

К вопросу о новой классификации позвоночных

А. Н. Рябинин

On the problem of a new classification of Vertebrates

By A. Riabinin

Современное деление позвоночных на круглоротых (*Cyclostomata*), рыб (*Pisces*), земноводных (*Amphibia*), пресмыкающихся (*Reptilia*) и млекопитающих (*Mammalia*), обычное и удовлетворительное при обзоре современного нам мира животных, является совершенно неудовлетворительным и вульгарным при первой же попытке распространения его на мир живых существ прошлых геологических эпох.

Исключительное богатство класса ископаемых рептилий, среди которых открываются все новые и новые отряды, составляющие звенья как с млекопитающими, так и с амфибиями; отсутствие резкой границы между рептилиями и птицами; разнообразие фауны так называемых «рыб»: открытие примитивных панцирных *Cyclostomata*, наконец открытие тесной связи *Amphibia* и *Pisces* в виде древнейших *Tetrapoda*, а именно верхнедевонских *Ichthyostegalia*, заставляет нас поставить вопрос, не пора ли подвергнуть пересмотру старую классификацию позвоночных и построить ее на более новых научных основаниях?

Тот же вопрос, очевидно весьма назревший, возбудил внимание и среди западно-европейских и американских ученых и был подвергнут пробному разрешению в вышедшей в 1934 г. в Швеции особой статье Г. Сев-Сёдерберга (G. Sæve-Söderbergh) «Some points of view concerning the evolution of the Vertebrates and the classification of this group».¹

Для русских читателей познакомиться с этой статьей нелишне и небезынтересно.

«Со времени Бленвилля (1816) и Меррема (1820) классификация позвоночных, — говорит Сев-Сёдерберг, — претерпела весьма мало изменений».²

Напомним, что во всех современных учебниках и курсах как по зоологии, так и по палеонтологии позвоночных, как-то: Гудрич (Goodrich, 1930), Вудвард (A. S. Woodward, 1932), Клаус-Грөббен-Кюн (Claus-Gröbбен-Kühn, 1932), Ромер (Romer, 1933), Кюкенталь-Крумбах (Kükenthal-Krumbach, 1927), фигурируют все те же классы круглоротых, рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.³ Лишь иногда *Cyclostomata* противопоставляются, как бесчелюстные (*Agnathi*), остальным классам, объединяемым в виде *Gnathostomata*; иногда 4 последних класса объединяются как *Tetrapoda* (Ромер, 1934), или рыбы и *Amphibia* выделяются, как *Anamnia*, в противоположность *Amniota*, обнимающим три последние класса; наконец *Reptilia* и *Aves* соединяются вместе как *Sauropsida*.

¹ Arkiv för zoologi utgivet av K. Svenska Vetenskapsakademien, Bd. 26-A, № 17, Stockholm, 1934.

² Werner, F. Allgemeine Einleitung in die Naturgeschichte der Amphibia. 1930.

³ Goodrich, E. S. Studies on the structure and development of Vertebrates. London, 1930. Woodward, A. S. Text-book of Palaeontology. Vol. I I, London, 1932. Claus, C., Gröbбен, K., Kühn, A. Lehrbuch der Zoologie. 1932. Romer, A. S. Vertebrate Palaeontology. Chicago, 1933. Kükenthal, W., Krumbach, T. Handbuch der Zoologie. 1927.)

Недавние исследования Кьера (Kjaer, 1924) и Стеншио (Stensjö, 1927—1932) показали, что группа *Ostracodermi*, включая сюда *Anaspida*, *Osteostraci*, *Heterostraci* и *Palaeospondyloidea*, является содержащей самых древних из ныне известных позвоночных, от которой может быть произошли и современные *Cyclostomata*.¹ На основании этих исследований *Cyclostomata* делятся ныне на два отдела: *Pteraspidomorphi* (*Heterostraci*, *Palaeospondyloidea*) и *Cephalaspidomorphi* (*Osteostraci*, *Anaspida*), причем современные *Myxinoidea* (миксины) принадлежат к отделу *Pteraspidomorphi*, а *Petromyzontia* (миноги) — к *Cephalaspidomorphi*. На основании исследований Стеншио при этом *Pteraspidomorphi* характеризуются вытянутой в виде ростра этмоидальной областью черепа и положением носовых отверстий на ventральной стороне головы, тогда как у подкласса *Cephalaspidomorphi*, наоборот, роstralная часть головы образована чрезвычайно сильно развитой верхней губой и происходит поэтому из висцеральной части черепа, причем носовые отверстия помещаются на dorsальной части головы, отодвигаясь далее назад от ее роstralной части.

Так как группа *Ostracodermi* или, как можно уже теперь ее называть, *Cyclostomata* резко отличается от остальных позвоночных особенностями своего строения, как то: непарными ноздрями, отсутствием челюстей, типом боковой системы слизевых каналов, — то классификацию позвоночных следует начать с противопоставления *Cyclostomata* всем остальным позвоночным или *Gnathostomata* в виде равноценной им ветви *Agnathi*.

Обращаясь к ветви *Gnathostomata*, следует отметить, что представители ее впервые появляются в верхнем силуре (даунтонский ярус) и в древнем девонском красном песчанике (Old Red Sandstone).

По своему анатомическому строению они могут быть разделены на три главных отдела. Первый из них представлен в девоне *Arthrodira* и *Antiarchi*.

В 1925 г. Стеншио удалось показать, что род *Macropetalichthys*, относящийся к *Arthrodira*, характеризуется тем же самым планом анатомического строения, как и современные *Elasmobranchii*.

Естественным выводом отсюда являлось заключение Стеншио, что и другие *Arthrodira* и *Antiarchi*, близкие к *Macropetalichthys*, относятся к примитивным *Elasmobranchii*. Несмотря на несогласные с этим выводом мнения Гросса (1931), Гейнца (1931, 1932) и Бройли (1933), Стеншио указывает (1934) на замечательное сходство строения *Arthrodira* и ныне живущих *Elasmobranchia*, особенно *Chimaeridae* (Химер).²

Это заключение еще более подтверждается существованием среди *Arthrodira* таких форм, как *Asterosteus* (*Gemuendina*), *Jagorina* и *Stensioella*, по общему своему типу напоминающих современных акул и скатов (*Elasmobranchii*).

Наконец и D. M. S. Watson в своей интересной статье «The Interpretation of Arthrodires»³ приходит к заключению, что *Arthrodira* были несомненно *Gnathostomata*, обладали общим строением жаберного аппарата, сходным с *Teleostomi*, и зубным аппаратом такого же типа, как у *Elasmobranchii*. Постепенно зубы эти сливались в костные пластинки, разрушавшиеся путем истирания у взрослых особей.

Второй отдел *Gnathostomata* представлен в девоне кистеперыми (*Crossopterygia*), двоякодышащими (*Dipnoi*) и примитивными *Tetrapoda*.

На близость между этими группами указывалось и ранее такими авторами, как Долло (Dollo, 1896)⁴ и Ватсон (Watson, 1926)⁵ путем изучения гомологий между кожными костями черепной крышки. Наконец в результате счастливого открытия в девоне древнейших из доньше

¹ Kjaer, J. The Downtonian Fauna of Norway. Kristiania, 1924 Videnskaps. Selsk. Skrifter, № 6. Stensjö, E. The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitzbergen Cephalaspidae. Oslo. N. wid. Akad., № 12, 1927., Stensjö, E. The Cephalaspids of Great Britain. London, 1932.

² Gross, W. *Asterolepis ornata* Eichw. und das Antiarchi-Problem. Palaeontographica, Bd. 15, 1931, Heinz, A. Untersuchungen über den Bau der Arthrodira. Acta Zool. Bd. 12, 1931. Heinz, A. The structure of Dinichtys. Bashford Dean Memorial Volume, New York, 1932. Broili, F. Weitere Fischreste aus den Hunszückschiefern. Bayer. Ak. Wiss. Jahrgang, 1933. Stensjö, E. Notes on the head of certain Arthrodires. 1934.

³ Proceedings Zool. Soc. London, 1934.

⁴ Dollo, B. Sur la phylogénie de Dypneustes. Bull. Soc. Belg. Géol., vol. 9, 1896.

⁵ Watson, D. M. S. The evolution and origine of Amphibia. London Royal Soc., Phil. Trans., Ser. B, vol. 214, 1926.

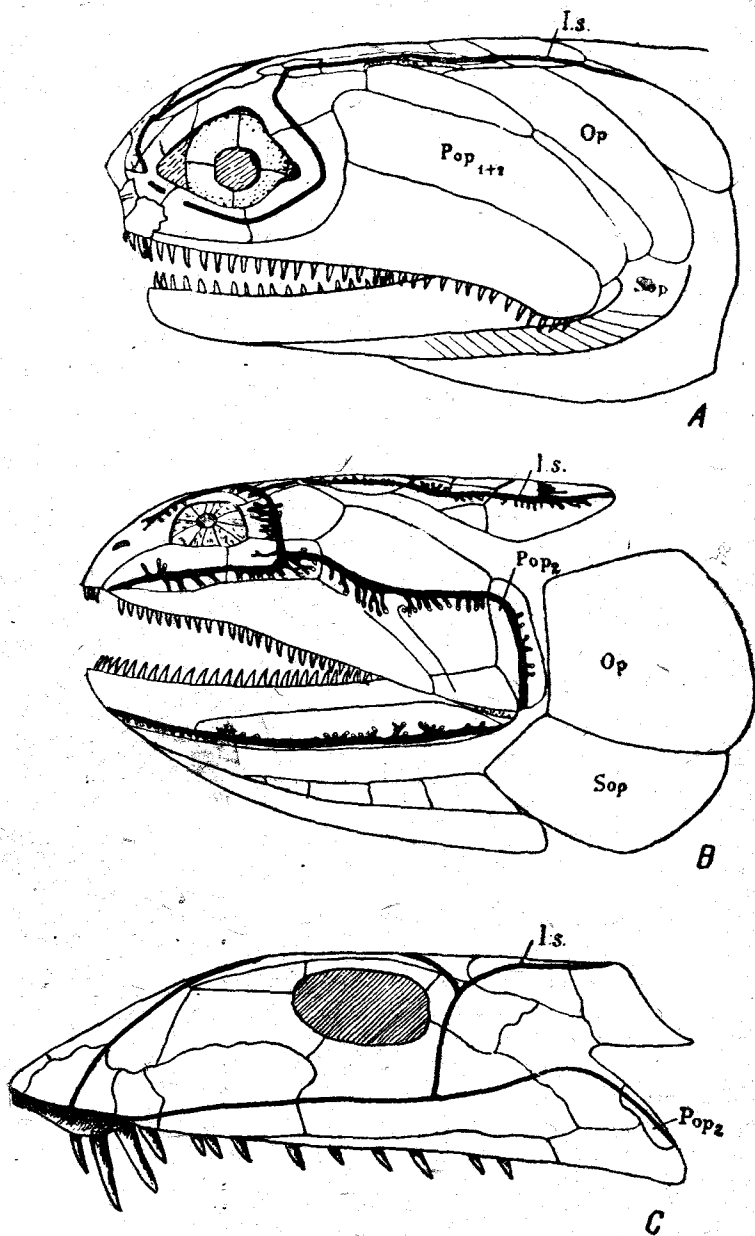


Рис. 1. Схематическое изображение слизевых каналов на черепях некоторых рыб и первичных амфибий.

A — *Cheirolepis trailli* A g. (*Actinopterygii*), по Ватсону, 1925. B — *Osteolepis marcolepidotus* A g. (*Grossopterygii*), по Сев-Седербергу, 1933. C — *Ichthyostegia* (*Ichthyostegalia*), по Сев-Седербергу, 1932.

l. s. — слизевой канал; Op — крышечка; Sop — подкрышечка; Pop₁₊₂ — предкрышечка, гомологичная полной предкрышечке у *Amia*; Pop₂ — предкрышечка, гомологичная вентральной половине предкрышечки у *Amia*.

Обращает внимание сходство в расположении слизевых каналов, проходящих через предкрышечку у *Grossopterygii* и *Ichthyostegalia* и различие их расположения у *Actinopterygii* (через крышечку не проходят) и у *Grossopterygii*.

известных *Tetrapoda* Г. Сев-Сёдербергу (1932, 1933) ¹ удалось произвести детальное сравнение костей кожной черепной крышки у кистеперых, двоякодышащих и *Tetrapoda*. На первый взгляд схема строения кожных костей черепной крышки кистеперых, примитивных *Tetrapoda* и двоякодышащих является весьма различной.

Однако, если сравнить схему строения черепа кистеперых со схемой строения черепа *Ichthyostegalia* (примитивных *Tetrapoda*) и на основании этого сравнения попытаться построить схему строения черепа их общего предка, то можно убедиться, что эта последняя схема является поразительно сходной со строением черепа примитивных *Dipnoi*. Более того, черты схемы черепа *Ichthyostegalia*, нормально не встречающиеся у кистеперых, но предположенные у общего предка обеих групп, в исключительных случаях наблюдаются у группы кистеперых. Таково появление поперечного шва между двумя парами теменных костей (parietalia).

По мнению Сев-Сёдерберга, можно насчитать следующие семь пунктов сходства строения черепа у *Tetrapoda*, кистеперых и двоякодышащих.

1. Скуловой слизевой канал продолжается на предкрышечную кость (praepresculum).
2. Кожные кости дорзальной стороны черепа всех трех групп легко сравнимы меж собою и представляют много общих черт.

3. Кожные кости щеки чрезвычайно сходны меж собой у примитивных *Tetrapoda* и кистеперых, настолько редуцируясь у *Dipnoi*, что исключают всякую возможность сравнений с ними.

4. Кожные кости нижней челюсти, наоборот, все хорошо сравнимы у всех трех групп.

5. Важнейшим пунктом является существование внутренних поздрей, давно уже известных у *Dipnoi* и *Tetrapoda* и недавно описанных у кистеперых для *Dictyonosteus* (Стеншио, 1922) и *Osteolepis* (Ватсон, 1926) ².

6. Одинаковость структуры склеротикального кольца — пункт меньшего значения, но отличающийся замечательным постоянством. Так, по Эдингер (Edinger, 1928, 1929), склеротикальное кольцо у *Elasmobranchii* состоит из относительно небольшого числа пластинок (обычно четырех) и у *Actinopterygii* (двух или четырех), тогда как у *Tetrapoda* и кистеперых оно состоит у стегоцефалов обычно из 20—32, и у *Crossopterygii* из 11—28.

7. Хотя в наших познаниях о филогенетическом развитии парных конечностей *Tetrapoda* все еще существует незаполненный пробел, нельзя не обратить внимания на то обстоятельство, что плавники кистеперых и двоякодышащих рыб имеют в высшей степени важные и характерные черты сходства с конечностями четвероногих.

Наиболее важной чертой этого сходства является развитие удлиненного центрального осевого скелета, состоящего из продольных элементов, ветвящихся на множество дистальных частей.

В этом состоит их резкое различие с *Actinopterygia*, по крайней мере.

Это различие может быть выражено следующим сравнением: если у *Actinopterygia* плавник построен по тому же плану, как веер, у двоякодышащих и кистеперых он сходен в грубых чертах с пером.

Парные же конечности *Tetrapoda* представляют очевидно редуцированный тип, построенный по тому же самому основному плану, что и плавники двоякодышащих и кистеперых.

На основании всех этих и других аргументов Сев-Сёдерберг образовал новую систематическую группу *Choanata*, включающую в себя *Dipnoi*, *Crossopterygii* и *Tetrapoda*. Наблюдения Винтреберта (Wintrebert, 1910, 1922), а также Гольмгрена (Holmgren, 1934) показывают, что хвостатые амфибии (*Urodela*) происходят от типа, сходного с *Dipnoi*; ³ в то же время исследования Сев-Сёдерберга приводят его к заключению, что *Amyra* (собственно лягушки) происходят от предков, сходных с *Crossopterygii*. Этими наблюдениями намечаются естественно две линии эволюции, по которым разделяются *Choanata*: 1) линия, ведущая от *Dipnoi* к *Urodela* и 2) линия,

¹ Säve-Söderbergh, G. Preliminary note on Devonian Stegocephalians from East Greenland. Medd. om Gronland, Bd. 98, № 7, 1932. Säve-Söderbergh, G. The dermal bones in *Osteolepis macrolepidotus* A. g. Upsala, R. Soc. Scient. Ups., Nova Acta, Ser. IV, vol. 9, № 1, 1933.

² Stensiö, E. Notes on certain Crossopterygians. Zool. Soc. Proc., London, 1922. Watson, D. M. S., 1. c.

³ Wintrebert P. L'origine des Urodèles. Paris. Soc. de Biol., C. R., 69, 1910. Wintrebert P. La voûte palatine de Lysorophus. Paris, Soc. de Biol., C. R. et Mémoires, Tome II, Année 1922. Holmgren N. On the origin of the tetrapod limb. Acta Zool., Bd. 14, 1934.

ведущая от *Crossopterygia* к большой группе, для которой Сев-Сёдерберг предлагает название *Eutetrapoda*, разделяющейся на *Batrachomorpha* и *Reptiliomorpha*. В пределах *Batrachomorpha* им естественно намечаются группы *Ichthyostegalia*, *Labyrinthodontia*, *Phyllospondyli* и (?) *Anura*.

Следует упомянуть здесь, что принятое доселе деление *Amphibia* на *Embolomeri*, *Rhachitomi* и *Stereospondyli*, предложенное Ватсоном (1919, 1926),¹ на основании изучения эволюции их позвоночника, кажется Сев-Сёдербергу в настоящее время после открытия девонских *Ichthyostegalia* мало обоснованным и подлежащим пересмотру.

Пересмотр этот ведется Сев-Сёдербергом по линии сравнения строения костей черепной крышки древнейших, т. е. девонских *Tetrapoda* (*Ichthyostegalia*) с каменноугольными *Embolomeri* Ватсона, к которым относятся 2 сверхсемейства: *Loxommoideae* и *Anthracosauroidae*.

Из сравнения оказывается, что *Loxommoideae*, подобно тому, как и пермские и триасовые *Rhachitomi* и *Stereospondyli*, а также *Phyllospondyli*, весьма легко сравнимы со схемой строения кожных костей черепной крышки *Ichthyostegalia*, тогда как *Anthracosauroidae* сравнимы только с той схемой строения кожных костей черепа, которая принята для общего предка *Crossopterygia* и *Tetrapoda*. Из этого следует, что они представляют совершенно иную линию развития, чем *Ichthyostegidae* и настоящие *Labyrinthodontia* (*Loxommoideae* и *Rhachitomi* — *Stereospondyli*) и что поэтому они образуют еще более обширную систематическую группу, чем сверхсемейство. Эту группу Сев-Сёдерберг называет *Anthracosauria*.

Сравнение строения черепа *Anthracosauria* со строением черепа примитивной рептилии *Diadectes* (из *Anapsida*) показывает, что *Diadectes* относится к той же самой линии развития, что и *Anthracosauria*.

Таким образом, если «*Reptilia*» являются группой монофилетической, то они должны, по видимому, принадлежать к антракозавроидной линии развития; если же они полифилетичны, то, по крайней мере, те группы, которые близки к *Diadectidae* (а это, вероятно, большинство *Reptilia*), принадлежат к той же линии. То же относится и к *Aves* и *Mammalia*, представляющим только отпрыски общего ствола рептилий, а значит принадлежащим также к антракозавроидной линии эволюции *Tetrapoda*.

Третий тип девонских *Gnathostomata* представлен *Actinopterygii*. Эта группа является по видимому естественной, и все различные ветви ее происходят от типа, сходного с некоторыми примитивными *Palaeoniscidae*. Этот тип не легко сравним, однако, с *Choanata*; тем не менее различные факты указывают, что оба эти типа (*Choanata* и *Actinopterygii*) более близки меж собой, чем с *Elasmobranchii*.

К сожалению, в наших современных познаниях наблюдается полнейший пробел касательно филогенетических соотношений между высшими ганоидами и *Teleostei*. Поэтому филогения *Actinopterygii* представляет одну из самых важных задач, которая все еще стоит пред быстро идущей вперед наукою зоологии и палеозоологии позвоночных.

Сводя свои рассуждения в одну стройную таблицу, Сев-Сёдерберг дает следующую новую классификацию черепных позвоночных:

Vertebrata craniata

Ветвь *Agnathi* (*Cyclostomata*)

Ветвь *Gnathostomata*

I. *Elasmobranchii*

1. *Acanthodi*
2. *Placodermi*
3. *Holocephala*
4. *Selachii*

¹ Watson, D. M. S. The Structure, evolution and origin of the Amphibia. London. Royal Soc. Phil. Trans., ser. B, vol. 209, 1919, and vol. 214, 1926.

- A. 1. *Dipnoi*
- 2. *Urodela*
- B. 1. *Crossopterygii*
- 2. *Eutetrapoda*
 - a. *Batrachomorpha*
 - Ichthyostegalia*
 - Labyrinthodontia*
 - Phyllospondyli*
 - ? *Anura*
 - b. *Reptiliomorpha*
 - Anthracosauria*
 - «*Reptilia*»
 - Aves*
 - Mammalia*

III. Actinopterygii

Попробуем теперь рассмотреть поближе вышеприведенную систему классификации Сев-Сёдерберга и сравнить ее со старой классификацией позвоночных.

Вспомним, что *Gnathostomata* обнимали 5 классов: *Pisces*, *Amphibia*, *Reptilia*, *Aves* и *Mammalia*.

Прежде всего резко бросается в глаза, что из нее совершенно исчезло название *Pisces*, и класс «рыб» оказался раздробленным между всеми тремя группами *Gnathostomata*, войдя частью даже в ветвь *Agnathi*.

При этом выяснилось, что этот сборный класс обнимал столь различные ветви развития, как *Elastobranchii* и *Actinopterygii* и частью *Dipnoi* и *Crossopterygii*, ныне вошедшие в *Choanata*.

Название *Amphibia* (земноводные) исчезло точно так же, раздробившись на различные части *Choanata*, как то: *Urodela*, *Batrachomorpha* и *Anthracosauria*, входящие уже в *Reptiliomorpha*.

Наконец *Reptilia* являются здесь не в качестве однородного класса, а представляют, вероятно, различные группы того же самого систематического значения, как *Anthracosauria*, *Aves* и *Mammalia*, и много еще потребуется трудов и усилий, чтобы ясно различить и разграничить все эти группы. Остаются в неприкосновенности группы *Aves* и *Mammalia*.

Однако и они являются в классификации Сев-Сёдерберга лишь малыми частями обширного отдела *Reptiliomorpha* — гадоподобных, чем явно уничтожается существовавшая доньше несомненная традиционность всей прежней классификации позвоночных.

Итак Сев-Сёдерберг предлагает новую естественную классификацию позвоночных, основанную на линиях развития их отдельных групп.

Каковы бы ни были недостатки этой классификации, а они конечно имеются,¹ она является собой один из примеров пути, по которому следует направлять наши дальнейшие усилия в области изучения палеонтологии и зоологии позвоночных.

Надо надеяться, что они окажутся весьма плодотворными не только за границей, но и у нас.

Summary

The progress of the study in the department of vertebrate palaeontology made the problem of a new classification of the vertebrate group quite up to date. Taking this into consideration the writer gives an account of the views of the Swedish scientist G. Säve-Söderbergh, which are expressed in his article «Some points of view concerning the evolution of the Vertebrates and the classification of this group», Arkiv för zoologi utgivet av K. Svenska Vetenskapsakademien, Bd. 26, Stockholm, 1934 — and in the table appended to it (see the Russian text). Whatever may be the inadequateness of the classification proposed by G. Säve-Söderbergh, it may give use, in the opinion of the author, to a fruitful discussion of the problem, it also points out its insufficiently studied regions and thus contributes to the solution of this problem.

¹ Например, слабая доказанность линии развития *Dipnoi*—*Urodela*.