АКАДЕМИЯ НАУК СССР

отделение общей биологии

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ «ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ»

ОРГАНИЗМ И СРЕДА в геологическом прошлом



ИЗДАТЕЛЬС**Т**ВО «НАУ**КА»** Москва 1966

Э. Ю. Марк-Курик

(Институт геологии Академии наук Эстонской ССР)

О НЕКОТОРЫХ ПОВРЕЖДЕНИЯХ ЭКЗОСКЕЛЕТА ПСАММОСТЕИД (AGNATHA)

В коллекциях Геологического музея Академии наук Эстонской ССР (ГМ АНЭ) имеется большое количество пластинок и чешуй псаммостенд, найденных в отложениях среднего и верхнего девона Эстонии и Латвии.

Многие из них носят следы прижизненных повреждений.

Повреждения, обусловленные стиранием о дно водоема некоторых скелетных элементов (центральная часть вентральной, передний край бранхиальной пластинок) и сопровождаемые образованием вторичного дентина на поврежденных участках, описаны Гроссом (Gross, 1930, 1933, 1935), П. В. Обручевым (1944, 1945), А. П. Быстровым (1955) и Э. Ю. Марк (Mark, 1956; 1961). Меньше имеется описаний повреждений, сопровождавшихся возникновением вторичных кожных зубов (Gross, 1930; Heintz, 1957: Tarlo, 1962). Вторичные кожные зубы образовались на наружном скелете псаммостеид, по-видимому, по разным причинам, в том числе и в результате болезней. Причины их появления, особенно в связи с заболеваниями, требуют специальных исследований. Поэтому в настоящей статье описываются главным образом такие повреждения, возникновение которых является более или менее ясным, т. е. повреждения, вызванные нападением хищных рыб. Описаны также некоторые механические повреждения царапины и следы обламывания некоторых частей скелета. Эти повреждения представляют большой интерес, так как проливают свет на экологию представителей семейства Psammosteidae, а также рыб, обитавших вместе с ними в тех же водоемах. Одновременно они дают возможность выяснить вопросы роста скенета псаммостени.

Скелет псаммостенд, состоявший из пластинок и чещуй и покрывавший полностью их тело, был у этих крупных малоподвижных донных мирных форм защитным приспособлением против хищных рыб, прежде всего кистеперых (Crossopterygii). Последние питались, по всей вероятности, пебольшими рыбами (Быстров, 1953), но, видимо, не упускали случая напасть на молодых или больных, а иногда даже на крупных здоровых особей псаммостенд. Кистеперые рыбы имели сильные челюсти, острые зубы и хорошо развитые плавники. Длина некоторых форм превышала 1 м. Возможно, что среди хищных рыб, нападавших на псаммостеид, были также некоторые артродиры, челюсти которых были спабжены острыми

режущими гранями.

Йовреждения, возникшие в результате нападения хищных рыб, встречаются в виде следов ударов зубов прежде всего на дорзальных пластинках, а также укусов и царапин на бранхиальных пластинках и коньковых

чешуях (последние имели удлиненную форму и располагались вдоль длинной оси тела на дорзальной и вентральной сторонах). Особенно много следов укусов можно найти на передних и наружных углах бранхиальных пластинок.

Наиболее наглядным примером повреждений, связанных с нападением хищных рыб, являются надкусанные наружные углы бранхиальных пластпнок. Возникновение подобного рода повреждений показано на реконструкции (рис. 1), изображающей кистеперую рыбу (Glyptolepis) в момент

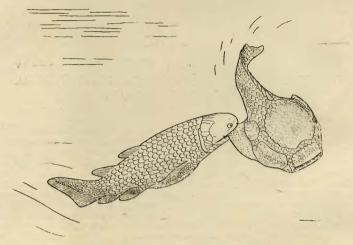


Рис. 1. Glyptolepis в момент нападения на Psammolepis

нападения на Psammolepis. Можно полагать, что кистеперая рыба напала сбоку на псаммолеписа и схватила зубами наружный угол его бранхиальной пластинки. Реконструкция основывается на ряде находок, прежде всего на двух бранхиальных пластинках Psammolepis sp. с откушенными наружными углами. Эти пластипки происходят из Латвии — из буртнекского (D₂) и гауйского (D₃) горизонтов ¹. Наружный выпуклый угол пластинок из-за укуса имеет вогнутую форму и покрыт вторичными кожными зубами. Следовательно, здесь мы имеем дело с залечиванием этих повреждений. Интересно отметить, что на обеих бранхиальных пластинках контуры следов укуса совпадают в общих чертах с контуром передней части челюстей такой кистеперой рыбы, как Glyptolepis. На найденной в буртнекском горизонте (обнажение Леей) пластинке (обр. Рі 1702; табл. І, фиг. 1) кроме следа укуса имеется широкая царанина на дорзальной стороне, располагающаяся почти перпендикулярно линиям карастания и также покрытая вторичными кожными зубами. Две бранхиальные пластинки с откушенпыми углами, принадлежащие еще не описанному виду Psammolepis, найдены в обнажении Йыкси, в гауйском горизонте Эстопии. У изображенной на табл. І, фиг. 2 пластинки (обр. Рі 239) след укуса имеет зигзагообраз-

¹ Название «торизонт» в настоящее время заменено термином «слой».

² «Рі» — индекс коллекций рыб (Pisces) Геологического музея Академии наук Эстонской ССР.

ную форму, которая позволяет предполагать, что в данном случае кусок наружного угла бранхиальной пластинки был не откупнен, а оторван. Бранхиальные пластинки с откупненными наружными углами были найдены и у представителей других родов псаммостеид, например у Ganosteus.

Сравнительно много следов укусов встречается также на передних краях бранхиальных пластинок. Например, возле переднего угла описанной

выше бранхиальной пластинки (обр. Рі 239) имеется след сильного укуса, который особенно ясно выражен на ее вентральной стороне (табл. І. фиг. 3). Повреждения на этой пластинке, вероятно, являются разновременными. На основании большого числа скоплений вторичных кожных зубов на пластинке можно подагать, что мы имеем пело с пластинкой больной особи. Об этом свипетельствует частично и срастание названной бранхиальной пластинки с посторбитальной, чего обычно у псаммостеил не наблюдается. Весьма вероятно. что именно такая больная особь была неоднократного объектом напаления хищных рыб. Следы укусов на переднем крае бранхиальной пластинки отмечаются также у других экземпляров, например на левой бранхиальной пластинке Canosteus sp. (обр. Рі 132) из обнажения Хааслава (арукюлаский горизонт, D₂) и на правой бранхиальной пластинке Psammosteus bergi (Obr.) (обр. Рі 254) из Каркси (буртнекский

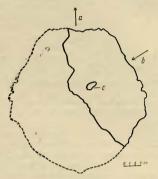


Рис. 2. Реконструкция дорзальной пластинки *Psammolepis*. Прерывистой линией оконтурена реконструмрованная дасть пластинки

a — продольная ось тела Psammolepis; b — направление улара; c — след удара зуба (образец P1 238; гауйский горизонту D_3 , Эстония, местонахождение Йыкси)

Довольно сложной задачей является выяснение появления следов ударов зубов на дорзальных пластинках. Особый интерес в этом отноше-



Рис. 3. Нижняя челюсть кистеперой рыбы [(Eusthenopteron). Вид изнутри (из Быстрова, 1957, по Jarvik, 1944)

нии представляет крупный фрагмент дораальной пластинки Psammolepis sp. (обр. Pi 238) из обнажения Йыкси. В центральной части пластинки (рис. 2) несколько вправо и сзади от центра роста находится след удара в виде углубления длиной 1,7 см.

шириной 1 см и глубиной 4 мм (рис. 2; табл. II, фиг. 1). Так как наиболее глубокаи часть следа удара находится ближе к центру пластинки, можно полагать, что удар шел с правой стороны, спереди (направление удара обозначено на рис. 2 стрелкой b). Форма следа говорит о том, что удар начесен большим острым зубом. На основании указанного, а также того, что след удара находится на расстоянии примерно 20 см от края тела животного, можно предположить следующее: на Psammolepis напала крупная кистеперая рыба (возможно, Glyptolepis), длина челюстей которой была равна примерно 25 см (нижняя челюсть Glyptolepis sp. такой длины обнаружена в Эстонии в местонахождении Каркси). Хищник захватил своей пастью переднюю часть тела Psammolepis, но из-за крупных размеров по-

бычи был вынужден отступиться. В связи с повреждениями дорзальных и бранхиальных пластинок возникает вопрос, почему кистеперые ограничивались единичными укусами, а не поедали свои жертвы полностью. Причи-

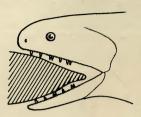


Рис. 4. Голова Glyptolepis с захваченным телом Psammolepis (поверхность сечения тела Psammolepis покрыта штриховкой)

ной этого, по-видимому, были крупные размеры псаммостеид, особенно ширина их тела, прочность экзоскелета, а также поведение кистеперых рыб, вероитно, аналогичное поведению некоторых современных хищных рыб, например щук. Последние подкарауливают добычу и внезапно на нее нападают. В случае неудачного броска они не делают попыток гнаться за добычей на большое расстояние (Наумов, 1951).

В результате сильного удара зубами дорзальная пластинка (и, возможно, вентральная) Psammolepis пропамывалась и на месте удара образовывались отверстие и осколки. Затем с вентральной стороны дорзальной пластинки разраставшаяся губчатая ткань закрывала отверстие (табл. II, фиг. 1a), а на

внешней стороне дорзальной пластинки раненое место покрывалось новыми кожными зубами (табл. II, фиг. 16) ¹. Но почему тогда на дорзальной

пластинке имеется след удара лишь одного зуба? Это можно объяснить, с одной стороны, строением челюстей, которые у кистеперых рыб были снабжены по краям мелкими зубами, а с внутренней стороны крупными, редко расположенными парами клыков (рис. 3). С другой стороны, можно полагать, что Psammolepis находился в момент нападения близко ко дну водоема и поэтому кистеперая рыба была выпуждена при схватывании добычи поддеть нижнюю челюсть под брюхо Psammolepis, в результате чего от укуса страдали в первую очередь части скелета Psammolepis, расположенные на вентральной сторопе, дорзальная же пластинка была повреждена лишь передней, наиболее длинной парой клыков (рис. 4).

След удара зуба хищника имеется также на краю обломка дораальной пластинки Psammolepis sp. (обр. Pi 231) из гауйского горизонта Латвии (местонахождение Вайвес). На поврежденном месте, которое было залечено, не видно сросшихся осколков. На внутренней стороне пластинки имеется плоский гладкий бугорок (табл. II, фит. 2a), а на внешней — мелкое углубление с царапиной в середине (табл. II, фит. 2б). Длина углубления 1,5 см. Возможно, что удар зуба хищника оказался относительно не сильным и пластинка, которая при жизни псаммолеписа была достаточно эластичной, только слегка прогнулась внутрь.

Повреждение в виде царапины, кроме царапины на бранхиальной пластинке *Psammolepis* sp. (табл. I,

на оранхиальной пластинке *Psammolepis* sp. (таол. 1, фиг. 1), можно наблюдать и на коньковой чешуе *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon) (обр. Pi 126 из Каркси). На левой стороне в средней части этой



Рис. 5. Коньковая чешуя *Tartuo steus* sp. с вентральной стороны с обломанным дистальным концом (образец Рі 198; буртнекский горизонт, Эстония, местонахождение Каркси)

¹ Тарло (Ager, 1963; стр. 250) сообщает о дорзальной пластинке Psammolepis venyukovi из Эстонии, в которой остался зуб кистеперой рыбы. Это сообщение опшбочно: такая пластинка в Эстонии не найдена. Тарло явно имел в виду описанный в настоящей статье образец Рі 238.

чешуи имеется углубляющаяся в сторону края борозда, которая кончается вырезкой на внешнем крае. Длина царапины 2,7 см, максимальная глубина 4 мм. На месте повреждения возникли вторичные кожные зубы (табл. II, фиг. 3). Вторая, поврежденная при жизни животного коньковая чешуя Pycnosteus pauli Mark (обр. Рі 112), на левой стороне которой имеется содранная поверхность длиной 3,5 см и шириной 3—9 мм, представляет большой интерес в отношении формы вторичных кожных зубов. На ее поврежденном участке появились новые кожные зубы (табл. П. фиг. 4), форма которых отличается от удлиненной формы, характерной для кожных зубов коньковых чешуй псаммостеид. Вторичные кожные зубы напоминают встречающиеся на других частях скелета округные кожные зубы. Образование вторичных кожных зубов наблюдается также на бранхиальной пластинке Psammosteus bergi (Obr.) (обр. Pi 199 из Каркси; табл. III, фиг. 1), на которой в результате повреждения образовались новые кожные зубы, не сливающиеся в длинные валики (что характерно для бранхиальных пластинок), а отдельно расположенные, так же как кожные зубы других частей скелета, например дорзальной пластинки Psammosteus. Вполне возможно, что в данном случае мы имеем дело не с механическим повреждением, а с заболеванием.

Описанные повреждения пе всегда можно объяснить нападением хищных рыб. Не псключена возможность, что их возникновение иногда вызывалось столкновением с другой рыбой. Подобным образом можно объяснить и обламывание дистальных концов некоторых коньковых чешуй, расположенных на вентральной стороне тела псаммостепи (рис. 5), а также вершинок кожных зубов на корнуальной пластинке Ganosteus stellatus Rohon (обр. Рі 174; табл. III, фиг. 2), который имел очень крупные и высокие кожные зубы с острыми, легко стирающимися и ломкими вершинками. После обламывания вершинок в открытую полость кожного зуба могли проникать микроорганизмы. Для защиты против их вредного действия на месте обломанных зубов возникали новые кожные зубы, имеющие

несколько более простую форму, чем нормальные.

ЛИТЕРАТУРА

Быстров А. П. 1953. Эволюция зубов позвоночных.— Ежегод. Всес. палеонтол. об-ва, т. XIV.

Быстров 1955. Микроструктура панцири бесчелюстных позвоночных силура и девона. - В сб. «Памяти акад. Л. С. Берга». Изд-во АН СССР.

вопа.— В со. «Памяти акад. J. C. Берга». Изд-во АН СССР.
Быс тров А. II. 1957. Пропілое, віастоящее, будущее человека. Медгиз.
Марк Э. Ю. 1956. О роде Pycnosteus (Psammosteidae, Agnatha).— Eesti NSV ТА
Geol. Inst. Uurimused, 1.
Обручев Д. В. 1944. Попытка реконструкции Psammolepis paradoxa.— Докл. АН
СССР, т. XLI, № 6.
Обручев Д. В. 1945. Вволюция Адпаthа.— Зоол. ж., т. XXIV, вып. 5.
Наумов С. ЛІ. 4954. Зоолютия позвоночных. Учиедгиз.
Адег D. V. Principles of Paleocology. Мс Graw-Hill Book Comp., Inc.
Gross W. 1930. Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands.— Geol. und Paläontol.
Abhandl. Bd. 48 (22). № 2.

Abhandl., Bd. 18 (22), N 2.

Gross W. 1933. Die Fische des baltischen Devons.— Palaeontographica, Abt. A. Bd. 79. Gross W. 1935. Histologische Studien am Außenskelett fossiler Agnathen und Fische.—

Gross W. 1935. Histologische Studien am Außenskelett fossiler Agnathen und Fische.—
Palaeontographica, Aht. A. Bd. 83.
Heintz A. 1957. The dorsal snield of Psammolepis paradoxa Agassiz.—J. Palaeontol.
Soc. India, v. 2 (jub. number).
Jarvik E. 1944. On the dermal bones, sensory canals and pitlines of the skull in
Eusthenopteron foordi Whiteaves, with some remarks on E. säve-söderberghi Jarvik.— Kungl. svenska vet. akad. handl., ser. 3, v. 21.
Mark E. 1964. Moningatest konastumisnantustest psammosteiididel.—Eesti NSV TA
Loodusuurijate Selts, Tallinn. Geol. märkmed, N. 4.

Tarlo I. B. 4662. Ponting 400 willien, vegre 200.—Rev. Dental Hospital Mag. May.

Tarlo L. B. 1962. Dentine 400 million years ago. Roy. Dental Hospital Mag. May.

ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ

Таблина І

- Фит. 1. Фратмент задней части правой бранхиальной пластинки *Psammolepis* sp. с царашиной и откушенным наружным углом (Обр. Рі 170; буртнекский торизонт, Латвия, местонахождение Леей). Нат. вел.
- Фит. 2. Наружный угол левой бранхиальной пластинки с следом укуса (обр. Рі 239; гауйский горизонт, D₃, Эстония, местонахождение Йыкси). Нат. вел.
- Фит. 3. След укуса на вентральной стороне возле переднего угла бранхиальной пластинки (обр. Рі 239). Нат. вел.

Таблина II

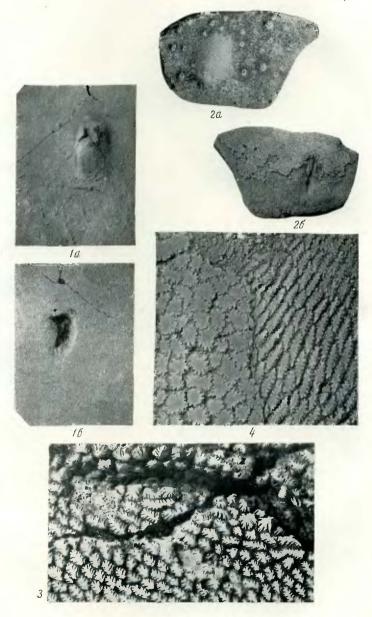
- Фит. 1. След удара ауба на дораальной пластинке. Psammolepis sp. Обр. Рі 238; гауйский горизонт, D₈, Эстония, местонахождение Йыкси. Нат. вел.
 - а внутренняя сторона, б внешняя сторона
- Фит. 2. Фратмент края дорвальной пластинки *Psammolepis* sp. с следом удара зуба. Обр. Рі 231; гауйский горизонт, D₃, Латвия, местонахождение Вайвес. Нат. вел. a внутренняя сторона, b внешняя сторона
- Фит. 3. Царапина на передней части коньковой чешум *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon).— Обр. Рі 126; буртнекский горизонт, D_2 , Эстония, местонахождение Каркси. \times 6.
- Фит. 4. Повреждение, покрытое вторичными кожными зубами, на коньковой чещуе *Pycnosteus pauli* Mark (вторичные кожные зубы на левой стороне снимка). Обр. Рі 112; арукюлаский горизонт, D₂, Эстонии, местонахождение Хааслава. × 6.

Таблица III

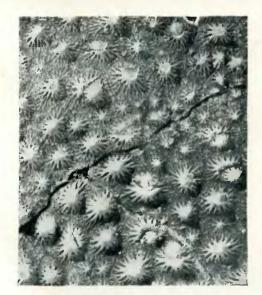
- Фиг. 1. Часть бранхиальной пластинки Psammosteus bergi (Obr.) с вторичными кожными зубами (обр. Рі 199; буртнекский горизонт, D₂, Эстония, местонахождение Каркси). Уб.
- Фит. 2. Участок поверхности корнуальной пластинки Ganosteus stellatus Rohon с обломенными верхушками кожных зубов, на месте некоторых обломенных зубов расположены новые кожные зубы (обр. Рі 174; буртнекский горизонт, D₂, Латвия, местонахождение Сппарис). × 6.



4 Заказ 3537







2