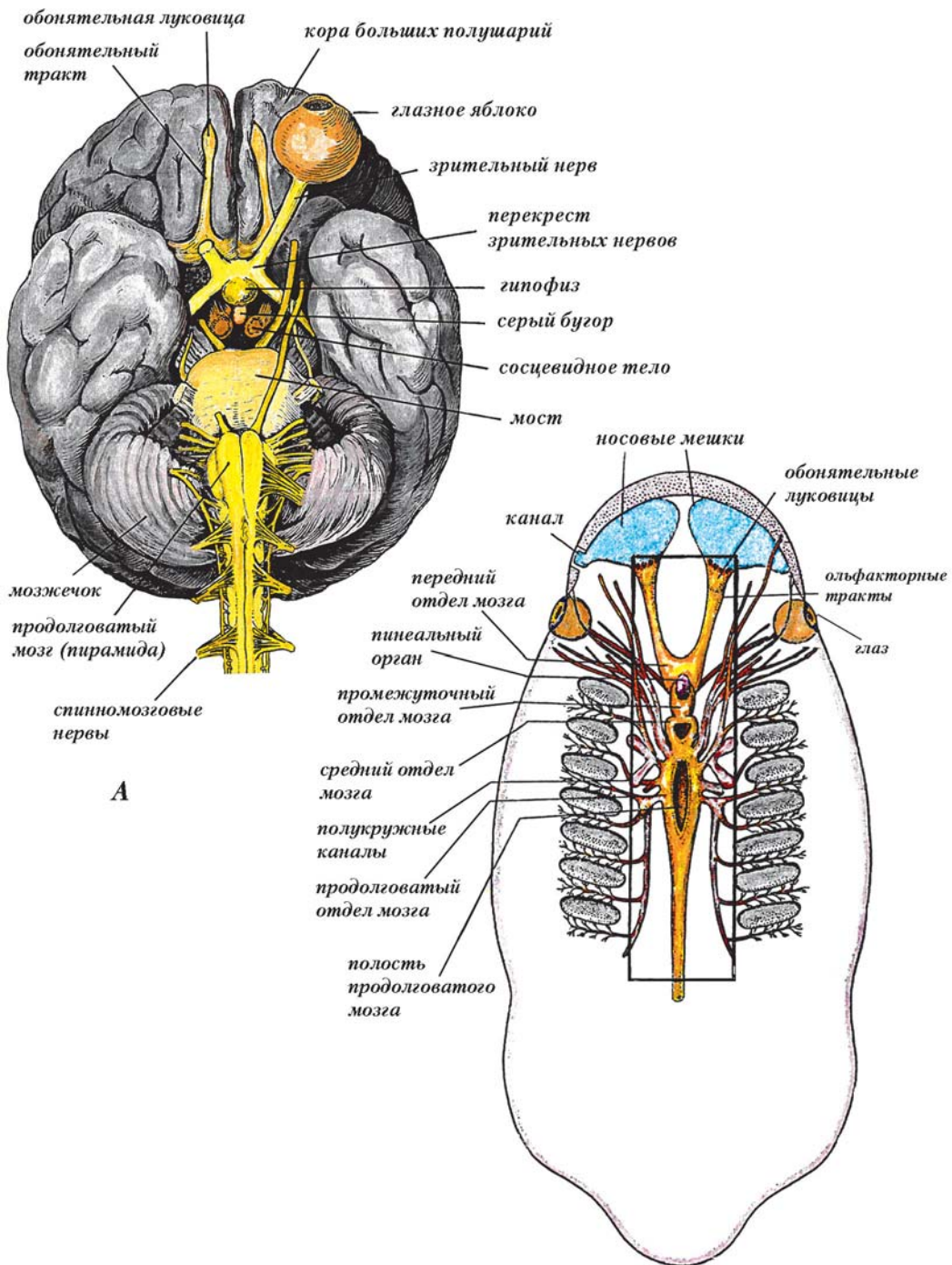


Рис. 91. Головной мозг человека. Головной мозг гетерострака. А – нижняя поверхность головного мозга человека, Б – головной мозг гетерострака (бесчелюстные) сверху. (А – *Анатомия и физиология*, 1981, Б – *Новицкая*, по 2004)

этом случае образуется назогипофизное отверстие (рис. 67, фиг. В₁ – В₃). Этот тип развития реализуется у одноноздревых позвоночных. К ним относятся круглоротые и одноноздревые бесчелюстные, например, остеотраки.

Таким образом (повторим еще раз, поскольку это важно), если на ископаемом материале отсутствует назогипофизное отверстие (как у гетеростраков), то это значит, что гипофиз развивался по первой схеме — отдельно от носовых мешков.

Кроме гипофиза и перекреста зрительных нервов на нижней стороне промежуточного мозга (в области гипоталамуса) у человека помещаются сосцевидные тела (рис. 91, фиг. А). Расположение всех этих морфологических элементов, ставших для нас реперами, дает возможность приблизительно определить размеры и конфигурацию нижней части промежуточного отдела мозга у человека (рис. 91, фиг. А). Конечно, у человека строение этого отдела гораздо сложнее, чем у гетеростраков. Но его сравнительно небольшие размеры (о чем можно судить по реперам) и, главное, соединение с гипофизом (см. выше) сходны у человека и гетеростраков.

На срединном продольном разрезе через головной мозг человека положение *среднего мозга* можно определить по пластинке крыши и водопроводу мозга (силвиев водопровод) (рис. 89). Признаки, сопоставимые с известными у гетеростраков, не обнаружены.

На материале по гетеростракам *задний отдел мозга* не выражен. У человека в составе заднего мозга имеется крупный варолиев мост, присутствует очень крупный мозжечок (рис. 91). Мозжечок подразделяется на два полушария, покрытые узкими извилинами и бороздами. Кора мозжечка состоит из серого вещества. Скопления серого вещества находятся и внутри полушарий, где они образуют ядра мозжечка.

У гетеростраков и у человека хорошо развит *продолговатый отдел мозга* (рис. 91, фиг. А, Б): он расширен в передней части, имеет ясно выраженную ромбоидальную ямку. У человека ямка закрыта сверху мозжечком. Снизу продолговатый мозг человека закрыт продольными возвышениями — пирамидами (рис. 91, фиг. А).

Итак, в мозге человека и в мозге гетеростраков (двуноздревых бесчелюстных) есть вполне отчетливые сходные признаки. Это:

наличие обонятельных трактов и луковиц в переднем отделе мозга; отсутствие соединения гипофиза с обонятельным аппаратом; строение продолговатого отдела мозга — сходны его форма и присутствие ромбоидальной ямки.

Надо сказать, что строение продолговатого отдела мозга похоже у всех позвоночных. Оно сходно у бесчелюстных, челюстноротых и круглоротых (миног). Но совсем по-другому проявляются в эволюции позвоночных два первых признака:

Присутствие обонятельных трактов и луковиц, а также отсутствие соединения гипофиза с обонятельным аппаратом являются признаками строения, свойственными только двуноздревым бесчелюстным и челюстноротым

позвоночным. К этому же выводу приводит уже сделанное в этой главе сравнение мозга двуноздревых бесчелюстных и рыб. Соединяя результаты, мы приходим к вполне определенному заключению: *Двуноздревые бесчелюстные и человек — это нижний и верхний, высший (на сегодня), морфологические уровни строения в направлении эволюции: бесчелюстные — челюстноротые позвоночные.*

Путь от бесчелюстных к человеку символически изображен в книге в виде эволюционной лестницы (рис. 7). Посмотрим, как устроен мозг на ее последовательных морфо-эволюционных уровнях, на ее «ступенях».

Рисунок 92 дает представление о строении мозга у гетеростраков (фиг. А, Б) и у представителей крупных групп (надкласса, классов) челюстноротых позвоночных (фиг. В — З). Главное внимание обратим на обонятельные тракты (они имеются у многих челюстноротых) и на положение гипофиза, соединяющегося с воронкой на нижней стороне промежуточного мозга. Наша задача — увидеть примеры реализации этих признаков в конкретных группах.

На схеме (рис. 92) показаны изображения мозга гетеростраков, рыб, земноводных (амфибий), пресмыкающихся (рептилий), птиц (aves). Схема строения мозга млекопитающих (человека) дана на отдельных рисунках: рис. 89 и 91, фиг. А.

Фиг. А, Б, А — схема строения мозга у гетеростраков (вид сверху). Схема основана на фактическом материале. Фиг. Б — теоретическая реконструкция (вид снизу). Теоретической она является, поскольку следы (отпечатки) нижней поверхности мозга у гетеростраков не сохраняются. Однако имеющиеся данные о его верхней (спинной) стороне достаточны для определения формы и границ отделов на нижней поверхности мозга. На фигурах А, Б видны длинные обонятельные тракты. Обонятельные луковицы подходят к носовым мешкам.

На нижней стороне промежуточного мозга реконструирован гипофиз (фиг. Б). Гипофиз обозначен красным, промежуточный отдел мозга — коричневым. (Такое положение гипофиза следует из отсутствия у гетеростраков назогипофизного отверстия). Вместе с тем, наличие у гетеростраков отдельных парных ноздрей (рис. 92, фиг. А, Б; рис. 66, фиг. А) также означает, что их гипофиз развивался в онтогенезе по схеме акульевого типа (рис. 69, фиг. С₁ — С₂).

Дальше помещены схематические изображения мозга челюстноротых позвоночных.

Фиг. В — мозг рыбы: акула (вид сверху). Видны обонятельные тракты и луковицы. См. также рис. 87, фиг. А: гипофиз примыкает к воронке — выступу промежуточного мозга.

Рис. 92, фиг. Г, Д — мозг амфибии: лягушка (Г — сверху, Д — снизу). Видно строение переднего мозга с вытянутыми обонятельными долями. Снизу (фиг. Д) показано положение гипофиза и воронки. См. также фиг. Ж, где изображена саламандра (амфибии). На продольном разрезе через голову саламандры хорошо виден выступ воронки и примыкающий к нему гипофиз.

Фиг. Е — схема мозга рептилии: аллигатор (сверху). Обонятельные тракты сильные, вытянутые. Луковицы хорошо выражены.

Фиг. З — мозг птицы: голубь (вид сбоку). Гипофиз соединяется с воронкой на нижней стороне мозга.

Строение мозга человека изображено на рисунке 89: видно положение гипофиза и воронки на нижней стороне промежуточного мозга. Рисунок 91, фиг. А дает представление о размерах обонятельных трактов, луковиц и о месте гипофиза у человека.

На сравнительной схеме строения мозга прежде всего привлекает внимание *сходство между гетеростраком и акулой* (рис. 92, фиг. А, В). Оно вполне отчетливо проявляется в расположении крупных парных носовых мешков, в наличии длинных обонятельных трактов и обонятельных луковиц. Кроме того, в небольших размерах собственно переднего мозга. Небольшим и слегка удлинненным остается промежуточный мозг. У гетеростраков и акул он хорошо виден сверху (не закрыт другими отделами мозга).

Заметной тенденцией в эволюции челюстноротых позвоночных является увеличение размеров переднего отдела мозга в последовательности: рыбы — амфибии — рептилии — птицы (сравните фигуры В, Г, Е, З. Передний отдел мозга показан желтым).

Заканчивая обзор сравнительной схемы, подчеркну следующее.

Интересно и важно, что наличие длинных обонятельных трактов у двуноздревых палеозойских бесчелюстных — это своего рода экспансия переднего мозга на ранних стадиях эволюции позвоночных. Древняя адаптация и вместе с тем преадаптация — предопределение (?) с очень длительной перспективой. Вытянутые вперед обонятельные тракты двуноздревых бесчелюстных — шаг в эволюции позвоночных к заполнению пространства между передним мозгом (его долями) и носовыми мешками. В дальнейшей эволюции челюстноротых передний мозг увеличивался. Он заполнял это пространство. Способность к его разрастанию получила свое высшее выражение у человека.

В отличие от двуноздревых, у одноноздревых позвоночных (остеостраков, круглоротых) к переднему отделу мозга спереди вплотную приближен носовой мешок, входящий в назогипофизный комплекс (рис. 41, фиг. Б, В). Такое положение носового мешка препятствует росту мозга. У некоторых остеостраков гипофиз реконструируется как крупный центральный выступ, перед передним отделом мозга (рис. 6, фиг. Б, по Janvier, 1985). В строении остеостраков, в любом из двух указанных вариантов, присутствовал ограничитель разрастания (увеличения) переднего мозга.

* * *

В начале раздела «О нервной системе. О головном мозге» были показаны, основные состояния в эволюции нервной системы. Мы узнали с чего все «начиналось». Нервная система эволюционировала от диффузной (сетевидной), характерной для кишечнополостных, к образованию нервных скоплений (ганглиев). В переднем (головном) конце тела начал формироваться мозг. Он достиг относительно сложного строения у моллюсков

и членистоногих. У хордовых, в состав которых включены позвоночные, нервная система имеет вид трубки. У позвоночных центральная нервная система состоит из головного и спинного мозга. Головной мозг позвоночных стал формироваться приблизительно 500 миллионов лет назад. Около 440 миллионов лет назад (в силуре) начал развиваться головной мозг челюстноротых позвоночных (рыб).

Следы строения древнего мозга двуноздревых бесчелюстных (гетеростраков), прослеживаются в эволюции челюстноротых позвоночных. В этом мы убедились на сравнительной схеме строения мозга (рис. 92). Сделанное сопоставление дает основание для вывода: строение головного мозга у двуноздревых бесчелюстных оказалось достаточной базой для осуществления дальнейшей эволюции мозга у челюстноротых позвоночных.

Так как же быть с вопросом о сходстве бесчелюстных и человека? Помните начало раздела о нервной системе и головном мозге? Оказалось, что на этот вопрос есть совсем короткий ответ: в каждом из нас сидит гетерострак! Соглашаться с такой формулировкой или нет – это уже из области эмоций и (немного)... из области чувства юмора. Но можно сказать по-другому, точнее: *в строении человека – в его зубах, обонятельном аппарате, головном мозге* (что кажется на первый взгляд особенно неожиданным) *есть важные признаки, имеющиеся также на морфо-эволюционном уровне палеозойских двуноздревых бесчелюстных.*

Рассмотренных признаков уже достаточно для того, чтобы в вопросе о начальных шагах эволюции, приведшей к человеку, не ограничиваться принятым в таких обсуждениях уровнем приматов. Эволюция позвоночных, давшая в конечном итоге человека, началась на сотни миллионов лет раньше. Начало пути к человеку уходит к морфо-эволюционному уровню двуноздревых бесчелюстных (диплорин).

О ДВИЖЕНИИ. ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ (АДАПТАЦИЙ) К ДВИЖЕНИЮ

Вода – первая среда обитания, освоенная позвоночными. Для бесчелюстных и рыб она была и остается единственной средой жизни. Естественно, что способ движения этих позвоночных – плавание.

Сравнительно с современными рыбами, бесчелюстные (даже внешне похожие на рыб) были еще совсем слабыми пловцами. Конечно, они плавали и, видимо, много плавали. Но... очень примитивно. Они быстро (рывком) «взлетали» или отрывались от дна. Для этого было достаточно одного сильного движения хвостового плавника. Пока хватало энергии такого рывка и, затем, энергии работающего хвостового плавника, бесчелюстные плыли. Потом они опускались на грунт.

Надо сказать, что они не только не умели хорошо плавать (хотя бы долго плыть в нужном направлении), но и не могли это делать. Трудность состояла в том, что у многих бесчелюстных, включая наиболее древних, не было плавников, кроме хвостового.

Таким было строение гетеростраков (рис. 93, фиг. А, Б), некоторых древних остестраков, галеаспид (рис. 37). Эти панцирные бесчелюстные позволяют нам понять – что такое – *доплавниковое состояние* в эволюции позвоночных.

Представим себе современных рыб без парных и непарных плавников... Это приблизительно то же самое, что увидеть движущийся автомобиль с хорошим мотором, но без руля!.. Ясно, что не имея руля, невозможно держать нужное направление.

Не у всех бесчелюстных дело обстояло так. У некоторых из них (у части остестраков) появились очень своеобразные варианты плавников. Образования, отдаленно напоминающие парные плавники (очень странные!), известны у анаспид. Это были пока только начальные шаги в поисках рационального строения органов управления движением.

Надо сразу отметить, что развитие способности качественно двигаться, т.е. без больших усилий (без больших энергетических затрат) – быстро, точно, легко – одна из важнейших задач, решаемых позвоночными в эволюции. Эта задача всегда актуальна. Качественным движением обеспечивается, в значительной мере, возможность выживания.

В эволюции позвоночных бесчелюстные еще только начинали учиться свободно двигаться в соответствии с обстоятельствами. Это было время разнообразных проб. Но в этом разнообразии заметны и *основные тенденции. Одна из них проявляется в повышении устойчивости движения и его относительной продолжительности.* Речь идет о формировании приспособлений (элементов строения), позволяющих сравнительно долго *сохранять направление движения. Другая тенденция состояла в развитии адаптаций, необходимых для управления движением.* Т.е. надо было научиться менять направление движения в нужную сторону. Для этого требовались органы – плавники, выполняющие функцию рулей.

Дальше мы увидим как поиски адаптаций, улучшающих качество движения, проявлялись в крупных группах бесчелюстных.

Гетеростраки. В начале своего эволюционного пути гетеростраки имели очень простое, даже можно сказать максимально простое, внешнее строение. Единый головутоловищный отдел (не подразделявшийся на голову и туловище) был покрыт панцирем (рис. 93, фиг. А, Б). Постпанцирный отдел (располагавшийся сразу позади панциря) покрывали чешуи. Он переходил в хвостовой плавник (Рис. 93, А, Б). На верхней (спинной) и нижней (брюшной) стороне постпанцирного отдела помещались коньковые чешуи. Они имели заостренный задний конец, уменьшались в направлении к заднему краю хвостового плавника. У некоторых гетеростраков (циатаспид) позади панциря на теле находились высокие крупные боковые чешуи (рис. 93 А), что делало тело негнушимся вблизи панциря. В целом, панцирь, коньковые и боковые чешуи придавали циатаспидам

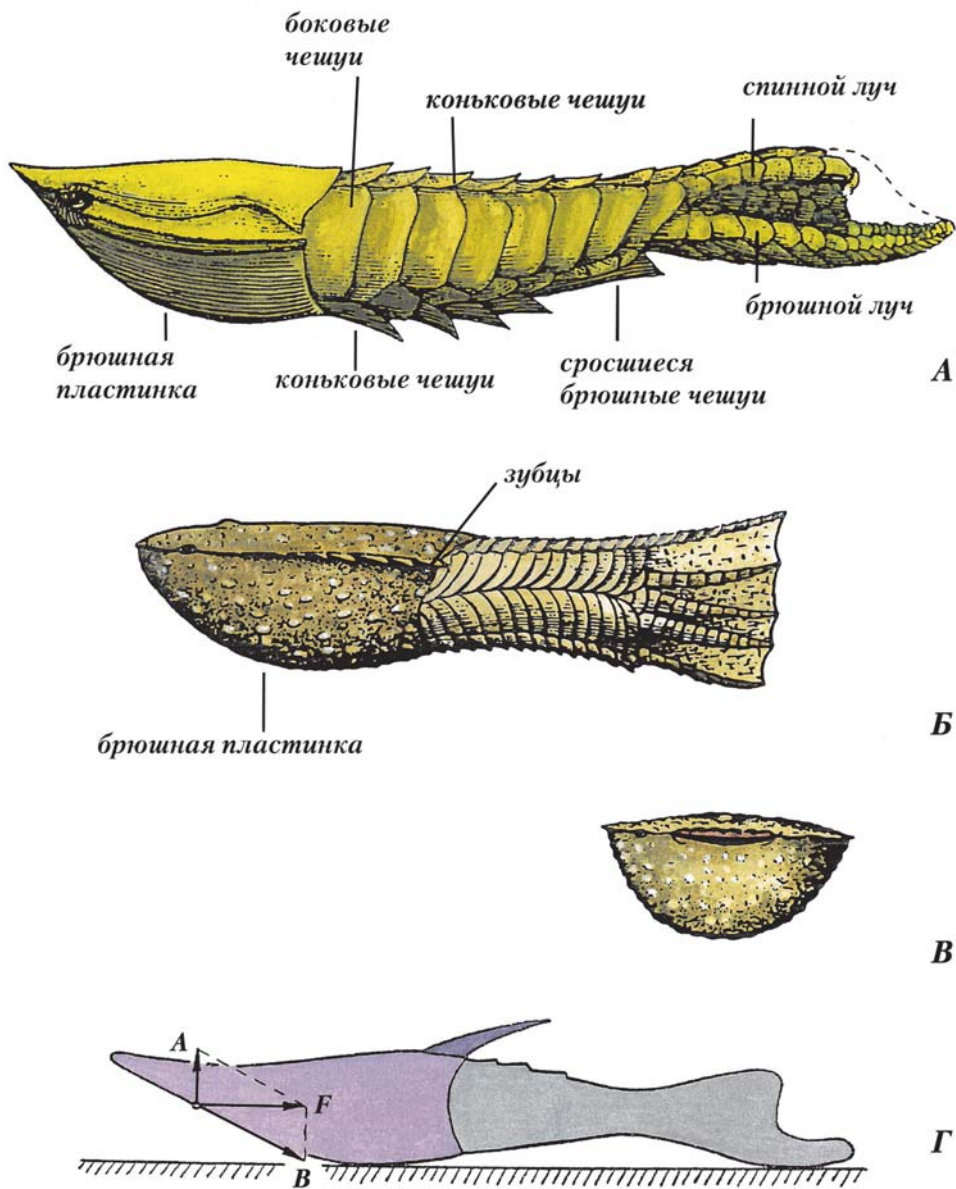


Рис. 93. Реконструкции внешнего вида гетеростраков – циатаспид: (фиг. А, Б, В) и птераспид: фиг. Г.

А – Англаспис (*Anglaspis heintzi*) реконструкция, вид сбоку, Б – Ктенаспис (*Stenaspis*), реконструкция, вид сбоку, В – Ктенаспис, вид спереди, Г – Птераспис (*Pteraspis rostrata*) – схема приложения силы лобового сопротивления в момент отделения от грунта.

F – сила лобового сопротивления, А, В – ее составляющие. (А – Новицкая, 2000; Б, В – Dineley, 1976; Г – Алеев, 1963).

жесткую форму, напоминающую наконечник копья. Спинной и брюшной ряды коньковых чешуй представляли собой кили. Они держали форму постпанцирного отдела.

Для того, чтобы гетерострак, имевший внешнее строение как на рисунке 93 (фиг. А, Б), просто двинулся вперед по дну в слое ила или, невысоко поднимаясь над дном, достаточно было совсем слабых движений его хвостового плавника. Если читатели видели, как двигаются современные головастики, то они, конечно же, заметили, что малейшее движение хвоста вызывает обязательное движение головастика вперед. То же самое происходило у гетеростраков. Расстояния, на которые они перемещались, определялись силой и частотой движений хвостового плавника.

Форма хвостового плавника у гетеростраков могла быть усеченной (рис. 93, фиг. Б). Вполне обычным был гипоцеркный плавник (в нижнюю лопасть входил осевой скелет, а сама лопасть увеличивалась). Хвостовые плавники двигались в горизонтальной плоскости — справа налево и наоборот, как у рыб.

У некоторых гетеростраков в хвостовом плавнике обнаружены два сильных плавниковых луча: брюшной (вентральный) и спинной (дорсальный) (рис. 93, фиг. А).

Нижний (брюшной) луч представлял собой продолжение продольной оси тела. Он поддерживал форму нижней увеличенной лопасти хвостового плавника. Напомню, что строение плавника, в котором ось тела отклоняется в нижнюю лопасть, обычно для многих бесчелюстных: гетеростраков, телодонтов, анаспид. Спинной луч был дополнительным лучом (рис. 93, фиг. А). Он облегчал движение тяжелого хвостового плавника, т.к. препятствовал отставанию верхней лопасти и ее заваливанию набок.

Итак, гетеростраки не имели парных плавников. Их панцирь был жестким, совсем негнувшимся. Но тогда, что давало им возможность подниматься с грунта вверх — в воду?

Современные придонные рыбы (например, камбалы) перед подъемом со дна принимают определенную позу: передний и задний концы их тела приподняты. В момент отрыва от грунта такая форма тела создает силу, направленную вверх. Эта сила является составляющей лобового сопротивления (Алеев, 1963).

У гетеростраков возможность отрыва от дна существовала постоянно. Она определялась формой панциря. Прежде всего, формой его брюшной пластинки: пластинка была выпуклой. Нередко — сильно выпуклой (рис. 93). Ее передняя часть скошена круто или более полого, задняя часть слегка приподнята (рис. 93, фиг. А, Б, Г). В целом форма брюшной пластинки напоминает позу камбалы (см. выше). Спинная пластинка панциря гетеростраков спрямлена, иногда в своей передней части слабо вогнута.

Передний конец панциря мог выдаваться вперед. У циатаспид, не имеющих ростра, это происходило из-за положения немного выступающего переднего края спинной пластинки. У птераспид (также — гетеростраков) передний конец панциря нередко существенно удлинялся за счет развития ростра.

Панцирь с такой формой пластинок имел слегка приподнятый вверх передний конец. Это хорошо видно в профиле панциря (рис. 93, фиг. А, Г) и это облегчало «взлет» со дна.

При достаточно сильной работе хвостового плавника, двигавшего гетерострака вперед, выпуклая форма брюшной поверхности панциря обеспечивала создание вертикальной силы, поднимавшей передний конец тела (рис. 93, фиг. Г: подъемная сила обозначена стрелкой А). Таким образом, животное «взлетало» в толщу воды. Это подтверждено испытаниями моделей гетеростраков в аэродинамических трубах (Кермак, 1943: *Pteraspis rostrata*). Исследования проведены также в гидродинамическом канале (Севастополь), где были испытаны модели циатаспид и амфиаспид (Алеев, Новицкая, 1983).

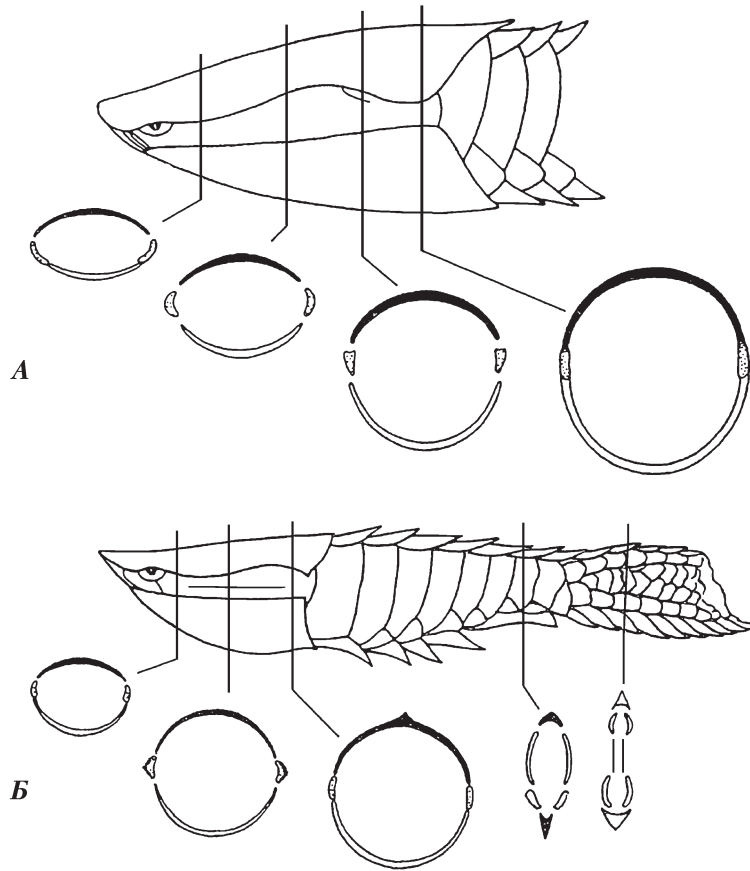
Полученные данные приводят к выводу: *на ранних этапах освоения позвоночными движения в воде конфигурация профиля панциря (выпуклость брюшной пластинки) была одной из самых древних адаптаций (приспособлений), позволявших оторваться от дна.*

У циатаспид – примитивной группы гетеростраков панцирь обычно не имел выступов, влиявших на движение. Например, у Порасписов (рис. 94, фиг. А). Его самые крупные пластинки – спинная и брюшная – были гладкими, без вертикальных и горизонтальных гребней. Поперечные разрезы через последовательные участки панциря Порасписа меняются от овальных, в его передней половине, где панцирь несколько уплощен, до круглых. Сечение становится круглым в области центра тяжести и близко к ней (рис. 94, фиг. А – последнее и предпоследнее сечения). В воде очень небольшое животное (10–20 см в длину) с круглым сечением тела, было неустойчивым, вертким. То есть, положение продольной оси его тела могло произвольно меняться. Тем самым менялось направление движения.

Нестабильность положения в воде покрытых панцирем циатаспид невольно напоминает одно из приключений Алисы, вернее, напоминает приключения Белого Рыцаря, сопровождавшего Алису в Зазеркалье. Рыцарь постоянно падал с коня. Хотя ситуации возникали и комические, и чуть ли не трагические, Рыцаря, как и его коня, эти падения мало волновали. Возможно, вполне спокойно свои «нырки» и отклонения от курса воспринимали и гетеростраки. Но тем не менее у некоторых циатаспид начинают формироваться элементы внешнего строения, стабилизирующие положение тела в воде. Так у Англасписов появились очень низкие продольные гребни на жаберных пластинках. Но они были еще слабовыступающими и не могли служить несущими элементами (рис. 94, фиг. Б – второе сечение от переднего конца панциря). То же самое относится к зубцам (очень небольшим) на боковом перегибе панциря у Ктенасписов (рис. 93, фиг. Б).

В какой-то степени, в стабилизации движения участвовали коньковые чешуи. Уже упоминалось, что они повышали жесткость постпанцирного отдела. Это делало их также одной из древнейших адаптаций к активному движению.

Таким образом, во внешнем строении относительно примитивных гетеростраков читаются признаки пассивных приспособлений к отрыву от



*Рис. 94. Поперечные сечения через панцирь и постпанцирный отдел циатаспид (гетеростраки).
 А – Пораспис (*Poraspis cf. polaris*), Б – Англаспис (*Anglaspis heintzi*). (А – Kiaer, Heintz, 1935; Б – Новицкая, 2000)*

дна – к «взлету». Этим приспособлением (адаптацией) оказалась выпуклая брюшная пластинка панциря. Стали формироваться пока еще очень слабо выраженные приспособления к стабилизации движения – к сохранению его направления и к сохранению равновесия в воде. Это проявилось в образовании на панцирях некоторых циатаспид пока еще низких боковых ребер и небольших зубцов (рис. 93, фиг. А, Б; см. также рис. 97, фиг. А).

В эволюции других групп гетеростраков адаптации к улучшению качества движения выражены более определенно. Это заметно у птераспид, связанных родством с циатаспидами (берущих начало от циатаспид).

Птераспид, по приспособленности к движению в воде, можно оценить как гораздо более высокий уровень, сравнительно с циатаспидами.

Посмотрим, как мог осуществляться переход от совсем простого панциря циатаспидного типа к панцирю птераспид.

У древних циатаспид спинной щит поверхностно подразделяется на несколько участков. Границы участков заметны в верхнем слое панциря, в его скульптуре. Такие участки называются *эпитегумы*. Они хорошо видны у силурийских Архегонасписов (*Archegonaspis*) (рис. 95, фиг. А). На рисунке 95 границы участков показаны точками.

Выделяются (рис. 95, фиг. А):

передний участок (ростральный эпитегум),
центральная часть спинного щита (центральный эпитегум) и
участки, следующие вдоль боковых краев спинного щита (латеральные эпитегумы).

В эволюции от циатаспид к птераспидам из этих участков (эпитегумов) формируются пластинки панциря птераспид (рис. 95).

Передний участок (ростральный эпитегум) циатаспид преобразуется в ростральную пластинку – ростр птераспид (рис. 95, фиг. В).

Центральная часть спинного щита циатаспид (их центральный эпитегум) становится спинной пластинкой в панцире птераспид (рис. 95, фиг. В).

Из *боковых участков* (латеральных эпитегумов) циатаспид образуются орбитальные пластинки, окружающие глаза у птераспид (рис. 95, фиг. Б, В).

В задней части панциря из латеральных эпитегумов циатаспид в эволюции к птераспидам формируются корнуальные пластинки. Они расположены над жаберными отверстиями птераспид (рис. 95, фиг. Б, В).

У птераспид ростральная пластинка иногда достигает большой длины (рис. 76). Вентральная (брюшная) пластинка выпуклая. Панцирь, имеющий такой профиль, при движении вперед создает силу, направленную вверх (рис. 93, фиг. Г: стрелка А). Работа гипоцеркного плавника (имевшего увеличенную нижнюю лопасть) также создавала силу, направленную вперед и вверх (Алеев, 1963). То есть, хотя бесчелюстные обладали, по всей вероятности, отрицательной плавучестью, их внешняя форма обеспечивала быстрый, и даже стремительный, «взлет» со дна.

В числе гидродинамических приспособлений, птераспиды, в отличие от циатаспид, имели корнуальные пластинки (рис. 96, фиг. Б, В). Это были неподвижные несущие плоскости, образованные наружным скелетом. Их размеры менялись от небольших до крупных. Пластинки помещались над жаберными отверстиями, в области центра тяжести. В зависимости от размеров они более или менее эффективно поддерживали птераспид в воде. Они же в значительной мере уменьшали возможность заваливания набок – делали животное менее вертким.

Важным в эволюции птераспид стало появление у них спинного шипа (рис. 96, фиг. Б, В). Шип мог достигать значительной длины. Он был наклонен назад, что придавало дополнительную обтекаемость движущемуся животному. Кроме того, спинной шип очень удачно размещался на теле – над несущими плоскостями (корнуальными пластинками), т.е. тоже вблизи центра тяжести или над ним. Спинные шипы птераспид (гетеростраков),

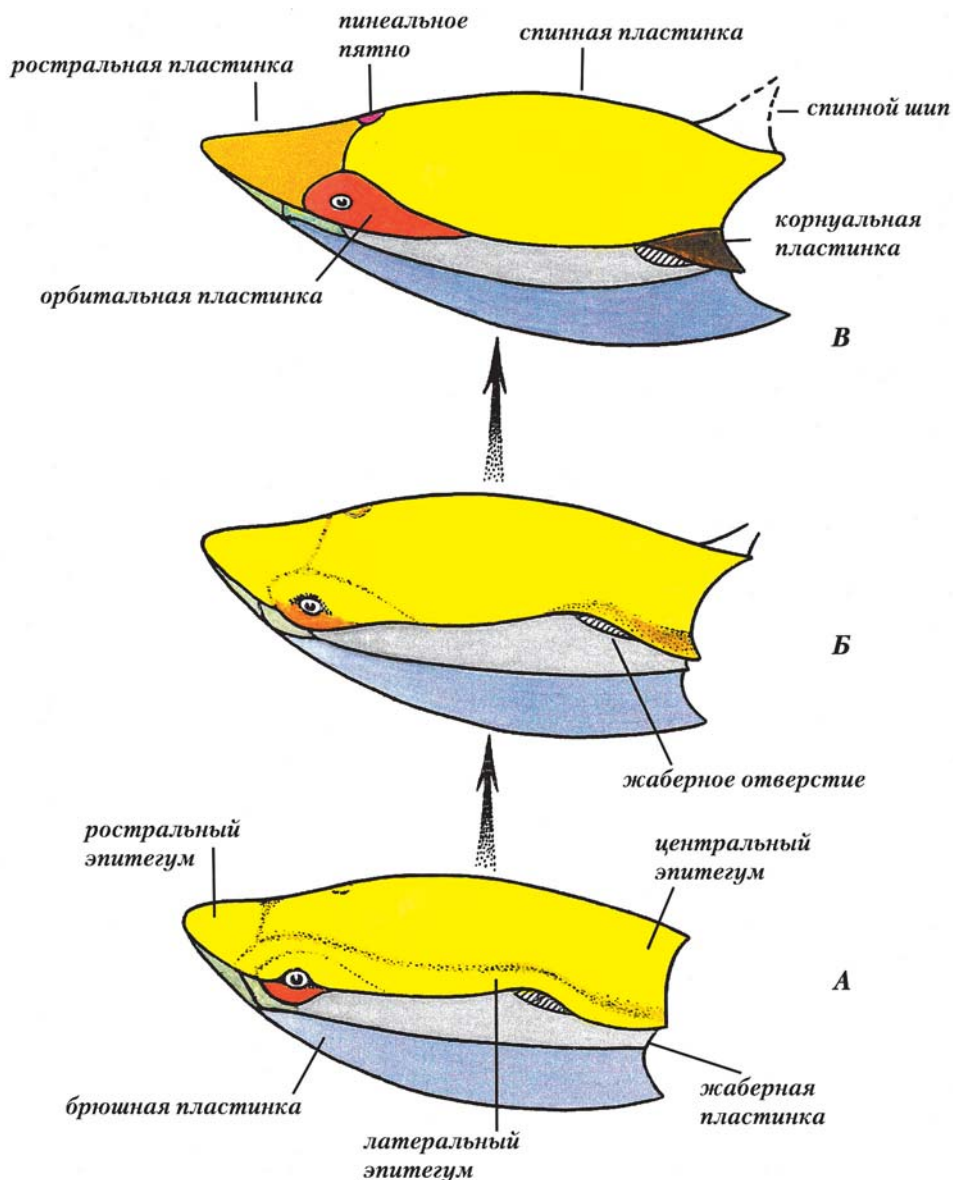


Рис. 95. Схема возможного перехода от панциря циатаспид к панцирю птераспид. А – древняя циатаспида (типа Архегонаспис), Б – промежуточная форма (гипотетическая), В – примитивная птераспида.

Границы между пластинками панцирей показаны сплошными линиями, границы эпитегумов показаны точками (Новицкая, 1983. Введен цвет).

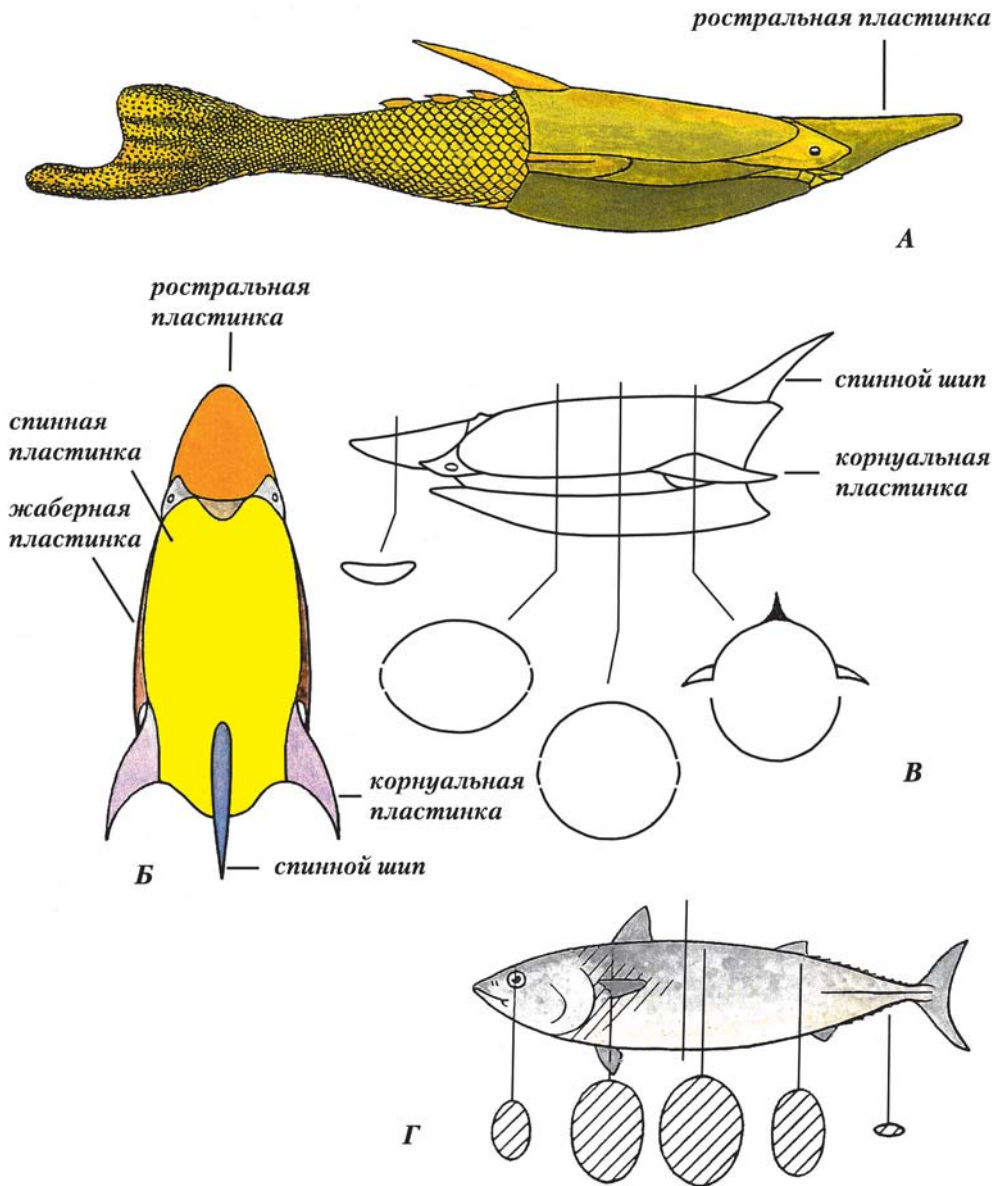


Рис. 96. Реконструкции внешнего строения птераспид (гетеростраков) и поперечные сечения через панцирь.

А – реконструкция *Птерасписа* (*Pteraspis rostrata*), вид сбоку, Б – панцирь *Подоласписа* (*Podolaspis lerichei*), вид сверху, В – поперечные сечения через панцирь *Подоласписа*. Г – современные скумбриды (*Scombridae*: *Auxis thazard*), поперечные сечения через тело. (А – White, 1935; Б, В – Новицкая, 2000; Г – Алеев, 1976).

хотя они стабилизировали движение сравнительно малоэффективно, можно считать функционально сопоставимыми с непарными плавниками рыб.

В целом, среди бесчелюстных, имевших панцирь, по всей вероятности, птераспиды были лучшими и относительно быстрыми пловцами. Но, конечно, они не могли плыть долго. Это – спринтеры, преодолевавшие короткие дистанции, а не стайеры. Вместе с тем существует мнение, что птераспиды были миграторами, длительное время не опускавшимися на дно. Например, как современные scombridae. Но... это маловероятно. Образу жизни миграторов, прежде всего не соответствует хвостовой плавник птераспид. Он крупный и тяжелый (рис. 96, фиг. А). Хвостовой стебель высокий (рисунок тот же). Работа такого движителя требовала большой затраты энергии, т.е. животное быстро уставало.

Современные scombridae имеют сильный, но легкий хвостовой плавник (рис. 96, фиг. Г). Их хвостовой стебель низкий (вблизи хвостового плавника) и узкий. Он укреплен продольными киями. Такой стебель остается почти неподвижным во время работы хвостового плавника, тогда как у птераспид хвостовой стебель сохранял гибкость и колебался вместе с плавником. В противоположность птераспидам, конструкцию хвостового плавника и стебля у scombridae можно отнести к «энергосберегающей».

Но, тем не менее, следует еще раз отметить, что, если иметь в виду только бесчелюстных, имевших панцирь, то среди них птераспиды безусловно лидировали по адаптациям к плаванию. В эволюции у них появляется ракетобразная форма тела, удлинённый роstr, сильный спинной шип, крупные корнуальные пластинки (несущие плоскости), хорошо выраженный хвостовой стебель (рис. 96, фиг. А, Б).

Среди гетеростраков особенно разнообразно внешнее строение панциря у амфиаспид (отряд Amphiaspidiformes). Для них характерно слияние пластинок панциря в одну капсулу. Лишь у немногих видов брюшная (вентральная) пластинка сохраняет самостоятельность.

Исходной группой для амфиаспид исследователи считают циатаспид. На жаберных пластинках циатаспид (Anglaspid) есть продольное ребро, по которому пластинка перегибается сверху вниз (рис. 97, фиг. А). Дальнейшее развитие такого панциря в сторону слияния пластинок вело к образованию панциря ктенаспидного типа. В нем спинная пластинка слита с жаберными, имеющими перегиб (рис. 97, фиг. Б). Переход от панциря ктенаспидного типа к панцирю амфиаспид мог осуществиться в эволюции в результате слияния остальных пластинок. Схема возможного перехода от циатаспидного панциря, через «ктенаспидное» состояние, к панцирю амфиаспид показана на рисунке 97. Слева намечен переход к амфиаспидам, таким как Путоранаспис (Putoranaspis), справа – к амфиаспидам, близким в Герронаспис (Gerronaspis). Те и другие – Путоранасписы и Герронасписы некоторыми признаками сходны с циатаспидами.

В левой линии развития основные изменения связаны с положением жаберных отверстий и орбит. Жаберные отверстия перемещаются на

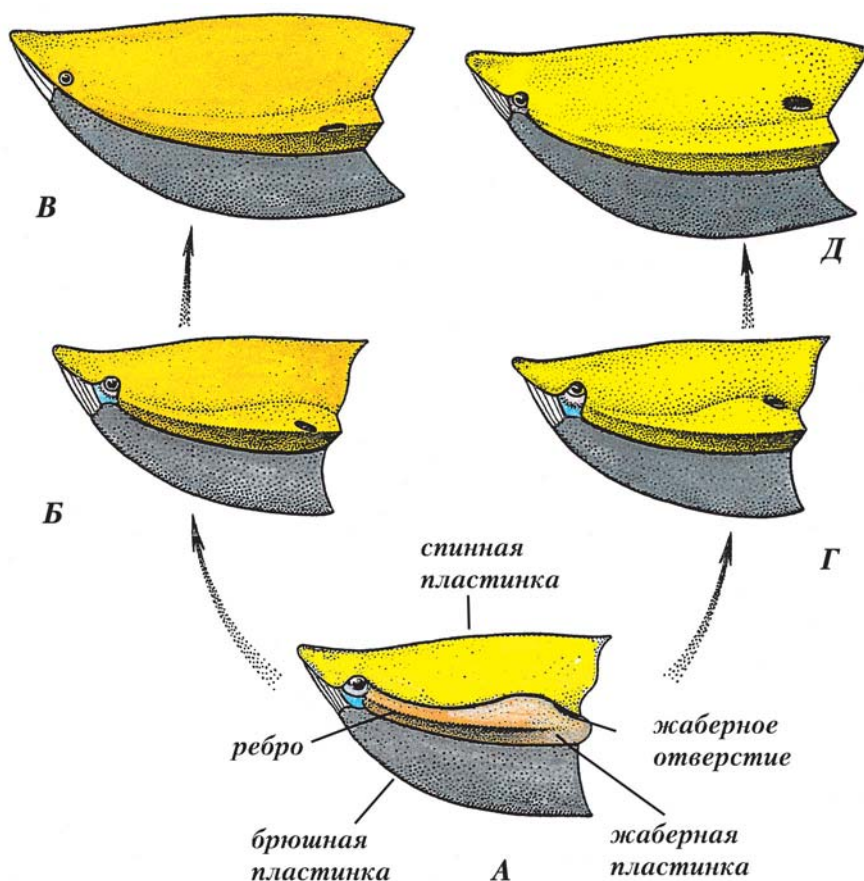


Рис. 97. Схема перехода от панциря циатаспидного типа к панцирю амфиаспид. Границы между отдельными пластинками панциря показаны сплошными линиями. Границы между слившимися пластинками показаны точками. А – циатаспида типа *Англаспис* (*Anglaspis*). Левая линия: Б – промежуточная стадия (близкая к *Ктенаспис*), В – амфиаспида, близкая к *Путоранаспис* (*Putoranaspis*). Правая линия: Г – промежуточная стадия, Д – амфиаспида, близкая к *Герронаспис* (*Gerronaspis*) (Новицкая, 1983).

перегиб жаберных пластинок, сливающихся с дорсальной (рис. 97, фиг. А-В). Орбиты включаются в спинной щит.

В варианте развития, показанном справа, жаберные отверстия из циатаспидного положения (между спинной и жаберной пластинками) перемещаются на спинную пластинку. Это характерно для многих амфиаспид. Орбиты не меняют своего положения.

Профиль панциря у амфиаспид в главных чертах остается таким же, как у циатаспид и птераспид: брюшная пластинка выпуклая, с приподнятым передним и задним концом (рис. 98, фиг. Б, Г; рис. 99, фиг. Б). Это значит,

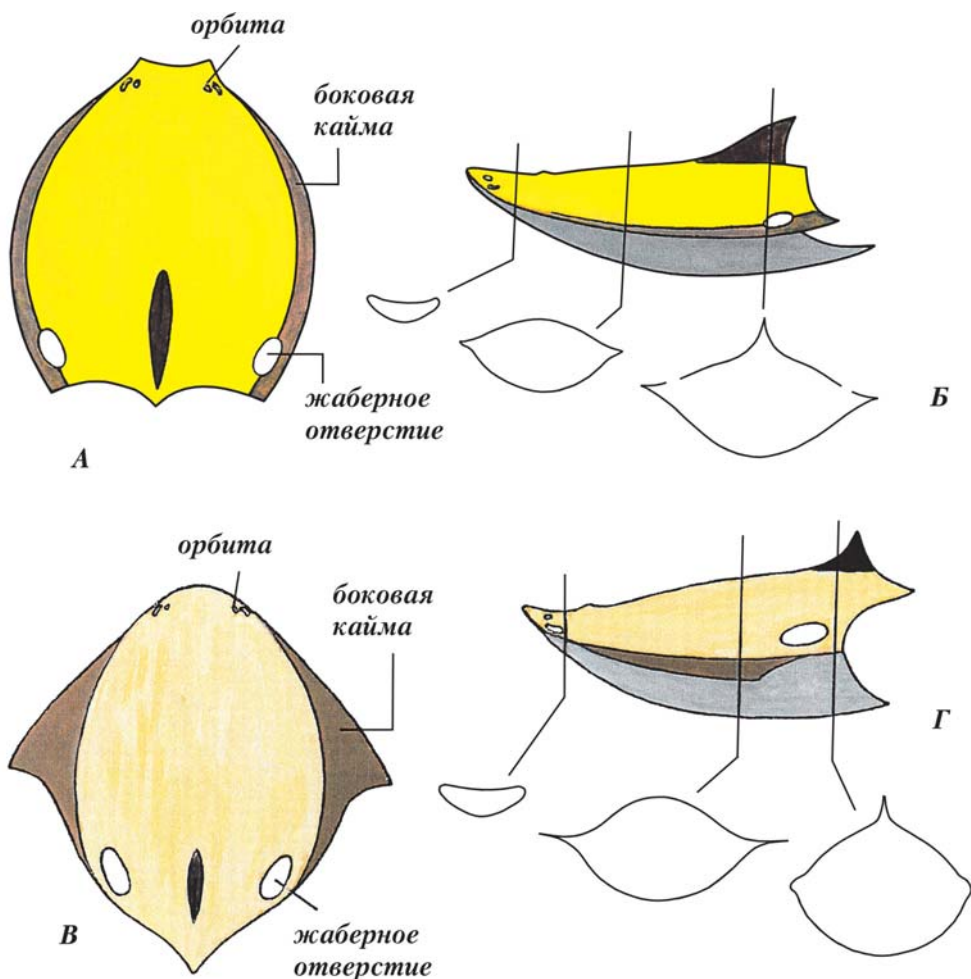


Рис. 98. Реконструкции панцирей амфиаспид (гетеростраков) и поперечные сечения через панцири.

А – реконструкция *Олбиасписа* (*Olbiaspis coalescens*), вид сверху, *Б* – поперечные сечения через панцирь *Олбиасписа*, *В* – реконструкция *Ангарасписа* (*Angaraspis urvantzevi*), вид сверху, *Г* – поперечные сечения через панцирь *Ангарасписа* (Новицкая, 2000).

что отрыв от дна у амфиаспид осуществлялся с участием тех же подъемных сил, что у циатаспид и птераспид (рис. 93, фиг. Г).

На рисунках 98 и 99 мы видим некоторые варианты внешнего строения панциря амфиаспид. Их боковая кайма иногда могла быть узкой. Но и в этих случаях она увеличивала устойчивость животного в воде (рис. 98, фиг. А, Б). Тому же способствовал хорошо развитый спинной гребень. Кайма в виде расширяющихся треугольных выступов существенно повышала устойчивость во время движения (рис. 98, фиг. В). Об этом свидетельс-

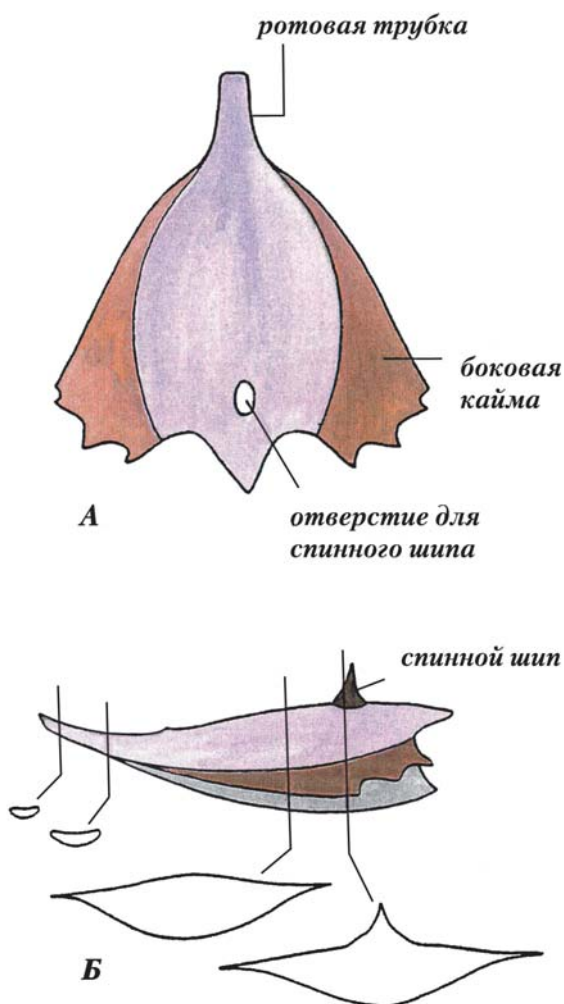


Рис. 99. Реконструкция панциря амфиаспиды, имеющей ротовую трубку, и поперечные сечения через панцирь.

A – реконструкция Эглонасписа (*Eglonaspis rostrata*), вид сверху, *Б* – поперечные сечения через панцирь (Новицкая, 2000).

твует форма поперечного сечения через панцирь (рис. 98, фиг. Г: второе сечение от переднего конца панциря). На поперечном сечении видно, что тело животного с двух сторон поддерживалось хорошо выраженными несущими плоскостями – выступами панциря.

Довольно крупные амфиаспиды, имевшие ротовую трубку (Леканиаспис, Эглонаспис) были уплощены сверху и снизу. Функцию несущей плоскости у них выполняла не только боковая кайма, но и вся брюшная поверхность панциря (рис. 99). Возможно, такие бесчелюстные одинаково

хорошо двигались низко над дном и в толще воды. Во всяком случае, поперечные сечения через панцирь этому не противоречат (рис. 99, фиг. Б). Вполне вероятно так же, что сильно уплощенный панцирь (в сочетании с неяркой окраской) делал таких амфиаспид незаметными или малозаметными на грунте.

Объединим выводы, следующие из изучения материалов по гетеростракам. *У гетеростраков эволюция адаптаций (приспособлений) к движению проявлялась, главным образом, в увеличении площади несущих плоскостей. Вместе с тем – в появлении образований, позволяющих сохранять направление движения.* Несущей плоскостью могла служить сама нижняя поверхность панциря (рис. 99) и специальные уплощенные выросты (иногда пластинки): боковая кайма (рис. 98, 99), корнуальные пластинки (рис. 96, фиг. Б, В). *Боковая кайма и корнуальные пластинки повышали устойчивость животного в воде* (сравните рисунок 94 с рисунками 96, фиг. Б, В, рис. 98, 99). *Спинные шипы, гребни и боковые ребра* в какой-то мере позволяли сохранять направление движения в течение непродолжительного времени. *Этому же способствовал длинный ростр и удлиненная (ракетообразная) форма тела некоторых птераспид* (рис. 96, фиг. А).

Остеостраки. Галеаспиды. По своеобразию древних адаптаций к существованию в воде, среди бесчелюстных надо выделить остеостраков.

Из предыдущих глав мы знаем, что у остеостраков, впервые в истории позвоночных, появились грудные подвижные плавники! Казалось бы – вот и решение проблемы. Теперь бесчелюстные могут управлять движением, а не просто двигаться – как получится... Но появление таких плавников не вывело остеостраков на выгодную позицию в соревновании с эволюционировавшими рыбами. Рыбы оказались более скоростными и маневренными.

Вспомним, как выглядели живые остеостраки. Один из них изображен на рисунке 31. Уже много говорилось об их строении (главы о наружном скелете, о внутреннем строении, о родственных связях). Сейчас мы займемся только признаками, имеющими непосредственное отношение к движению этих бесчелюстных.

На рисунках 100 (фиг. А) и 101 (фиг. А) видно, что у девонских остеостраков гибкая часть тела, покрытая чешуями и расположенная позади панциря, длинная. Она длиннее, чем у гетеростраков. У раннедевонских остеостраков длина тела от заднего края головного щита до заднего конца хвостового плавника превышает длину щита приблизительно в 2-3 раза (Цефаласпис: рис. 100, фиг. А; Гемицикласпис: рис. 101, фиг. А).

Туловище остеостраков в поперечном сечении треугольное.

Сразу обратим внимание на нижнюю (брюшную) поверхность тела этих бесчелюстных. Она плоская! (Рис. 100, фиг. Б, рис. 101, фиг. А). Отсюда следует, что подъемная сила, такая как создававшаяся выпуклой брюшной

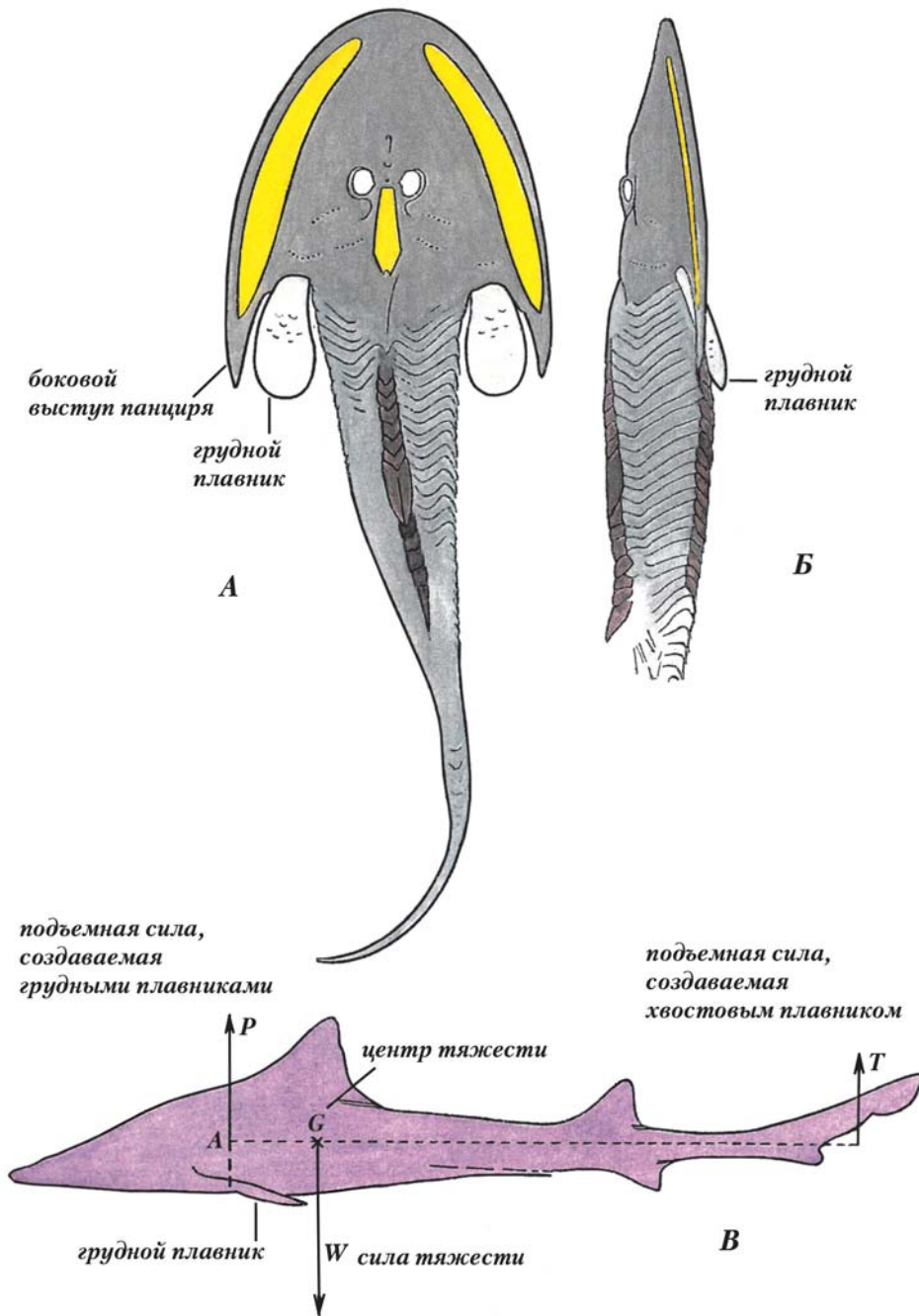


Рис. 100. Реконструкция внешнего вида остеоотрака. Схема поддерживающих гидродинамических сил. А – реконструкция Цефаласпис (*Cephalaspis lyelli*), вид сверху, Б – тот же остеоотрак, вид сбоку. В – схема поддерживающих гидродинамических сил, создаваемых движением акулы (А, Б – White, 1958; В – Алеев, 1963).

пластинкой гетеростраков при их движении вперед, у остеостраков не возникла.

Но тогда как остеостраки могли отрываться от дна? Как они могли поворачиваться и разворачиваться в воде?

Нам было бы трудно ответить на эти вопросы (особенно на первый), если бы не возможность провести аналогии с некоторыми современными рыбами.

Попробуем найти рыбу, похожую на остеострака внешним контуром (профилем) тела. Такой рыбой оказалась акула. Мы уже знаем о том, что акулы сходны с бесчелюстными многими признаками (глава «О филогенетике. О родственных связях...»). Кроме того, выясняется, что у акул нижняя (брюшная) линия профиля тела практически прямая. Как у остеостраков.

На рисунке 100, фиг. В показана схема гидродинамических сил, возникающих при движении акулы. Передняя из этих сил направлена вверх (рис. 100, фиг. В: стрелка Р). Эта подъемная сила создается грудными плавниками. Она поднимает вверх головную часть тела акулы. Задняя часть ее тела поднимается вверх силой, создаваемой работающим хвостовым плавником (рис. 100, фиг. В: стрелка Т).

У остеостраков (рис. 100, фиг. Б; рис. 101, фиг. А) и акулы (рис. 100, фиг. В) сходны: удлинённый профиль головы, спрямленная (можно сказать — почти прямая) нижняя линия профиля тела, присутствие грудных плавников, занимающих сходное положение. У остеостраков и акул основания грудных плавников находятся на нижней линии тела, сразу позади головы. Сходен тип строения хвостового плавника: он гетероцеркный (эпицеркный, ось тела идет в верхнюю лопасть).

Сходство остеостраков и акул в профиле тела, положении грудных плавников и типе хвостового плавника дает основание считать, что при движении остеостраков возникали те же подъемные силы, что у акулы. Эти силы создавались грудными и хвостовым плавниками. Отмеченное сходство является конвергентным (возникшим в далеких филетических линиях, т.е. в группах, не связанных близким родством).

Но как отрывались от дна те древние остеостраки, у которых грудных плавников еще не было? Например, трематасписы? По-видимому, они были еще не так сильно уплощены снизу, сравнительно с другими цефаласпидами. Панцири силурийских Трематасписов имели удлиненную форму. К заднему краю они сужались (рис. 33, фиг. А). Своим совсем простым контуром они очень напоминали панцири циатаспид (гетеростраков). Возможно, выпуклость брюшной стороны панцирей этих остеостраков была достаточной для создания той же подъемной силы, что у гетеростраков.

Как в эволюции остеостраков могли появиться грудные плавники? Судя по их положению, они образовались из заднебоковых выступающих участков тела (рис. 101, фиг. Б). Что могло быть причиной их появления? Возможно, остеостраки, давшие начало уплощенным с брюшной стороны формам (цефаласпидам), во время движения по грунту и, особенно, в момент отрыва от грунта опирались на заднебоковые участки тела. Со

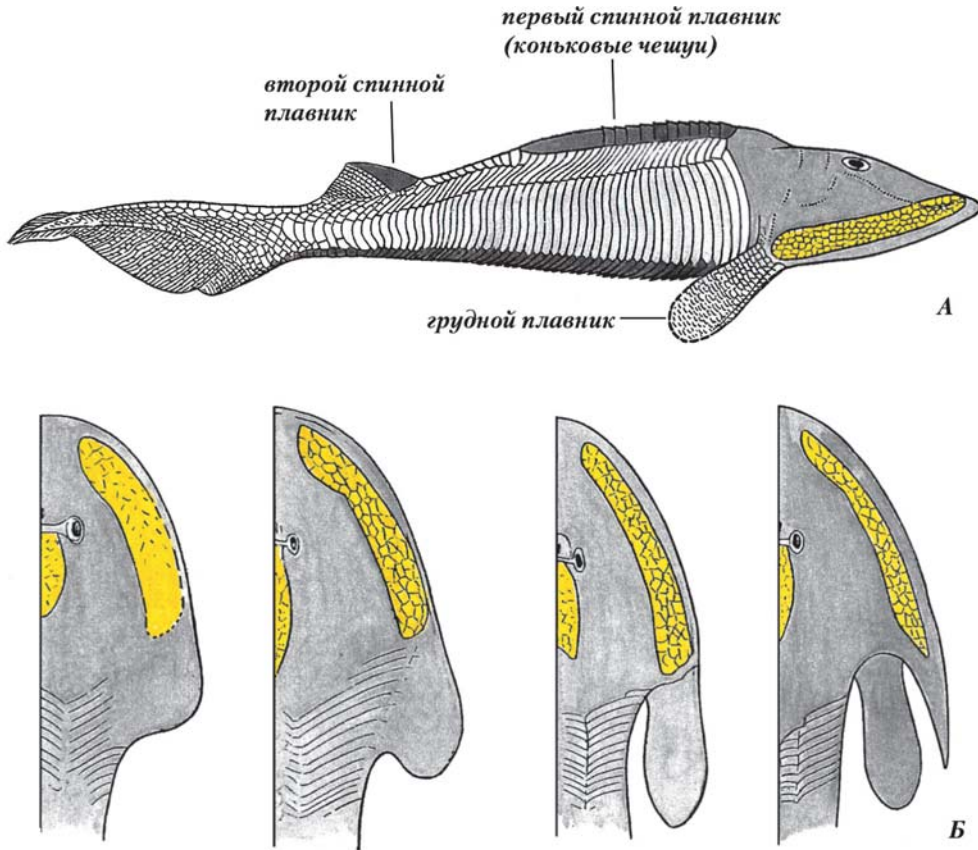


Рис. 101. Реконструкция внешнего вида остеострака. Схема формирования грудных плавников в эволюции цефаласпид. А – остеострака *Гемцикласпис* (*Hemicyclaspis turchisoni*), вид сбоку. Б – схема формирования грудных плавников в эволюции цефаласпид (А – Stensiö, 1932; Б – Heintz, 1939).

временем (в эволюции) из этих участков могли сформироваться грудные плавники.

Интересно, что у миног – группы близкородственной остеостракам, грудные плавники отсутствуют. Очевидно, это связано с паразитическим образом жизни миног. По всей вероятности, той же причиной объясняется отсутствие плавников у миксин. (Вспомним, что миксины являются эндопаразитами). Способ движения круглоротых (миног и миксин) совсем не такой, каким он был у их панцирных бесчелюстных родственников. У круглоротых движение осуществляется за счет изгибаний удлиненного червеобразного тела.

Почему грудные плавники остеостраков, несмотря на их роль в отрыве от дна (см. выше), можно оценить лишь как «пробные», еще примитивные

органы? По нескольким причинам. Плавники остеостраков – тяжелые мускульные образования. В них отсутствовал внутренний скелет, имеющийся у рыб. Его отсутствие лишало плавники внутренней опоры, облегчавшей движение самих плавников. У остеостраков, имевших заднебоковые выступы панциря (рога), грудные плавники помещались в узком пространстве между ними и боковой стенкой тела (рис. 100, фиг. А, Б). Это очень ограничивало свободу движения плавников. Они могли двигаться только вверх-вниз. Грудные плавники двигались таким же образом и у остеостраков, не имевших рогов (рис. 101, фиг. А).

Характеристики плавников – узкий диапазон движений, их мускульная природа (плавник был тяжелым, не мог менять площадь: раздвигаться, складываться) и отсутствие внутреннего скелета, укрепляющего плавник, – делали эти образования у остеостраков малоэффективными органами управления движением. В эволюции позвоночных грудные плавники, имеющие такое строение, не сохранились.

Мускульные плавники развиты в некоторых группах ископаемых и современных рыб (*Sacropterygii* – мясистолопастные: кистеперые, двоякодышащие). Но в этих группах в парных плавниках есть внутренний скелет.

Принято считать, что у остеостраков присутствовали два спинных плавника. В качестве первого выделяют коньковые чешуи, расположенные сразу позади головного щита (рис. 101, фиг. А). Чешуи могут сливаться между собой. Гидродинамическая роль этих чешуй («плавника») у остеостраков такая же, как роль коньковых чешуй у гетеростраков (рис. 93, фиг. А). Коньковые чешуи выполняли функцию килей и поддерживали форму тела. Это важно для активно двигающихся водных животных.

Второй спинной плавник раннедевонских остеостраков (цефаласпид) уже оформлен как плавник (рис. 101, фиг. А). Он имеет сильный передний шип, наклоненный назад. К шипу крепится перепонка, покрытая мелкими чешуями. Такой плавник вполне сопоставим со спинными плавниками древних рыб, например, акантодов. У остеостраков, как и у рыб, он выполнял функцию стабилизации направления движения.

Среди остеостраков есть виды, у которых передний конец панциря вытянут в длинный и узкий роstralный выступ (отросток). На рисунке 31 такой выступ показан у остеострака, находящегося на втором плане, справа сверху.

Похожие выступы развиты и у галеаспид (рис. 37: галеаспида в толще воды).

Едва ли длинный выступ был удобен для питания на дне, что иногда предполагается (Pan Jiang, 1992). Выступ мог застрять между камнями. Он отдалял ротовое отверстие от объекта питания. Между тем, такой выступ совершенно не мешал кормиться в толще воды. Пищей мог быть планктон и какие-то отдельные организмы подходящих размеров.

У изображенного на рисунке 102 (фиг. А) остеострака из группы «бореаспид» заднебоковые выступы панциря направлены назад. В сочетании с длинным передним отростком (роstralным выступом) они придавали

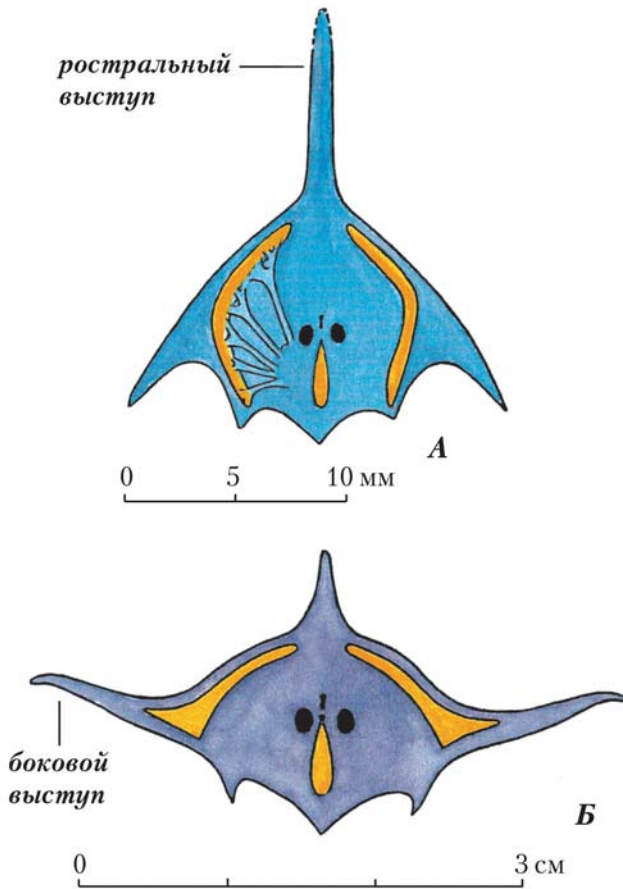


Рис. 102. Форма головного щита у некоторых остеоостраков. Вид сверху.
 А – щит с длинным ростральным выступом, *Бореаспис* (*Boreaspis rostrata*), Б – щит с боковыми выступами, слегка направленными вперед, *Хоеласпис* (*Hoelaspis angulata*) (по Wängsjö, 1952).

животному обтекаемую форму, облегчающую движение в воде. Однако среди панцирей остеоостраков встречаются и имеющие, на первый взгляд, очень странную форму. Их передний конец вытянут в выступ (отросток), но **боковые выступы направлены** не назад (что было бы обычным), а **вперед** (рис. 102, фиг. Б).

Такая форма боковых выступов свойственна очень немногим из найденных бесчелюстных. Кроме остеоостраков и галеаспид (рис. 39, фиг. Б), она отмечена у очень своеобразного рода шпицбергенских птераспид (гетероостраков), снабженных стержневидным псевдоростром.

Возникает естественный вопрос – как можно объяснить функциональное значение боковых выступов, направленных вперед?

Представим себе бесчелюстных, имеющих такие выступы и роstralный отросток, в воде. Посмотрим на них сверху. Оказывается, общая форма тела животного близка к крестообразной. Такая форма тела обеспечивает хорошую плавучесть, т.е. эти бесчелюстные могли долго не опускаться на дно.

С уверенностью можно сказать, что они питались планктоном. Очевидно, форма их боковых выступов (поперечных и слегка направленных вперед) служила пассивным тормозом, существенно гасившем скорость движения, создаваемую работой хвостового плавника (Новицкая, 2010). Тормоза были нужны, т.к. животному совсем невыгодно «проскакать» через массу планктона, в которой оно питалось. Кроме того, направленные в стороны и немного вперед боковые выступы панциря, возможно, в какой-то мере «сгребали» планктон, повышая его концентрацию перед медленно движущимися животными.

Галеаспиды, которых мы только что упоминали, и вся группа относятся к бесчелюстным, имеющим хорошо развитый панцирь. Трудно судить о том, насколько он был выпуклым с брюшной стороны. Постпанцирный отдел галеаспид известен по находкам Донгфангасписов. В нем реконструированы спинной и брюшной ряды сравнительно крупных узких чешуй. Между ними боковая поверхность тела покрыта рядами очень мелких однообразных чешуй (рис. 37).

У галеаспид не найдены парные плавники. Скорее всего, по способу движения эти бесчелюстные были похожи на гетеростраков. Судя по внешнему строению панциря, среди галеаспид существовали придонные формы и формы, способные сравнительно долго находиться в толще воды.

Мы получили представление о том, за счет чего бесчелюстные, имевшие панцирь, поднимались со дна и как они двигались.

Но кроме них существовали группы, у которых панциря не было. Их тело покрывали чешуи. К этим группам относятся *телодонты*, *фуркакаудиды*, *анаспиды*.

У бесчелюстных, не имевших панциря, известна приблизительно веретеновидная форма тела и веретенovidная.

У *телодонтов*, имевших приблизительно веретенovidную форму тела – передний, головной, конец мог быть тупым: широко закругленным, даже спрямленным (рис. 27). Это снижало скорость движения. Но надо отметить, что обладавшие

мощным хвостовым плавником,
невысоким хвостовым стеблем,
относительно легким телом (панцирь отсутствовал), отчетливо
выраженными несущими плоскостями – боковыми выступами
(«грудными плавниками»),

телодонты (такие как силурийские Флеболеписы, *Phlebolepis*) могут считаться неплохими пловцами для того времени. Тело, если смотреть сверху, было широким в передней половине, затем сужалось (рис. 27). Такая форма придавала животному устойчивость в воде. Грудные (пекторальные)

«плавники» представляли собой небольшие уплощенные треугольные выступы, отчетливо выраженные, неподвижные. Они помещались горизонтально на боках тела (рис. 27). Выступы находились в районе центра тяжести. Функционально грудные выступы телодонтов в какой-то мере (со многими оговорками) могут быть сопоставлены с грудными плавниками акул. Но при этом нельзя забывать — выступы телодонтов и грудные плавники акул имеют совсем разное строение.

Ихтиологами установлено, что у акул грудные плавники малоподвижны. Они расположены так, что у движущейся рыбы находятся под очень небольшим положительным углом (до 10°) к направлению движения. Такие грудные плавники пассивно нейтрализуют силу тяжести и служат несущими плоскостями (Алеев, 1963; и другие авторы).

Грудные плавники акулы, при ее движении вперед, создают силу, направленную вверх (подъемную) (рис. 100, фиг. В). Судя по положению на теле, такую силу создавали и неподвижные грудные выступы на боках телодонтов.

Подъемная сила создавалась, кроме того, в результате работы хвостового плавника. Как у гетеростраков. (Телодонты и многие гетеростраки имели хвостовой плавник с увеличенной нижней лопастью).

У некоторых телодонтов тело было очень широким и уплощенным. Например, у Туринии (*Turinia*). Его заднебоковые выступы широко закруглены. Телодонты такого облика вели преимущественно придонный образ жизни.

Фуркакаудиды выделяются среди других групп бесчелюстных формой тела и строением хвостового плавника. Необычность формы их тела в том, что линии спины и брюха непосредственно переходят в контуры хвостового плавника, при этом хвостовой стебель не выделяется (рис. 30). У некоторых фуркакаудид (не у всех) имелся небольшой спинной плавник, полого направленный назад. На брюшной стороне помещались довольно длинные боковые клапаны (fin-flaps).

Самым замечательным во внешнем строении фуркакаудид был хвостовой плавник. Он очень высокий, равен высоте тела или ее превосходит (рис. 30). Плавник поддерживался мощными спинным (дорсальным) и брюшным (вентральным) лучами. Между ними помещалось еще несколько промежуточных лучей. Плавниковая перепонка крепилась к этим лучам. Такой хвостовой плавник и форма вертикально уплощенного тела являются показателями того, что фуркакаудиды хорошо двигались. Во всяком случае, непосредственный переход высокого короткого тела в хвостовой плавник означает, что малейшее движение хвостового плавника передавалось сразу всему телу. У бесчелюстных, имевших такое строение, хвостовой плавник должен был выполнять все основные функции, связанные с движением.

Роль спинного плавника, как стабилизирующего движение, была, скорее всего, небольшой. Возможно, в какой-то мере функцию стабилизаторов движения выполняли брюшные боковые клапаны.

Если иметь в виду адаптации к движению, то внешнее строение фуркакаудид (известных из силура-девона) можно считать вполне прогрессивным (продвинутым) для бесчелюстных. Это заметно на фоне силурийских гетеростраков и остеоостраков. Хотя, вместе с тем не исключено, что необычно крупный хвостовой плавник у фуркакаудид оказался энергетически очень затратным.

Анаспиды имели удлиненное, веретеновидное тело, внешне вполне напоминали рыб (рис. 103). Наружное строение позволяет предполагать, что в воде они держались свободнее, чем многие другие бесчелюстные.

Среди адаптаций к плаванию у анаспид обращает на себя внимание их крупный и сильный хвостовой плавник (рис. 103). Ось тела уходит в его нижнюю лопасть. Работа такого мощного (относительно размеров тела) плавника (двигателя) обеспечивала возможность более длительного (чем у панцирных бесчелюстных) движения в воде. Тем более, что анаспиды были легче – не имели панциря.

Стабилизирующую функцию выполнял ряд спинных коньковых чешуй и анальный плавник. Он был коротким или длинным, иногда имел пере-

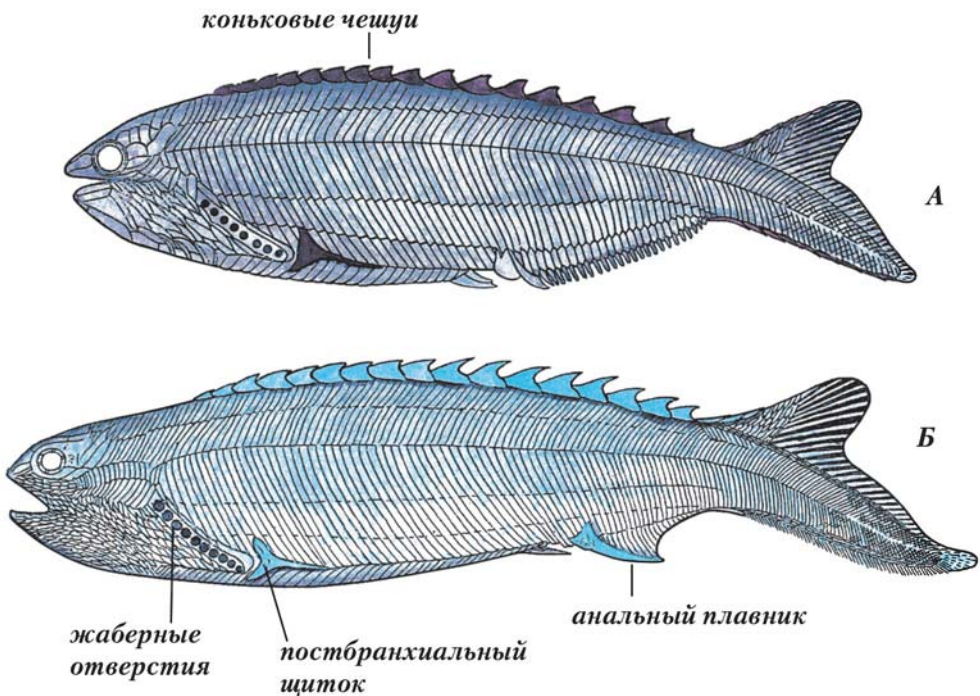


Рис. 103. Схематические реконструкции внешнего вида анаспид.
А – Ринхолепис (*Rhyncholepis parvulus*), **Б** – Птериголепис (*Pterygolepis nitidus*).
 (Kiaer, 1924).

дний шип (рис. 103, фиг. Б). Возможно, какую-то стабилизирующую роль играла парная складка на брюхе (брюшной плавник).

Особенностью внешнего строения анаспид являлись щитки (пластинки) позади жаберных отверстий (рис. 103: постбранхиальные щитки). Они могли нести шип (колючку). Палеоихтологи оценивают эти щитки, как грудные плавники. Но роль щитков в качестве гидродинамических приспособлений (плавников) трудно себе представить. Может быть, они действовали как защитные приспособления (колючки), отпугивавшие хищников?

* * *

Итак, из раздела об адаптациях к движению у бесчелюстных, выделим главное.

Прежде всего, бесчелюстные находились на начальном этапе в освоении позвоночными активного движения в воде. Они были еще слабыми пловцами.

У большей части бесчелюстных (гетеростраков и некоторых других) отсутствовали плавники. Кроме хвостового. Такое строение дает представление *о доплавниковом уровне* (состоянии) в эволюции позвоночных.

Подъемная сила, отрывавшая от дна бесчелюстных, имевших панцирь, появлялась при движении животного вперед. Такая сила *создавалась*

или

выпуклой формой брюшной пластинки панциря и действием хвостового плавника (пример – гетеростраки),

или

положением грудных плавников (если они имелись) и действием хвостового плавника (пример – остеостраки).

В эволюции позвоночных, у бесчелюстных впервые начали формироваться органы активного управления движением. Ими были подвижные грудные плавники остеостраков. В силу особенностей строения они оказались малоэффективными. Такой тип плавников не закрепился в эволюции.

Бесчелюстные, не имевшие панциря, выглядели более или менее рыбообразно. Форма их тела более приспособлена к длительному плаванию, если сравнивать с панцирными бесчелюстными. Хвостовой плавник мог быть очень необычным. Иногда он выполнял функцию и движителя, и руля (фуркакаудиды).

На морфо-эволюционном уровне бесчелюстных древнейшими адаптациями к движению являются:

форма панциря – выпуклая брюшная пластинка обеспечивала отрыв от грунта («взлет») (например, гетеростраки);

неподвижные несущие плоскости; эти образования, уменьшая вертикальность, поддерживали равновесие (главным образом, бесчелюстные, имевшие панцирь);

коньковые чешуи (кили) и вертикальные гребни; их появление послужило началом в развитии приспособлений для стабилизации направления движения в эволюции бесчелюстных и рыб.

О СРЕДЕ ОБИТАНИЯ И ОБРАЗЕ ЖИЗНИ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ. ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ

О среде обитания и образе жизни организмов, вымерших сотни миллионов лет назад, можно составить себе представление только на основе комплексных исследований. В этот комплекс входит

функциональный анализ строения животных, образ жизни которых мы хотим выяснить. То есть надо понять — как животные использовали особенности своего строения.

Анализ сопутствующих групп организмов. Среди них в раннем палеозое уже немало тех, которые продолжают существовать и сейчас (многие группы беспозвоночных). В какой-то мере это помогает делать выводы об образе жизни и среде обитания древних животных.

Очень важны геологические данные о породах, содержащих ископаемые остатки. Изучение пород специальными методами дает возможность определить их состав и условия, в которых они накапливались. Большое значение имеют расшифровки геологических событий. Например, древних трансгрессий (наступлений моря), регрессий (его отступлений) и др.

Соединение палеонтологических и геологических результатов исследований образует основу для палеоэкологических выводов. В них включается и анализ данных о современных группах (если это возможно). Таким образом, реконструируется палеоэкологическая составляющая в развитии биосферы.

Реконструкции дают материал не только для того, чтобы выявить экологические изменения и катастрофы, происходившие в истории Земли. ***Знание результатов смены древних экологических обстановок может помочь понять направление изменений в современной экологии и оценить их вероятные последствия.*** Такие оценки важны. В непрерывном экологическом процессе, тесно связаны абиотическая среда и биосфера. Заметные разрушительные изменения в них, в том числе вызванные деятельностью человека, влияют на формирование экологических условий будущего. Условия могут стать малопригодными для жизни высших животных и человека.

Деятельность человека, конечно, не является основным или ведущим фактором, определяющим ход экологических событий. Но эта деятельность, в ряде ее проявлений, разрушительно влияет на среду обитания. Влияет локально или глобально. Тем самым действия человека приближают неблагоприятные экологические условия. Совсем не исключено, что они могут проявиться неожиданно быстро.

Начиная наши экологические исследования, отметим, что время существования бесчелюстных составляет значительную часть истории позвоночных. Присутствие бесчелюстных в биосфере близко к одной трети продолжительности всей истории позвоночных. Это — немало, если иметь

в виду, что вся эволюция человека (физически сформировавшегося) вмещается, приблизительно, в 4 миллиона лет.

Остатки бесчелюстных широко распространены. Они обнаружены в отложениях палеозоя (ордовик — девон) Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Австралии. Бесчелюстные — одна из основных групп, используемых в детальной (зональной) стратиграфии отложений этого возраста (особенно, силура — девона). Находки бесчелюстных и списки их таксонов (систематических единиц: видов, родов, семейств) нередко хорошо привязаны к геологическим данным. Это позволяет соединить в единую картину развитие таксономического разнообразия бесчелюстных и изменения абиотических (не биологических) факторов среды. Для понимания взаимоотношений изучаемой группы (в нашем случае бесчелюстных) со средой обитания большое значение имеют исследования сопутствующих организмов. Важны даже их списки.

Информацию о хорошо изученных разрезах (местонахождениях) можно найти в научных статьях, монографиях и справочниках. Перечислим некоторые из них (далеко не все), включающие данные о бесчелюстных: Kiaer, 1924, 1928, 1932; Kiaer, Heintz, 1935; Gross, 1950; Denison, 1956, 1964; Tarlo (Halstead), 1964, 1965; Обручев, 1964, 1973; Матухин, Меннер, 1974; Dineley, Loeffler, 1976, Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977; Новицкая, 1986, 2007, 2008; Черкесова, 1992. Справочники: Основы палеонтологии, т. Бесчелюстные, рыбы, 1964; Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран, т. Бесчелюстные и древние рыбы, 2004; и другие.

Надо отметить, что выводы исследователей о происхождении тех или других местонахождений (морском, или солоноватоводном, или пресноводном) не всегда совпадают. Несовпадения показаны, например, в монографии о циатаспидах выдающегося американского палеонтолога Роберта Денисона (Denison, 1964).

Расхождения мнений в трактовках вполне естественны. На каких-то этапах изучения материалов они привлекают внимание к конкретным вопросам. Но расхождения в деталях или в частных случаях относятся к отдельным местонахождениям. Они практически не влияют на сформировавшиеся к настоящему времени представления о среде обитания бесчелюстных в целом.

Пользуясь результатами исследований бесчелюстных, обобщим их в краткой экологической справке.

Экологическая справка о бесчелюстных

Места обитания. *Бесчелюстные населяли береговые зоны морей (область шельфа), держались на небольших глубинах.* Местами их обитания были также *солоноватоводные лагуны*, нередко подпитывавшиеся реками, *неглубокие эпиконтинентальные моря*, например, Курейское море, существовавшее в раннем девоне на северо-западе Сибирской платформы. *Некоторые из них обитали в реках.*

Предполагается, что бесчелюстные (циатаспиды, *Cyathaspis*) могли жить даже в стоячих водах (stagnant waters) (Denison, 1964). Такой вывод сделан на основе анализа вмещающих пород, представленных чередованием отложений карбонатно-глинистых, илистых и глинистых.

Отношение к солености. *Бесчелюстные – эвригалинные животные*, т.е. *способные жить* в воде различной солености – *в морях, лагунах, солоноватых водах, в дельтах рек, в пресных водах.*

Независимость от солености чрезвычайно расширяла возможности расселения бесчелюстных в водных пространствах раннего – среднего палеозоя.

Отношение к температуре. О температурном режиме, пригодном для бесчелюстных, трудно судить. *Возможно, он мог широко меняться.* Иногда вместе с бесчелюстными находят остатки кораллов. Эта группа считается показателем достаточно теплого моря и небольших глубин, хотя в последнее время на современных материалах появляются новые данные.

Корм, способ питания. *Бесчелюстные – всеядные водные палеозойские животные.* *Питались мелкими организмами* и мягкими *личинками* в иле и в воде, *детритом* (органическими остатками), *планктоном, растениями.* На дне пища подгребалась ротовыми пластинками, как совком, и втягивалась в рот.

Движение. Бесчелюстные, имевшие выпуклый снизу панцирь, поднимались со дна за счет действия вертикальных подъемных сил, создаваемых формой панциря (брюшной пластинкой) и хвостовым плавником (гетеростраки). У бесчелюстных, плоских снизу, подъемные силы создавались за счет расположения грудных плавников и действия хвостового плавника (остеостраки: имевшие грудные плавники). У бесчелюстных, не имевших панциря, обладавших рыбообразной формой тела, движение осуществлялось с использованием более или менее гнущегося тела, хвостового плавника и других, пока еще малоэффективных, плавников (анаспиды, фуркакаудиды).

Сопутствующая фауна. Вместе с бесчелюстными, в местах их обитания найдены многие группы беспозвоночных: брахиоподы, мшанки, криноидеи (иглокожие), трилобиты, остракоды, эвриптериды (ракоскорпионы), гастроподы, кораллы и другие. Там же обитали бесскелетные организмы, например, черви. В силурийских и девонских отложениях вместе с бесчелюстными найдены остатки рыб (акантоды, плакодермы, кистеперые).

Замечание. По каким признакам можно сделать вывод о том, что животные из перечисленных групп, найденные в одном и том же слое, действительно представляют древний биоценоз, т.е. проживали на одной общей территории? Информацию об этом дает сохранность материала. Так, у беспозвоночных об автохтонности находок (о том, что находки сделаны в местах обитания, а не принесены издалека), свидетельствует хорошая сохранность раковин. На них могут присутствовать мелкие детали строения – шипики, зубчики, бугорки. У бесчелюстных автохтонность находок подтверждается также сохранностью. Это – неразъединенность пластинок

панциря (по крайней мере, некоторых), хорошее состояние их поверхностного (скульптурного) слоя.

Причины вымирания. *Исчезновение бесчелюстных нередко происходило в экологически благоприятных условиях.* Имеются в виду абиотические условия. Под абиотическими условиями (факторами) подразумеваются характеристики так называемой неживой природы. Это — небиологические показатели: соленость, глубина бассейна, температура и т.д.

Основной причиной исчезновения бесчелюстных было их адаптивное несоответствие — недостаточная приспособленность к менявшимся, эволюционировавшим, сообществам (биоценозам), в которых усиливалась роль рыб.

На группах, часто встречающихся вместе с бесчелюстными, остановимся подробнее. Это стоит сделать, тем более, что часть таких групп продолжает жить в наше время. Они доступны для непосредственного наблюдения. Иногда это помогает составить представление о взаимоотношениях в биоценозах прошлого.

Итак, в местонахождениях различных регионов мира вместе с бесчелюстными встречаются группы **беспозвоночных**. Какими признаками, важными для экологических выводов, они обладают? С этих позиций рассмотрим коротко наиболее часто встречающиеся группы.

Данные о группах, встречающихся вместе с бесчелюстными

Брахиоподы. Имеют прочную раковину хитино-фосфатную или известковую. Раковина состоит из двух створок. В макушечной области створки соединяются мускулами (беззамковые брахиоподы) или прочно сцепляются одна с другой, образуя замок (замковые брахиоподы). Морские животные. В основном, прикрепляющиеся (рис. 8). Одиночные, нередко селятся скученно, иногда срастаются. Обитают на различных глубинах (до 5650 м). Часто живут в мелких водах. Предполагается, что в палеозое основная масса брахиопод населяла мелководье. Могут переносить существенное опреснение (Лингула, *Lingula*). Личинки свободно плавающие. Ранний палеозой (кембрий) — ныне.

Мианки. Колониальные, прикрепляющиеся организмы. Образуют водоросли и камни, имеют известковый скелет. Живут, главным образом, на небольших глубинах (до 400 — 500 м) в морских и пресных водах. Обычны для приливно-отливной полосы, а также для спокойной воды. Эвритермны — переносят значительные колебания температуры: от 0 до +28 градусов. Рот окружен щупальцами. В него втягиваются микроорганизмы — диатомеи (водоросли) и простейшие. В ископаемом состоянии часто встречаются в известняках, глинах, глинистых сланцах, песчаниках. Личинки свободно плавающие. Ранний палеозой (ордовик) — ныне.

Иглокожие. Морские лилии (криноидеи). Имеют сложный скелет, состоящий из чашечки, рук и стебля. Руки захватывают пищу и участвуют в дыхании. Прикрепленные, неприкрепленные, иногда пелагические животные. Часто образовывали и образуют большие сообщества. Палеозойские криноидеи, в основном — обитатели морского мелководья, позднее мигрировали в более глубокие слои воды. Современные виды обитают, обычно на глубинах 180 — 1000 м. Реагируют на изменения температуры: в теплых водах повышается массивность скелета. Личинки обладали слабой способностью к перемещению. С этим связано появление крупных сообществ, «лугов», характерных для ископаемых и для современных морских лилий. Ранний палеозой (ордовик) — ныне.

Членистоногие, трилобиты. Палеозойские морские животные. Тело со спинной стороны покрыто твердым панцирем. Панцирь образован хитином, пропитанным известью, расчленяется на три части — головной щит, туловище, хвостовой щит. Места обитания большинства трилобитов — мелководные участки моря. Трилобиты медленно ползали по дну или плавали над дном (рис. 1, 8). Могли жить на плотных (известковых) грунтах и в иле; питались в иле; возможно, погружались в ил, спасаясь от ракоскорпионов, головоногих моллюсков, рыб. Личинки планктонные. Это способствовало широкому географическому расселению трилобитов. Время существования — палеозой.

Членистоногие, остракоды. Небольшие животные, размеры от 0,2 до 80 мм. Тело несет семь пар конечностей, покрыто двустворчатой раковиной известковистой, известково-хитиновой или хитиновой. В палеозое, в основном, населяли морское мелководье (прибрежные области): ползали по грунту, зарывались в ил, плавали над дном, часто селились на водорослях. Планктонных форм среди палеозойских остракод немного. Современные остракоды обитают в морях и континентальных водоемах — в пресных и соленых озерах, ручьях, реках, прудах, в подземных водах и даже в пересыхающих водоемах (время засухи переносят в состоянии анабиоза). Личинки некоторых остракод вели плавающий образ жизни. Ранний палеозой (кембрий) — ныне.

Хелицеровые членистоногие, эвриптериды. Обычная длина — 10–20 см, но в ордовике, силуре и девоне некоторые формы достигали огромных размеров — 100–180 см. Хитиновый покров орнаментирован бугорками или ямками. Первая пара конечностей имела вид клешней, использовавшихся для схватывания добычи. Следующие пять пар конечностей (II — VI) — ходильные. Иногда последняя пара (VI) видоизменялась и становилась гребными ногами, служившими для плавания. Не найдены среди типичной морской фауны. Обитали в пресной и солоноватой воде. Держались, в основном, на дне. Имевшие плавательные ноги, могли активно плавать. Время существования — палеозой.

Коралловые полипы. Табуляты. Почти исключительно колониальные организмы. Колонии могут быть массивными, кустистыми, стелющимся. Скелет карбонатный. Типичные жители моря. Не переносят повышения или понижения солености. Предпочитают селиться на мелководье, в зоне шельфа, обычно до глубины 100 м. Прикрепленные бентосные (донные) организмы. Селились, чаще, на твердом грунте. На менее твердом грунте образовывали коркообразные колонии. Нетребовательны к температуре. Размножение бесполое (почкованием) или половое. Личиночные стадии неизвестны. Предполагается, что имела стадия подвижной личинки. Палеозой. Очень редко встречаются в отложениях моложе палеозоя (в мезозое).

Четырехлучевые кораллы. Ругозы. Одиночные и колониальные организмы. Прикрепленные и свободно лежащие на дне. Одиночные часто имеют форму конуса или конуса, переходящего в цилиндр (рис. 9, справа, внизу). Колонии кустистые (ветвистые), массивные, караваеобразные, неправильно-сростковидные. Скелет карбонатный. Обитатели открытого моря с нормальной соленостью. Хорошо переносили колебания температуры. Размножение бесполое (почкованием или делением) или половое. Личинки, появившиеся, если размножение было половым, свободно плавающие. Палеозой (ордовик – пермь).

Брюхоногие моллюски (гастроподы). Тело мешковидное. Более или менее обособлена голова, развита нога, имеющая плоскую широкую подошву. Раковина спиральная или колпачковидная, может быть редуцированной или отсутствовать, состоит из арагонита или кальцита. У некоторых есть фарфоровидный слой и, иногда, перламутровый. В основном, обитают в прибрежных мелководных зонах морей с нормальной соленостью. Среди современных гастропод есть также пресноводные и сухопутные. Большинство брюхоногих – ползающие и зарывающиеся формы. По способу питания – хищные, травоядные, всеядные. Развита каннибализм. На стадии личинки находятся во взвешенном состоянии. Докембрий – ныне.

В характеристиках групп, сопутствующих бесчелюстным, использованы, главным образом, данные из томов «Основы палеонтологии». (Москва, издательство «Наука»).

Сопоставив включенные в список группы беспозвоночных, можно легко убедиться в том, что им свойственны некоторые общие экологические показатели.

Эти группы прекрасно чувствовали себя на морском мелководье. Их присутствие (особенно, обильное) уже характеризует место обитания.

В индивидуальном развитии они проходили стадию личинки, живущей в толще воды. Многие личинки могли свободно плавать. Некоторые были планктонными. Некоторые проводили какое-то время во взвешенном состоянии (гастроподы). Во всех группах личинки мелкие или очень мелкие. Например, у одной из современных брахиопод (*Terebratella*) свободно плавающая личинка имеет длину около 0,12 мм. Личинки были, в основном,

мягкими. То есть для взрослых особей многих беспозвоночных, для бесчелюстных и рыб (акантодов) они вполне подходили, как пища. Отсюда следует вывод: **взрослые члены биоценозов** (сообществ, проживающих на одной территории) **могли питаться (и питались) друг другом**. Пищей, в основном, служили личинки. Конечно, если личинку удавалось схватить или втянуть в ротовое отверстие с водой и если размеры захватывающего позволяли справиться с добычей.

Труднее, в этом отношении, приходилось прикрепляющимся животным, но и они не упускали свой шанс кого-то поймать. **Это было время практически всеобщей всеядности, включающей каннибализм**. Как это ни странно, эти экологические привычки (каннибализм) оказались настолько живучими, что проявляются у млекопитающих даже на уровне *Homo sapiens*.

В списке беспозвоночных, сопутствующих бесчелюстным, оказалось довольно много групп. Не все они присутствуют одновременно в конкретных местонахождениях. На разных территориях группы могут образовывать различные сочетания.

Например, в местонахождении, содержащем нижнедевонских амфиаспид (гетеростраков) на реке Курейка (северо – запад Сибирской платформы) вместе с ними в курейском горизонте найдены лингулы (брахиоподы), гастроподы (брюхоногие моллюски), замковые брахиоподы, многочисленны остракоды. Из остатков позвоночных, кроме амфиаспид, встречаются чешуи кистеперых рыб и кости артродир (древних панцирных рыб) (Матухин, Меннер, 1974; полевые наблюдения автора).

Другой состав групп в местонахождении Сакабамба (Боливия). Вместе с бесчелюстными – ордовикскими Сакабамбасписами (*Sacabambaspis*) здесь найдены, как и в предыдущем местонахождении, многочисленные разединенные остатки брахиопод (лингул). Но здесь есть трилобиты. По беспозвоночным и составу пород делается вывод о том, что на площади, откуда собран материал, в начале палеозоя располагался прибрежный участок моря. Большое (для древних бесчелюстных) скопление Сакабамбасписов (найденно около 30 экземпляров), отмечается также на территории близкой к местонахождению Сакабамба. Некоторые из экземпляров бесчелюстных налегают друг на друга. На основе особенностей захоронения остатков сделаны выводы об очень кратковременных экологических событиях. В палеонтологических реконструкциях такая возможность предоставляется редко. Предполагается, что массовая гибель обитателей мелководья могла быть вызвана внезапным падением солености или штормом, разрушившим дно. Штормом можно объяснить находки лингул снаружи от нор, тогда как в нормальных условиях они закапываются в трубкообразные норы. Высказано мнение, что причиной гибели лингул и, по-видимому, позвоночных, мог быть принос штормом большой массы пресной воды (Gagnier, 1989).

Примеры местонахождений: на Таймыре и на северо-западе Сибирской платформы

Остановимся еще на отдельных примерах экологической расшифровки отложений, хорошо изученных геологами и палеонтологами. К ним можно отнести отложения нижнего девона Таймыра и северо-запада Сибирской платформы (рис. 104). Для нас они особенно интересны тем, что собранный в них материал дает довольно неожиданный, хотя и вполне естественный, ответ на вопрос о возможных причинах вымирания бесчелюстных. Скорее, их исчезновения.

Начнем с отложений нижнего девона на Таймыре. Содержащиеся в них остатки ископаемых животных изучены специалистами по найденным группам: Черкесова, 1994 и другие авторы разделов в сводке «Стратиграфия и фауна нижнедевонских отложений тарейского опорного разреза (Таймыр)».

Здесь мы будем говорить только о слоях, содержащих бесчелюстных: амфиаспид (гетеростраков).

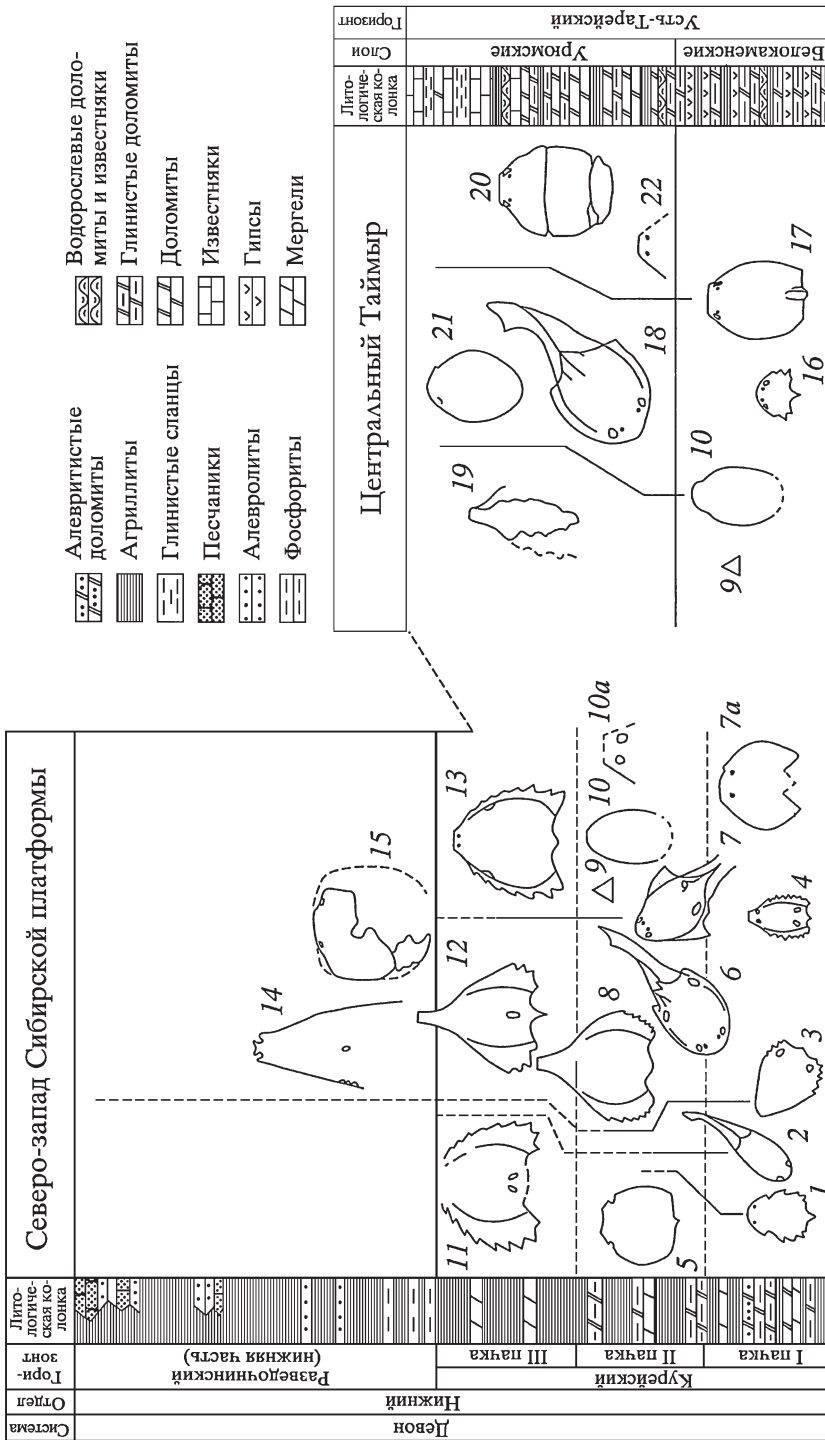
Речь пойдет о *белокаменных и урюмских слоях усть-тарейского горизонта*. Их происхождение объясняют как прибрежные отложения постепенно раскрывающейся лагуны, возможно засоленной. Вверх по разрезу урюмские слои сменяются отложениями открытого моря — толбатскими слоями. В них бесчелюстных уже нет. Во всяком случае, они не обнаружены.

В *белокаменных слоях* определены четыре рода амфиаспид (бесчелюстных) (рис. 104). Каждый род представлен одним видом. Вместе с ними найдены кораллы (табуляты), брахиоподы, иглокожие (криноидеи), остракоды, членистоногие (эвриптериды). Краткие сведения о перечисленных группах мы уже получили в этом разделе (см. «Данные о группах, встречающихся вместе с бесчелюстными»).

Позвоночные, кроме амфиаспид, из белокаменных слоев известны по многочисленным остаткам акантодов и редким чешуям кистеперых. Есть растительные остатки. В этом сообществе животных для бесчелюстных (особенно для их молоди, не имевшей сформировавшегося панциря) были несомненно опасны членистоногие, обладавшие сильными клешнями, и рыбы (кистеперые). Акантоды, хотя в своем большинстве не считаются хищниками, но и они едва ли пренебрегали личинками, подходящими по размеру. Даже своими.

В белокаменных слоях представлены морские животные: кораллы, брахиоподы, иглокожие и другие. Некоторые из них способны переносить опреснение (брахиоподы). Некоторые из найденных групп не типичны для нормальных морских условий, но встречаются в отложениях солоноватых вод (эвриптериды).

В верхней части белокаменных слоев количество и разнообразие морских групп увеличивается. Это расценивается как показатель смены условий засоленной лагуны более морскими.



- | | | | |
|--|-----------------------|--|------------------------------------|
| | Алевритистые доломиты | | Водорослевые доломиты и известняки |
| | Аргиллиты | | Глинистые доломиты |
| | Глинистые сланцы | | Доломиты |
| | Песчаники | | Известняки |
| | Алевролиты | | Гипсы |
| | Фосфориты | | Мертели |

Рис. 104. Схема распространения амфиаспид (бесчелюстные: гетеростраки) в нижнем девоне северо-запада Сибирской платформы и Таймыра. (По: Новицкая, 2008).

1 — *Aphataspis kjaeri* Obruchev, 2 — *Putoranaspis prima* Obr., 3 — *Gerronaspis dentata* (Obr.), 4 — *Kureykaspis salebrosa* Novitskaya, 5 — *Siberiaspis plana* Obr., 6 — *Olbiaspis coalescens* Obr., 7 — *Angaraspis uralvitzevi* Obr., 7a — *Dotaspis antiqua* Novitskaya et Herman, 8 — *Lecaniaspis lata* Novitskaya, 9 — *Gunaspis orientalis* Bystron (вид известен по небольшому фрагменту панциря со скульптурой), 10 — *Argyraspis tcherkesovae* Novitskaya, 10a — *Taxeraspis varicostata* 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, 21 — *Amphoraspis stellata* Novitskaya et Karatajute-Talima, 22 — *Litotaspis septentrionalis* Novitskaya.

Урюмские слои. В их нижней толще найдены ассоциации животных, характерных для малоподвижных вод. Своеобразный облик таких ассоциаций создается присутствием колоний тонковетвистых кораллов (табулят) и тонкостенных, тонковетвистых мшанок. Здесь же встречаются редкие брахиоподы и многочисленные микроостракоды, а также массивные небольшие колонии табулят. Вверх по разрезу увеличивается разнообразие и количество кораллов (табулят). Появляются ругозы (четырёхлучевые кораллы). Кораллы известны как обитатели открытого моря с нормальной соленостью. В целом, состав фауны в урюмских слоях очень разнообразен. Вместе с урюмскими видами в нем немало видов животных, переходящих из белокаменских слоев. Это – некоторые кораллы (табуляты), брахиоподы, остракоды; из позвоночных: несколько видов акантодов, кистеперые (вид *Rogolepis taimyrica*).

В урюмских слоях разнообразие бесчелюстных на уровне родов почти вдвое больше, чем в белокаменских (рис. 105: четыре рода в белокаменских слоях и 7 родов – в урюмских).

Белокаменские и урюмские слои, содержащие амфиаспид, отнесены стратиграфами к нижнему лохкову – к нижнедевонским отложениям. Их накопление происходило в течение сравнительно непродолжительного времени. Амфиаспиды, появившись на Таймыре в раннем девоне, успешно развивались. За короткое (в геологических масштабах) время

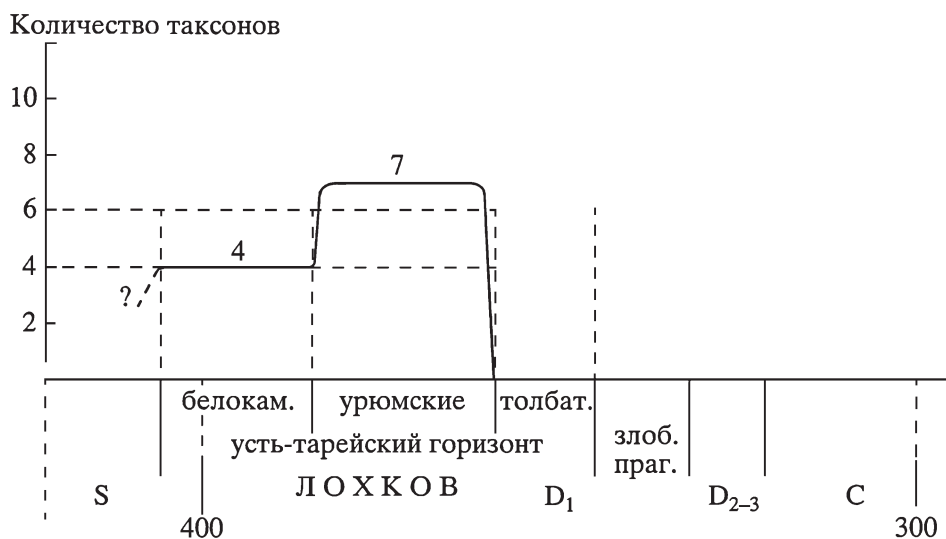


Рис. 105. График изменения количества родов амфиаспид (бесчелюстные: гетеростраки) в нижнедевонских отложениях Таймыра. (Новицкая, 2008).

белокам. – белокаменские слои, урюмские – урюмские слои, толбат. – толбатские слои, злоб. – злобинский горизонт, праг. – пражский ярус.

S – силур, D₁ – нижний девон, D₂₋₃ – средний – верхний девон, C – карбон. 400, 300 – миллионы лет

они достигли большого разнообразия (рис. 104) и очень быстро исчезли (рис. 105). Надо подчеркнуть, что их *исчезновение происходило в экологических условиях, менявшихся в пределах обычных для бесчелюстных показателей глубины, солености, характера грунтов. То есть в пределах обычных, вполне подходящих абиотических (небиологических) параметров.*

По данным геологов, трансгрессия (наступление моря) в конце урюма привела к смене лагунно-морских условий морским мелководьем, установившемся в толбатовское время (Патрунов, 1968; Черкесова, 1994). Казалось бы – все хорошо. Для бесчелюстных (и для многих сопутствующих групп) морское мелководье – благоприятная среда обитания.

Но тогда почему амфиаспиды исчезли практически на пике своего разнообразия? В обычной, более того, комфортной для них среде?

Может быть, мы получим ответ, узнав, что происходило с бесчелюстными в это же время на северо-западе Сибирской платформы?

В нижнедевонских отложениях на северо-западе Сибирской платформы бесчелюстные (амфиаспиды) найдены в зубовском горизонте (одна находка), в курейском (основная масса находок) и разведочнинском (редкие находки).

Отложения *зубовского горизонта* определяются как сформировавшиеся в аридном (засушливом) климате: представим себе равнину, покрытую сильно засоленными водоемами. Равнина стала меняться в конце зубовского времени, когда началась трансгрессия – наступление моря на платформу со стороны Таймыра. В отложениях этого времени появляются многочисленные прослои аргиллитов, доломитов и мергелей (глинистых и известковистых пород). В них найдены фрагменты панцирей ракоскорпионов (эвриптерид) и раковины очень небольших членистоногих (остракод). Бесчелюстные известны из зубовского горизонта по одной брюшной (вентральной) пластинке. Она найдена в отложениях, относящихся к началу трансгрессии.

Курейский горизонт подразделяется на пачки. Распространение в нем бесчелюстных (амфиаспид) показано на рисунке 104.

В первой (нижней) пачке встречаются панцири в основном небольших амфиаспид (обычная длина панциря 6–8 см, но есть и более крупные). Некоторые из них переходят во вторую и третью пачки и, возможно, в разведочнинский горизонт. На вторую пачку приходится основное разнообразие амфиаспид (рис. 104). Здесь преобладают амфиаспиды среднего размера (длина панциря 11–16 см). Здесь же иногда встречаются более крупные виды (длина панциря около 18 см). Они сильно уплощены сверху и снизу, имеют хорошо развитую боковую кайму (рис. 104, фиг. 8). Амфиаспиды такого облика – крупные (длина панциря 20–21 см), широкие, с широкой боковой каймой – характерны для третьей пачки – для верхов курейского горизонта (рис. 104, фиг. 11–13). На рисунке 14 они показаны в прижизненной среде.

Экологические обстановки на северо-западе Сибирской платформы в курейское время реконструируются как постепенно устанавливающиеся морские условия, сменившие режим сильно засоленных бассейнов.

Курейский бассейн был очень мелким, с множеством глинистых отмелей (Матухин, Меннер, 1974). Он представлял собой огромное эпиконтинентальное море. Кроме разнообразных амфиаспид (бесчелюстные) в нем найдены многочисленные раковины остракод (мелкий массовый материал), остатки ракоскорпионов, редкие раковины гастропод, следы бесскелетных илоедов и других животных. Довольно часто встречаются кости рыб: артродир и, иногда – разрозненные чешуи кистеперых. В конце курейского времени на крайнем северо-западе Сибирской платформы условия очень приблизились к нормально-морским. Это подтверждается находками брахиопод и криноидей – морских организмов.

В начале разведочнинского времени усиливается наступление Таймырского моря на платформу. В ее северо-западных областях устанавливаются условия нормально-морского бассейна. Вблизи береговой линии моря (южнее Норильска) нормально-морские отложения нередко чередуются с отложениями опресненной краевой зоны моря.

Для амфиаспид (гетеростраков) – обитателей береговой зоны моря, хорошо переносивших изменения солености, экологические обстановки начала разведочнинского времени не являлись дискомфортными. Они были вполне благоприятными. Однако в нижней части отложений разведочнинского горизонта частота находок амфиаспид резко сокращается. Отсюда известны единичные очень крупные панцири длиной свыше 30 см (рис. 104, фиг. 14) и длиной (а также шириной) около 24 см (там же, фиг. 15). Совсем редко встречаются мелкие фрагменты панцирей со скульптурой, напоминающей некоторых амфиаспид из нижней пачки курейского горизонта (рис. 104: прерывистая линия от фиг. 3).

График изменения количества родов амфиаспид в нижнедевонских отложениях на северо-западе Сибирской платформы показан на рисунке 106.

О причинах вымирания бесчелюстных в благоприятных экологических условиях

Начнем с подведения итогов экологического анализа сибирских местонахождений.

На северо-западе Сибирской платформы амфиаспиды максимально разнообразны в отложениях курейского горизонта. Курейское время соответствует установлению морских условий с меняющимся солевым режимом. К концу курейского времени условия приближаются к нормально морским.

В начале разведочнинского времени усиливается трансгрессия со стороны Таймыра и северо-запад Сибирской платформы становится морским мелководьем.

На Таймыре на границе урюмских слоев (содержащих большое количество амфиаспид) с отложениями толбатского горизонта (где амфиаспиды не найдены) лагунно-морские условия постепенно сменялись морским мелководьем.

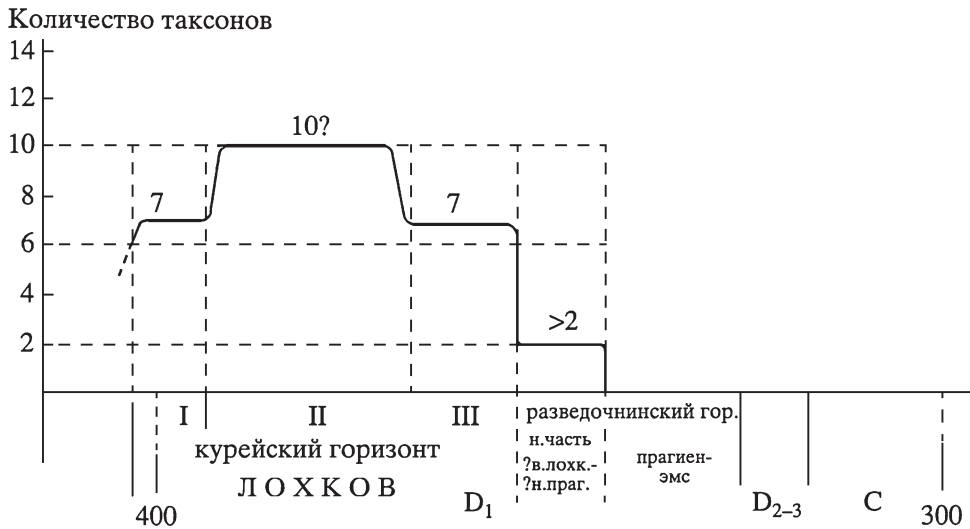


Рис. 106. График изменения количества родов амфиаспид (бесчелюстные, гетеростраки) в нижнедевонских отложениях северо-запада Сибирской платформы. (Новицкая, 2008). I, II, III – пачки курейского горизонта.

D_1 – нижний девон, D_{2-3} – средний – верхний девон. 400, 300 – миллионы лет

В целом, на платформе и на Таймыре смены экологических обстановок похожи.

Обратим особое внимание на то, что в раннем девоне Сибири меняющиеся экологические обстановки остаются не только пригодными, но и благоприятными для бесчелюстных. Это особенно относится к лагунам и морскому мелководью. Похожим образом развивались события и в некоторых других регионах. Например, на территории Украины (в Подолии). Отсюда хорошо известны циатаспиды (гетеростраки). Они многочисленны в отложениях лохковского возраста (нижний девон), но не найдены в вышележащих отложениях (Новицкая, 2007). Сходным образом из геологических разрезов исчезают птераспиды.

В связи с исчезновением бесчелюстных (исследован материал по гетеростракам) привлекают внимание и другие, уже биологические, показатели. Так, во всех упоминавшихся регионах бесчелюстные не испытывали недостатка в корме. На илистом дне обитали мелкие бесскелетные организмы – черви, личинки и др. Там же бесчелюстные находили органические остатки. Кормом являлись и водоросли. На них и на камнях селились мелкораконные остракоды (во всяком случае, в Сибири, в нижнедевонских отложениях их остатков – множество!). По-видимому, в достаточном количестве имелся планктон. Почти все найденные беспозвоночные в своем развитии проходили через стадию свободно плавающей личинки (см. «Данные о группах, встречающихся вместе с бесчелюстными», по-

мещенные в этом разделе). То есть, корма было достаточно и меню было вполне разнообразным.

Казалось бы, строение бесчелюстных также давало им неплохие шансы для длительного существования. Многие из них имели хорошо развитую сейсмодатчикую систему, оповещающую об изменениях в окружающей среде (гетеростраки). Они могли быстро подняться (взлететь) со дна и быстро опуститься вниз, уходя, таким образом, из поля зрения преследователя. Наконец, многие бесчелюстные имели панцирь, способный защитить от некрупных нападающих. В случае необходимости они могли спрятаться на дне (может быть, слегка углубившись в ил) и переждать опасность.

Но все это — особенности строения бесчелюстных и благоприятная среда обитания — действовало в биоценозах (сообществах) палеозоя (ордовик — силур — частично, ранний девон), только при условии отсутствия сильных «профессиональных» хищников. В девоне ими стали рыбы: прежде всего, кистеперые.

По мере становления и совершенствования челюстноротых позвоночных (рыб) строение бесчелюстных все меньше обеспечивало их выживание. Рыбы, имевшие челюсти, несущие зубы (артродиры, кистеперые), имевшие специальные органы движения — плавники и уже поэтому лучше двигавшиеся, получили явные адаптивные преимущества, сравнительно с бесчелюстными.

Кроме того, немаловажно то обстоятельство, что бесчелюстных было мало. Сравним несколько цифр. Из ордовика в мире известно меньше десятка (около пяти) родов бесчелюстных — гетеростраков. Другие группы животных (беспозвоночных) были гораздо более многочисленными. Например, из ордовика упоминается около 200 родов замковых брахиопод (Articulata) (Лихарев, 1960: Основы палеонтологии, том «Мшанки, брахиоподы»).

В девоне родов амфиаспид, в пору их расцвета в Сибири, в сумме, насчитывается приблизительно 22 (рис. 104). При этом почти каждый из родов представлен одним видом. Редко — двумя. Тогда как родов брахиопод (Articulata) насчитывается в девоне (в целом) приблизительно 320 (Лихарев, там же).

Нельзя не учитывать, что личинки бесчелюстных были не защищены. Некоторые группы в течение всего онтогенеза не имели панциря (телодонты, фуркакаудида, анаспиды). В некоторых группах формирование панциря заканчивалось только на взрослых стадиях развития. Его толщина составляла около одного мм и меньше (циатаспиды, амфиаспиды). Такой панцирь не спасал от сравнительно крупных хищников.

Учитывая все сказанное, остается признать, что бесчелюстные исчезли не в результате каких-то катастрофических событий. Они исчезли потому, что их просто съели. *Их съели.*

Хотя это звучит, может быть, слишком непривычно просто (особенно для слуха специалиста-исследователя), но именно такая формулировка точнее всего отражает существо произошедшего.

Исчезновение крупных отрядов гетеростраков, и бесчелюстных в целом, являлось вполне обычным и естественным результатом проявления одной из важных закономерностей эволюции. Она состоит в следующем: если уровень морфологической организации группы (результативность суммарных морфогенезов) не обеспечивает формирования в онтогенезе и в эволюции адапций, эффективных в условиях развивающихся сообществ животных, то в эволюции сообществ (биоценозов) такая группа элиминируется (устраняется, вытесняется) (Новицкая, 2008).

Заключение к главе «Об эволюции»

В главе об эволюции мы говорили об очень сложных процессах, обеспечивших переход от уровня строения двуноздревых бесчелюстных (диплоприн) к челюстноротым позвоночным.

Здесь же мы узнали о древнейших приспособлениях позвоночных к движению, о их среде обитания и причинах исчезновения.

Выделим самое главное: 1–5.

1. Дыхательная система. Преобразования в эволюции

Жаберные мешки. Дыхательная система бесчелюстных, состояла из жаберных мешков и простых (неспециализированных) жаберных дуг. Она стала основой для образования более сложной дыхательной системы рыб (челюстноротых позвоночных). В процессе эволюции произошли существенные изменения. У бесчелюстных жаберные мешки и находившиеся внутри мешков жаберные лепестки формировались из энтодермы и эктодермы (внутреннего и наружного зародышевых листков). У челюстноротых позвоночных жаберные лепестки стали формироваться только из эктодермы.

2. Жаберные дуги бесчелюстных. Образование челюстей

У бесчелюстных все жаберные дуги выполняли только функцию дыхания, использовались для дыхания. В эволюции, передние жаберные дуги (внутренние) увеличились и наклонились вперед. Предполагается, что первоначально эти изменения были связаны с функцией дыхания. Затем изменившиеся дуги стали использоваться в захвате и удержании добычи. В результате изменений в строении и расширения функций, передние внутренние жаберные дуги преобразовались в челюсти. У челюстноротых позвоночных различается несколько типов прикрепления челюстей к осевому черепу.

3. Головной мозг двуноздревых бесчелюстных — основа для формирования мозга челюстноротых позвоночных, усложняющегося в эволюции

Головной мозг бесчелюстных состоял из отделов, имеющих у остальных позвоночных. У двуноздревых бесчелюстных (диплорин), у челюстноротых позвоночных — рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих и у человека

гипофиз (его передняя доля, обозначаемая как аденогипофиз) **не соединяется с носовыми мешками (с обонятельным аппаратом); в переднем отделе мозга имеются обонятельные тракты и луковицы. У человека обонятельные тракты и луковицы хорошо развиты на нижней стороне переднего мозга.**

Реализация такого плана строения (схема развития гипофиза, дифференцированность обонятельной части мозга) у двуноздревых бесчелюстных (диплорин: гетеростраков) и сохранение этого плана строения в эволюции челюстноротых (на протяжении более 400 миллионов лет) является показателем следующего:

двуноздревые бесчелюстные (диплорины, *Diplorhina*) это — нижняя ступень эволюции позвоночных, сформировавшей челюстноротых и, в конечном итоге, человека, т.е. двуноздревые бесчелюстные и человек принадлежат к единому филогенетическому направлению в эволюции позвоночных.

4. Адаптации к движению у бесчелюстных

Бесчелюстные дают представление о самых примитивных способах движения позвоночных. Во всех группах бесчелюстных движителем — локомоторным органом был хвостовой плавник. Одной из древних адаптаций (приспособлений) к движению являлась форма панциря: выпуклая брюшная пластинка создавала подъемную силу при движении животного вперед (гетеростраки). Стабилизировали движение (делали его более устойчивым) неподвижные несущие плоскости — боковая кайма, корнуальные пластинки, разнообразные выступы. Стабилизации движения способствовали также коньковые чешуи и гребни. Примитивные парные подвижные плавники, появившиеся в некоторых группах бесчелюстных (остеостраков), не имели внутреннего скелета. Он образуется у древних челюстноротых — рыб.

5. Среда обитания. Причины исчезновения бесчелюстных

Бесчелюстные населяли морское прибрежное мелководье (область шельфа), лагуны, засоленные и опресненные водоемы, эпиконтинентальные моря, реки. Неприхотливые всеядные животные. Хорошо переносили изменение солености (эврагалинные). Жили на разном грунте — илистом, глинистом, каменистом, песчанистом. Время от времени поднимались в толщу воды. Питались разнообразными мягкими личинками и другими мелкими организмами в воде и иле, детритом (органическими остатками

на дне), растениями, планктоном. Их соседями в местах обитания были многие группы беспозвоночных: брахиоподы, трилобиты, кораллы, иглокожие, остракоды, эвриптериды (ракоскорпионы) и др., кроме того, бесскелетные организмы (черви, медузы) и (с силура) – рыбы: акантоды, артериды, позднее (с девона) – кистеперые. Возможно, акуловые.

Исчезновение бесчелюстных из биоценозов (сообществ) в конце девона связано с распространением активных хищников – челюстноротых (рыб). Ими уничтожалась, главным образом, молодь бесчелюстных, но также и взрослые экземпляры. Естественной причиной исчезновения бесчелюстных стало несоответствие их строения условиям жесткого хищничества в эволюционировавших биоценозах. Бесчелюстные недостаточно быстро и маневренно плавали (у них не было рулей – хорошо развитых парных подвижных плавников). Они были недостаточно защищены (у многих панцирь был тонким, личинки и молодь не имели панциря). По-видимому, исчезновению бесчелюстных способствовала и их малочисленность. В местонахождениях бесчелюстные, имевшие панцирь, редко образуют большие скопления.

С высоты эволюционной лестницы позвоночных, на высшей ступени которой мы пока находимся, бесчелюстные кажутся нам несложными, может быть, даже примитивными существами. Но в свое время, в начале палеозоя, они были одной из вершин в великом разнообразии развивавшихся форм жизни.

В книге, которую мы читаем, о бесчелюстных до сих пор говорилось в целом, как о морфо-эволюционном уровне, исходном для дальнейшей эволюции позвоночных животных.

Сейчас у нас есть возможность конкретизировать свои представления. Предлагаю познакомиться с одним из гетеростраков – вполне реальным и, как мне кажется, очень симпатичным представителем своего времени.

Читая в следующей главе о жизни и приключениях маленького Габри, мы сможем погрузиться в его жизнь, состоявшую (почти как у нас) из будней, забот, стрессов, иногда – приключений, даже событий (!) и маленьких радостей.

Конечно, мы несколько очеловечиваем этого гетерострака, видя в его древних инстинктах сходство с нашими эмоциями. Но древние инстинкты и составляли основу чувственных восприятий, усложнявшихся в эволюции.

ЖИЗНЬ И ПРИКЛЮЧЕНИЯ
МАЛЕНЬКОГО ГАБРИ,
ГЕТЕРОСТРАКА



Приложение

ЖИЗНЬ И ПРИКЛЮЧЕНИЯ МАЛЕНЬКОГО ГАБРИ, ГЕТЕРОСТРАКА

(очень правдивая история)

Давным-давно жил маленький Габри. С тех пор прошло около 400 миллионов лет... Как представить себе такое длинное время? Может быть, его можно с чем-то сравнить? Попробуем перевести его в дни. Так вот, чтобы попасть в наше время, Габри пришлось бы прожить около 146 миллиардов и 100 миллионов дней! Может быть, это так же много, как много песчинок на каком-нибудь морском пляже? Но не будем пересчитывать песчинки, лучше поговорим о Габри.

Вообще-то, сейчас палеонтологи называют Габри его полным именем Габрейаспис, что значит Щит Габрея. «Аспис» по-гречески — щит, а «Габрей» — возвышенность на Таймыре, где этот щит (панцирь Габрейасписа) нашли геологи. Но полное имя слишком длинно для того маленького существа, каким Габри был в начале нашего рассказа. Поэтому будем называть его просто Габри.

Габри жил в море, там, где сейчас находится полуостров Таймыр. Тогда эта местность никак не называлась, потому что и самого полуострова не было и называть было некому. В то время вообще еще не было никаких названий.

Габри очень нравилось жить в море, т.к. он был маленькой «рыбкой». И даже не рыбкой, он был только похож на необычную рыбку. На самом деле он и его родня были более древними существами, которых мы называем предшественниками рыб или бесчелюстными. У них еще не было челюстей и они не могли ни жевать, ни кусать. Но они очень гордились древностью своего происхождения. Самыми древними из них были гетеростраки. Их называли так, потому что их панцири состояли из различного числа пластинок. Гетеростраком был и наш Габри. Он был очень симпатичным, а по возрасту он был еще «ребенком» (рис. 107).

Как-то вечером Габри устроился на ночь. Он нашел место под нависающим камнем. Это было хорошо, потому что в тени камня его не было вид-

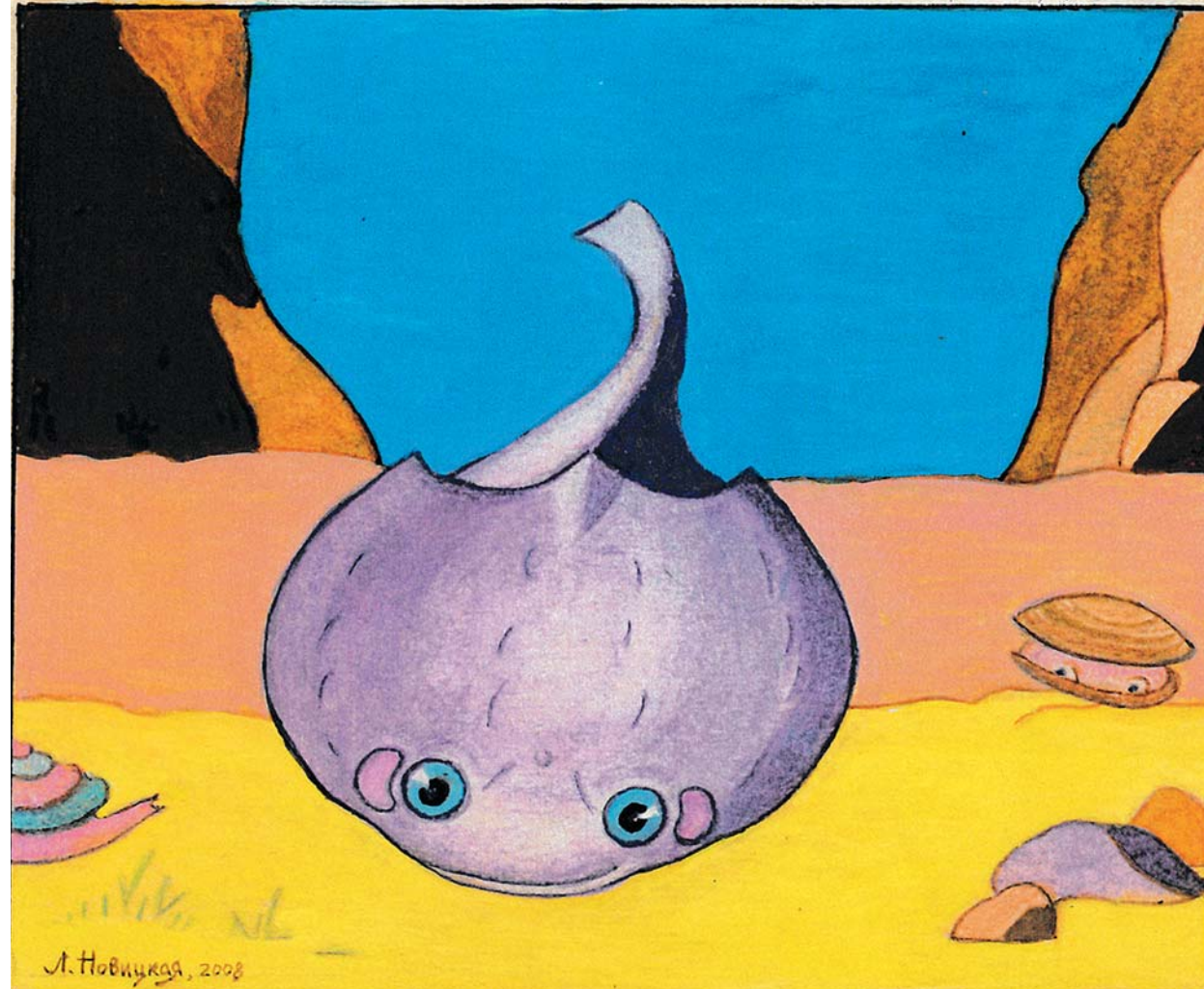


Рис. 107. Это – маленький Габри, очень симпатичный гетерострак

но. И хотя ночью все спят, так все-таки спокойнее. Габри, как и все его родственники, и даже рыбы, спал с открытыми глазами. Приходилось идти на это, потому что век не было. Он спал очень чутко. Наступила долгая ночь, которая продолжалась не один и не два часа. Но вот Габри заметил, что становится не так темно. Показались камни, которых недавно совсем не было видно. Габри уже знал, что это наступает утро и скоро взойдет Солнце.

Вдруг он увидел недалеко от себя, как со дна внезапно поднялись клубы ила, и почувствовал, что его как будто бы кто-то толкнул. У него так уже бывало раньше. Он понял, что от скалы оторвался и упал камень (рис. 108). Волны, которые от него пошли, ударили в тело Габри, и в борозды чувствительных каналов, находившихся в его коже. Дальше эти сигналы передались по нервным клеткам в его внутренние «уши» и мозг. Габри не испугался, но сразу выплыл из своего укрытия. И тут же бросился назад. *Какой ужас! Прямо на него, из утренних сумерек надвигалось огромное, страшное чудовище* (рис. 109). Рядом с Габри оно было как громадный пароход ря-

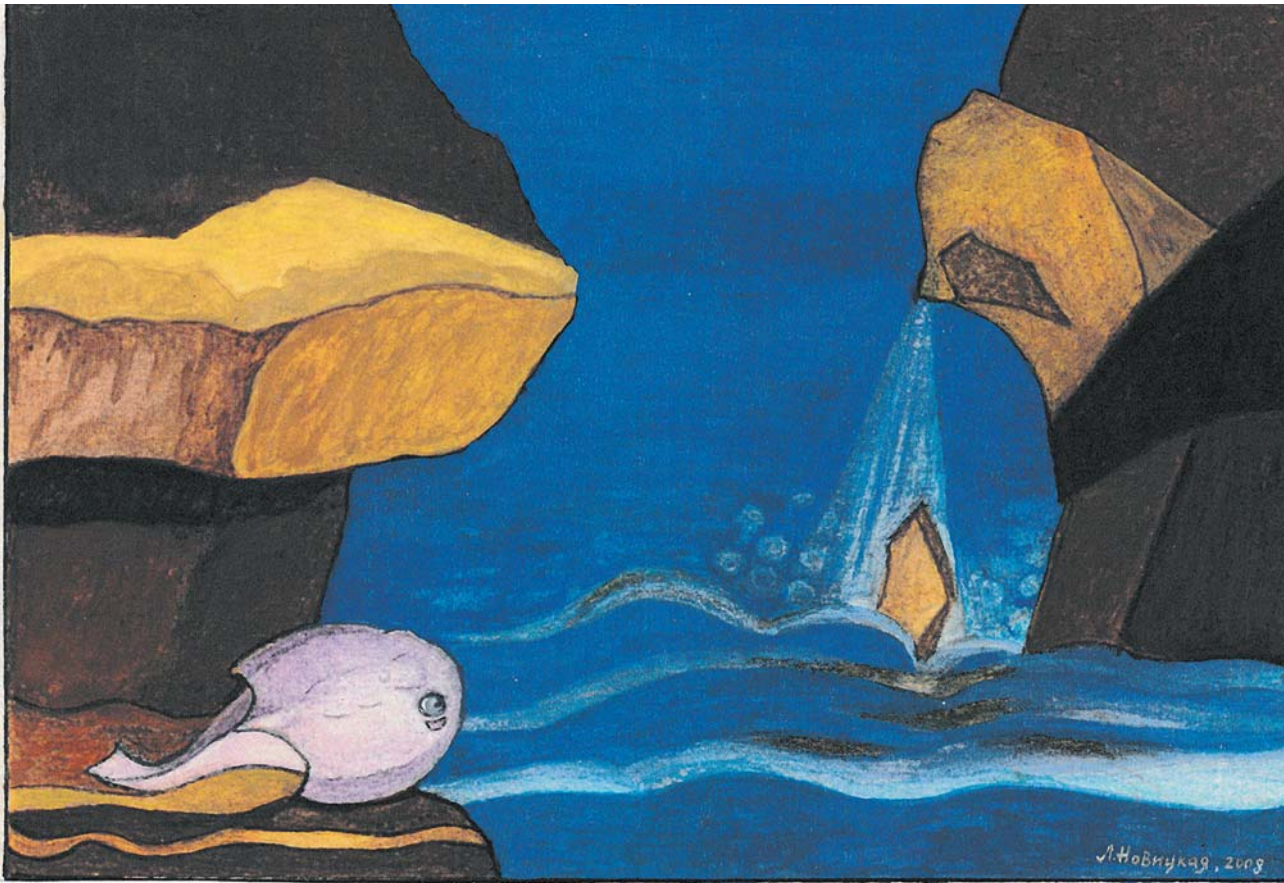


Рис. 108. Как-то ночью от скалы оторвался и упал камень. Габри это не только увидел, но и почувствовал

дом с совсем маленькой лодочкой. Оно открывало огромный рот, втягивало воду, хлопало жаберными крышками и двигало плавниками. Это была какая-то древняя рыба. Теперь их называют плакодермами – пластинокожими, т.к. тело этих рыб покрывали пластинки панциря. Для нее Габри был еще слишком мал и она, конечно, не стала бы за ним охотиться. Но она могла проглотить его даже просто случайно с водой или сильно ударить хвостом, поэтому надо было спасаться – прятаться.

Наконец, рыба проплыла мимо щели, в которой затаился Габри, и скрылась из вида.

Габри выплыл и осторожно огляделся. Вода уже совсем посветлела... Солнце начало подниматься над морем... Его лучи осветили воду и зайчиками запрыгали по дну. Здесь, вдоль берега моря, было неглубоко и светло, но дальше вода оставалась сумеречной и темной. Габри жил в прибрежной области моря. Он забирался до глубины, на которой мог бы полностью скрыться под водой 15-этажный дом. Глубже Габри не заплывал – там было холодно и страшно...

Габри огляделся и увидел недалеко от себя, около недавно упавшего камня, несколько своих родственников. Они озабоченно рылись в илу,



Рис. 109. Прямо на Габри из утренних сумерек надвигалось огромное чудовище – древняя панцирная рыба

проголодавшись после сна. Они были уже взрослые. Их крепкие панцири поблескивали в лучах солнца, и они были очень заняты поиском еды. Габри к ним не поплыл, потому что никаких теплых чувств он к ним не испытывал. Как и они к нему. Он знал, что они бы с удовольствием его проглотили на завтрак или на обед, если бы могли. Дело в том, что Габри, хотя и находился в «детском» возрасте, но был для них уже слишком большим. Его тело, еще не покрытое панцирем, было размером, примерно, в четверть от их взрослых панцирей. Такая добыча просто не влезла бы в их рот, а раскусить его они не могли, т.к. у них (бесчелюстных) не было челюстей. Поэтому Габри их не боялся.

Вдруг он заметил на фоне скалы какие-то длинные ряды плоских крупных чешуй, которые тоже блестели в солнечных лучах, но блестели и двигались совсем не так, как у рыб или как на хвостах его сородичей. Он с любопытством перевел взгляд вдоль этих чешуй и чуть не подпрыгнул от страха! Чешуи кончались большой, плоской, как камень, головой и огромными клешнями. Два больших желтых глаза пристально смотрели в сторону его родственников (рис. 110). Это был огромный ракоскорпион и хотя Габри не



Рис. 110. Это был огромный ракоскорпион. Два его больших желтых глаза смотрели в сторону родственников Габри

знал, как его зовут (может быть, его звали Птериготус), он всем своим маленьким существом понимал, что надо прятаться. Такой поймает, удержит и разломает своими клешнями кого угодно. И, хотя Габри был для него, конечно, мелковат, но от такого «соседа» надо всегда держаться подальше. Вообще-то все соседи были опасны, даже моллюски, особенно, головоногие. Но среди донных жителей коварнее всех были морские звезды! Их можно было не заметить в илу или на песке и тогда они могли внезапно схватить добычу одним из своих лучей. А Габри проводил много времени как раз на дне, копаясь в илу. Конечно, он мог и плавать, поднимаясь невысоко над дном. Неслучайно он был похож на маленькую плоскую рыбку. Его тело было широким и почти круглым. Оно напоминало тарелку или, скорее, сковородку, потому что сзади переходило в хвостик (рис. 107). Стоило ему пошевелить хвостиком, и он тут же продвигался вперед по дну, а

если работал хвостиком сильнее, то поднимался в воду и плыл. В этом ему помогало его широкое и уплощенное тело, которое поддерживало его в воде, как крылья летящей птицы или планера поддерживают их в воздухе. Тело Габри, как крылья планера, было несущей плоскостью. Впрочем, зачем нам забираться в воздух, когда в современных морях живут настоящие рыбы, внешне напоминающие Габри. Это скаты. Каждый из нас видел их на телеэкранах, а некоторые видели и в океанариумах или даже просто в морской воде, плавая около берега. Но маленькому Габри было еще очень далеко до скатов. У него не было плавников, которые позволяют скатам так красиво плавать. А без плавников, работая только хвостиком, он мог плавать недалеко и невысоко. Ему надо было часто отдыхать на дне.

Вот и сейчас он опустился на дно и сразу почувствовал, что давно, давно пора завтракать! Хорошо, что с этим не было проблем. Совсем недалеко от себя Габри увидел множество маленьких раковин. Они были и на камнях, и на растениях, и в илу. В них жили маленькие «раковинчатые раки» и раковинки их защищали так же, как крупные раковины защищают больших садовых улиток. Крошечных раков, имевших такие миниатюрные раковины, палеонтологи называют остракодами. По размерам они вполне подходили для Габри и он «щелкал» их как орехи, счищая с камней и растений и заглатывая целиком. Они были очень вкусны и питательны. Иногда Габри отщипывал и кусочки растений, которые были для него чем-то вроде салата. Но больше всего Габри, как и его взрослым родственникам, нравилось копать в илу. Здесь иногда попадались маленькие червячки и различные личинки. Он чувствовал, что после такого завтрака или обеда его силы прибавляются и он растет.

Теперь надо было как-то замаскироваться, распластавшись на грунте такого же цвета, как и он сам, или найти новое укрытие, чтобы не попасться на глаза еще не позавтракавшему соседу. Габри не забывал места своих прежних укрытий. Он предпочитал каждый раз находить что-то новое, не утомляя себя продолжительными поисками. Вот и на этот раз он устроился на дне, совсем рядом с небольшим голубовато-серым камнем и почти слился по цвету с ним и с дном. Габри отдыхал. Сейчас ему особенногодились его передние жаберные отверстия, находившиеся около глаз. Он мог втягивать воду для дыхания через них, почти не используя рот.

Солнце поднялось уже высоко. Вокруг бурлила жизнь (рис. 111). Куда-то ползли трилобиты, что-то искали моллюски, таща на себе свои ярко раскрашенные «домики»-раковины. Охотились членистоногие. Довольно высоко над дном иногда проплывали крупные рыбы и головоногие моллюски. Появлялись и исчезали небольшие красивые рыбки — акантоды. Обычно Габри видел их снизу и всегда узнавал, потому что только у них на брюхе было два продольных ряда сильных, заостренных колючек — плавниковых шипов (рис. 111). Как-то, почти над Габри проплыл его очень необычный родственник, тоже гетерострак. Взрослые Габрейасписы считали его чудачком: его голова не была закруглена, как у них и как обычно, а была вытянута в не очень длинную ротовую трубку. На этой трубке сверху помещались глаза, а снизу — рот. Таких гетеростраков позднее назвали



Рис. 111. Вокруг бурлила жизнь. Слева — трилобиты; выше — кораллы и бесчелюстные; сверху — панцирная рыба. Справа: внизу — брахиоподы и ракоскорпион; выше — Габри, акантоды и Эмнедастис; сверху — кистеперая рыба

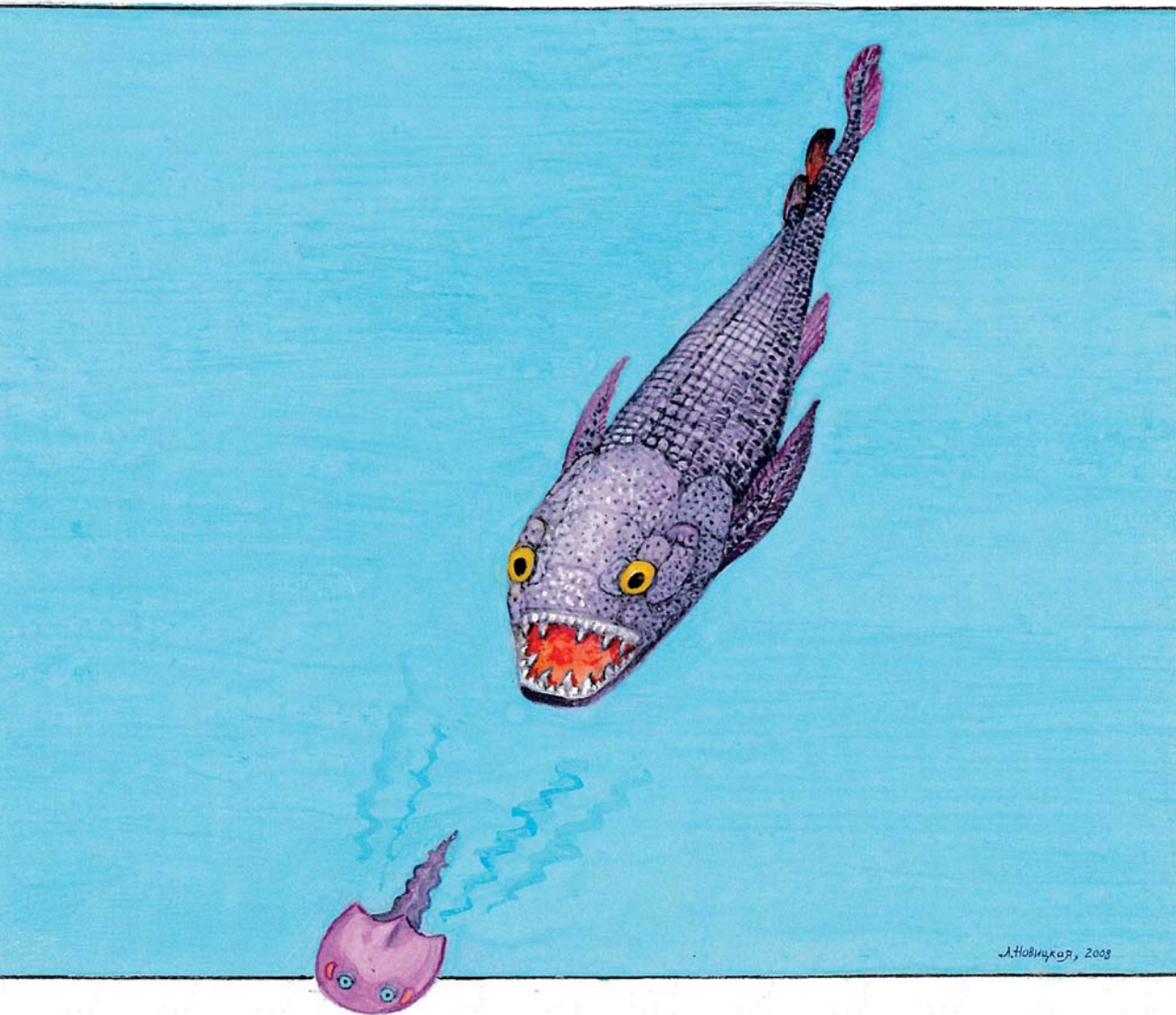


Рис. 112. Габри стал работать хвостиком изо всех сил, но рыба с каждым мгновением приближалась

Эмпедасписами, что значит «Прочный щит». Эмпедасписа редко можно было увидеть даже во времена Габри. И хотя Габри почувствовал тень, проплывающую совсем рядом с ним, он не испытал страха по причине, о которой мы уже знаем: Эмпедаспис не мог его проглотить, и был для него неопасен.

Так проходили дни... Иногда они были спокойными, когда ничего особенного не происходило, но иногда Габри подвергался смертельной опасности. Однажды его чуть не схватил какой-то совсем не очень большой ракоскорпион, но Габри счастливо увернулся. В другой раз за ним погналась какая-то зубастая рыба из тех, которых сейчас называют кистеперыми. Хорошо, что Габри вовремя понял, что делать. Вместо того, чтобы стараться как можно скорее от нее удрать (что было бы бесполезно!), он

перестал работать хвостом и быстро, почти сразу, опустился на дно, уйдя из поля зрения рыбы, которая его внезапно потеряла. Таких или похожих случаев было много в его жизни, однако, пока ему везло. Как-то, незадолго до этого, его хотела схватить тоже какая-то рыба. Габри заметил ее, когда она была еще далеко. Он стал работать хвостиком изо всех сил, но куда ему было состязаться с рыбой, которая в несколько раз была крупнее и сильнее, чем он. Очень скоро он почувствовал, что не может дальше плыть – у него не было больше сил. Рыба с каждым мгновением приближалась (рис. 112). Габри перестал работать хвостиком и замер, уже ни на что не надеясь... И вдруг произошло неожиданное! Габри стал быстро опускаться на дно, а рыба проскочила над ним. Она очень удивилась, не увидев его перед собой, но возвращаться не стала. У рыб это не принято. Суетливые поиски были бы плохим тоном. Поэтому она сделала вид, что просто прогуливалась. Габри хорошо запомнил этот случай и с тех пор не раз применял такую уловку.

Между тем, Габри рос... Если вначале, когда мы с ним познакомились, он был не больше четверти от размеров своих взрослых родственников (Габрейасписов), то теперь он достиг больше, чем половины их длины. Как и всякого растущего «ребенка», его это радовало. Особенно ему нравилось то, что у него начал формироваться панцирь. Габри всегда хотелось его иметь. Панцирь защищал от многих некрупных врагов. Это было очень важно! Кроме того, панцирь помогал плавать: он делал мягкое тело жестким, т.е. он держал форму! *А правильная форма очень помогает плавать.* У Габрейасписов форма панциря была правильная. Их панцирь был очень широким и округлым. Он был уплощенным, особенно сверху, и выпуклым снизу. Именно поэтому, когда кто-то из Габрейасписов (или из других гетеростраков) находился на дне и начинал работать хвостом, то он не только продвигался вперед, но и мог подниматься в толщу воды и плыть. Таковы законы движения в воде. Наконец, панцирь Габрейасписов был очень красив, что совсем немаловажно. Все эти преимущества, которые давал панцирь – защищенность, большая легкость движения и, конечно же, красота – придавали любому имевшему панцирь гетеростраку (и бесчелюстному вообще) уверенность в себе. А в этом маленький Габри очень нуждался.

О том, что его панцирь уже начал формироваться, Габри догадался не сразу. Еще в довольно раннем возрасте у него на теле стали появляться одиночные бугорки. Сначала Габри даже расстроился, приняв их за бородавки. Но он быстро успокоился, когда вокруг бугорков начали возникать гребешки. На переднем конце головы, в области глаз, это выглядело очень красиво (рис. 113). Здесь гребешки несколькими рядами окружали центральный бугорок, образуя маленькие площадки. Площадки были округлыми или многоугольными. Пока Габри рос, эти площадки (они называются тессерами) тоже увеличивались и стали соприкасаться друг с другом, покрывая всю переднюю часть головы. У юного Габри тессеры выглядели очень неплохо. Габри любовался ими, когда ему случалось проплыть мимо какого-нибудь темного, отполированного песком камня (рис. 113).

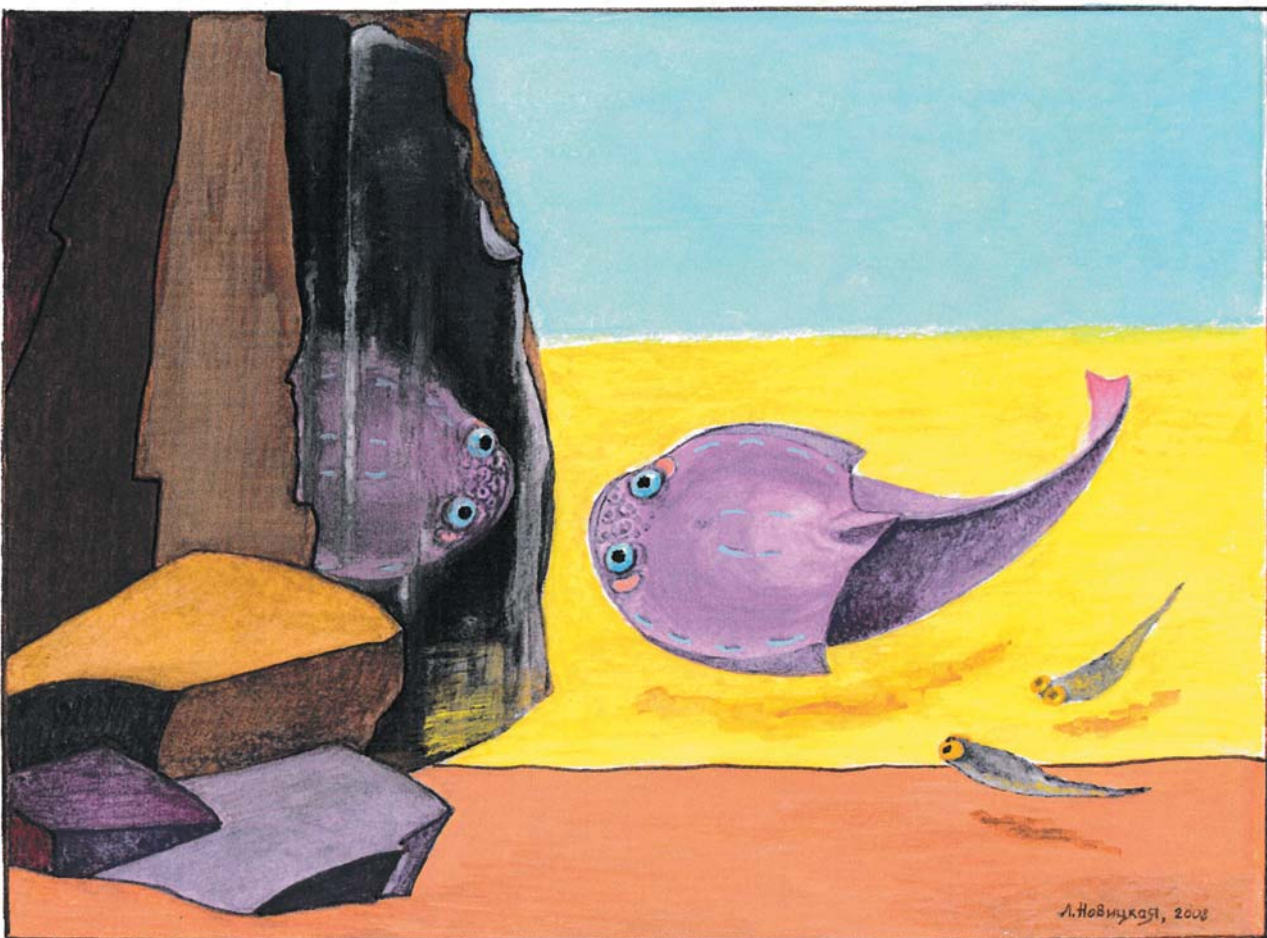
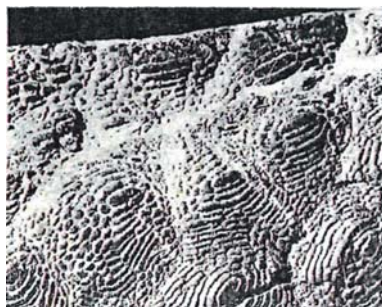


Рис. 113. У Габри начал формироваться панцирь: тессеры на переднем конце головы выглядели очень неплохо. Габри нравилось смотреть на свое отражение в гладких блестящих камнях

Тессеры (многоугольные площадки) на переднем конце головы взрослого Габрейасписа



Такие камни встречались в тех местах. Интересно, что на брюшной поверхности тела (и будущего панциря) не было таких крупных тессер. Правда, Габри не мог этого видеть даже с помощью каменных «зеркал». Его глаза были расположены так, что он не видел себя снизу. А здесь формировалось множество зачаточных тессер — центральный бугорок и от одного до пяти коротких гребешков вокруг него. Небольшими эти тессеры оставались и у взрослых Габрейасписов. Присутствие таких маленьких «крепостей» — тессер укрепляло панцирь.

Одновременно с тессерами на теле Габри появлялись твердые гребешки, окаймлявшие чувствительные каналы, те самые, с помощью ко-

торых Габри ориентировался в воде и воспринимал движение животных и предметов. Помните, в начале нашего рассказа, он почувствовал (благодаря устройству таких каналов), что близко упал камень?

Всё это — и бугорки, и маленькие тессеры, и гребешки вдоль чувствительных каналов — было только началом образования панциря. Настоящий прочный панцирь, полностью защищавший тело, панцирь, о котором так долго мечтал Габри, появился тогда, когда Габри вырос — достиг размеров взрослых Габрейасписов. А для своего времени, среди бесчелюстных, Габрейасписы были совсем не мелкими животными. Длина (и ширина) их панциря составляла 14—15 см. Это значит, что вся длина (вместе с хвостом) была около 30 см. Это при том, что почти в то же время (а, может быть, в то же самое время) в районе теперешнего Таймыра жили бесчелюстные, панцирь которых имел всего 2,5 см в длину. Вся длина этих «лилипутов» не превышала шести сантиметров.

Но вот Габри стал взрослым и его панцирь окончательно сформировался (рис. 114). Он закрыл голову и тело Габри, как прочная капсула. Участки тела, которые до сих пор оставались незащищенными, теперь покрылись узкими, длинными блестящими гребешками. Около появившихся раньше бугорков, маленьких тессер и чувствительных каналов гребешки изгибались, как бы обходя эти препятствия. По этому (и по другим признакам) ученые считают, что панцирь у многих бесчелюстных возникал не сразу. Свой окончательный вид он принимал только после того, как его обладатель переставал расти. В самом деле, как Габри мог расти, если бы еще маленьким он был уже заключен в жесткую цельную капсулу? Он просто вынужден был бы оставаться маленьким.

Настоящий «взрослый» панцирь был для Габри чем-то вроде аттестата зрелости. Панцирь был крепким. В его верхнем слое бугорки, тессеры и гребешки состояли из дентина. Это очень прочная ткань. У Габри, как и у многих бесчелюстных, она была точно такая, как дентин в наших зубах. Подумать только, наши зубы состоят, в основном, из такой же ткани, какая была у наших далеких предшественников — бесчелюстных позвоночных сотни миллионов лет назад! Ниже верхнего, дентинового, слоя панцирь состоял из очень древней костной ткани. В ней еще не было костных клеток. Эту ткань называли аспидином.

Имея такой замечательный прочный панцирь, Габри стал настоящим красавцем (рис. 114). Теперь он мог, не стесняясь, подплывать к своим родственникам, когда встречал их там, где было много вкусной и соблазнительной пищи. И они относились к его появлению спокойно, как к должному.

Вообще-то, и Габри, и его сородичи были индивидуалистами. Одиночками. Они не собирались в стаи. Каждый был сам за себя. Так было проще не привлекать внимание всяких хищников. И так было проще прятаться. А прятаться было необходимо, т.к. желающих «закусить» всегда было предостаточно. Но даже если бы Габри пришла в голову идея объединиться с родственниками в стаю, из этого не вышло бы ничего хорошего. Стаи нужны, в основном, мелким рыбам. Стаи создаются ими для того, чтобы своей многочисленностью и быстротой движения дезориентировать

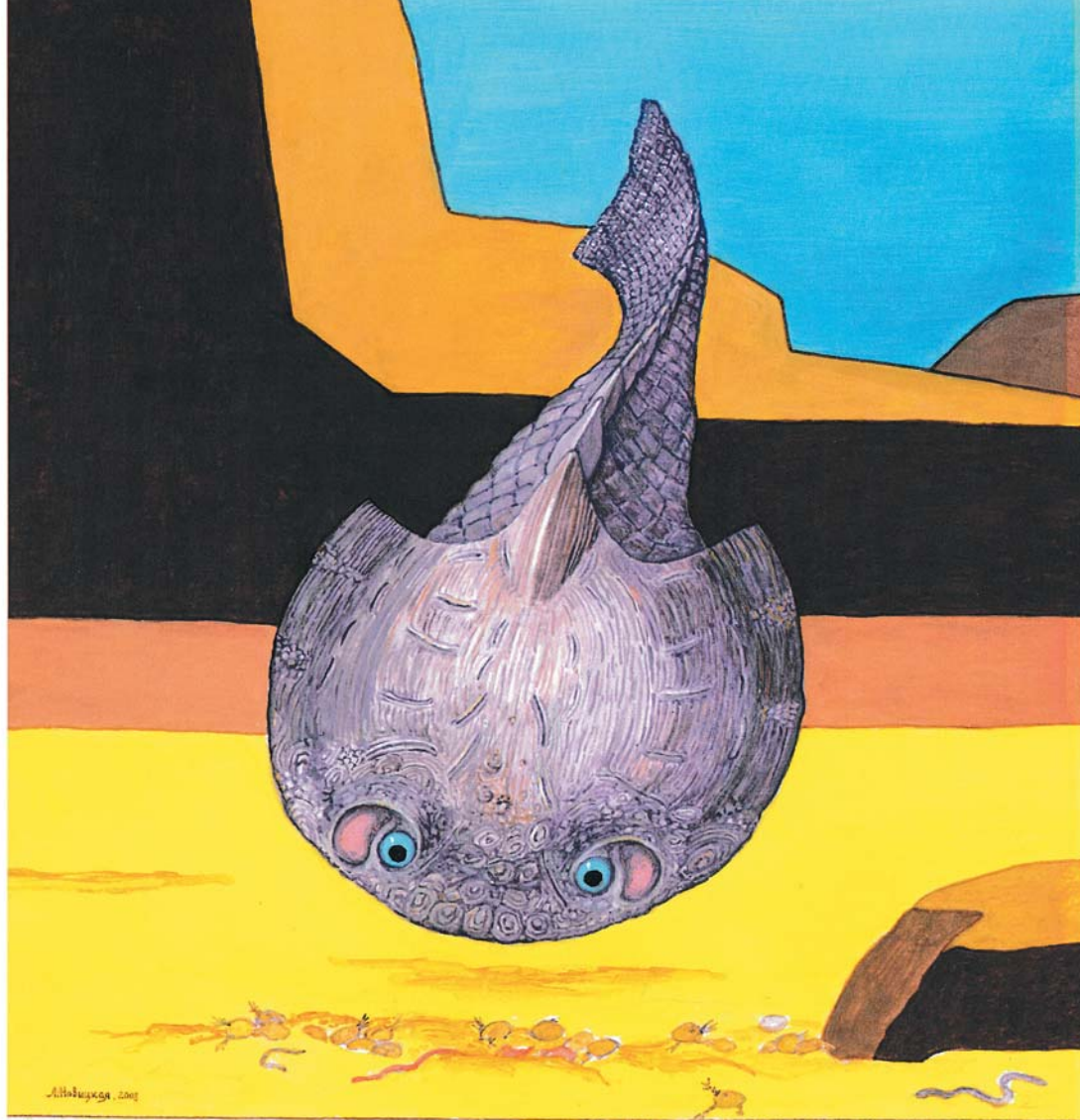


Рис. 114. Габри вырос и его панцирь окончательно сформировался. Габри стал настоящим красавцем

*Фрагмент панциря в области орбиты:
жаберное отверстие в форме
полумесяца*



нападающего. А бесчелюстных, таких как Габри, было, во-первых, слишком мало для того, чтобы образовать настоящую большую стаю. Во-вторых, их движение в воде было еще слишком несовершенным. Поэтому о скорости говорить не приходится. Вспомним, как Габри попытался уплыть от хищной рыбы и что из этого вышло. Да, надеяться надо было только на себя.

Прошло немного времени, и Габри привык к своему новому, взрослому, положению. С его личным праздником, совершеннолетием, его никто не поздравил, хотя некоторые изменения в поведении окружающих Габри заметил. Так, один знакомый, уже очень пожилой двустворчатый моллюск, живший в большой просторной раковине и раньше не обращавший на Габри никакого внимания, теперь, при его приближении, с шумом захлопывал створки раковины. На всякий случай. Иногда, увидев его, уплывали от «кормушки» какие-то мелкие бесчелюстные. Один раз даже ракоскорпион, правда, совсем небольшой, не проявил при появлении Габри никакой агрессии. То есть сравнительно крупные размеры и панцирь были явными плюсами в жизни нормального взрослого гетерострака, каким стал Габри.

И опять проходили дни, похожие друг на друга и необычные. Казалось, что может измениться в этом подводном мире? Соседи, в основном, известны, и понятно, чего можно ждать от каждого. Пищи достаточно. Солнце всходит каждый день и хорошо освещает дно. Воды много. Если о чем-то и можно беспокоиться, то уж никак не о воде. С ней все в порядке. Но однажды Габри заметил, что воды как будто становится больше. Как это можно заметить, когда живешь на дне моря? Вода кругом и ей и так нет конца... Как ее может стать еще больше? Оказалось, что может. Правда, Габри всех этих вопросов себе не задавал. Но он заметил, что постепенно меньше солнечных зайчиков стало появляться на дне, а, затем, они и вовсе пропали. Стало темнее даже тогда, когда Солнце стояло высоко, прямо над морем. Камни на дне, раковины моллюсков, которые так ярко и весело блестели под его лучами, в последнее время как-то померкли. Их было видно уже не так четко. И даже стало холоднее: если раньше можно было понежиться в солнечных лучах на освещенных участках дна, то теперь такие участки исчезли. На дне стало хмуро. Все это означало только одно — *толщина слоя воды в прибрежной области моря, где жил Габри, увеличивается. Началась трансгрессия — наступление моря на сушу.*

Трансгрессии происходили часто в то время, в палеозое — эре Древней жизни. Они происходят и в наше время. Это — длительные процессы, связанные с тектонической активностью (т.е. с подвижностью) более сильной в некоторых зонах земной коры. Земная кора в таких зонах состоит не из огромных плит (например, таких, как Сибирская платформа), а из отдельных блоков. Эти блоки могли двигаться и двигались. Их движения вызывали извержения вулканов и землетрясения. Они же вызывали перемещения огромных масс воды в морях. Вода или «переливалась через край», покрывая ближние, а иногда и дальние области суши (это и была трансгрессия), или вода возвращалась обратно. Такое отступление моря называют регрессией.

Габри жил как раз в такой тектонически активной (подвижной) зоне. Он и не догадывался, что когда он смотрится в блестящие камни, как в зеркала, он смотрится в вулканическую породу, в лаву, вылившуюся из действовавших вулканов и застывшую в морской воде. Что, когда камни начинали падать на дно, а само дно, такое надежное, вдруг начинало колебаться, это значило, что происходит землетрясение. Но что было делать

Габри, раз уж он жил именно в таком месте! Он не мог взять билет на пароход или на самолет и переселиться. Во-первых, у него не было денег. Во-вторых, тогда не было ни пароходов, ни самолетов. Не было даже морских коньков — рыб, похожих на шахматного коня. Такие рыбы появились позднее. А в то время не было никакого транспорта. Поэтому Габри и всем его многочисленным соседям надо было приспосабливаться к менявшимся условиям жизни.

Но как приспособиться к недостатку света и холоду? Оставалось только подчиниться инстинкту. А он звал в путешествие... Габри и другие обитатели этих мест (они все чувствовали наступившие изменения) отправились догонять уходящую вперед линию берега.

Началось великое, для этих мест, переселение... Конечно, в путешествие отправились только те, кто не был прикреплен к камням или грунту (как кораллы или брахиоподы). Отправились те, кто мог двигаться. Это были прежде всего рыбы. Даже в то далекое время они двигались в воде уже лучше всех остальных. Хорошо плавали головоногие моллюски. Они продвигались вперед как маленькие ракеты. Неплохо плавали и некоторые членистоногие. Габри и его собратья — бесчелюстные, имевшие панцирь, плавали, как мы уже знаем, не очень хорошо. Им требовался частый отдых на дне. Но все же за день, не торопясь, а живя как обычно, они могли преодолеть довольно приличное расстояние. Остальные обитатели дна, те, кто мог перемещаться, должны были ползти. Конечно, это «путешествие» ничем не напоминало целенаправленную прогулку, подобную какой-нибудь демонстрации. Просто обитатели прибрежной области моря, о которых этот рассказ, привыкли к определенной освещенности воды и дна. Они инстинктивно двигались туда, где было светлее. Конечно, далеко не все из них могли соответствовать меняющимся условиям жизни. Те, кто не мог, оставались на том же месте, где жили всегда. Они оказались в изменившейся, непривычной для них среде. Эта среда стала неблагоприятной — неподходящей для их жизни. Поэтому некоторых из «соседей» Габри стало гораздо меньше, а некоторые из них исчезли совсем. Они вымерли. Это обычно происходило и происходит в мире животных. Причина — резкие изменения в условиях жизни. А трансгрессия, какое-то время которой совпало со временем жизни Габри и его соседей, и была таким изменением.

Между тем Габри, теперь уже большой Габри, вел себя, как обычно — завтракал, обедал, отдыхал и старался избегать опасных встреч. При этом он направлялся туда, где еще можно было найти камешки, освещенные солнцем. То есть он двигался в сторону убегающей береговой линии. В этом и состояло его «путешествие». Однажды он очень пострадал. Это был несчастный случай. Когда дно опять заколебалось и со скал начали срываться камни, Габри сильно толкнуло волной (рис. 115). Он налетел на острый выступ скалы, и выступ пробил панцирь. Выступ был небольшой, и рана оказалась, к счастью, не очень опасной. Панцирь сам заплombировался: на месте повреждения у Габри выросли новые дентиновые гребешки (рис. 115). Они были крупнее, чем на остальном панцире и размещались по-другому. Поэтому место, где панцирь был разрушен и залечен, хорошо видно.



Рис. 115. Когда дно опять заколебалось и со скал начали срываться камни, Габри сильно толкнуло волной и он налетел на камень

Панцирь сам запломбировался: на месте повреждения выросли новые дентинные гребешки



Замечательно, что Габри и некоторые другие гетеростраки могли сами себя лечить. Это спасло жизнь многим из них.

Проходили недели и месяцы... Как-то Габри заметил, что местность непохожа на ту, к которой он привык и которую знал с детства. Там, где Габри вырос, высокие, заросшие растениями скалы проходили через всю толщу

воды и заканчивались где-то высоко над ней. Здесь, на новом месте, скалы стали ниже, и их стало меньше. Перестали встречаться темные блестящие камни, в которые ему так нравилось смотреться. Дно стало не таким каменистым, а более песчаным. Хотя ила и пищи здесь тоже хватало. Оказалось, что Габри и те, кто двигался вместе с ним, приблизились к краю активной зоны, той, где земная кора вела себя очень беспокойно. Дальше, уже скоро, начиналась огромная плита. Сейчас она называется Сибирской платформой. На ней в то, раннедевонское, время тоже существовало море. Но оно было непохоже на море, из которого приплыл Габри.

Море, к которому приближался Габри и его попутчики, находилось на северо-западной части громадной Сибирской платформы. Оно было сравнительно мелким, гораздо более мелким, чем Таймырское море, в котором Габри вырос. Море на платформе исследователи назвали Курейским, по имени реки Курейка. В отличие от Таймырского, Курейское море не имело постоянной связи с океаном. Оно подпитывалось океанической водой только во время трансгрессий с севера, со стороны Таймырского моря. Такие моря, как Курейское, называют эпиконтинентальными. В Курейском море было много островов и отмелей. Дно было глинистым или, на других участках, песчаным. Было много пищи. Оно хорошо освещалось и прогревалось солнцем. То есть это был настоящий «рай» для многих водных жителей.

Во время, о котором мы говорим, Курейское платформенное море было населено самыми разными водными животными. По дну ползали брюхоногие моллюски — гастроподы с закрученной спиралью раковины, в грунт закапывались лингулы, имевшие раковину, состоящую из двух створок. На камнях и растениях можно было увидеть множество крупных (размерам до 1 см) и мелких (несколько мм) раковин остракод — своеобразных ракообразных. Их было много и там, где раньше жил Габри. В Курейском море, как и в Таймырском, встречались рыбы, имевшие мощный панцирь. Это были артродиры (из плакодерм). Можно было увидеть также более быстрых, хорошо защищенных толстыми чешуями кистеперых. Попадались акантоды — красивые рыбки с рядами шипов на брюхе. Помните, их было много в Таймырском море!

Но особенно часто среди обитателей Курейского моря встречались гетеростраки — те самые бесчелюстные, в число которых входил Габри. Гетеростраки Курейского моря были похожи на Таймырских — тех и других палеонтологи отнесли к одному крупному отряду амфиаспид. Но курейские гетеростраки все-таки были в основном другими по составу. Общих родов, найденных в отложениях Курейского и Таймырского морей известно немного. Почему это так? На этот вопрос, возможно, поможет ответить путешествие Габри.

Когда Габри приблизился к границе Таймырского прогиба (своего любимого моря), впереди оказалась бескрайняя равнина. Ее надо было преодолеть (переплыть), чтобы попасть в платформенное Курейского море (рис. 116). Дело в том, что Курейское и Таймырское моря не соединялись каким-то непрерывным проходом, который можно было бы срав-

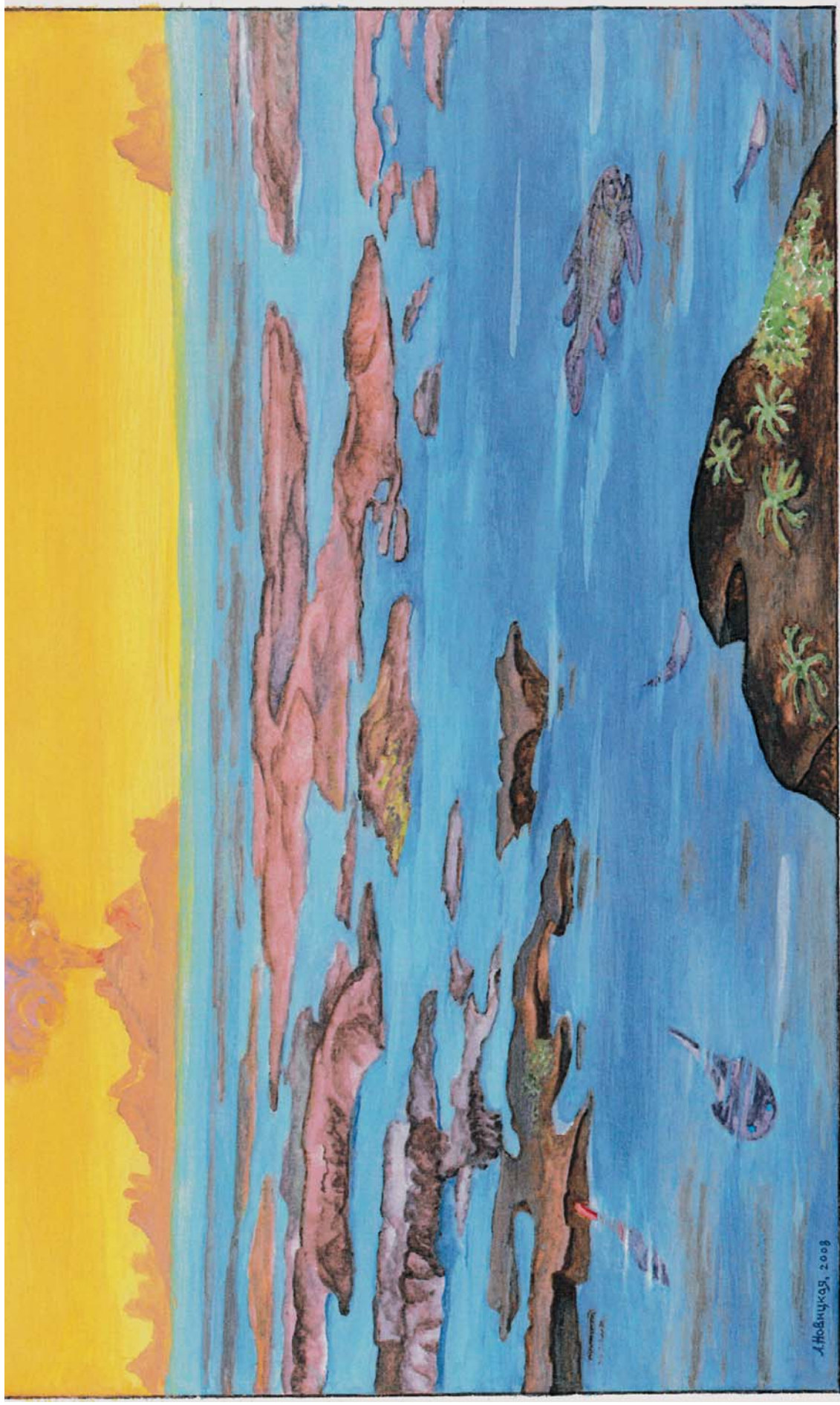


Рис. 116. Впереди оказалась бескрайняя равнина. Ее надо было преодолеть, чтобы попасть из Таймырского моря в Курейское

нить с широким шоссе. Связь между этими морями, скорее, напоминала лабиринт. По нему можно дойти до цели, но очень легко попасть в тупик. Разделявшая эти два моря равнина — влажная, мокрая, над которой стояла неглубокая вода — была покрыта множеством впадин. Конечно, их также заполняла вода. Впадины были и крупные, и совсем небольшие. Многие из них соединялись между собой, и по ним можно было постепенно продвигаться вперед, к Курейскому морю. Но нередко впадины были тупиковыми. Это были своего рода ловушки. Как в «Сталкере» (в фильме А. Тарковского). Чтобы из них выбраться, надо было вернуться назад и, затем, искать другой путь (а не все это умели, и не всегда это удавалось). Если рыба или гетерострак попадали в такую ловушку, то они оказывались, как в аквариуме, хозяин которого уехал и о нем забыл. Путь к Курейскому морю был очень затрудненным, а точнее, очень трудным. Мало кому удавалось его пройти, т.е. проплыть. Тяжело приходилось и гетеростракам, т.к. они, как мы знаем, были совсем не лучшими пловцами. Мало кому из них повезло добраться до Курейского моря, хотя такие были.

Чем кончилось это путешествие для Габри? В отложениях Курейского моря панцири Габрейасписов до сих пор не были найдены. Для этого могут быть две причины: или Габрейасписов не было в Курейском море (они, в том числе Габри, туда не добрались), или что их панцири в отложениях этого моря просто пока не обнаружены. Что стало с Габри? Пусть каждому это подскажет его собственное воображение. Габри прожил яркую, полную приключений и долгую, для того времени, жизнь — около четырех лет! Пусть для каждого читателя Габри останется веселым и очень симпатичным гетеростраком, теперь уже хорошо нам знакомым, хотя со времени, когда он жил, прошло 400 миллионов лет или так много дней, что их можно сравнить с песчинками на морском пляже.

* * *

В настоящее время в мире известен всего один почти полный панцирь рода Габрейаспис — *Gabreyaspis tarda* Novitskaya. Он найден в отложениях нижнего девона на Таймыре. Материал по таймырским бесчелюстным передан геологами НИИ Геологии Арктики (ныне ВНИИ Океангеологии) в Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (тогда Палеонтологический институт АН СССР), где бесчелюстные были отпрепарированы автором этой книги и исследованы. Результаты исследований опубликованы (Новицкая: 1983, 1986 — монографии в Трудах Палеонтологического института, т.т. 196, 219; 2004 — Справочник «Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран», т. «Бесчелюстные и древние рыбы»; Novitskaya, 1971 — *Cahiers de Paléontologie, Paris*. Монография).

Одним из важных результатов, в сущности сенсацией, стало открытие у Габрейасписа и, затем, у некоторых других гетеростраков (амфиаспид) преспиракулярных жаберных отверстий. Они найдены около глаз (рис. 114, 117). Ранее специалистами по бесчелюстным отвергалась сама возможность существования каких-либо отверстий в этой области головы

гетеростраков. Присутствие преспиракулярных отверстий у многих амфиаспид, ставшее фактом, свидетельствует о существовании у гетеростраков вариантов в механизме дыхания: вода втягивалась в ротовую полость через рот или через рот и преспиракулярные жаберные отверстия.

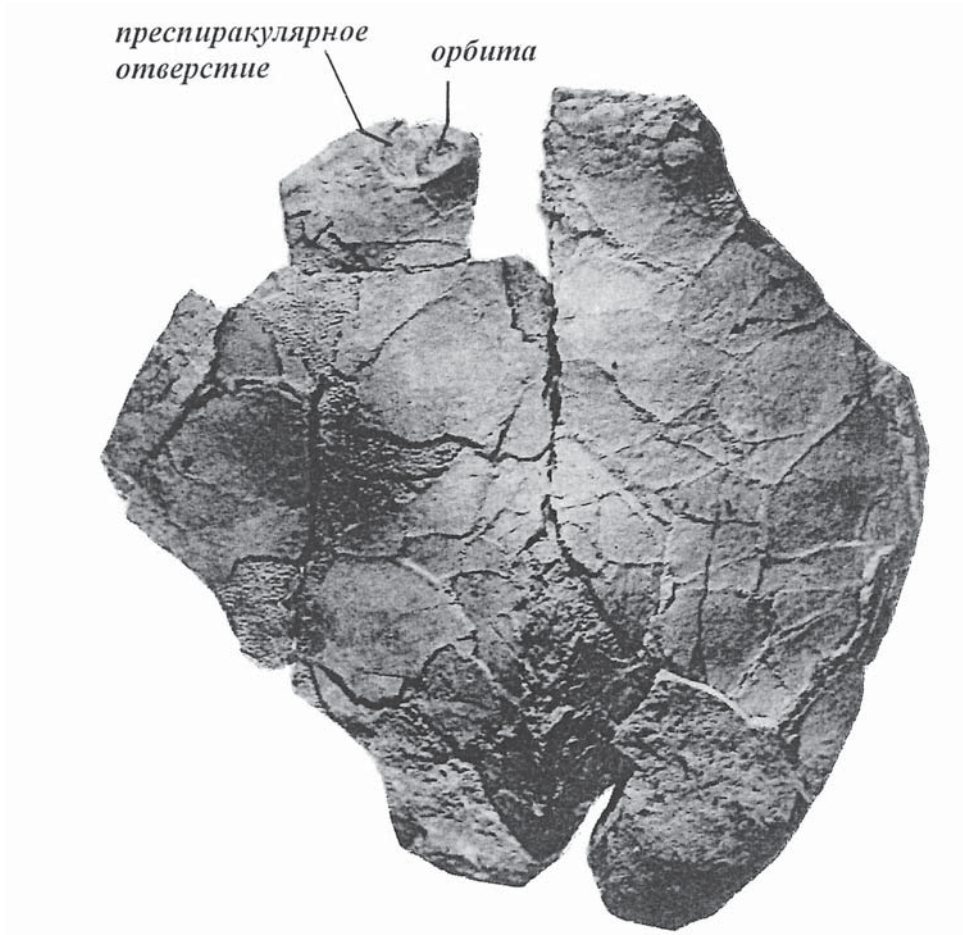
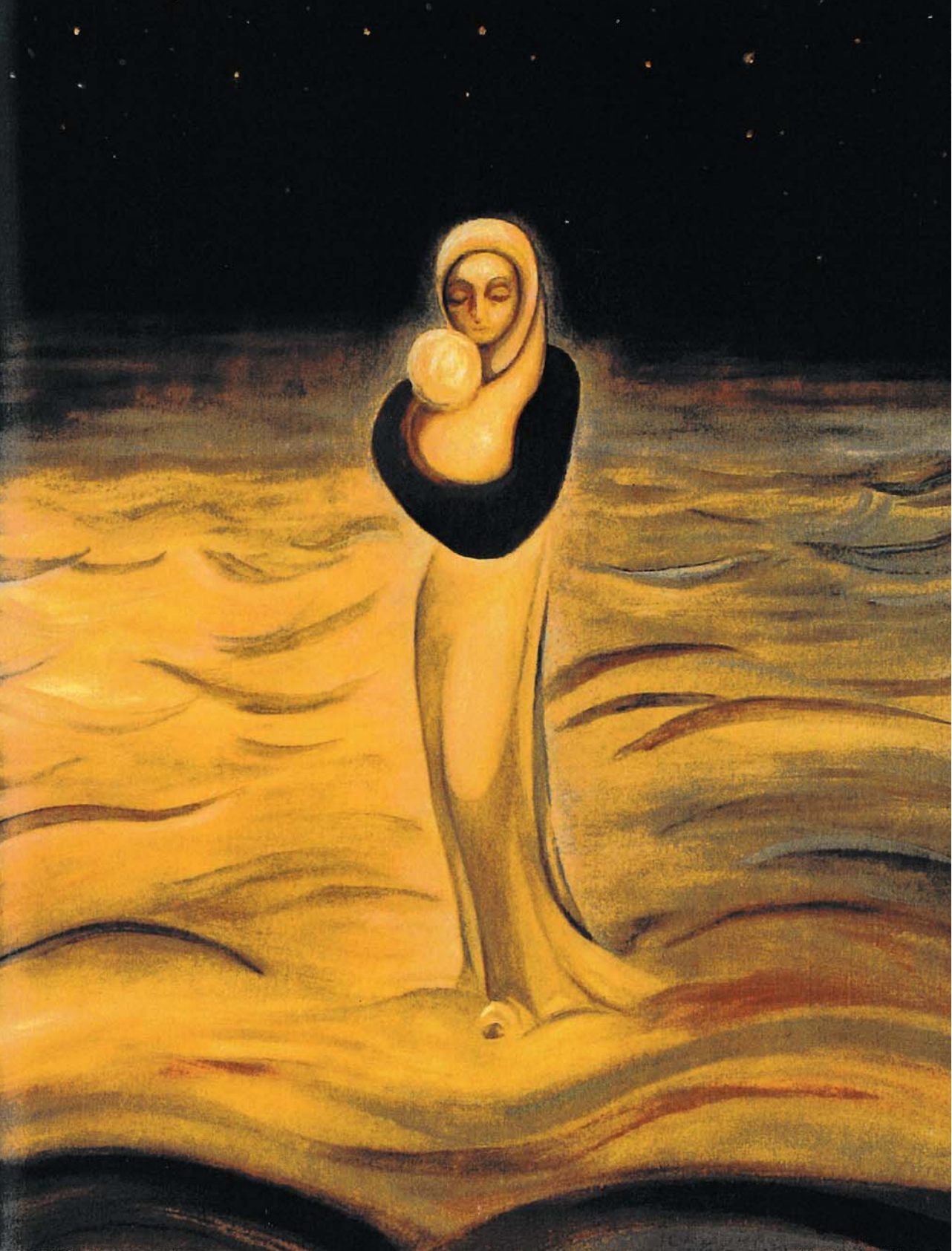


Рис. 117. Панцирь Габрейасписа – Gabreyaspis tarda Novitskaya, голотип. Из коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН

ВМЕСТО ЭПИЛОГА

или

главное, о чем рассказали гетеростраки



Новицкая, 2005

Одни во Вселенной?

ВМЕСТО ЭПИЛОГА

Наше путешествие почти закончено. Чем оно запомнится? Думаю, прежде всего тем, что мы получили ясное представление о бесчелюстных — базальном уровне эволюции позвоночных. Больше это не неизвестная или непонятная группа. Мы знаем, как бесчелюстные выглядели, известно их внешнее и внутреннее строение, их значение в эволюции: бесчелюстные (а именно, двуноздревые) стали основой для раннего этапа развития мощной ветви челюстноротых, давших человека.

Читая книгу о бесчелюстных, мы узнали, что начало пути, ведущего к человеку, лежит глубоко в геологическом времени. Гораздо глубже, чем ответы на обычно обсуждаемые вопросы о связи человека с человекоподобными приматами.

Проблема своего происхождения всегда интересовала человека. Это нашло отражение в религиозных учениях. Среди них библейская версия знакома многим не только по текстам книги «Бытие», но и по великим произведениям искусства. Как и сама Библия, они составляют часть сокровищницы мировой культуры. Вспомним эту версию и попробуем поговорить о ней, обращаясь, вместе с тем, к современным научным данным.

О пути к человеку, по данным науки, и о днях творения в книге «Бытие»

На первый взгляд, идея сопоставления религиозных текстов, появившихся более двух тысячелетий тому назад, с результатами современных научных исследований может показаться странной. Наука и религия направлены на разное. Их содержание и цели различны. Содержание науки — знание. Содержание религии — вера. Цель науки — познание, т.е. приобретение знаний. Цель религии — поддержание и укрепление веры. Тем не менее, сопоставление, не противопоставление, науки (здесь речь пойдет главным образом о палеонтологии) и религии может дать неожиданные результаты. Они интересны уже потому, что мы их пока не знаем.

На протяжении последних приблизительно 1800 лет библейская версия появления человека была, в сущности, единственной для исповедующих христианство — для значительной части населения Земли. Только около

150 лет тому назад стал известен альтернативный (другой) вариант. Он привлек внимание после опубликования трудов Ч. Дарвина «Происхождение видов» и «Происхождение человека» (Дарвин, 1859, 1871). Интерес к проблеме вырос, особенно в науке, в связи с обнаружением остатков древнего человека. (В основном, находки XX и XXI веков).

Мы займемся только библейской версией.

Когда появилась сама книга? Время создания Библии относят к 5-2 векам до новой эры (н.э.). Местом ее создания была, по-видимому, область Средиземноморья, скорее всего, земли, близкие к Древнему Египту и, может быть, территория Египта. Некоторые важные события, о которых рассказывается в Библии, происходят в Древнем Египте. Цивилизации, процветавшие на берегах Средиземного моря, обладали высоким уровнем культуры и технических знаний. Они проявили себя в строительстве, архитектуре, в искусстве. Своей точностью удивляют и астрономические расчеты. Особенно, в Древнем Египте.

Можно ли сказать то же самое об уровне, на котором изучались живые организмы? Едва ли. Хотя уже тогда были получены знания об анатомии человека и животных. Была хорошо известна внешняя форма тела. Умение ее показать правильно и изысканно красиво мы видим в скульптурах, барельефах, росписях, мозаиках. Изучалось не только внешнее строение. Были известны форма, размеры и положение внутренних органов. В Древнем Египте эти знания появились в связи с мумифицированием умерших — не только людей, но и животных. Изготовление мумий составило очень существенную часть культуры того времени.

Но знание анатомии — это все-таки только начальные шаги в биологии.

2000 лет назад еще отсутствовали понятия, ставшие в современной биологии базовыми: онтогенез, филогенез, биологический вид, естественная (основанная на родстве) систематика, ген, геном и т.д. В сущности, биологии, как науки, сопоставимой с проявившей себя в XIX веке, далее и в наши дни, еще не было.

Не существовало понятие «геологическое время». Это очень важно, поскольку геологическое время показывает реальную (выраженную в годах, в миллионах лет) продолжительность накопления пород (толщ), образующих земную кору. Продолжительность определяется изотопным методом. Например, по данным, полученным этим методом, время накопления отложений девона составляет 48-50 миллионов лет. («Палеонтология», ч.1, издательство МГУ, 1997).

Зная о научных результатах, библейские дни творения, о которых мы сейчас будем говорить, нельзя понимать буквально — считать их равными обычным дням. Группы животных, сотворение которых приходится на один библейский день, прошли длинную историю своего развития (эволюции). Если иметь это в виду, то «день» в Библии (книга «Бытие») надо считать продолжавшимся десятки и даже сотни миллионов лет.

Итак, откроем Библию. В книге «Бытие» (Глава 1: 21-27) говорится о том, что в пятый день творения были сотворены рыбы, пресмыкающиеся,

«которых произвела вода», и птицы. В шестой день были созданы звери земные, скот и гады земные. Появление всех этих животных предшествует сотворению человека, совершившемуся в день шестой.

Этот рассказ отчасти проиллюстрирован мной в серии «Читая Книгу Бытия». В «Сотворении рыб» показаны древнейшие позвоночные в придонных слоях воды (рис. 118). В «Сотворении зверей» млекопитающих символизируют бесконечные ряды хищников (львов) и травоядных (антилоп) (рис. 119).

В тексте Библии привлекает внимание то обстоятельство, что перечисленные животные (см. выше) относятся в современной систематике к ***позвоночным***.

Надо заметить, что во времена создания Библии понятие «позвоночные», скорее всего, еще не существовало, а «пресмыкающиеся», по всей вероятности, понимались намного шире, чем это делается сейчас.

В Библии названы животные, действительно относящиеся к направлению эволюции, давшему человека. Этот факт интересен. Дело в том, что 2000 лет назад биоразнообразие на Земле и в районе Средиземного моря, в частности, было значительным. Но тогда — как животные, названные в книге «Бытие», были выбраны среди множества других? Почему в библейском тексте именно они появились до человека? Почему человек был сотворен последним (так же, как это произошло в эволюции), а не, скажем, первым? В религиозном контексте такое первенство могло бы выглядеть вполне логично.

В тексте Библии последовательность сотворения животных во многом соответствует современным представлениям об их появлении в биосфере.

Сопоставим историю создания животных по Библии с современной системой позвоночных на уровне высших таксонов (надкласса и классов). В Библии животные сотворены в таком порядке («Бытие», глава 1:21, 25):

рыбы, пресмыкающиеся, птицы, звери земные, скот, гады земные. Затем (глава 1:27) — человек. [Заметим, что звери земные и скот соответствуют млекопитающим, в нашем понимании].

Современная научная естественная система позвоночных включает бесчелюстных, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Человек входит в состав последних. В списке подчеркнуты группы животных, названных в книге «Бытие».

Мы видим, что перечни животных в значительной мере совпадают. В списке, составленном по Библии, нет бесчелюстных и земноводных (амфибий). Бесчелюстных в нем и не могло быть, т.к. в Библии упоминаются только живущие животные. Земноводные в то время обитали в районе Средиземного моря. Отсутствие упоминаний о них в тексте книги «Бытие» объясняется, скорее всего, неразработанностью системы животных. Вполне вероятно, что на бытовом уровне того времени земноводные (амфибии) не отделялись от «пресмыкающихся» и «гадов».

Представления о системе животных существенно продвинулись за прошедшие 2000 лет. Этому способствовали появление и развитие систематики, как науки, а также открытия вымерших групп.



*Рис. 118. Сотворение рыб.
(Л.И. Новицкая. Из серии «Читая книгу Бытия», 1998)*



Рис. 119. Сотворение зверей.
(Л.И. Новицкая. Из серии «Читая книгу Бытия», 1999)

Обратим внимание на то, что, по Библии, первые животные — рыбы и «пресмыкающиеся, которых произвела вода», сотворены в воде («Бытие», Глава 1:21). В эволюции первые позвоночные также появляются в воде: бесчелюстные, рыбы. То есть первая среда обитания, освоенная позвоночными, одна и та же в реальной эволюции и в Библии.

Теперь о материале, из которого «сделан» человек. По Библии, человек создан «из праха земного» («Бытие», Глава 2: 7). Сейчас никто не спорит с тем, что в человеке действительно присутствуют те же химические элементы, которые образуют Землю и другие физические тела в Космосе. Исследования состава видимой современными приборами физической Вселенной приводят к выводу, что всё в ней — неживое и живое, от звезд, планет, туманностей, галактик до живых существ, включая человека, — производное «звездной пыли». Под звездной пылью понимаются остатки погибших предшествующих генераций (поколений) звезд. Предполагается, что химические элементы, необходимые для возникновения жизни, синтезируются внутри звезд. При взрыве крупных звезд (сверхновых) эти элементы рассеиваются (разлетаются) по Вселенной.

Человек на 65% состоит из воды — из водорода и кислорода. Однако своим внешним видом тело человека меньше всего напоминает воду или землю. Поскольку это так, то как могло появиться утверждение, что человек состоит (сотворен) из земли — из «праха земного»? На землю не похожи кровь, скелет, внутренние органы человека — все, что можно было увидеть и изучать. Трудно предполагать, что в то время использовалось что-то подобное биохимическому или геохимическому анализу. Может быть, библейские утверждения и реальность — это просто случайное совпадение легенды с действительностью? Возможно. Но если учесть всё, что мы уже обсуждали, касаясь появления человека и предшествующих ему животных, то не слишком ли много случайных совпадений в эволюции и в тексте на двух страницах Библии? В ее каноническом издании — книге небольшого формата, события, о которых шла речь, рассказаны в двух первых главах книги «Бытие». Они занимают всего две страницы с небольшим.

Можно предложить и другие версии (кроме «случайных совпадений»), объясняющие отмеченное сходство между библейскими текстами и научными результатами. Но прежде — относительно самого сходства некоторых библейских постулатов и научных данных. В библейских текстах такое сходство можно определить как присутствующее явно (например, сотворение животных до сотворения человека; сотворение первых животных в воде), так и не явно. Во втором случае сходство проявляется только в процессе специального сопоставления текста Библии и научных данных. Например, таким сопоставлением обнаруживается сходство в последовательности появления животных до человека, в их принадлежности к позвоночным.

Так какие другие версии, объясняющие сходство, о котором мы говорим, можно было бы предложить? Допустим, что древние цивилизации могли получать информацию неизвестным или недоступным для нас способом. Такую возможность можно и принимать, и отрицать. Но надо ли

такие версии развивать? В науке всегда существуют вопросы, порождающие гипотезы, но остающиеся без доказанных ответов.

Текст Библии в некоторых утверждениях очень однозначен. На уровне представлений людей прошедших эпох он многое объяснял и он был понятным. Это немаловажно для того, чтобы быть принятым. Библия была принята значительной частью населения Земли.

И в наши дни, независимо от того совпадают ее постулаты с данными и выводами развивающейся науки или нет, Библия остается одной из самых востребованных книг. Ее читателями являются не только верующие.

Воздействие религии на человека относится прежде всего к моральной, духовной стороне его жизни. Таковы библейские заповеди: Библия, Второзаконие, глава 5. Это — главные моральные правила и, похоже, что больше чем за 2000 лет, прошедших со времени появления Библии, не было придумано ничего более важного для формирования моральной основы человека. Во всяком случае, это можно отнести к заповедям: не убивай, не кради, не лжесвидетельствуй и т.д. Как бы не менялось человечество в своих представлениях о добре и зле, вплоть до полного отказа от морали, в нем всегда найдутся те, кто следует заповедям. Хотя бы интуитивно.

Подведем итоги сопоставлению библейского текста и научных результатов. Перечислю то, в чем книга «Бытие» и современная наука, в сущности, не противоречат друг другу.

В современных научных представлениях и в книге «Бытие» появлению человека предшествует появление (сотворение) животных.

Все эти животные являются позвоночными. (См. предыдущий текст).

По Библии, животные появляются (создаются) в последовательности, начинающейся с рыб. Она близка к реализовавшейся в эволюции, хотя в ней и отсутствуют некоторые крупные ступени — бесчелюстные, амфибии. Творение завершается в Библии созданием человека, в эволюции — пока тем же. Почти в той же последовательности появления животных, какая дана в Библии, в эволюции увеличивается сложность строения групп. О вероятных причинах отсутствия в Библии некоторых групп уже говорилось.

Первые позвоночные в эволюции и первые сотворенные животные (по Библии) появляются в воде.

Человек состоит из тех же химических и физических элементов, что и Земля. (Сотворен из «праха земного»).

Устраняются ли перечисленными сходствами расхождения между наукой и религией в представлениях о последовательности появления крупных групп позвоночных? Напомню, что мной обсуждаются именно позвоночные. Не устраняются, или устраняются частично. Например, перечень животных, указанных в Библии, в котором отсутствуют бесчелюстные и амфибии, не соответствует естественному филогенезу. Или, что точнее, соответствует ему отчасти, со сделанными оговорками (см. выше). Однако религия не является областью естествознания. Уже по этой причине ей нельзя предъявлять претензии, которые были бы уместными по отношению к естественным наукам.

Может возникнуть вопрос — что нам, современным людям, дают результаты сопоставления религиозных постулатов и научных данных? Эти результаты показывают, что философское направление мысли, трактующее предысторию человека (начинающуюся в «днях Творения» с рыб и заканчивающуюся зверями земными и скотом, т.е. млекопитающими), уже 2000 лет назад в главных чертах было близко к представлениям, основанным на данных современной науки. Это заслуживает внимания. Тем более, что лишь в XIX веке новой эры (то есть совсем недавно) учение об эволюции, доказательно объясняющей естественную последовательность появления групп животных, стало принятым в расшифровках филогенезов. В настоящее время эволюция признана некоторыми религиозными конфессиями.

В начале раздела «О пути к человеку...» мы говорили о том, что содержание и цели науки и религии различны. Сферой исследований для науки является материальный, физический мир. Без результатов научных исследований и без их практического использования жизнь человечества была бы намного примитивнее (в плане его технических возможностей) и намного беднее (без достижений технического прогресса).

Сфера религии в своей основе — нематериальный, духовный мир. Он является источником представлений о морали (нравственности). Утрачивая ее, т.е. становясь на путь вседозволенности, общество и цивилизация неизбежно деградируют. Преобладающими становятся разрушительные и саморазрушительные тенденции. Одной из них, хотя и остающейся в тени, является неуклонный рост склонности к суицидам, особенно среди молодежи.

В непростой ситуации бурно развивающегося мира наших дней науке и религии явно не стоит занимать позиции конфронтующих или конфликтующих сторон. От этого проигрывают и та, и другая. Здоровому обществу (а тем более нездоровому) они нужны обе. Вполне актуальным остается мнение, когда-то высказанное одним из величайших гениев человечества А. Эйнштейном — без науки религия слепа, а наука без религии хрома.

Главное, что следует из строения бесчелюстных

Напомню, что древнейшими известными позвоночными являются бесчелюстные. Среди них наиболее древние представлены гетеростраками (Heterostraci), обнаруженными в отложениях нижнего-среднего ордовика.

Какова роль бесчелюстных в эволюции?

В эволюции жизни на Земле значение бесчелюстных в том, что их строение представляет морфо-эволюционный уровень, давший начало прогрессирующему развитию именно тех позвоночных, какие населяли и населяют планету Земля.

Сравнив внутреннее строение бесчелюстных со строением современных рыб и круглоротых, мы узнали, что процесс эволюции позвоночных осуществляется в двух главных направлениях.

От двуноздревых бесчелюстных (диплорин) — к **челюстноротым позвоночным**; это направление дало человека.

От одноноздревых бесчелюстных (монорин) — к **круглоротым позвоночным**; это направление дало миног и миксин.

Схематически оба направления (ветви) показаны на рисунках 57 и 70.

Оживим в памяти внешний вид двуноздревых бесчелюстных — предшественников рыб. Посмотрим на реконструкции гетеростраков, например, птераспид (рис. 120). В их наружном строении уже есть сходство с будущими рыбами: вытянутый ростр, хорошо развитый хвостовой плавник, чешуи позади панциря.

Для бесчелюстных, в целом, характерно присутствие наружного скелета (экзоскелета). Он образует панцирь и чешуи (рис. 120). Экзоскелет важен для исследований материалов по бесчелюстным. Но он не обладает важнейшим свойством фундаментальных признаков, показательных для установления родства групп высокого таксономического ранга. Такие признаки сохраняются на протяжении всей истории развития близкородственных групп, тогда как экзоскелет может редуцироваться (сокращаться) и исчезать.

В исследовании родства бесчелюстных и челюстноротых позвоночных особенно важно выделение фундаментальных признаков. Они имеются в строении внутренних органов.

Это — парные носовые мешки, открывающиеся раздельными ноздрями у двуноздревых бесчелюстных и у челюстноротых позвоночных. [Внешне непарный носовой мешок образуется у одноноздревых бесчелюстных и у круглоротых].

К фундаментальным признакам относится

строение переднего отдела мозга. У двуноздревых бесчелюстных (гетеростраков) и у многих челюстноротых позвоночных передний отдел головного мозга образует обонятельные выросты (ольфакторные тракты). (Рис. 92).

У человека на нижней поверхности мозга обонятельные тракты хорошо развиты (рис. 91, фиг. А).

В строении двуноздревых бесчелюстных присутствие ольфакторных трактов оказалось важным для дальнейшего прогрессивного развития мозга у челюстноротых. По-видимому, развитию мозга (его увеличению) способствовало следующее.

У двуноздревых бесчелюстных передний отдел мозга и носовые мешки удалены друг от друга (рис. 92, фиг. А). **Передний мозг вытягивается к носовым мешкам обонятельными (ольфакторными) трактами.** Они проходят через свободное пространство, существовавшее перед передним отделом мозга вплоть до носовых мешков (рис. 91, фиг. Б). Распространение в эту область обонятельных трактов свидетельствует о том, что передний отдел мозга был способен разрастаться уже у бесчелюстных (двуноздревых). Разрастание усиливалось в эволюции челюстноротых позвоночных

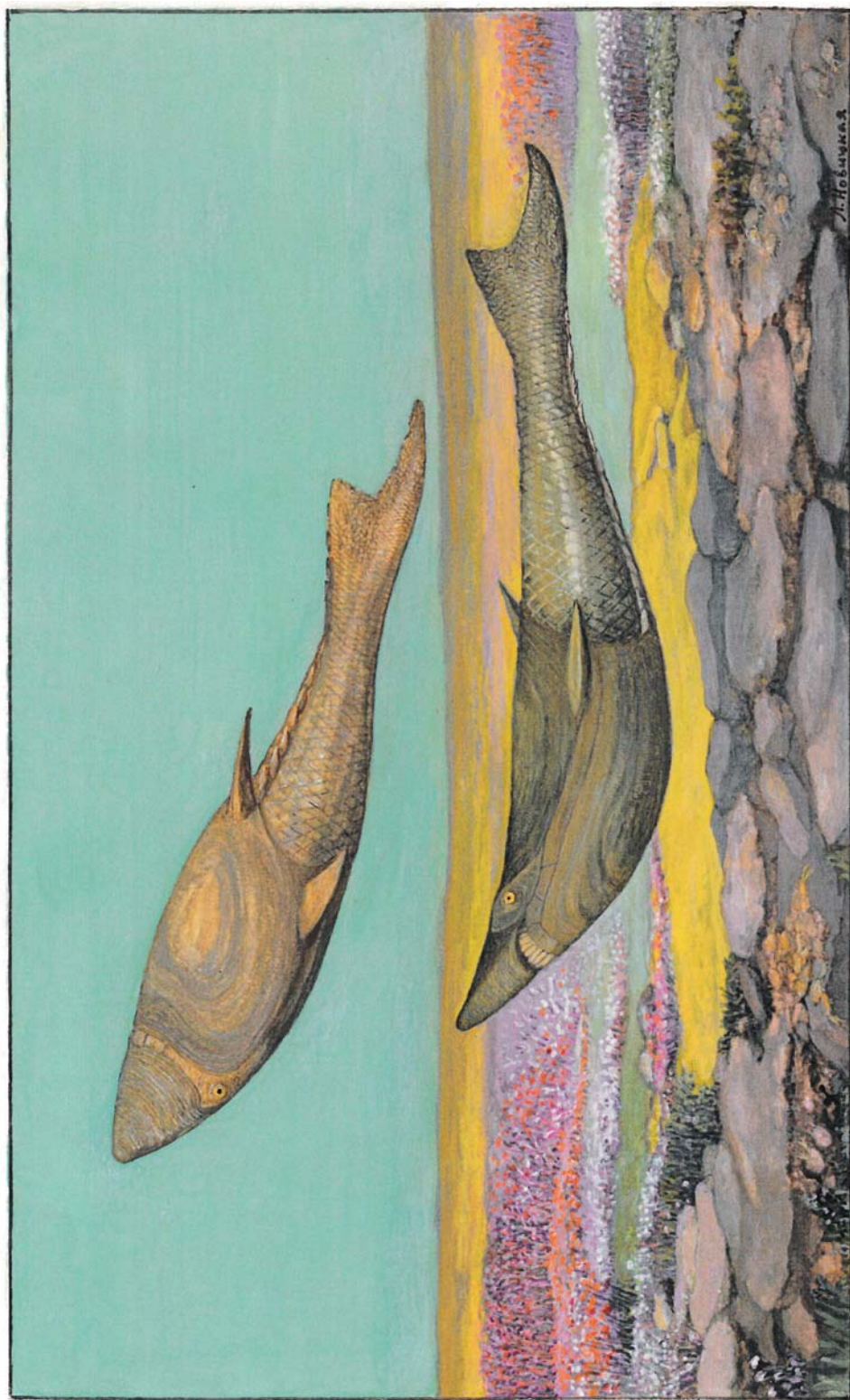


Рис. 120. Птераспиды (гетеростраки) в прижизненной обстановке. Вверху Ларнонастис (*Larionovastis major*), внизу Подоластис (*Podolastis sp.*). Реконструкция сделана Л.И. Новицкой

(рис. 92). Максимально оно реализовалось в больших полушариях переднего мозга человека (рис. 89, 91, фиг. А).

Совсем по-другому соотносятся передний отдел мозга и носовой мешок у одноздревых бесчелюстных (остеостраков) и круглоротых.

У них передний отдел мозга тесно сближен с носовым мешком. В переднем отделе их мозга обонятельные (ольфакторные) тракты не образуются (Карамян, 1976: данные о круглоротых). Сближенность переднего мозга и носового мешка не оставляет пространства для разрастания мозга (рис. 41).

Также принципиальное значение в эволюции двух ветвей позвоночных имеет схема поведения гипофиза в онтогенезе, сохраняющаяся в филогенезе.

Положение гипофиза относительно обонятельного аппарата.

У двуоздревых бесчелюстных (диплорин: гетеростраков) и у всех челюстноротых позвоночных (рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих) гипофиз (эндокринная железа) *не соединяется* с обонятельными органами — с носовыми мешками. Гипофиз соединяется с нижней поверхностью промежуточного отдела мозга (рис. 67, фиг. С₁-С₄; рис. 87, фиг. А; рис. 92, рис. 89).

Совсем не так гипофиз развивается у одноздревых бесчелюстных (остеостраков) и у круглоротых позвоночных. Их гипофиз и обонятельный орган (носовой мешок) *соединены между собой* уже на самых ранних эмбриональных стадиях (рис. 67, линия В).

Итак, черты строения, унаследованные от двуоздревых и от одноздревых бесчелюстных, остаются вполне узнаваемыми у челюстноротых и у круглоротых позвоночных. Эти черты строения совершенно определенно свидетельствуют о близком родстве челюстноротых с двуоздревыми бесчелюстными, а также о близком родстве круглоротых — с одноздревыми.

В эволюции челюстноротых большое значение имело появление челюстей. Челюсти сделали возможным питание разнообразной, в том числе высококалорийной пищей, необходимой для активных животных, имеющих сложную организацию.

Важно, что в направлении развития: двуоздревые бесчелюстные — челюстноротые позвоночные усложнение строения сочетается с освоением различных сред обитания.

Схематически это выглядит так:

бесчелюстные — вода;

рыбы — вода; приобретение более сложных адаптаций к жизни в воде;

земноводные (амфибии) — вода, суша;

пресмыкающиеся (рептилии) — суша, вода, воздух;

птицы — воздух, суша, вода;

млекопитающие — суша, вода, воздух;

человек — суша, вода, воздух. Для жизни в воде и воздухе человек морфологически не приспособлен. Для освоения этих сред им создаются аппараты, поддерживающие искусственное жизнеобеспе-

чение. В адаптациях к наземным средам большое значение приобретает искусственное создание технически обустроенных обитаемых территорий, например, крупных городов и даже стран.

Судя по освоению всех основных сред, челюстноротые позвоночные эволюционировали довольно стремительно, хотя это освоение заняло десятки и сотни миллионов лет. Особенно бурно, но в основном за счет усиления интеллекта, с явным ускорением, развивается наиболее прогрессивная часть челюстноротых – человечество. Его (нас) интересует не только мир своей планеты. Проявляемый интерес к Космосу является и научно-познавательным, и вместе с тем, прагматичным.

Вторая ветвь позвоночных, сформировавшая круглоротых, имеет совсем другую, монотонную, историю. В развитии этой ветви среда обитания не сменялась. На протяжении 440 миллионов лет (с силура до современности) монорины (одноноздревые бесчелюстные) и круглоротые, обнаруженные уже в девоне, населяли и населяют (круглоротые) только воду – морскую и пресную. Строение и образ жизни обеспечили современным круглоротым довольно благополучное и стабильное существование. Судя по этим показателям, у круглоротых нет никаких заметных тенденций существенно меняться.

Если то, что мы узнали об эволюции позвоночных резюмировать совсем коротко, то можно ограничиться следующим.

В эволюции позвоночных отчетливо различаются два направления: двуноздревые бесчелюстные – челюстноротые и одноноздревые бесчелюстные – круглоротые.

В эволюции челюстноротых сохраняются принципиально важные признаки строения двуноздревых бесчелюстных:

носовые мешки парные, не соединяются с гипофизом;
в переднем отделе головного мозга есть обонятельные тракты и луковицы;
гипофиз соединяется с нижней стороной промежуточного мозга.
(Глава «О филогенетике...»).

Высшей ступенью в развитии челюстноротых позвоночных (и животных в целом) в настоящее время является человек. В его строении имеются названные признаки двуноздревых бесчелюстных.

Открытия в биологии, палеонтологии, в науках о Земле, в астрофизике и астробиологии, исследования материалов космического происхождения, вызывают большой интерес в мире. Новая информация увеличивает внимание к проблемам, связанным с появлением жизни, ее развитием, к изучению основных направлений этого развития. Одно из таких направлений, как мы знаем, представлено позвоночными (Vertebrata).

В настоящее время имеющиеся материалы по эволюции позвоночных уже можно считать достаточными для ответов на некоторые фундаментальные вопросы, нередко называемые «вечными». Среди них – *кто мы, откуда мы?*

Кто мы? Коротко, ответ может быть сформулирован следующим образом:

Человек, его физическое строение, — результат длительного развития (эволюции) ветви челюстноротых позвоночных в меняющихся абиотических и биосферных условиях планеты Земля.

К этому надо добавить:

Для человека характерно ускоряющееся развитие интеллектуальной деятельности головного мозга.

В этом определении уже содержится и ответ на вопрос —

Откуда мы? Куда уходят наши корни?

Если ограничить человека рамками его биологических признаков, то, располагая материалами по древним и современным позвоночным, вполне правомочно сделать вывод:

Древнейшие позвоночные — двуноздревые бесчелюстные (Agnatha: Diplorhina) стали фундаментом, на котором осуществилось развитие (эволюция) челюстноротых позвоночных животных, давшее человека.

* * *

Все, о чем мы говорили в книге до сих пор, опирается на результаты исследований научных материалов. Сейчас, продолжая основываться главным образом на научных данных, я предлагаю подключить к нашим дальнейшим рассуждениям воображение, но при этом не забывать о прошлом — т.е. о длительном эволюционном пути, уже пройденном живыми организмами, в том числе позвоночными.

Попробуем заглянуть в будущее...

Вопрос в начале главы, под рисунком, символизирующим человечество, — Одни ли мы во Вселенной? — очень не прост.

И все же, попытаемся ответить на него (гипотетически), используя современные знания об истории развития жизни на Земле и некоторые знания о развитии Вселенной.

Миллиарды галактик обнаружены в областях Вселенной, ранее считавшихся пустыми. Уже само количество галактик, состоящих из звезд, среди которых немало имеющих планетные системы, подталкивает к ответу — конечно, во Вселенной должна существовать жизнь. Если предположить противоположное, то уникальность Земли, как единственной носительницы жизни, необъяснима.

В последние годы появляются сообщения о присутствии на остатках метеоритов следов химических соединений, природа которых может быть определена как биологическая. Это, а также невообразимо огромное число планет во Вселенной, находящихся, как и их звезды, на различных стадиях эволюции, делает вполне вероятным мнение — во Вселенной не только есть жизнь, но, скорее всего, существует и космическое биоразнообразие. Хотя бы потому, что условия развития жизни различны на разных планетах, тех, где жизнь в принципе возможна.

Вопрос не столько в том — есть ли на других планетах жизнь, а в том — есть ли на других планетах формы жизни, похожие на земные? Есть ли где-то в Космосе существа похожие на человека?

Фактическими данными, убедительными для ответа на этот вопрос, мы, к сожалению, в настоящее время не располагаем. Но если взять в качестве модели историю усложняющейся жизни на Земле, то можно представить себе следующее.

Мы знаем, что Земля существует приблизительно 5 миллиардов лет. Жизнь на ней появилась около 3,5 миллиардов лет назад (прокариотный, бактериальный, уровень), позвоночные появились приблизительно 0,5 миллиарда лет назад (подробнее в главе «Об эволюции», диаграмма 1). Вероятно, во Вселенной немало планет, возраст которых близок к возрасту Земли. Попробуем исходить из времени, оказавшегося достаточным для появления и развития жизни на Земле до уровня человека, сапиенса. На Земле для этого потребовалось около 3,5 миллиардов лет. То есть во Вселенной, на планетах, время существования которых длится около 5 миллиардов лет (как у Земли), этого достаточно для появления и развития жизни. Возможно достижение ею высокого морфологического уровня. Если эволюция абиотических и биосферных факторов на каких-то из этих планет была сходной с эволюцией условий среды на Земле, то формы жизни (даже высокоорганизованной) сходные с земными или лишь напоминающие земные, могли появиться на таких планетах.

В книге, последнюю главу которой мы читаем, речь шла о длительном пути эволюции от древних позвоночных — бесчелюстных в направлении, давшем человека. Дает ли знание этого пути возможность прогнозировать дальнейшую судьбу человека? Должен ли он оставаться на планете, в условиях которой сформировался, или это необязательно?

Все больший интерес многих жителей Земли вызывают сообщения, поступающие из крупных обсерваторий мира, об открытиях планет, как будто бы похожих на Землю — размерами, наличием атмосферы, жидкой воды (?), расстоянием до своей звезды и, может быть, еще какими-то характеристиками. В программах СМИ, организованных с привлечением специалистов разных профилей и участием широкой аудитории, иногда обсуждаются возможности переселения (эвакуации) землян на такую планету. Речь идет, конечно, не о тотальной эвакуации, а о переселении группы, составляющей гораздо меньше одного процента от населения Земли. Целью переселения является сохранение генофонда вида *Homo sapiens*.

Основанием для такого проекта, пока гипотетического, послужила вполне реальная опасность: планета не защищена от столкновений с космическими объектами; жизнь на ней может очень серьезно пострадать от падения какого-то крупного космического тела, например, метеорита.

Это уже было в истории Земли. Например, часто упоминаемое в научной литературе и популярных просветительских проектах падение метеоро-

рита 65 миллионов лет назад. Следствием падения стало вымирание более 75% видов животных, обитавших на Земле. Предполагается, что человечеству, чтобы выжить в результате подобной возможной катастрофы, необходимо сохранить генофонд.

В связи с этим, возникает вполне закономерный вопрос: реально ли переселение, как вариант продления жизни человечества?

По данным астрономов, похожие на Землю планеты находятся чрезвычайно далеко от нее. Далек за пределами Солнечной системы. По предварительным прогнозам, полет к такой планете может занять 80-100 лет. (Предполагается, что жизнь человека, в будущем составит в среднем 130 лет). С продолжительностью полета сопряжено множество технических задач, относящихся как к поддержанию исправности самого космического аппарата, так и к жизнеобеспечению его пассажиров.

Допустим, что такой полет состоится. (Хотя это маловероятно, поскольку потребует от многомиллиардного населения Земли почти идеального, во всяком случае большого, единодушия — согласия на небывалые в истории человечества финансовые затраты и потребует такого же единодушия в согласии с кандидатурами тех, кто полетит). Представим себе хороший вариант: аппарат (космолет) благополучно долетел, и какая-то группа людей оказалась на другой планете. Если перелет пассажиров осуществлялся не в состоянии анабиоза (резкого снижения интенсивности жизненных процессов), то прилетевшие будут людьми, в основном, появившимися на свет уже в космолете. Естественно, что иммунные реакции, унаследованные ими от земных предков, будут существенно снижены. По-видимому, это имеет и плохую, и хорошую стороны. Плохую, поскольку ослаблена сопротивляемость организма внешним воздействиям. Хорошую, поскольку пониженная сопротивляемость организма, возможно, сделает его более готовым к адаптивным изменениям, т.е. легче приспособляющимся к непривычным условиям.

Условия жизни на новой планете окажутся другими, сравнительно с экологической обстановкой на Земле. Это неизбежно на любой планете, даже похожей на Землю, т.к. мир новой планеты образовался в условиях, отличающихся от земных.

Если прилетевшие с Земли люди не погибнут сразу или в течение непродолжительного времени, то они будут вынуждены приобрести новые для себя адаптации — приспособиться к естественным условиям новой планеты. Можно предположить, что через немного поколений бывшие земляне (*Homo sapiens*) приобретут признаки совсем другого биологического вида, а может быть, более высокого таксона. То есть продление жизни человечества такого, каким оно было на Земле, вне Земли вряд ли получится. Появится другой таксон (если применить систематику, принятую на Земле). Самым нежелательным результатом переселения окажется то, что новая планета (если на ней нет очень высокоразвитой цивилизации, превосходящей земную), как и Земля, не будет защищена от столкновения с опасным

космическим телом. В этом смысле переселение на другую планету ничего не дает. Не исключено, что на новой планете окажутся свои проблемы, отсутствовавшие или не проявлявшиеся на Земле.

Мы знаем, что новые виды рода Номо (Человек) уже не раз возникали: *habilis* – умелый, *erectus* – прямоходящий, *ergaster* – трудящийся и др. Но это происходило в условиях Земли. В обстановке другой планеты, скорее всего, появится что-то, существенно отличающееся строением от рода Номо, не соответствующее определению (диагнозу) Номо.

Из гипотетической попытки переселения на другую планету опять напрашивается уже сделанный нами вывод:

человек – земное существо. Он сформировался в биосферных и абиотических условиях Земли и к ним приспособлен. Есть все основания считать, что человек может еще долгое время оставаться собой – видом Номо *sapiens*, находясь на Земле.

Этот вывод не просто – констатация фактов. Он дает очень важную информацию, имеющую прямое отношение к пониманию действительной, не фантастической, перспективы существования нашего вида – Номо *sapiens*.

На Земле сосуществует огромное количество самых разных видов животных и растений. Этим обеспечивается сбалансированность биосферы. Сбалансированность, поддерживающую биоразнообразие, можно сравнить со сложнейшим саморегулирующимся механизмом. Возьмем, например, хорошо работающие часы. Если из них вынимать какие-то детали, то часы будут сломаны. Приблизительно то же самое происходит и с балансом в биосфере, из которой вынимают «детали» – виды животных и растений. Ее разрушение может наступить очень быстро. Поэтому *сохранение баланса в биосфере* становится задачей, касающейся не только экологов, обществ по охране животных и движения «зеленых». *Это – задача каждого из нас.* Каждого из жителей Земли, так как сохранение баланса – одно из условий выживания и нашего вида. Землянам, не только специалистам, изучающим планету и развитие жизни на ней, стóит, а вернее необходимо, задуматься о том, как появился сложный мир, в котором мы живем. Надо осознать, как серьезнейший, факт: на формирование современного животного мира, от уровня древних бактерий – прокариот, потребовались миллиарды лет эволюции (!!!) в менявшихся условиях Земли.

В ее геологической истории и в истории биосферы человечество получило шанс появиться, благодаря на редкость удачному (по мнению современных планетологов и астрофизиков) стечению обстоятельств, сопровождавших формирование Солнечной системы и, в ней, – Земли.

Эти выводы не стоит считать «пафосными». Знания об истории планеты, как и знания о становлении жизни на Земле, об эволюции позвоночных, являются, в сущности, фундаментальными для понимания развития нашей планеты и понимания роли человека в биосфере Земли. Эта роль

должна быть явно ответственнее и, может быть, скромнее, чем та, на которую человек нередко претендует.

* * *

Достаточно очевидно, что Землю — наш дом — надо содержать в порядке. Не засорять. Не разрушать. То, что происходит в противном случае, символически показано на рисунке 121.

Планета Земля, как известно, не растет и ее ресурсы не увеличиваются. Они ограничены. Поэтому только поддерживая свою планету — не уничтожая безоглядно ее природные накопления, можно рассчитывать на то, что удастся обеспечить жизнь будущих поколений, т.е. продлить жизнь нашему виду. Продление жизни вида не столько теоретическая проблема, сколько, уже в наше время, в начавшемся третьем тысячелетии, — целый комплекс сложнейших практических проблем, включающих и жизнеобеспечение в самом прямом смысле. Например, назовем только две из широко известных проблем, относящихся к жизнеобеспечению: усиливающийся недостаток пресной воды; быстрое сокращение уловов морских промысловых рыб.

Конечно, обсуждение таких проблем выходит за пределы задач, поставленных в книге. Они здесь и не обсуждаются. Но, вместе с тем, было бы неверным не привлечь внимание читателей к тому, что отношение к живому миру и к средам обитания в значительной мере определяется уровнем просвещенности (образования, информированности) и общей культурой населения.

Современный человек живет во время беспрецедентных по своей значимости научных открытий. За несколько последних десятилетий они изменили наши знания о Вселенной больше, чем за все предыдущие тысячелетия.

Для того, чтобы иметь реальные представления о перспективах существования своего вида, Человек разумный не может не опираться на знания о нашей планете — о том, как и из чего она образовалась, как менялась, превращаясь в планету, похожую на ту, что мы видим. Когда на ней появилась простейшая жизнь? Как жизнь развивалась, усложняясь в бесчисленном множестве своих ветвей и веточек? Надо иметь представление о действительных размерах Земли (совсем не крупной планеты) и, что очень важно, — надо объективно оценивать влияние деятельности человека на состояние биосферы, атмосферы, гидросферы. Упомяну лишь о крайне опасных последствиях происходящего интенсивного загрязнения мирового океана.

У нас нет в запасе другой планеты. Поэтому перспектива (не такая уж отдаленная) складывается вполне определенно: человеку надо учиться соотносить свои потребности с возможностями Земли. Чисто потреби-



Рис. 121. Вражда.

Вражда, зависть, жадность, ненависть, терроризм... – всё это из истории человечества. (Л.И. Новицкая. Из серии «Читая книгу Бытия», 1997)

тельское (обычно хищническое) отношение к ней необходимо сменить на разумно-бережное.

Конечно, это потребует и времени, и усилий. Но надо надеяться, что выработке привычки к такому направлению мышления могло бы помочь широкое распространение знаний о Земле и развивающейся на ней жизни. Просветительскую роль могут выполнять специальные программы в СМИ, адаптированные для различных возрастных групп. Главное — такие знания должны войти в число фундаментальных, получаемых в общеобразовательных и специализированных учебных заведениях.

Сохранение высокоорганизованной жизни на Земле стоит усилий.

На этом мы закончим наше путешествие к началу эволюции позвоночных, сформировавшей человека.

Спасибо всем за участие в нем.



У древа познания...

Л.И. Новицкая, из серии «Читая Книгу Бытия»

БЛАГОДАРНОСТИ

Своим выбором науки, как сферы профессиональной деятельности, я во многом обязана моему отцу Иллариону Сергеевичу Новицкому – доктору медицинских наук, профессору, заслуженному деятелю науки. Ему посвящена эта книга. Для меня он был и остается примером отношения к научной работе и образцом разносторонне эрудированного человека.

Книга о бесчелюстных является первой, содержащей достаточно полную научную информацию об этих древнейших позвоночных и, вместе с тем, предназначенной для широкой читательской аудитории. Работа выполнена в Палеонтологическом институте имени А.А. Борисяка (Москва). Идея создания научно-популярной книги нового образца была одобрена и поддержана академиком РАН А.Ю. Розановым, которому я глубоко благодарна. Я глубоко благодарна члену-корреспонденту РАН С.В. Рожнову и члену-корреспонденту РАН А.В. Лопатину, также поддержавшим меня в этом начинании. Всем названным лицам я особенно признательна за участие в обсуждении глав книги в процессе ее написания.

Я благодарю доктора биологических наук, заведующего лабораторией палеогерпетологии ПИН РАН М.Ф. Ивахненко и доктора биологических наук, заведующего кафедрой палеонтологии в МГУ им. М.В. Ломоносова, И.С. Барскова, рецензировавших книгу.

Подготовка книги была сопряжена с большим объемом технических работ. Я очень благодарна М.Г. Давыдовой, переведившей авторские варианты рукописи в компьютерную версию и помогавшей мне в текстовом оформлении рисунков. Я также очень благодарна С.И. Политовой, сделавшей качественные ксерокопии рисунков.

Л.И. Новицкая

ЛИТЕРАТУРА

(основная, использованная в книге)

Воробьева Е.А., Губарь А.В. Сафьянникова Е.Б. Анатомия и физиология. М. «Медицина». 1981. 416 с.

Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л. (сейчас Санкт-Петербург). «Наука». 1976. 256 с.

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

Каратаюте-Талимаа В., Мярсс Т. Подкласс Thelodonti. Телодонты. В справочнике: «Ископаемые России и сопредельных стран». Т. Бесчелюстные и древние рыбы. Под редакцией Л.И. Новицкой (ответственный редактор) и О.Б. Афанасьевой. М. ГЕОС. 2004. С. 12–68.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. Ч. I. Учебник для студентов высших учебных заведений. Изд-во Московского университета. 1997. 448 с.

Новицкая Л.И. Морфология древних бесчелюстных (гетеростраки и проблема связи бесчелюстных и челюстноротых позвоночных). Ответственный редактор академик Л.П. Татаринов. М. «Наука». 1983. Труды палеонтологического института РАН. Т. 196. 183 с.

Новицкая Л.И. Об особенностях современных филогенетических исследований (на примере проблемы происхождения челюстноротых позвоночных). Палеонтологический журнал. 2002. №6. С. 3–14.

Новицкая Л.И. Подкласс Heterostraci. Гетеростраки. В справочнике: «Ископаемые России и сопредельных стран». Т. Бесчелюстные и древние рыбы. Под редакцией Л.И. Новицкой (ответственный редактор) и О.Б. Афанасьевой. М. ГЕОС. 2004. С. 69–207.

Новицкая Л.И. Бесчелюстные – древнейшие позвоночные, предшественники рыб. Журнал «Ихтиосфера». Издатель: ООО «Информационные Банковские Системы. Консалтинг». М. 2010. Выпуск 9. С. 4–29.

Новицкая Л.И. Мозг древнейших позвоночных – бесчелюстных (Agnatha: Heterostraci) и человека. Сопоставление, выводы. Палеонтологический журнал. 2015. № 1.

Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. Замечания о кладистическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом. В сб. «Морфология и эволюция животных». Ответственные редакторы Э.И. Воробьева и Н.С. Лебекина. М. «Наука». 1986. С. 102–125.

Обручев Д.В. Ветвь Agnatha. Бесчелюстные. В серии «Основы палеонтологии». Т. Бесчелюстные, рыбы. Ответственный редактор тома Д.В. Обручев. М. «Наука». 1964. С. 34–116.

Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М. «Советская наука». 1947. 540 с.

Denison R.H. The Cyathaspididae a family of Silurian and Devonian jawless vertebrates. *Fieldiana: Geol.*, 1964. Vol. 13. №5. P. 309–473.

Gess R.W., Coates M.I., Rubidge B.S. A lamprey from the Devonian period of South Africa. *Nature*. 2006. Vol. 443. P. 981–984.

Janvier P. The phylogeny of Craniata, with particular reference to the significance of fossil “agnathans”. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1981. Vol. 1, № 2. P. 121–159.

Janvier P. Les Céphalaspides du Spitsberg. *Cahiers de Paléontologie. Section Vertébrés*. Direction: D. Russel. Édition du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). Paris. 1985. 244 p.

Mallatt J. Early vertebrate evolution: pharyngeal structure and the origin of gnathostomes. *J. Zool. Lond.* V. 204. 1984. P. 169–183.

Mallatt J. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth. *Zool. J. of the Linnean Soc., London*. 117. 1996. P. 329–404.

Novitskaya L. Les Amphiaspides (Heterostraci) du Dévonien de la Sibérie. *Cahiers de Paléontologie*. Direction: J.P. Lehman. Édition du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). Paris. 1971. 130 p.

Novitskaya L.I. The problem of the relationship between agnathans and gnathostome vertebrates. *Acta Palaeontologica Polonica*. 1981. Vol. 26. №1. P. 9–18.

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

Pan Jiang (P'an Kiang). New Galeaspids (Agnatha) from the Silurian and Devonian of China. Geological Publishing House. Beijing. China. 1992. 86 p.

Stensiö E. Les Cyclostomes fossils ou ostracoderms. In: *Traité de paléontology*. Piveteau J., éd. Paris: Masson. 1964. T. 4. Vol. 1. P. 96–385.

Voichyshyn V. The early Devonian armoured agnathans of Podolia, Ukraine. *Palaeontologia Polonica*. N 66. Warszawa. 2011. 211 p.

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

Справочники:

Основы палеонтологии. (В 15 томах). Главный редактор серии академик Ю.А. Орлов. М. «Наука». Т. Бесчелюстные, рыбы. 1964; и другие.

Жизнь животных. (В семи томах). Главный редактор серии академик В.Е. Соколов. М. «Просвещение». Т.4 – Ланцетники. Круглоротые. Хрящевые рыбы. Костные рыбы. Под редакцией профессора Т.С. Раса. 1983. Т. 7 – Млекопитающие. Под редакцией акад. В.Е. Соколова. 1989. И другие.

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Главный редактор серии академик Л.П. Татаринев. М. ГЕОС, Т. Бесчелюстные и древние рыбы. Ответственный редактор тома Л.И. Новицкая. Заместитель ответственного редактора О.Б. Афанасьева. 2004.

АННОТАЦИЯ

Книга вводит читателей в удивительный и малоизвестный мир бесчелюстных (Agnatha) — древнейших позвоночных животных. До сих пор они практически не освещались в научно-популярной литературе. Однако именно они — палеозойские бесчелюстные — сыграли совершенно особую роль в эволюции позвоночных.

Бесчелюстные появились в биосфере около 470 миллионов лет назад. Они оказались базовым уровнем строения для дальнейшей эволюции, сформировавшей тех позвоночных животных (рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих), которые окружают нас сегодня и известны по палеонтологическим материалам. В число млекопитающих входит и человек. Впервые показано, что в строении человека есть важные признаки сходства с древнейшими позвоночными (диплоринами: гетеростраками).

В книге рассказывается о внешнем виде палеозойских бесчелюстных, их строении, родственных связях, эволюции, образе жизни, среде обитания и причинах вымирания. Используются сравнительные материалы по другим позвоночным, прежде всего, по рыбам — древним и современным. Впервые сравниваются отпечатки мозга палеозойских бесчелюстных (диплорин: гетеростраков) и строение мозга современного человека. Показано, что строение обонятельной части мозга и, по косвенным данным, схема развития гипофиза (железы внутренней секреции) сходны у гетеростраков (агнат) и у человека. Признаки фундаментального сходства двуноздревых бесчелюстных с челюстноротыми позвоночными положены в основу вывода о близком родстве этих групп. Этот вывод не совпадает с другим распространенным в научной литературе мнением. В книге обсуждаются обе точки зрения. Показано, что двуноздревые бесчелюстные (Diplorhina) и человек (человечество, вид *Homo sapiens*) представляют низший и высший уровни в направлении эволюции: бесчелюстные — челюстноротые.

Важные биологические проблемы обсуждаются в форме живого общения с читателями. Книга содержит много иллюстраций, в том числе сделанных автором.

SUMMARY

The book about the jawless vertebrates (Agnatha) introduces the readers into the wonderful and little known world of oldest vertebrate animals. Till now they have not been considered in detail in the popular scientific literature. However just they, the Paleozoic agnathans, played a particularly important role in evolution of vertebrates.

The jawless vertebrates appeared in the biosphere approximately 470 million years ago. They presented the basal morphological level from which the evolution began to form those vertebrates that surround us now and are known in fossil state: fishes, amphibians, reptiles, birds, mammals. The mammals comprise the man. For the first time we will see that the similar features are present in the morphology of the man and of ancient vertebrates (Diplorhina: Heterostraci).

In the book the external view of Paleozoic jawless vertebrates, their external and internal morphology, relationships, evolution, mode of life, environment and causes of extinction are considered. The comparative material includes some other vertebrates, mainly old and contemporary fishes. For the first time the imprints of the brain of Paleozoic Agnatha (Diplorhina: Heterostraci) are compared to the brain of contemporary man. It is shown that the morphology of olfactory part of the brain and, on indirect data, the scheme of ontogenetic development of hypophysis (internal secretion gland) are similar in heterostracans (agnathans) and man. The fundamental characters of morphological similarity between diplorhina (Agnathans having two separate nostrils) and gnathostomes (vertebrates having jaws) are interpreted as an evidence of the close affinity of these groups. This conclusion does not coincide with another opinion widely spread in the scientific literature. Both points of view are analysed in this book. It is shown that Diplorhina and man (humanity, species *Homo sapiens*) present the lower and the highest levels in direction of evolution: jawless vertebrates – Gnathostomes.

The important biological problems are discussed in the form of lively communication with readers. The book contains many illustrations including those which were made by the author.

Рецензии на книгу Л.И. Новицкой «Предшественники рыб, бесчелюстные — начало пути к человеку»

Рецензия М. Ф. Ивахненко

Эта книга представляет собой удивительное единение очень сложно сочетаемых тем — научной монографии, посвященной морфологии, систематике и филогении наиболее примитивных из известных нам древних позвоночных, бесчелюстных; живых, но строго обоснованных реконструкций жизни в морях начала палеозоя, в которых обитали и бесчелюстные; рассказа в форме «сказки» о приключениях Габри; и, наконец, поистине картинной галереи великолепных авторских иллюстраций.

Посвящена работа итогам многолетнего изучения автором древних бесчелюстных — агнат. Эта группа ископаемых животных обитала в мелководных морях палеозоя более 450 миллионов лет назад, и, несмотря на большой интерес, который она вызывает у ученых, почти неизвестна специалистам, даже интересующимся биологией. Важность этой группы (бесчелюстных) связана с тем, что она объединяет наиболее примитивных известных нам позвоночных, морфология которых соответствует исходной для остальных групп позвоночных — рыб, четвероногих, и, в конечном счете, человека, а также — для круглоротых. Разумеется, такая базальная группа как раз должна быть очень привлекательна, но следует отметить, что не только в популярной литературе, но и в учебниках биологии для старших школ и вузов агнатам уделено неоправданно мало места. И вот теперь этот досадный пробел явно заполнен прекрасной книгой, доступной школьнику и интересной ученому.

Основу книги составляет детальное описание морфологии агнат, преимущественно связанное со строением экзоскелета, включая его микростроение. Не так уж много, как бы хотелось, сохраняется от этих примитивных и древних организмов. Однако тщательное изучение деталей строения и их интерпретация, основанная на глубоком знании морфологии не только ископаемых, но и современных групп животных, позволя-

ет ученому многое сказать о строении важнейших внутренних структур. Как итог, реконструируется исходное строение и начальная эволюция ряда важнейших органов и систем органов у бесчелюстных (двуноздревых) – челюстноротых (рыб): обонятельного аппарата, головного мозга и нервной системы, дыхательного и ротового аппаратов. Реконструирована сейсмодатчик сенсорная система. Эта часть книги представляет собой результаты многолетних научных исследований автора, признанного в мире ученого в данной области.

Как вполне справедливо отмечает автор книги, древняя группа бесчелюстных демонстрирует преимущественно различные первичные «экспериментальные» поиски в ходе формирования оптимальной базовой конструкции позвоночного животного, принципиально «новой» для природы. Для любого читателя интересен важнейший вывод автора – наличие в эволюции агнат, видимо, первого в истории позвоночных кардинального разделения на две линии, одна из которых завершается маленькой современной группой круглоротых, а вторая ведет к челюстноротым, включающим млекопитающих и человека. Для ученого в этом разделе особый интерес представляет и сделанный автором оригинальный обзор современных направлений в филогенетике, преимуществ и недостатков различных методик.

Видимо, особо следует отметить авторские реконструкции жизненных форм агнат и обстановок их обитания. Анализ главных местонахождений, их литологии и сопутствующих групп фауны, как позвоночных, так и беспозвоночных, позволяет автору книги восстановить древние экотопы, проследить их изменения во времени, построить обоснованную картину жизни в древних водоемах. Это дает возможность рассмотреть одну из сложнейших проблем – обосновать вопрос о причинах вымирания бесчелюстных. Кроме того, эти разработки положены в основу удивительной, первой в палеонтологии, «сказки» «Жизнь и приключения маленького Габри, гетерострака». Слово «сказка» мною специально взято в кавычки, поскольку эта внешне и по стилю сказочная история основана на строгих научных реконструкциях и в действительности является прекрасной реализацией высказанного автором книги принципа «мысленного погружения в древние среды обитания». В результате «сухие» научные данные становятся живыми и легко понятными даже самому неподготовленному читателю. Из этого рассказа может получиться интересный и очень необычный мультфильм.

Таким образом, как совершенно справедливо отмечает автор, эта работа есть «...опыт создания научно-популярной книги нового типа...», и, надо сказать, на мой взгляд, блистательно удавшийся опыт.

Помимо всего, книга привлекает внимание к насущнейшим проблемам современности, к проблемам экологии, загрязнения среды, сохранения биоразнообразия, то есть к тем вопросам, от которых, без преувеличения,

зависит в конечном счете сохранение человека, как биологического вида.

Наконец, следует особо отметить необычные авторские иллюстрации в книге. Здесь, наряду со строго научными морфологическими изображениями и схемами, значительное место занимают прекрасные реконструкции внешнего вида древних животных, а так же глубоко философские картины серии «Читая книгу Бытия», принадлежащие кисти очень необычного и талантливого художника.

Хочется пожелать этой интересной и увлекательной книге скорейшего выхода в свет и как можно больше благодарных читателей.

Зав. лабораторией Палеогерпетологии
Палеонтологического института РАН,
доктор биологических наук
М.Ф. Ивахненко.

Рецензия И. С. Барскова

Это замечательно, когда за написание научно-популярной книги, обращенной к широким кругам общественности, берётся высококвалифицированный специалист-учёный. Именно таким ученым является автор книги – Лариса Илларионовна Новицкая – всемирно признанный специалист – палеонтолог. Автор исследует древнейших позвоночных животных – бесчелюстных, являющихся базовой группой ветви животного мира, включающей человека. Уверен, что 99,9% населения Земли ничего не знает об этих наших отдаленных предках, обитавших на планете более 400 миллионов лет назад, хотя именно с них начинается наша родословная. Поэтому мы не можем не выразить огромной благодарности автору, взявшемуся за написание книги об этом нашем первом предке. Автор с большой тщательностью рассматривает в отдельных главах книги общую морфологию, строение многих систем органов, образ жизни этих удивительных созданий Природы. Основным стержнем книги является отстаиваемая и доказываемая автором идея (разработанная ей самой) о том, что только определенная часть бесчелюстных – двуноздревые, смогла, вследствие своего строения, дать начало эволюции челюстноротых позвоночных, к которым относимся и все мы. Это объясняется анализом материала в разных главах книги.

Автор не ограничивается изложением строения бесчелюстных и исследованием морфологических преобразований в дальнейшей эволюции позвоночных. Кстати, эти сведения в очень малой степени присутствуют в

учебниках по биологии и палеонтологии для высшей школы, но они крайне полезны для студентов, обучающихся по этим специальностям. В книге затрагивается целый ряд общих проблем биологии, методологии науки, процесса научного поиска, методов и способов восстановления филогенезов, вплоть до самых современных методов молекулярной филогенетики. Рассматриваются и супер-общие проблемы: соотношение естественноисторического знания и религиозного мировоззрения, обсуждается целесообразность космических гипотетических переселений, как способа сохранения человека и человечества. Всё это может быть привлекательным для читателя книги.

Нужно сказать, что для понимания некоторых разделов книги (например, ее части, касающейся онтогенеза бесчелюстных) от читателя, возможно, потребуются определенные усилия, однако тренировки такого рода входят в задачи научно-популярной литературы.

Особое достоинство книги — иллюстрации. Их большая часть выполнена автором — прекрасным рисовальщиком и художником. Особенно интересны сделанные в стиле комикса рисунки к рассказу о приключениях гетерострака Габри, связанных с жизнью в древних морях Сибири.

Итог: Книга Ларисы Илларионовны Новицкой безусловно заполняет большой пробел в знаниях о ранних этапах эволюции позвоночных. Необходимо ее скорейшее опубликование и распространение в широкой читательской, в том числе, студенческой, аудитории.

Заведующий кафедрой палеонтологии МГУ им. М.В. Ломоносова,
доктор биологических наук, профессор,
Заслуженный деятель науки РФ
И.С. Барсков

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ: ПРИГЛАШЕНИЕ В ПАЛЕОЗОЙ И...	
НЕМНОГО О ЧЕЛОВЕКЕ	7
БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ. КРАТКАЯ СПРАВКА	12
СТРОЕНИЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ	27
СТРОЕНИЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ	29
НАРУЖНЫЙ СКЕЛЕТ (ЭКЗОСКЕЛЕТ)	32
Гетеростраки (Heterostraci)	32
Микростроение панциря гетеростраков	50
Сейсмочувствительная система или как ориентироваться в пространстве?	53
Телодонты (Thelodonti)	58
Фуркакаудиды (Furcacaudiformes)	64
Остеостраки (Osteostraci)	66
Галеаспиды (Galeaspida)	78
Заключение к главе «Наружный скелет (экзоскелет)»	84
ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ	87
ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ. МЯГКИЕ ОРГАНЫ	89
Головной мозг и черепно-мозговые (краниальные) нервы	97
Органы обоняния	109
Дыхательная система	111
Заключение к главе «Внутреннее строение бесчелюстных»	115
О ФИЛОГЕНЕТИКЕ. О РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ БЕСЧЕЛЮСТНЫМИ, КРУГЛОРОТЫМИ И ЧЕЛЮСТНО- РОТЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ	117
О ФИЛОГЕНЕТИКЕ	119
Направления исследований	120
ГДЕ ИСКАТЬ ПРЕДКОВ АКУЛ?.. ИЛИ О РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ БЕСЧЕЛЮСТНЫМИ, ЧЕЛЮСТНОРОТЫ- МИ И КРУГЛОРОТЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ	132
Остеостраки – сестринская группа для челюстноротых?	146
Двуноздревые бесчелюстные (Diplorhina) – ближайшие родственники челюстноротых позвоночных	153
Заключение к разделу «О родственных связях...»	163
ОБ ЭВОЛЮЦИИ	181
О ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ	186

«Непреодолимые» различия в дыхательной системе бесчелюстных и рыб или как сформировалась дыхательная система рыб	186
О РОТОВОМ АППАРАТЕ	192
Почему в эволюции позвоночных появились челюсти?	192
Как был устроен ротовой аппарат бесчелюстных?	194
Что представляет собой ротовой аппарат челюстноротых позвоночных (рыб?) Как он образовался?	204
О НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ. О ГОЛОВНОМ МОЗГЕ	211
Нервная система. О ее усложнениях в эволюции	212
О головном мозге	218
О мозге бесчелюстных и рыб	220
Что общего в строении мозга гетеростраков (бесчелюстные) и человека?	227
О ДВИЖЕНИИ. ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ (АДАПТАЦИЙ) К ДВИЖЕНИЮ	239
О СРЕДЕ ОБИТАНИЯ И ОБРАЗЕ ЖИЗНИ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ. ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ	262
Экологическая справка о бесчелюстных	263
Данные о группах, встречающихся вместе с бесчелюстными	265
Примеры местонахождений: на Таймыре и на северо-западе Сибирской платформы	269
О причинах вымирания бесчелюстных в благоприятных экологических условиях	273
Заключение к главе «Об эволюции»	276
ЖИЗНЬ И ПРИКЛЮЧЕНИЯ МАЛЕНЬКОГО ГАБРИ, ГЕТЕРОСТРАКА	279
ПРИЛОЖЕНИЕ. ЖИЗНЬ И ПРИКЛЮЧЕНИЯ МАЛЕНЬКОГО ГАБРИ, ГЕТЕРОСТРАКА.	281
ВМЕСТО ЭПИЛОГА ИЛИ ГЛАВНОЕ, О ЧЕМ РАССКАЗАЛИ ГЕТЕРОСТРАКИ	301
ВМЕСТО ЭПИЛОГА	303
О пути к человеку, по данным науки, и о днях творения в книге «Бытие»	303
Главное, что следует из строения бесчелюстных	310
Попробуем заглянуть в будущее	315
Благодарности	323
ЛИТЕРАТУРА	324
АННОТАЦИЯ	326
SUMMARY	327
Рецензии	328
Содержание	332
Contents	334

CONTENTS

INTRODUCTION: INVITATION IN PALAEOZOIC AND A LITTLE ABOUT THE MAN	7
JAWLESS VERTEBRATES (AGNATHANS). BRIEF REFERENCE	12
STRUCTURE OF AGNATHANS	27
STRUCTURE OF AGNATHANS	29
EXTERNAL SKELETON (EXOSKELETON)	32
Heterostracans (Heterostraci)	32
Microstructure of the shield of heterostracans	50
Seismosensory system or how to look about in the space?	53
Thelodonts (Thelodonti)	58
Furcacaudiforms (Furcacaudiformes)	64
Osteostracans (Osteostraci)	66
Galeaspids (Galeaspida)	78
Conclusions that follow from the chapter «External skeleton (exoskeleton)»	84
INTERNAL STRUCTURE OF JAWLESS VERTEBRATES	87
INTERNAL STRUCTURE. SOFT ORGANS	89
Brain and cranial nerves	97
Organs of smell	109
Respiratory system	111
Conclusions that follow from the chapter «Internal structure of agnathans»	115
ABOUT PHYLOGENY. ABOUT RELATIONSHIPS BETWEEN AGNATHANS, CYCLOSTOMES AND JAWED VERTEBRATES	117
ABOUT PHYLOGENY	119
Trends of investigations	120
WHERE TO SEARCH THE ANCESTORS OF SHARKS?.. OR ABOUT THE RELATIONSHIPS BETWEEN AGNATHANS, CYCLOSTOMES AND JAWED VERTEBRATES	132
Osteostracans – are they a sister-group for jawed vertebrates?	146
Agnathans having two nostrils (Diplorhina) – the nearest relatives of jawed vertebrates	153
Conclusions that follow from the chapter «About the relationships...»	163
ABOUT EVOLUTION	181
ABOUT EVOLUTION	183
ABOUT RESPIRATORY SYSTEM	186
«Insuperable» distinctions in respiratory system of agnathans and fishes or about origin of respiratory system of fishes	186

ABOUT ORAL APPARATUS	192
Reasons of appearance of jaws in evolution of vertebrates	192
Organization of oral apparatus of agnathans	194
What is the oral apparatus of jawed vertebrates (fishes)?	
Mechanism of its formation	204
ABOUT NERVOUS SYSTEM. ABOUT THE BRAIN	211
Nervous system: its complications in evolution	212
About the brain	218
About the brain of agnathans and fishes	220
What is similar in the structure of brain of heterostracans	
(jawless vertebrates) and of man?	227
ABOUT MOTION. EVOLUTION OF ADAPTATIONS TO THE MOTION	239
ABOUT HABITAT AND MODE OF LIFE OF JAWLESS VERTEBRATES.	
REASONS OF EXTINCTION	262
Ecological reference about agnathans	263
Data about the groups of animals which were found together with agnathans	265
Examples of localities: peninsula Taimyr and north west of Siberian platform	269
Reasons of extinction of agnathans in favorable ecological conditions	273
Conclusions that follow from to the chapter «About evolution»	276
LIFE AND ADVENTURES OF YOUNG GABRY, HETEROSTRACAN	279
LIFE AND ADVENTURES OF YOUNG GABRY. SUPPLEMENT	281
INSTEAD OF EPILOGUE OR THE MAIN WHAT HETEROSTRACANS	
TOLD ABOUT	301
INSTEAD OF EPILOGUE	303
About the way to man: scientific data and days of creation	
in the Bible: «Genesis»	303
The main conclusions following from the study of morphology	
of agnathans	310
Let's try to look into the future	315
Acknowledgements	323
REFERENCES	324
SUMMARY	327
REVIEWS	328
Contents	334

Научно-популярное издание

Лариса Илларионовна Новицкая

**ПРЕДШЕСТВЕННИКИ РЫБ,
БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ –
НАЧАЛО ПУТИ К ЧЕЛОВЕКУ**

Компьютерная верстка *Р.И. Недумов*

В оформлении обложки использованы картины
Л.И. Новицкой «Курейское море» (фрагмент), «Жизнь» (фрагмент)

ООО «Издательство ГЕОС»
119017, Москва, Пыжевский пер., 7. ГИН РАН, к. 332
Тел./факс: (495) 959-35-16, 8-926-222-30-91.
e-mail: geos-books@yandex.ru
www.geos-books.ru

ООО ИПК «Панорама»
Подписано к печати 24.04.2015.
Формат 70x100 1/16. Бумага мелованная, 115 г/м².
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 30,0.
Тираж 1000 экз.

Отпечатано в полном соответствии с представленным электронным оригинал-макетом в ОАО «Альянс «Югполиграфиздат», ООО ИПК «Панорама»
400001, г.Волгоград, ул. КИМ, 6

