

УДК: 576.12.597.0/5

ЗАКОНОМЕРНОСТИ И МЕХАНИЗМЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ДЕРМАЛЬНЫХ ПОКРОВОВ У БЕСЧЕЛЮСТНЫХ И РЫБ

© 2012 г. Э. И. Воробьева

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

e-mail: admin@sevin.ru

Поступила в редакцию 06.06.2011 г.

Принята к печати 20.06.2011 г.

Согласно мнению ведущих российских эволюционных морфологов (А.Н. Северцов, А.В. Румянцев, И.И. Шмальгаузен), кожный покров позвоночных и его дериваты представляют автономную систему, обладающую определенной самоорганизацией и собственными механизмами и закономерностями развития, слабо зависимыми от действия абиотических и биотических факторов. Эволюция тканей в составе дермальных покровов происходила параллельно и мозаично и не связана жестко с филогенией. Признается классификация стадий гистогенеза по Румянцеву: от исходной дентиновой к космоидной, ганоидной и костной. В перестройках гистогенезов дермальных покровов ведущее место отводится внутренним факторам развития (таким как экспрессии генных регуляций, тканевые взаимодействия, связь с сенсорной системой, гормональные воздействия). Имеющиеся факты в палеонтологии и эмбриологии свидетельствуют о стабильности анцестральных механизмов гистогенеза и их переносе от нижестоящих уровней структурной организации к вышестоящим.

Ключевые слова: дермальный покров, морфогенез, эволюция, автономная система.

ВВЕДЕНИЕ

Дермальный скелет бесчелюстных и рыб представляет производное кожного покрова. Дериватами кожного покрова позвоночных признаны также железы, чешуя бесчелюстных, рыб и пресмыкающихся, перья, волосы, зубы (рис. 1). Все они имеют единое происхождение, связанное с эпидермальными сгущениями, закладками плакод на границе эпителия и мезенхимы и их взаимодействиями. В формировании этих дериватов проявляются как процессы дивергенции, так и параллелизмы. Механизмы этих процессов трудно интерпретировать исключительно с позиций теории естественного отбора и адаптаций.

Ведущие российские эволюционисты-морфологи (А.Н. Северцов, А.В. Румянцев, И.И. Шмальгаузен) пришли к заключению, что кожные покровы и их дериваты представляют автономную систему, обладающую определенной самоорганизацией и собственными механизмами и закономерностями развития.

Северцов (1939) усматривал автономность гистогенезов производных кожного покрова в их определенной специфике, постоянстве и устойчивости. Румянцев (1958) признавал автономность за хрящевой тканью как системой низшего порядка. Самодифференцировка тканей признается им на клеточном уровне внутри тканей, а автономность тканей внутри органов, что согласуется с позициями *evo-devo* в определении Б. Холла (Hall, 1999).

Шмальгаузен (1942) видел автономность тканевого уровня кожного покрова в их относительной лабильности, которая обеспечивалась преимущественно по пути архаллакисов и редкости рекапитуляций. Румянцев признавал главным источником тканевых диверсификаций анаболию, а Северцов — все стадии онтогенеза, хотя и отдавал предпочтение архаллакисам. В последние годы в качестве одного из механизмов тканевых перестроек признаются гетерохронии развития, которые обеспечивают параллелизмы и мозаичность в разных филетических линиях (Gould, 1977; Воробьева, 1992).

Морфология дермального скелета и его разнообразие

В состав дермального скелета первичноводных позвоночных входят: туловищно-головные панцири у основных групп бесчелюстных (Heterostraci, Ostracodermi, Anaspida) и панцирных рыб (Placodermi: Arthrodira, Antiarchi); дермальные покровы черепа, плечевого пояса у основных групп челюстноротых [Chondrichthyes, Acanthodii, Palaeoniscii, Dipnoi, Crossopterygii (Rhipidistia, Coelacanthida), Actinopterygii]; их чешуйный покров, лепидотрихии, зубы (рис. 2).

Среди бесчелюстных туловищно-головной панцирь отсутствует у *Thelodontia* и у *Cyclostomata*, у последних отсутствует также чешуйный покров.

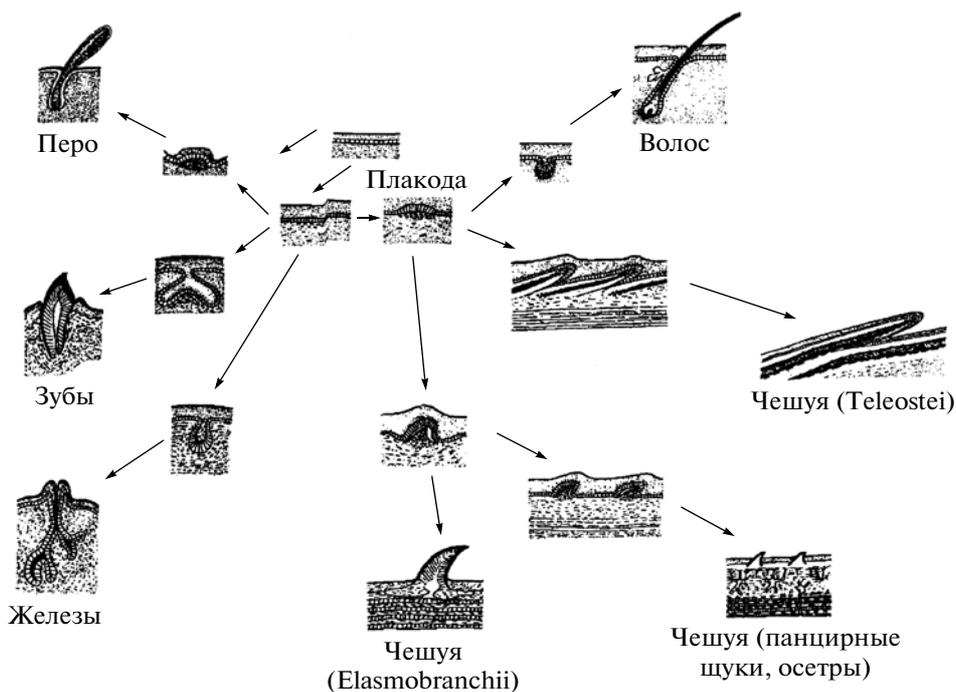
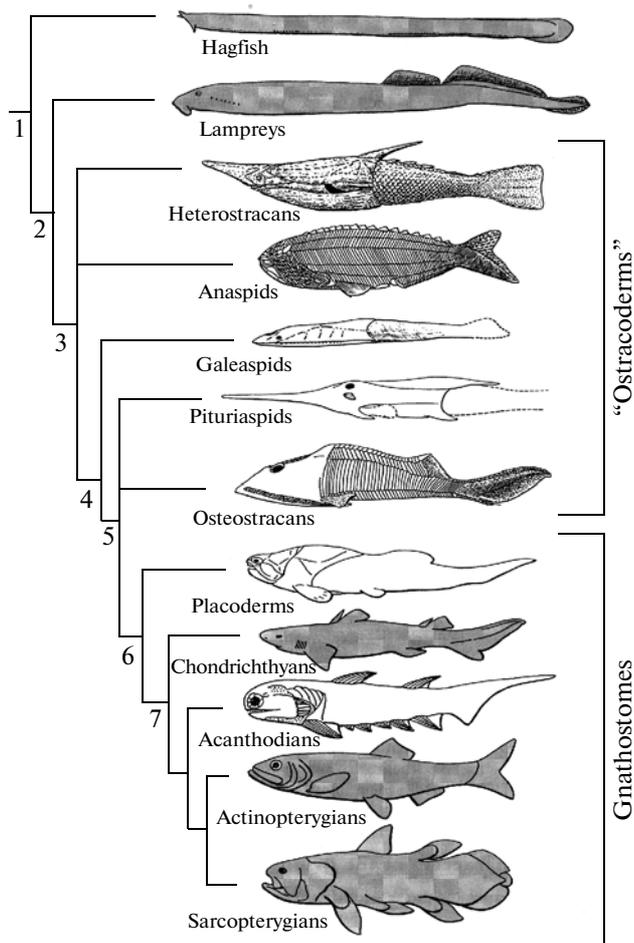


Рис. 1. Дериваты кожных покровов позвоночных: чешуи рыб и пресмыкающихся, перья птиц, железы и волосы млекопитающих. Показано их единое происхождение на границе эпидермиса и мезодермы и параллелизм в развитии по схеме М. Вейк (Wake, 1979).



Этот покров может отсутствовать полностью, либо частично и у ряда Actinopterygii (Дгебуадзе, Чернова, 2009).

Разнообразие морфологических элементов дермального скелета сочетается с исходным разнообразием их тканевого состава, в котором помимо традиционных понятий (кость, хрящ, дентин, аспидин) присутствуют еще множество переходных тканей.

При оценке морфологического разнообразия элементов дермального скелета и его структурного состава важно учитывать, что экзоскелет представляет многофункциональную систему, участвуя, в частности, в осуществлении таких функций, как опорная, защитная, локомоторная, гидростатическая, сенсорная, рецепторная, хемокommунитативная. Однако оценить реальное влияние этих функций на формирование отдельных компонентов дермального скелета подчас трудно, особенно, когда речь идет об ископаемых представителях ихтиофауны. Палеонтологи, при обсуждении образа жизни и пловучести бесчелюстных и рыб, обращают, в первую очередь, внимание на общую конфигурацию их тела, форму и детали стро-

Рис. 2. Основные группы и представители ископаемых (белый цвет) и современных бесчелюстных и рыб, изображенные в кладиственной схеме Ф. Жанвье, основанной на анализе многих признаков эндо- и экзоскелета (Janvier, 2001).

ения туловищно-головного панциря и черепа, а также на форму хвостового плавника, расположение и форму парных и непарных плавников, состав поверхностного слоя дермальных покровов (например, дентиноподобная ткань или кость) и массивность покровов.

Признавая теорию филэмбриогенеза Северцова, как метод изучения тканевой эволюции, Румянцев (1958) пришел к выводу, что этот метод ограничен и действует исключительно в пределах одного типа. Когда же речь идет о разных типах многоклеточных, более плодотворным оказывается сравнительно-гистологический метод А.А. Заварзина (1953), основанный на принципе параллелизма гистоструктур среди разных типов. Позже было установлено, что тканевые параллелизмы широко распространены в дериватах кожного покрова разных групп позвоночных (Wake, 1979; Воробьева, 1980; Чернова, 2005) (рис. 1).

Румянцев пришел к заключению, что развитие покровного дентина и дентиноподобных тканей у всех позвоночных происходит на базе одних и тех же механизмов. Так, дентиноподобные ткани развиваются в разных ветвях низших рыб и бесчелюстных исключительно в эпителиально-мезенхимных взаимодействиях, в то время как у высших позвоночных только в связи с покровным эпителием. Румянцев предложил классификацию стадий гистогенеза дермальных покровов. Первая из них — дентиновая стадия, к которой можно отнести плакоидные чешуи телодонтов и туловищно-головной панцирь гетеростраков. Эта стадия характеризовалась присутствием в экзоскелете разных групп телодонтов (рис. 3) различных дентиноподобных тканей; например, ортодентин у телодонтиформных (*a*), мезодентиноподобная ткань у катопориформных (*b*) телодонтов и дуродентин, тонким слоем покрывающий крону чешуи телодонтов логанелииформ (*в*). Основание чешуи образовано во всех случаях аспидином — бесклеточной костной тканью.

Помимо разнообразия дентиноподобных тканей, телодонты обнаруживают широкое разнообразие внешней формы чешуй: от модификаций ромбоидно-зубчатой к сложным конфигурациям (рис. 4).

Разновидности дентиноподобных тканей прослеживаются практически у всех древнейших представителей бесчелюстных и рыб в поверхностном слое панциря либо чешуи. Так, панцирь гетеростраков покрыт снаружи скульптурой из дуродентина и ортодентина, а в желобках между элементами орнамента, как в среднем (губчатом), так и в базальном слоях расположен аспидин (рис. 5, *a*) (Новицкая, 2004). Дермальный покров у анаспид образован исключительно аспидином. В экзоскелете остеостраков (рис. 5, *b*) присутствовал мезодентин и костная ткань (Афанасьева, 2004). Редукция эк-

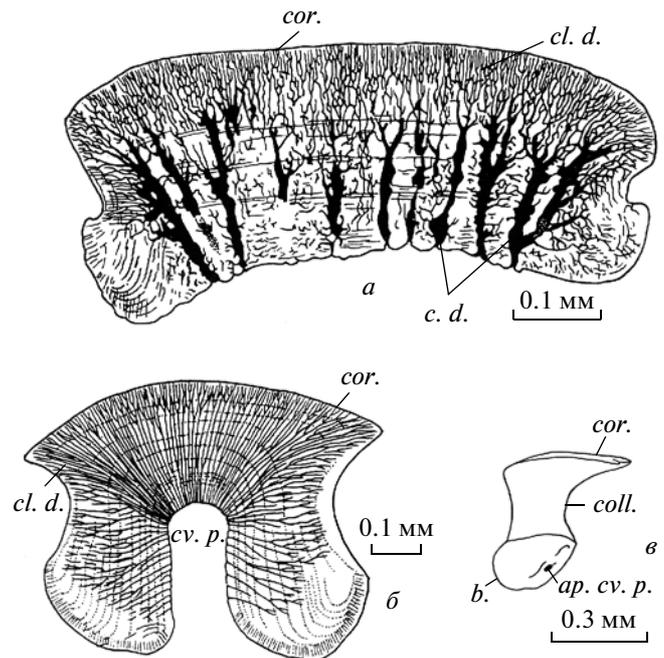


Рис. 3. Микростроение (*a*, *b*) и общий вид (*в*) чешуи телодонтов: *a* — вертикальный срез туловищной чешуи *Katorogodus timanicus*, силур Северного Тимана (Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004); *b* — *Thelodus parvidens*, срез туловищной чешуи (Gross, 1967); *в* — *Thelodus calvus*, чешуя, вид сбоку, силур Северной Земли (из Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). Обозначения: *ap. cv. p.* — пульпарное отверстие, *c. d.* — дентиновый канал, *cl. d.* — дентиновый каналец, *coll.* — шейка, *cor.* — крона, *cv. p.* — пульпарная полость.

зоскелета у них происходила путем утраты поверхностного мезодентинового слоя и, отчасти, среднего костного. Последнее соответствует следующей стадии гистогенеза, по Румянцеву, когда происходит включение остеоцитов в твердую ткань с образованием грубоволокнистой костной ткани. К этой же стадии можно отнести и экзоскелет акантодов. Среди плакодерм выделяются две группы: древние артродиры, имеющие в поверхностном слое семидентин, который постепенно редуцируется у более поздних форм (рис. 6), что сопровождается, как и у остеостраков, включением кровеносных сосудов в грубоволокнистую костную ткань. Вторая группа — антиархи, у которых экзоскелет содержит три костных слоя. В дермальном скелете древнейших дипной и кроссоптеригий (рис. 7) различаются три слоя: поверхностный ортодентиновый (иногда космоиновый) (рис. 7, *a*), средний и базальный костные. В дальнейшей эволюции в этих группах имеет место утрата космоинового паркета, вместо которого могут присутствовать изолированные кожные зубы и их предшествующие генерации (рис. 7, *b*), замурованные в губчатом костном слое (некоторые поро-

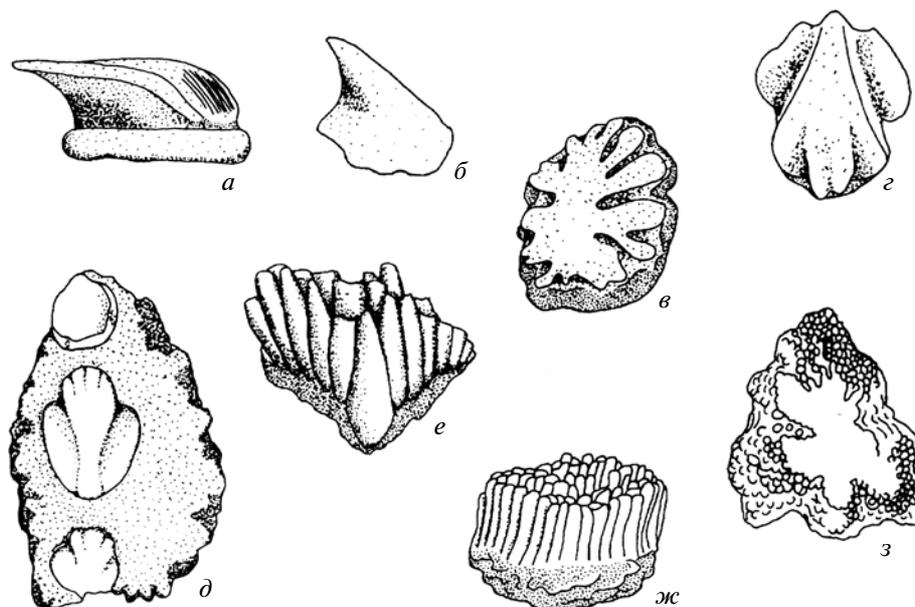


Рис. 4. Разнообразие внешней формы чешуй телодонтов (а–з) из формации Онтарио, Колорадо (по Sanson et al., 2001).

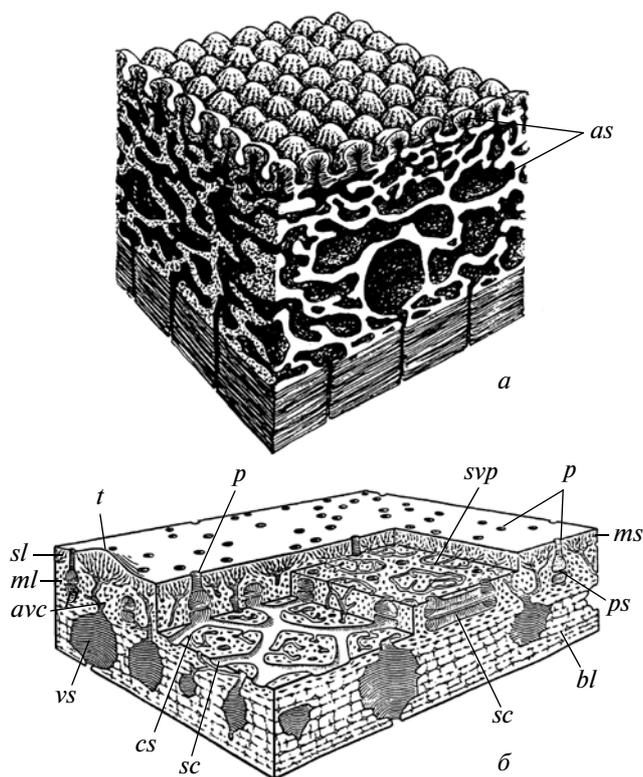


Рис. 5. Микроструктура панцирей гетеростраков (а) и остеоостраков (б); (а – из Новицкая, 2004, б – по Denison, 1947). Обозначения: *as* – аспидиновый слой, *avc* – восходящие сосудистые каналы, *bl* – базальный (костный) слой, *cs* – соединение сенсорной и сосудистой систем, *ml* – средний слой, *ms* – мезодентин, *p* – пора сенсорных каналов на поверхности панциря, *ps* – поровое поле, перфорированная септа, *sc* – сенсорный канал, *sl* – поверхностный слой, *svp* – субэпидермальное сосудистое сплетение, *t* – бугорок на поверхности щита, *vs* – полость сосудистого синуса.

лепиформные и лампротолепиформные кистеперые). Аналогичные генерации в экзоскелете прослеживаются и среди бесчелюстных, например, у артродир и гетеростраков (Новицкая, 1965). Вместе с тем, в других группах кистеперых происходила полная редукция дентина и эмали. В частности, у *Holoptychius* среди поролепиформных и у эустеоптерид (рис. 7, в) среди остеолепиформных кистеперых, а также у пандерихтиид и ризодонтид. Эти процессы протекали сравнительно быстро в течение девона, сопровождаясь часто трансформацией ромбической чешуи в округлую (*Holoptychidae*, *Rhizodontidae*) (рис. 7, г, д). Однако ромбическая форма чешуи могла сохраняться и при полном отсутствии дентиновых образований (*Panderichthyida* среди кистеперых, *Placodermi* среди бесчелюстных). У двоякодышащих филетические преобразования чешуи происходили сходным образом параллельно с остеолепиформными кистеперыми (Ørvg, 1957). В то же время ромбическая чешуя, покрытая паркетом космина, прослеживается у кистеперых до карбона-перми (*Megalichthys*, *Ectosteorhachis*), а у *Lepisosteiformes* (*Holoosteii*), где она покрыта ганоином, – вплоть до современности (Grande, 2010). Таким образом, можно утверждать что: 1) трансформации дермального покрова – форма, толщина и микростроение чешуй у бесчелюстных и рыб – трудно связать с их филогенией; 2) намечаются общие тенденции в эволюционных трансформациях экзоскелета: переход ромбической чешуи в округлую (рис. 7, г, д), редукция дентиноподобных тканей в поверхностном слое; 3) эти процессы протекали параллельно и мозаично (разными темпами) в разных филогенетических ветвях и у разных их представителей: раз-

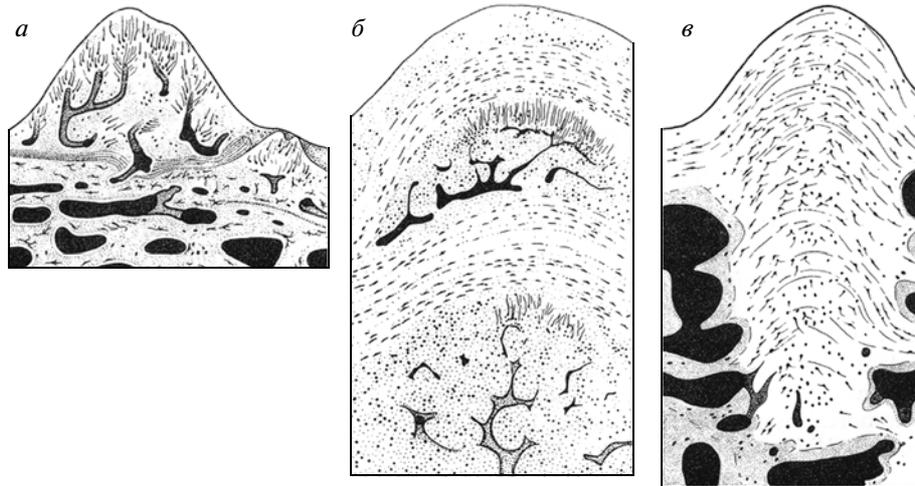


Рис. 6. Последовательная редукция семидентина (а–в) у артродир (из Örvig, 1957).

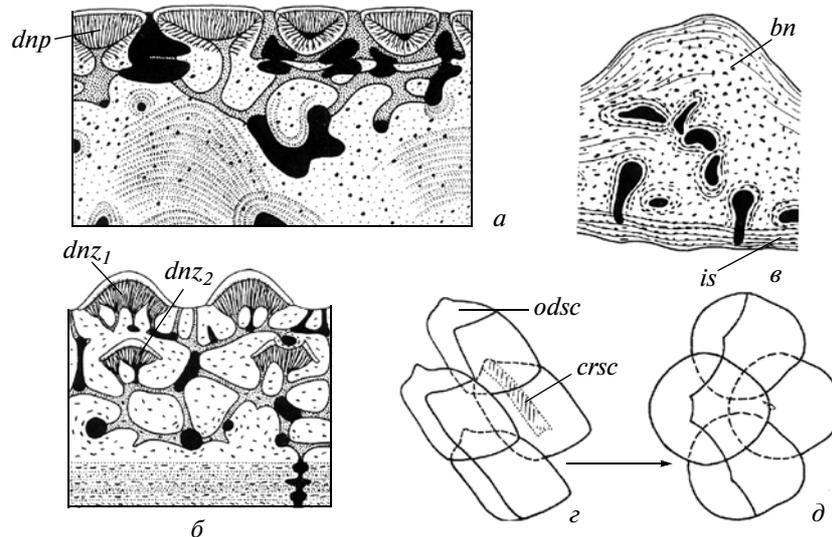


Рис. 7. Последовательная редукция космина в чешуе кистеперых рыб: а – косминовый паркет у остеоплеpid и поролепид; б – дентиновые бугорки (dnz_1) на поверхности костей и чешуй у голоптихийных кистеперых с замурованными генерациями кожных зубов (dnz_2); в – полное отсутствие космина в покровах эустеноптерид, голоптихийд, пандерихтиид, ризодонтид (bn – костная ткань); г, д – трансформации ромбической чешуи в округлую (а, б – по Örvig, 1957; в – из Воробьева, 1992). Обозначения: $crsc$ – гребень на внутренней стороне чешуи, dnp – дентиновый (косминовый) паркет, is – изопедин, $odsc$ – площадка перекрытия чешуи.

личия могут проследиваться на родовом и видовом уровнях; 4) присутствие дентиноподобных тканей в виде изолированных зубов можно рассматривать как анцестральное состояние. Это состояние характеризовалось, по-видимому, исходным разнообразием тканевого состава, которое послужило основой для формирования структурных состояний у филогенетически более продвинутых групп, в частности, костистых рыб (Teleostei). Чешуя этих рыб, которая представляет собой тонкую костную пластинку без дентина, ганоина и аспидина, расценивается как новая эласмоидная фаза в

эволюции дермального покрова, по Румянцеву. Эласмоидная чешуя Teleostei представляет два подтипа: циклоидную, овальной формы с гладким каудальным краем, и ктеноидную, которая характеризуется наличием колючек, игл, шипов или ресничек по заднему краю. Эласмоидная чешуя имеется у большинства рецентных видов костистых и образует сплошной чешуйный покров из перекрывающихся черепично либо разрозненных костных чешуй. Циклоидная чешуя “отпадающая” и часто сменяется; ктеноидная сидит в глубоких карманах (например, у судака), и смена ее прохо-

дит в два-три раза медленнее (Дгебуадзе, Чернова, 2009). Учет этих данных и их экстраполяция на ископаемые формы представляет определенную значимость для оценки колебаний численности популяций по остаткам чешуй в геологических отложениях.

Таким образом, для ископаемых и современных групп рыб различаются плакоидная, космоидная, ганоидная, костная и циклоидная чешуя. Первая считается наиболее древней и характерна для хрящевых рыб — *Chondrichthyes*. У акул и скатов такая чешуя располагается по всему телу. У ряда видов она частично или полностью редуцирована. Форма чешуи этого типа сильно варьирует. Она легко замещается при повреждениях и старении. Закладка новых чешуй происходит в мезодерме на границе с эктодермой. Строение чешуи сходно с таковым зубов.

Космоидная чешуя характерна для *Crossopterygii* и *Dipnoi* (на ранних этапах эволюции) и может рассматриваться как производная плакоидной путем объединения кожных зубов и слияния их в паркет.

Ганоидная чешуя формирует прочный панцирь, обеспечивающий необходимую защиту и упругость тела. Растет в течение всей жизни и не сменяется. Форма чешуи обычно ромбовидная, реже округлая, орнаментирована обычно продольными гребнями или отдельными бугорками и кожными зубами. В чешуе различаются два подтипа: первый — палеонискоидный, характерный для ископаемых палеонисков и рецентных многоперых. Она отличается присутствием тонкого слоя космина с лакунами, между верхним толстым слоем ганоина и изопединовым основанием. Второй, лепидостеоидный подтип характеризуется полным исчезновением космина и состоит из двух слоев: верхнего — ганоидного и нижнего — изопединового, образующего толстую многослойную костную базальную пластинку. Эта чешуя встречается у костных ганоидов, в том числе у панцирных шук (*Grande, 2010*) и примитивных лучеперых. Установлено (*Thomson, McCune, 1984*), что ганоиновый поверхностный слой у *Lepisosteus* образуется глубже, чем дентиновый: в области верхних клеток мезенхимного слоя. Эти исследования представляют интерес для оценки роли Вильямсоновых каналов в формировании дериватов кожного покрова.

Костная чешуя возникла двумя путями: в процессе редукции космина у современных и ископаемых кистеперых (Воробьева, 2004), дипной (Крупина, 2004) и в результате редукции ганоина (у лучеперых) (Дгебуадзе, Чернова, 2009).

Проблемы, связанные с формированием разнообразия дермального покрова

Проблема происхождения и эволюции дермального покрова у первичноводных позвоночных приобрела многоплановые аспекты, которые связаны с разными уровнями структурной организации и состоянием их исследований.

Прогресс палеонтологического направления определяется процессуальным морфогенетическим подходом (Воробьева, 2009) и применением геохронологического принципа филогенетики, согласно которым анализ и реконструкция структурных преобразований носят характер их прослеживания от анцестральных к последовательно продвинутым филетическим формам.

Прослеживание гистологических преобразований экзо- и эндоскелетных тканей в разных группах рыбообразных и рыб на протяжении ордовика-кайнозоя (Талимаа и др., 1988) свидетельствует об исходном разнообразии гистологического состава тканей: включая дентин и дентиноподобные ткани, аспидин, кость, хрящ. Это разнообразие сохранялось практически на протяжении всей истории известных групп, модифицируясь, однако, в их пределах у разных представителей.

Начиная с 20-х годов прошлого века продолжают дискуссии по вопросам соотношения кости и хряща в эндо- и экзоскелете низших позвоночных и их филогенетической последовательности, а также первичности происхождения дермальных панцирей либо чешуйного покрова у бесчелюстных. В этих дискуссиях активно участвовали, с одной стороны, представители стокгольмской школы палеонтологов (Э. Стеньше, Т. Эрвиг, Н. Хольмгрен), а с другой К. Гегенбаур, В. Гросс, А.Н. Северцов, А.В. Румянцев, Д.В. Обручев, А.П. Быстров, Х.П. Шульце, К. Паттерсон и другие. Стокгольмская школа во главе с Э. Стеньше (*Stensiö, 1927*) придерживалась точки зрения о первичности костной ткани, рассматривая хрящ как вторичное состояние — результат дегенерации. Вместе с тем, представители этой школы полагали, что дермальный туловищно-головной панцирь бесчелюстных был исходным по сравнению с чешуей, которая явилась результатом распада панциря. Руководствуясь геохронологическим принципом филогенетики и фактическим материалом по телодонтам, Обручев (1971, 1972) выступал за первичность хрящевой ткани по сравнению с костной и исходность чешуйного покрова, признавая присутствие панцирей и дермальных костей черепа, как результат слияния отдельных чешуй.

Северцов (1939) на основе изучения эмбриогенеза осетровых рыб признавал ромбическую форму чешуй, образование продольного гребня на их наружной поверхности и метамерное расположение чешуй примитивными признаками *Osteichthyes*.

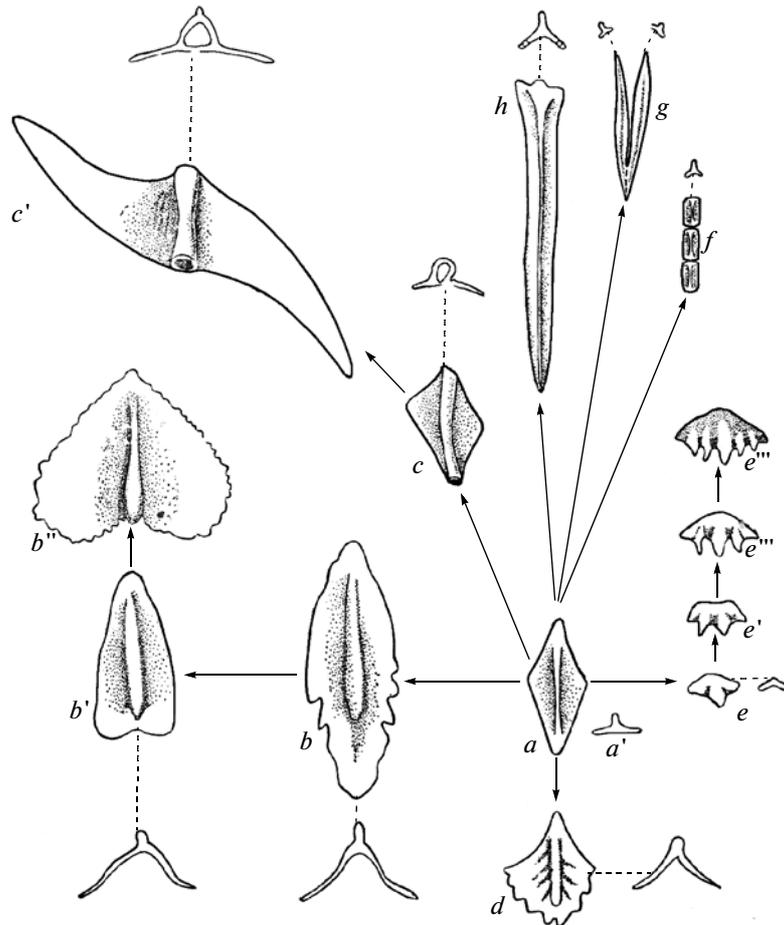


Рис. 8. Вариации чешуйного покрова и его производных на туловище стерляди (*Acipenser ruthenus*) (из Северцова, 1939). Обозначения см. в тексте.

Изучив развитие чешуйного покрова у осетровых, Северцов показал, что у них имеется пять продольных рядов крупных ромбических туловищных чешуй, весьма сходных с таковыми у *Polypterus* и *Lepisosteus*, которые располагались метамерно по меосептам. Считая такое положение примитивным, он предполагал, что оно было свойственно также некоторым ископаемым группам, таким как палеонисциды и кистеперые. Преобразования формы и размеров чешуй на туловище стерляди представлены на схеме Северцова, опубликованной в 1926, а позже в 1939 г. Исходной формой здесь выступает ромбическая хвостовая чешуя (рис. 8, *a*) с продольным гребнем на наружной поверхности. Производными от нее являются крупные туловищные чешуи (рис. 8, *b*) чешуя боковой линии (*c*), чешуя нижнего бокового края (*d*), лепидотрихии (*f*), фулькры (*g*), шип грудного плавника (*h*) и мелкие чешуи между крупными (*e*). Все эти чешуи варьируют по размерам и форме, являясь модификациями ромбоидной чешуи.

Покровные кости в черепе осетровых и других рыб имеют подчас также ромбоидальную форму, представляя как бы модифицированные ромбические чешуи. Это сходство выражено в особенности у молодых особей осетрообразных. Оно указывает на то, что крыша черепа челюстноротых, как и туловищно-головные панцири, явились результатом консолидации чешуйного покрова. Северцов обращает внимание также на связь развития продольного внутреннего гребня чешуи с развитием сенсорных желобков и замыканием последних с участием этого гребня на более поздних стадиях (рис. 9) онтогенеза осетровых. Этот процесс можно расценивать как результат индукционных влияний тканевых взаимодействий. Чешуеподобные образования возникают также в участках ротовой полости осетровых, выстланных эпидермисом. Позднее в онтогенезе они превращаются в настоящие зубы. Все эти данные указывают на единство происхождения дентиновых чешуй, лепидотрихий и зубов, и их гомологию. Последнее поддерживается современными генетико-молекулярными

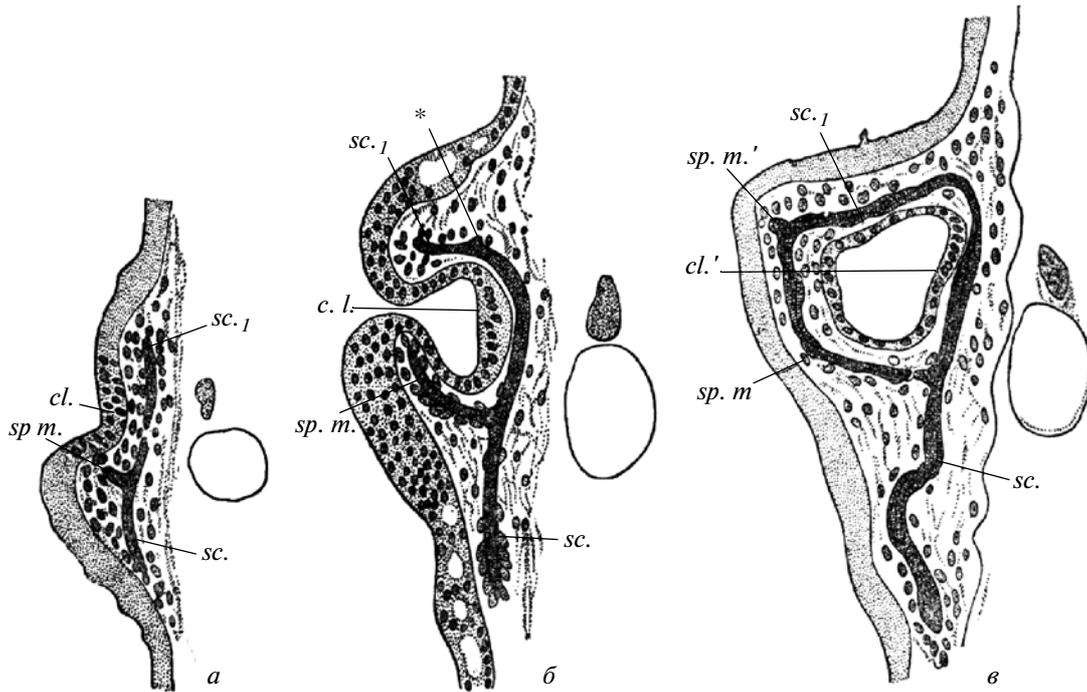


Рис. 9. а–в — межтканевые индукции между развитием сенсорного канала боковой линии (*c.l.*) и формированием костного гребня (*sp.m.*) на наружной поверхности чешуи (*sc*) у стерляди (по Северцову, 1939).

данными, свидетельствующими о единстве гомеобоксов в этих структурах.

Вместе с тем, присутствие роговых зубов (у миксин и миног) свидетельствует, по мнению Северцова (1939), против представлений стокгольмской школы о том, что круглоротые утратили свой панцирь вторично. Круглоротые рассматриваются Северцовым как особая, специализированная группа, никогда не имевшая панциря и чешуйного покрова.

В этой связи интерес представляют две филогенетические схемы ведущих современных палеоихтиологов — специалистов по гетеростракам, интерпретирующих по-разному положение круглоротых в системе. Ф. Жанвье (Janvier, 2001) подходит к этой проблеме с кладистических позиций, анализируя многочисленные морфологические и онтогенетические признаки, включая дермальный покров у ныне живущих и ископаемых форм рыб и бесчелюстных. Он противопоставляет (рис. 2) круглоротых другим группам (остракодермам и челюстноротым), поддерживая тем самым идею Северцова об особом положении этих бесчелюстных.

Ведущий специалист по гетеростракам Л.И. Новицкая (2004) создала схему филогенетических связей низших позвоночных по типу онтогенеза, выделяя два дивергирующих пучка групп: с циклостомным типом, куда включены круглоротые, остеоостраки и анаспиды, и с гнатостомным, куда, помимо челюстноротых, отнесены такие

группы бесчелюстных, как артродиры, телодонты и гетеростраки. В связи с тем, что этот автор не привлекает дермальные покровы рыб и бесчелюстных к своим построениям, обсуждение преимуществ этих двух филогенетических схем не представляется возможным в контексте данной статьи.

Определенный свет на механизмы формирования дермального скелета в эволюции бесчелюстных и рыб проливают способы и темпы его смены. Последние могут варьировать в пределах одного филума и в отношении однотипных тканей. Так, косминовый паркет у поролепидных кистеперых появляется лишь к моменту завершения роста рыб. В то же время у остеолепидных кистеперых, в отличие от поролепидных, косминовый паркет образовывался неоднократно, подвергаясь в течение онтогенеза полной или частичной редукции — линьке. В качестве закладок нового космина выступают своеобразные вздутия дентина — «блистеры», погруженные и поверхностные (последние не могут сливаться из-за присутствия на их поверхности дуродентина). Формирование нового косминового паркета происходит параллельно двумя способами: путем «шелушения» либо путем отслаивания старого паркета. Как мы смогли убедиться (Воробьева, 1992), механизмы этих способов достаточно устойчивы и могли переноситься на вышестоящие структурные уровни. Например, у эустеноптероидных кистеперых (отряд *Osteolepiformes*), утративших космин, мы наблюдали

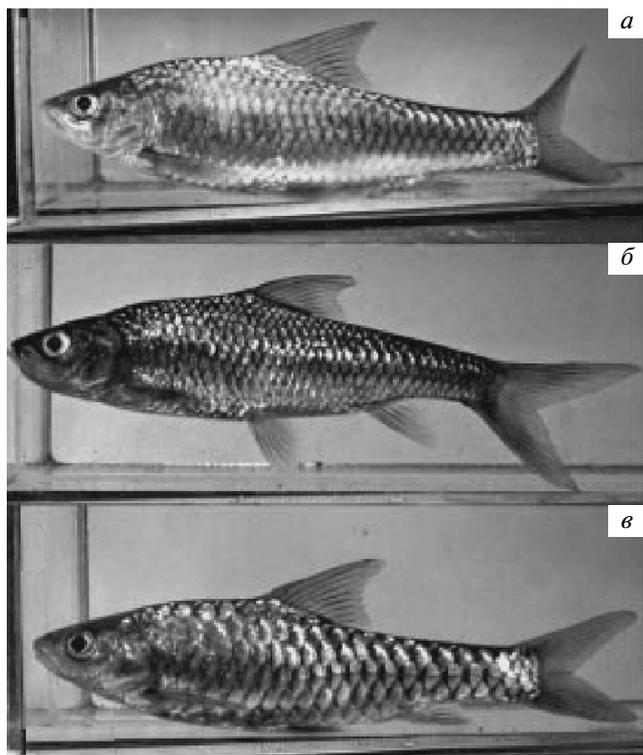


Рис. 10. Влияние разных доз териоидных гормонов (ТГ) на чешуйный покров африканского усача *Labeobarbus intermedius* (а – норма, б – дефицит, в – высокая доза ТГ) (из Шкиль и др., 2010).

“шелушение” поверхностного костного слоя, а также расслоение костей на уровне губчатого костного слоя (Талимаа и др., 1988; Воробьева, 1992).

В целом, складывается впечатление, что сходные механизмы гистогенеза, независимо от тканевого уровня, могут повторяться в разных филогенетических линиях на разных уровнях их структурной организации. Это свидетельствует, с одной стороны, об устойчивости анцестрального состояния механизмов гистогенеза, а с другой – о пластичности морфогенезов кожного покрова и его производных.

В последние годы все большую популярность в изучении механизмов регуляции онтогенезов приобретают экспериментально-эмбриологические исследования гормональных влияний на структурные преобразования разных скелетных систем. На африканском усаче из оз. Тана (Эфиопия) проведены экспериментальные исследования гормонального влияния (разных доз териоидных гормонов) на онтогенез. Они показали, что под действием высоких доз гормона щитовидной железы наблюдается укрупнение чешуй в области канала боковой линии, тогда как под действием низких доз наблюдается уменьшение размеров чешуй в этой области (рис. 10).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведения собственных исследований (преимущественно дермального скелета филетически близких и далеких палеозойских представителей *Crossopterygii*) и анализа литературных данных, мы пришли к следующим выводам по поводу закономерностей и механизмов формирования дермального скелета среди первичноводных позвоночных.

1. Согласно палеонтологической летописи и следуя геохронологическому принципу филогенетики, основу дермального скелета позвоночных составила ромбоидная (и ее модификации) либо шиповидная разрозненная дентиновая чешуя, типа покрывающей туловище телодонтов.

2. Подобная чешуя сохранялась у представителей разных филетических линий бесчелюстных и рыб вплоть до современности (осетровые, панцирная щука, многопер).

3. Ромбоидная чешуя обычно связана с присутствием дентиноподобных тканей на ее наружной поверхности, что подтверждает идею о первичности происхождения дентина по сравнению с костью.

4. Дентиновый покров ромбических чешуй изначально представлен изолированными кожными зубами, которые по ходу онтогенеза и филогенеза могли сливаться, формируя паркет (косминозый паркет у кистеперых и дипной, ганоиновый покров у палеонисков, многоперых).

5. Именно слияние чешуй привело в дальнейшем к образованию туловищно-головных панцирей среди бесчелюстных и рыб (гетеростраки, остеоостраки, анаспиды, артродиры) и дермального покрова черепа у древних рыб (кистеперые, дипной, акантоды, палеониски, осетровые, амииды).

6. В отдельных ветвях общего филогенетического ствола на смену ромбической чешуе пришла округлая, а дентиноподобные ткани частично или полностью редуцировались в покровах. Однако, эти процессы могли не совпадать по темпам.

7. Ускоренно, в течение девона-карбона, изменился общий облик ихтиофауны и характер дермального скелета. Процессы этих трансформаций протекали параллельно и мозаично в разных филогенетических линиях.

8. Эти процессы трудно связать с влиянием общих биотических или абиотических факторов. И здесь необходим индивидуальный подход в каждом конкретном случае (например, переход от нектонного к придонному обитанию или иному образу жизни) у гетеростраков (Новицкая, 2004) или у кистеперых (Воробьева, 2004) и дипной (Крупина, 2004).

9. Значительную роль в формировании разнообразия дермального скелета, в частности, формы, размеров, тканевого состава его элементов играли,

по всей видимости, их топографическое положение на теле и внутренние факторы развития.

10. Дermalный скелет следует рассматривать с позиций мультифункциональности и автономности формирования (способности к самоорганизации и определенной независимости от действия естественного отбора).

11. Внутренними механизмами формирования дермального скелета могут выступать: межтканевые взаимодействия, в частности, связь в развитии дермальных покровов с сенсорной системой, отклонения в контактах эктодермы с мезодермой на ранних стадиях; экспрессии генных регуляций по ходу онтогенеза; гормональные воздействия на поздних стадиях, в частности, разные дозы тероидных гормонов.

12. В целом следует признать, что целостной концепции о закономерностях и механизмах эволюционных преобразований дермальных покровов у бесчелюстных и рыб не существует. Для создания такой концепции необходим комплексный анализ фактических данных из областей, исследующих разные уровни структурной организации: от молекулярно генетического до морфологического, включая современные и ископаемые формы.

13. Учитывая сложность взаимодействия многих факторов, определяющих гистогенез элементов дермального скелета, следует с большой осторожностью относиться к использованию их в построениях филогении, в особенности среди ископаемых форм. Наиболее методологически приемлемым на сегодня представляется диагностический и таксономический подходы на видовом уровне.

Работа поддержана грантами: Президента РФ Ведущей научной школы НШ-7522.2010.4, РФФИ № 12-04-00021, а также Программой Президиума РАН "Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева О.Б.* Подкласс Osteostraci. Остеостраки // Бесчелюстные и древние рыбы. М.: Геос, 2004. С. 210–267.
- Воробьева Э.И.* Параллелизмы и конвергенции в эволюции кистеперых рыб // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 4. С. 507–521.
- Воробьева Э.И.* Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука, 1992. 382 с.
- Воробьева Э.И.* Подкласс Crossopterygii. Кистеперые // Бесчелюстные и древние рыбы. М.: Геос., 2004. С. 272–371.
- Воробьева Э.И.* Морфогенетический подход к становлению парных конечностей при тетраподизации // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 2. С. 179–188.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф.* Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: КМК, 2009. 313 с.
- Заварзин А.А.* Очерки по эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. Т. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 717 с.
- Каратаютте-Талимаа В.Н., Мярсе Т.* Подкласс Thelodonti. Телодонты // Бесчелюстные и древние рыбы. М.: Геос, 2004. С. 12–68.
- Крупина П.И.* Подкласс Dipnoi. Двоякодышащие // Бесчелюстные и древние рыбы. М.: Геос, 2004. С. 373–413.
- Новицкая Л.И.* Микростроение некоторых Psammosteida // Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. Псаммостейды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Изд-во АН СССР, 1965. С. 257–284.
- Новицкая Л.И.* Подкласс Heterostraci. Гетеростраки // Бесчелюстные и древние рыбы. М.: Геос, 2004. С. 69–200.
- Обручев Д.В.* Современные теории эволюции низших позвоночных // Современные проблемы палеонтологии. М., 1971. С. 332–340 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 130).
- Обручев Д.В.* Некоторые критерии филогенетических исследований на примере низших позвоночных // Палеонтол. журн. 1972. № 3. С. 60–71.
- Румянцев А.В.* Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 375 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Талимаа В.Н., Воробьева Э.И., Пегета В.П., Михайлов К.Е.* Палеогистология скелета позвоночных животных // Современная палеонтология. Справочное пособие. Т. 1. М.: Недра, 1988. С. 271–320.
- Чернова О.Ф.* Происхождение и эволюция волосяного покрова // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: КМК, 2005. С. 111–123.
- Шкиль Ф.Н., Борисов В.Б., Белай А., Смирнов С.В.* Роль гормона щитовидной железы в онтогенезе и морфологической диверсификации *Barbus intermedius* Banister, 1973 озера Тана, Эфиопия // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 6. С. 438–450.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1942. 383 с.
- Denison P.H.* The exoskeleton of Tremataspis // Amer. J. Sci. 1947. V. 245. № 6. P. 337–365.
- Gould S.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Grande L.* An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei // Amer. Soc. Ichthyol. and Herpetol. Spec. Publ. 2010. № 6. 871 p.
- Gross W.* Über Thelodontier-Schuppen // Palaeontogr. A. 1967. Bd 127. S. 1–67.
- Hall B.* Evolutionary developmental biology. 2 ed. Dordrecht etc.: Kluwer, 1999. 591 p.
- Janvier P.* Ostracoderms and the shaping of the gnathostome characters // Major events in early vertebrate evolu-

tion / Ed. P.E. Ahlberch. L.: Natur. History Museum, 2001. P. 172–186.

Ørvig T. Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Devonian of Escuminac Bay P.Q., Canada, with special reference to the porolepiform crossopterygians / *Arkiv Zool. Kungl. Svensk. Vetenskaps. Acad.* 1957. Bd 10. № 6. P. 367–426.

Sanson I.J., Smith M.M., Smith P. The Ordovician radiation of vertebrates // Major events in early vertebrate evolution /

Ed. P.E. Alberch. L.: Natur. History Museum, 2001. P. 156–171.

Stensiö E. Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Part I. Family Cephalaspidae // *Skrift. Svalbard Ishavet.* 1927. V. 12. 391 p.

Thomson K.S., McCune A.R. Development of the scales in *Lepisosteus* as a model for scale formation in fossil fishes // *Zool. J. Linn. Soc.* 1984. V. 82. P. 72–86.

Wake M.H. (ed.) Hymans comparative vertebrate anatomy. 3rd ed. Chicago: Univ. Chicago Press, 1979.

Patterns and Mechanisms of Changes in the Dermal Cover of Agnathans and Fishes

E. I. Vorobyeva

According to the leading Russian evolutionary morphologists, A.N. Severtsov, A.V. Rumyantsev, and I.I. Schmalhausen, the skin and its derivatives in vertebrates are an autonomous system, with specific self-organization and intrinsic mechanisms and principles of development, which only slightly depend on abiotic and biotic factors. Evolution of tissues in dermal cover proceeded in parallel and following a mosaic pattern and was not tightly connected with phylogeny. The classification of histogenetic stages proposed by Rumyantsev, i.e., from ancestral dentin-like to cosmoid, ganoid, and bony tissues is accepted. Changes in histogenesis of the dermal cover are considered to depend primarily on intrinsic causes (such as gene expression, tissue interaction, connection with sensory system, and hormonal effects). Modern paleontological and embryological data provide evidence that ancestral mechanisms of histogenesis are stable and transferred from lower to higher levels of structural organization.

Keywords: dermal cover, morphogenesis, evolution, autonomous system.