



ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ КОСТНОГО ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ В ОНТО- И ФИЛОГЕНЕЗЕ

Г. О. Черепанов, И. Г. Данилов

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

«Типичный» (текальный) костный панцирь черепах (рис. 1) образован пластинками разного происхождения: невральные и костальные пластинки карапакса представляют собой разросшиеся в дерме элементы внутреннего скелета (остистые отростки спинных позвонков и ребра), нухальная пластинка и все элементы пластрона (эпипластроны, энтопластрон, гиопластроны, мезопластроны, гипопластроны и ксифипластроны) происходят из клеток неврального гребня, а периферальные, супрапигальные и пигальная пластинки карапакса представлены кожными окостенениями остеодермального генезиса (см. Черепанов, 2016). Разнообразие природы пластинок панциря черепах обуславливают дискретность появления и определенную независимость их развития в онто- и филогенезе. В онтогенезе черепах закладка костных элементов проходит в четыре последовательных этапа: 1) пластинки пластрона; 2) нухальная пластинка; 3) невральные и костальные пластинки; 4) периферальные, супрапигальные и пигальная пластинки. При этом окостенения, формирующиеся на этапах 1–3, характеризуются глубоким расположением в дерме, а окостенения, формирующиеся на этапе 4, закладываются более поверхностно (см. Черепанов, 2005).

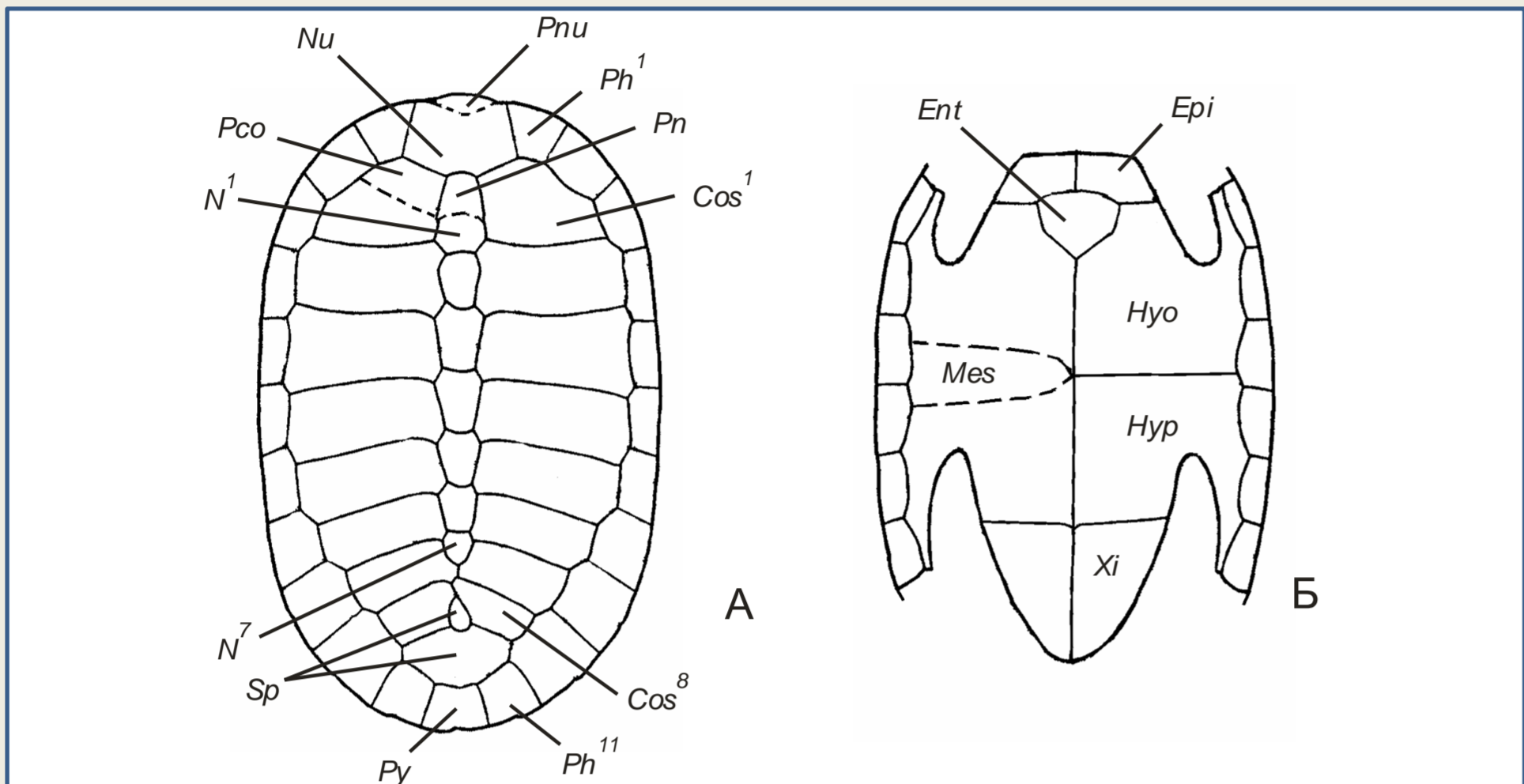


Рис. 1. Номенклатура костных пластинок панциря черепах (по: Черепанов, 2005): А — пластинки карапакса: Cos — костальная (costale), N — невральная (neurale), Nu — нухальная (nuchale), Pco — прекостная (praecostale), Ph — периферальная (peripherale), Pn — преневральная (praenurale), Pnu — пренухальная (praenuchale), Py — пигальная (pygale), Sp — супрапигальная (suprapygale); 1–11 — порядковые номера элементов; Б — пластинки пластрона: Ent — энтопластрон (entoplastron), Epi — эпипластрон (epiplastron), Hyo — гиопластрон (hyoplastron), Hyp — гипопластрон (hypoplastron), Mes — мезопластрон (mesoplastron), Xi — ксифипластрон (xiphoplastron).

Первый этап филогенетического развития панциря, наблюдаемый у базальных черепах с частично сформированным панцирем (*Odontochelys*; рис. 2А), характеризуются наличием полного набора элементов пластрона, но отсутствием карапакса как цельного образования (Li et al., 2008). Можно считать, что этот филогенетический этап соответствует онтогенетическому этапу 1. У древнейших базальных черепах с полностью сформированным панцирем (*Proterochersis* и др.; рис. 2Б), т.е. с полным прохождением всех этапов онтогенеза, его строение отличалось от «типичного» тем, что в передней и задней частях карапакса имела сложная мозаика из многочисленных нерегулярных, полигональных костей разного размера (Szczygielski, Sulej, 2018). У большинства более продвинутых черепах (*Proganochelys* и др.; рис. 2В) эта мозаика заменяется регулярно расположенными (вдоль средней линии тела) и малочисленными элементами (нухальной пластинкой — спереди; супрапигальными и пигальной пластинками — сзади). Кроме того, в ряде филогенетических линий в ходе эволюции проявилась тенденция к уменьшению количества элементов невральной, костальной и периферальных серий, а также отдельных элементов пластрона (эпипластронов, энтопластрона, мезопластронов).

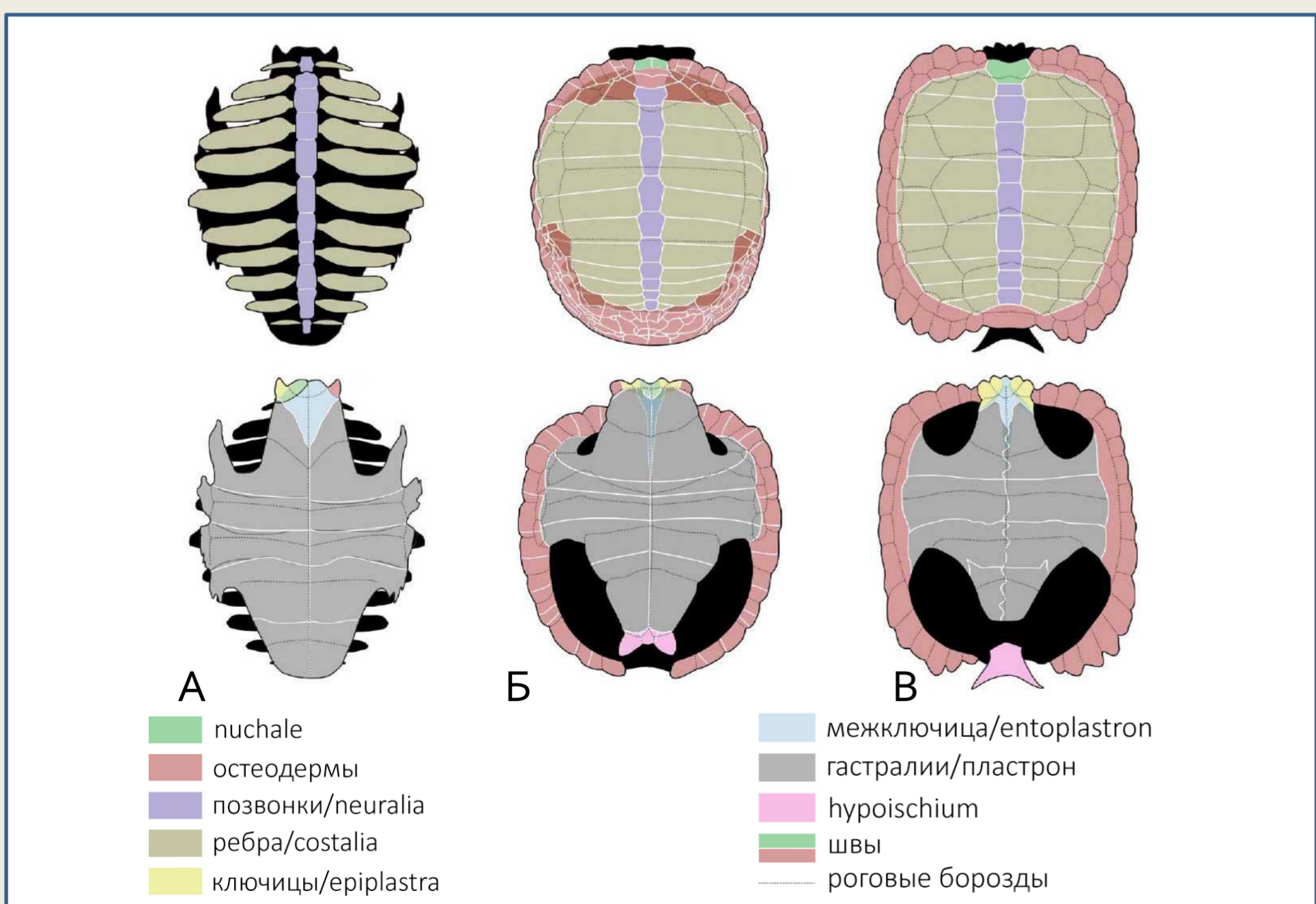


Рис. 2. Строение костного панциря у базальных черепах, карапакс (сверху), пластрон (снизу) (по: Szczygielski, Sulej, 2018): А - *Odontochelys semitestacea*; Б - *Proterochersis robusta*; В - *Proganochelys quenstedti*.

Наиболее серьезные изменения «типичного» костного панциря наблюдаются у представителей Trionychidae и Chelonioidae. У большинства Trionychidae костный панцирь сильно редуцирован: в карапаксе, как правило, отсутствуют супрапигальные, пигальная и периферальные пластинки. Однако у некоторых Cyclanorbinae, по-видимому, вторично восстанавливаются часть элементов периферальной серии и/или появляется дополнительная пренухальная пластинка (рис. 3), а пластрон, хоть и представлен полным набором элементов (кроме мезопластронов), но окостеневает лишь частично с сохранением крупных фонтанелей. Таким образом, развитие текального панциря Trionychidae первоначально останавливается на этапе 3, однако в отдельных случаях продлевается до этапа 4 в результате чего формируются дополнительные покровные окостенения.

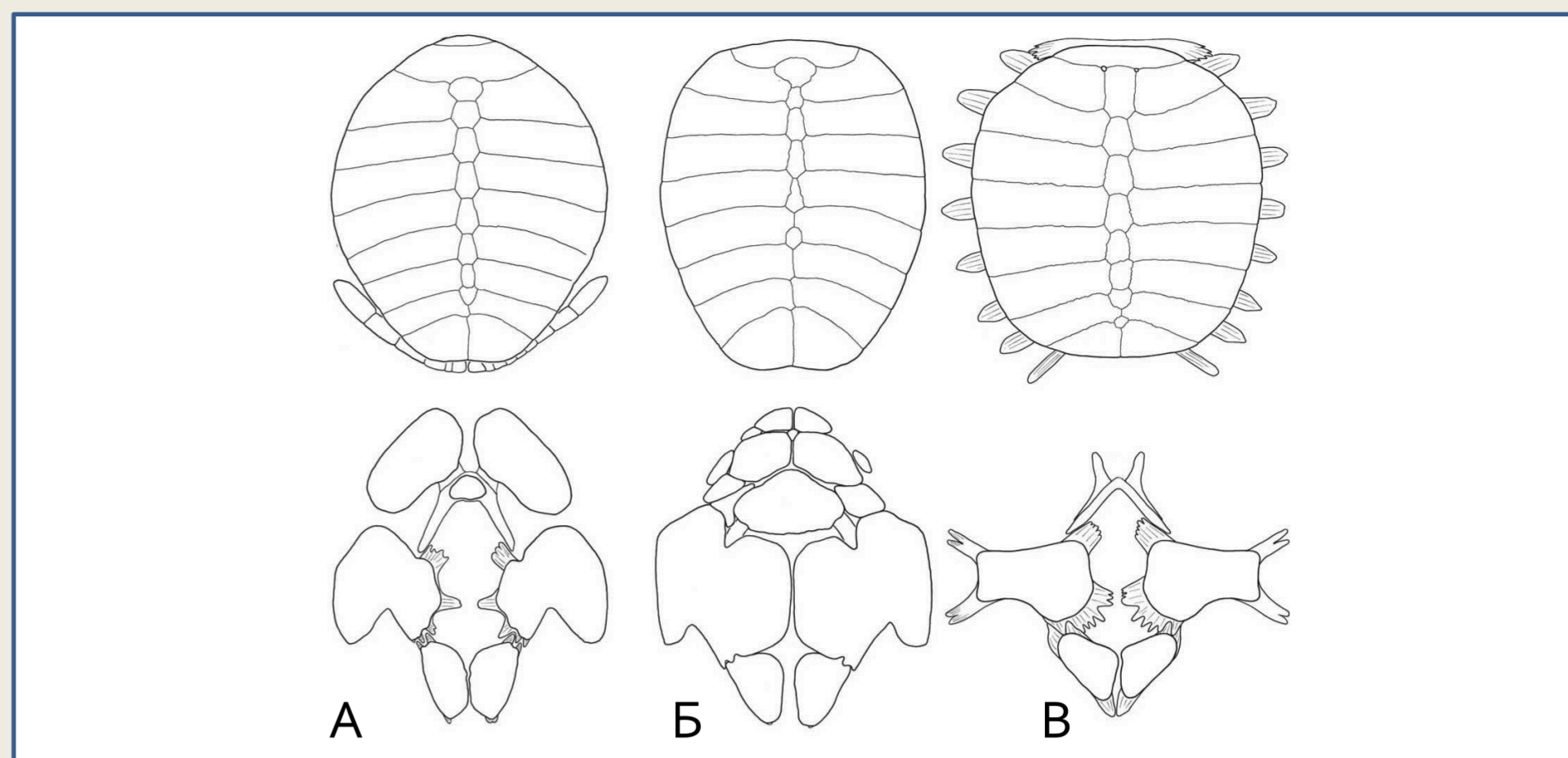


Рис. 3. Строение костного панциря Trionychidae, карапакс (сверху), пластрон (снизу) (по: Vitek, Joyce, 2015): А - *Lissemys punctata*; Б - *Cyclanorbis senegalensis*; В - *Trionyx triunguis*.

Для Chelonioidae (морские черепахи) также характерно недоразвитие текального панциря с сохранением фонтанелей (рис. 4). Кроме того, у базальных представителей этой группы (*Stenochelyidae*) наблюдается появление дополнительных эпитекальных окостенений поверх элементов невральной серии (рис. 5), а у продвинутых (постэоценовых) Dermochelyidae эпитекальные элементы образуют сплошной мозаичный панцирь поверх недоразвитого текального панциря, представленного в карапаксе только нухальной пластинкой, а в пластроне неполным набором сильно редуцированных элементов (мезопластроны и энтопластрон отсутствуют).

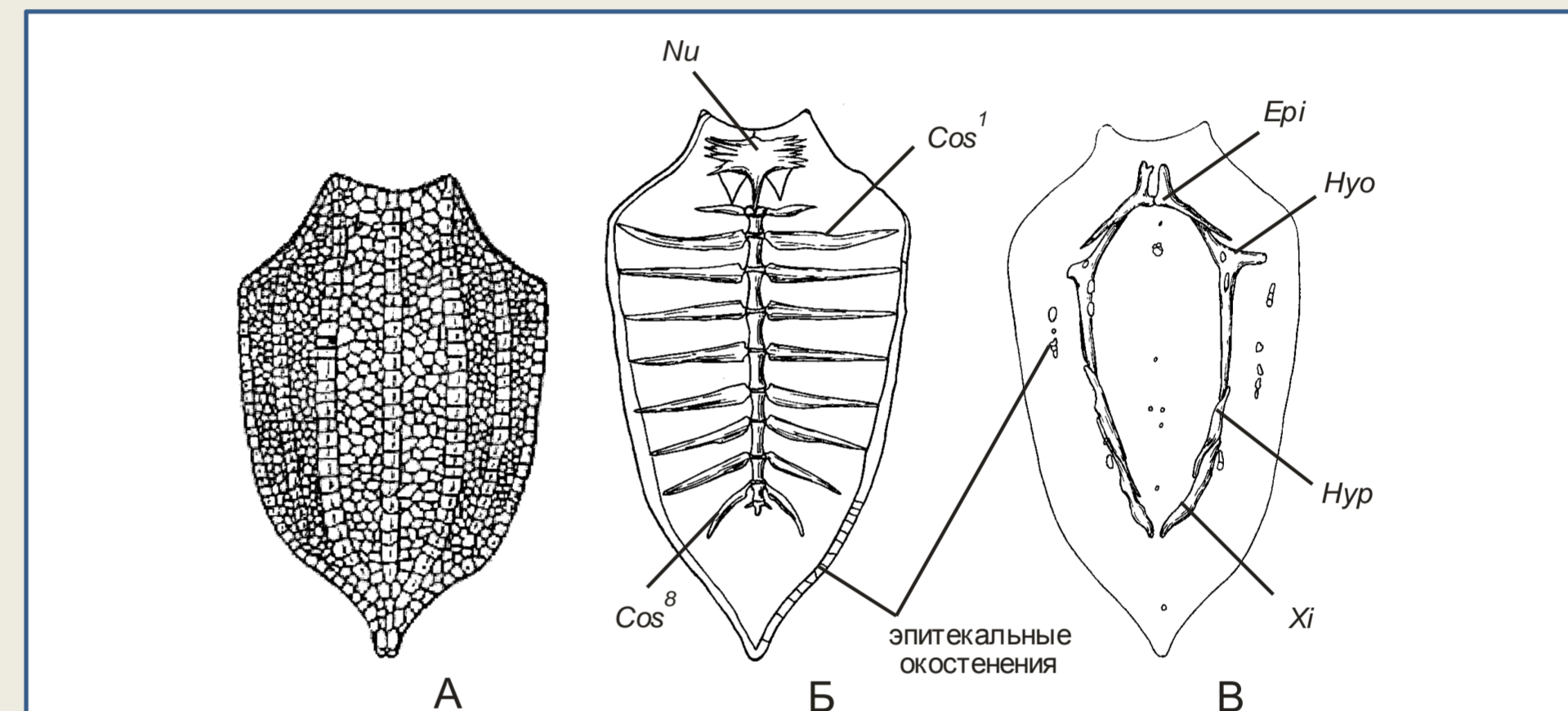


Рис. 4. Строение панциря *Dermochelys coriacea* (Dermochelyidae): А — дорсальный эпитекальный панцирь (по: Wermuth, Mertens, 1961); Б — текальный карапакс и периферальные эпитекальные элементы; В — костный пластрон (по: Mlynarski, 1969). Сокращения см. рис. 1.

Очевидно, развитие текального панциря у продвинутых Dermochelyidae останавливается на этапе 2 и, судя по состоянию, наблюдаемому у *Stenochelyidae*, эпитекальные окостенения возникают на этапе 4 или позднее него. В этом случае процесс формирования эпитекальных окостенений можно интерпретировать как этап 4 (в случае недоразвития элементов этапа 3) или как дополнительный 5 этап развития (при выпадении предшествующих двух этапов — 3 и 4). Таким образом, можно заключить, что развитие эпитекального панциря Dermochelyidae, представленного поверхностными окостенениями, связано с недоразвитием «типичного» текального панциря, значительная часть которого образована глубокими окостенениями. Интересно, что преобладание наружных окостенений над внутренними характерно также для черепа Dermochelyidae (Данилов и др., 2017).

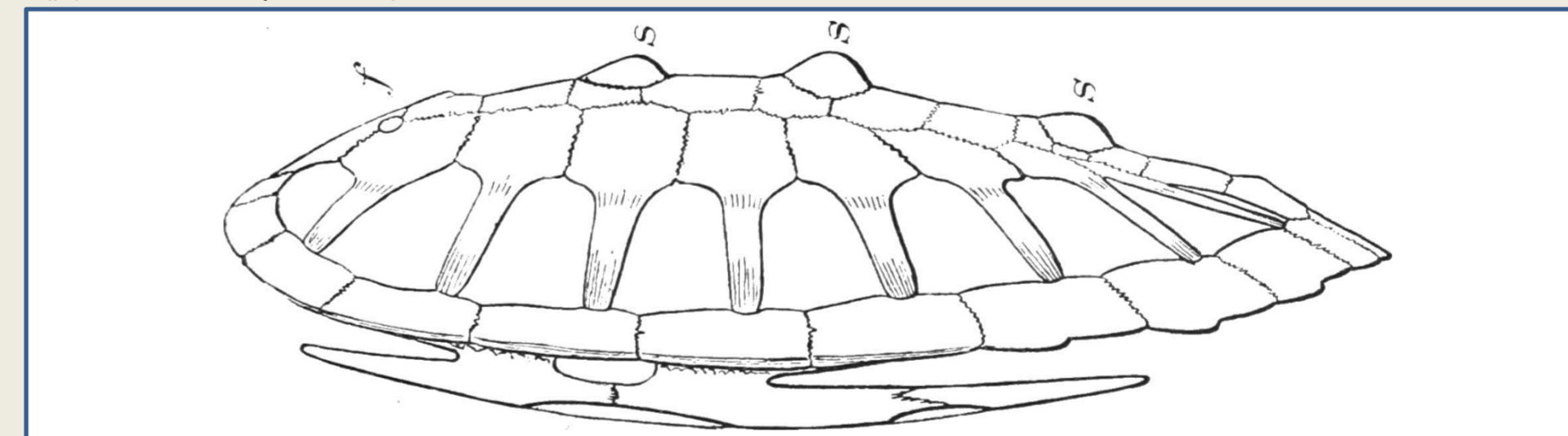


Рис. 5. *Prionochelys matutina* (по: Zangerl, 1953): S — эпитекальные элементы.

Представленный обзор показывает, что эволюционное развитие костного панциря черепах хорошо согласуется с этапами его развития в онтогенезе. Позднее появление эпитекальных элементов в онтогенезе некоторых черепах может отражать морфологию, имевшуюся у предков этой группы, а затем утраченную их древнейшими представителями вследствие гетерохронных перестроек их онтогенеза. Была высказана идея, что основой эволюции черепах является педоморфоз (Kordikova, 2000, 2002). Не вызывает сомнения, что появление ювенильных признаков предков в дефинитивном состоянии потомков — важный инструмент эволюционного развития (Gould, 1977). Но сведение только к педоморфозу всей эволюции черепах вряд ли можно считать обоснованным. Педоморфные явления характерны лишь для некоторых филогенетических линий — главным образом для морских черепах (*Cheloniidae*, *Dermochelyidae*, *Protostegidae*, *Toxochelyidae*). Но следует иметь в виду, что даже в эволюции морских черепах явление педоморфоза часто наблюдается не «в чистом виде», а в сочетании с другими морфогенетическими механизмами. Примером может служить формирование вторичного (эпитекального) панциря у *Dermochelyidae*. Неоморфное преобразование гистологического строения костного карапакса и пластрона у Trionychidae (Черепанов, 1995) не позволяет и эту группу черепах рассматривать в качестве исключительно педоморфной. По нашему мнению, ведущее значение в истории черепах имеет консерватизм базовой конструкции панциря. Его модификация осуществлялась вследствие различных морфогенетических процессов, которые в свете теории филэмбриогенезов (Северцов, 1939) можно обозначить как анаболии и девации. В целом же филогенетически панцирь является, безусловно, неоморфным образованием (Burke, 1989; Gilbert et al., 2001, и др.).

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-01082) и в рамках государственной темы Зоологического института РАН № ААААА19-119020590095-9.