



## ЭВОЛЮЦИЯ ФОЛИДОЗА ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ: ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ

Г. О. Черепанов

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

g.cherepanov@spbu.ru

Отсутствие палеонтологических данных привело к тому, что о состоянии фолидоза (щиткования) у предков черепах судят только гипотетически (Gadow, 1899, 1901; Newman, 1905; Deraniyagala, 1934; Grant, 1937 и др.). Однако в отношении количества продольных рядов щитков эти гипотезы вполне обоснованы. У древних и современных черепах в норме и при аномальном строении покровов панциря максимальное количество продольных рядов щитков ограничено семью парами. В карапаксе это — центральные (парные только в аномальном состоянии), плевральные, супрамаргинальные и маргинальные ряды, в пластроне — инфрамаргинальные, пластральные и интерпластральные. Максимально полный набор щитков характерен для наиболее древних и примитивных черепах, в частности для позднетриасовых *Proganochelys* и *Proterochersis* (рис. 1).

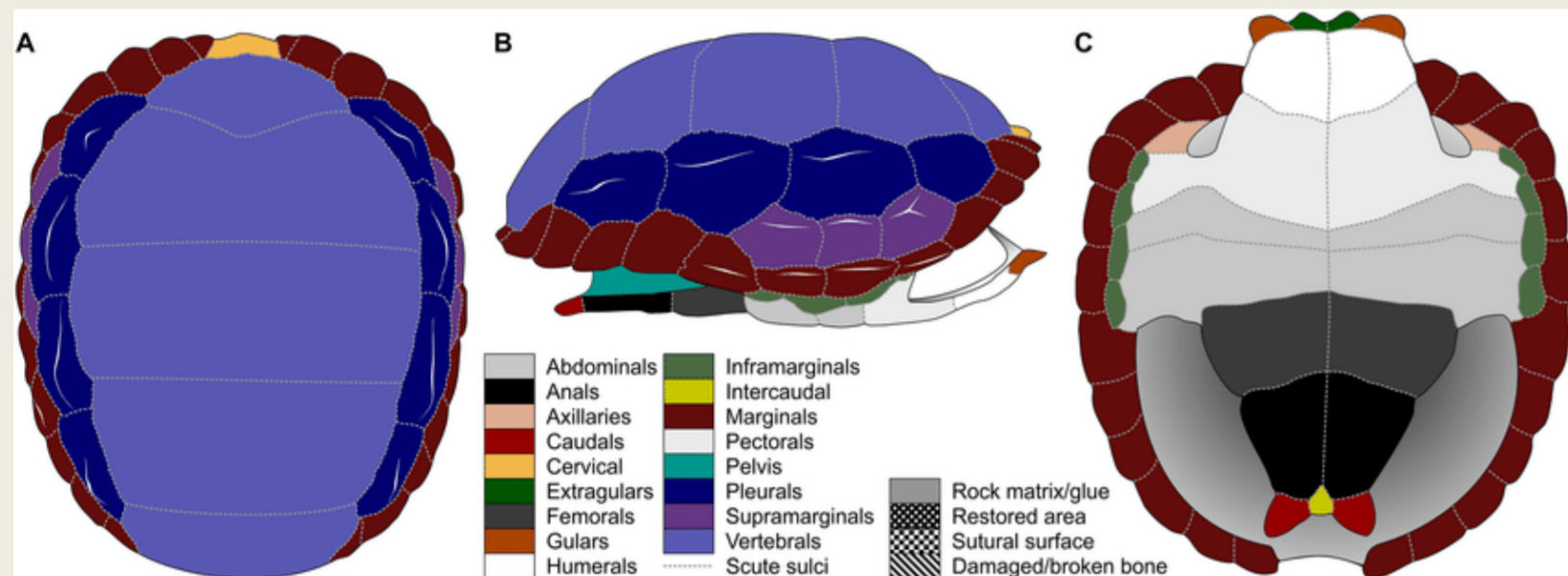


Рис. 1. Строение панциря *Proterochersis robusta* и номенклатура щитков (по Szczygielski et al., 2018)

Многие авторы (Gadow, 1899, 1901; Newman, 1905 и др.), исследовавшие индивидуальную изменчивость щиткования у черепах, усматривали в аномалиях рекапитуляцию предкового состояния. Однако основанные на этой базе схемы эволюции рогового покрова не выдерживают критики (см. Черепанов, 2005). В рассуждениях указанные авторы часто применяли такие термины, как «смещение», «оттеснение», «сдавливание» одних щитков другими. В онтогенезе черепах мы подобных процессов не наблюдаем. Установленная нами строгая связь закладки щитков с сегментацией тела исключает возможность их смещения, в частности, продольного. В поперечном направлении смещение ограничено рядами соседних щитков. Таким образом, можно заключить, что все преобразования рогового панциря в эволюции черепах сводятся к редукции щитков, их слиянию и в редких случаях к появлению новых роговых элементов (Cherepanov, 2015). По нашему мнению, эволюционное становление и развитие фолидоза панциря черепах происходило в результате следующих конкретных процессов: 1) слияния левых и правых центральных щитков с образованием их непарного ряда; 2) скоррелированной редукции четных и нечетных щитков, принадлежащих центральному и плевральному рядам; 3) редукции щитков супрамаргинального ряда; 4) редукции щитков инфрамаргинального ряда; 5) уменьшения числа пластральных щитков; 6) слияния и редукции интерпластральных щитков (рис. 2).

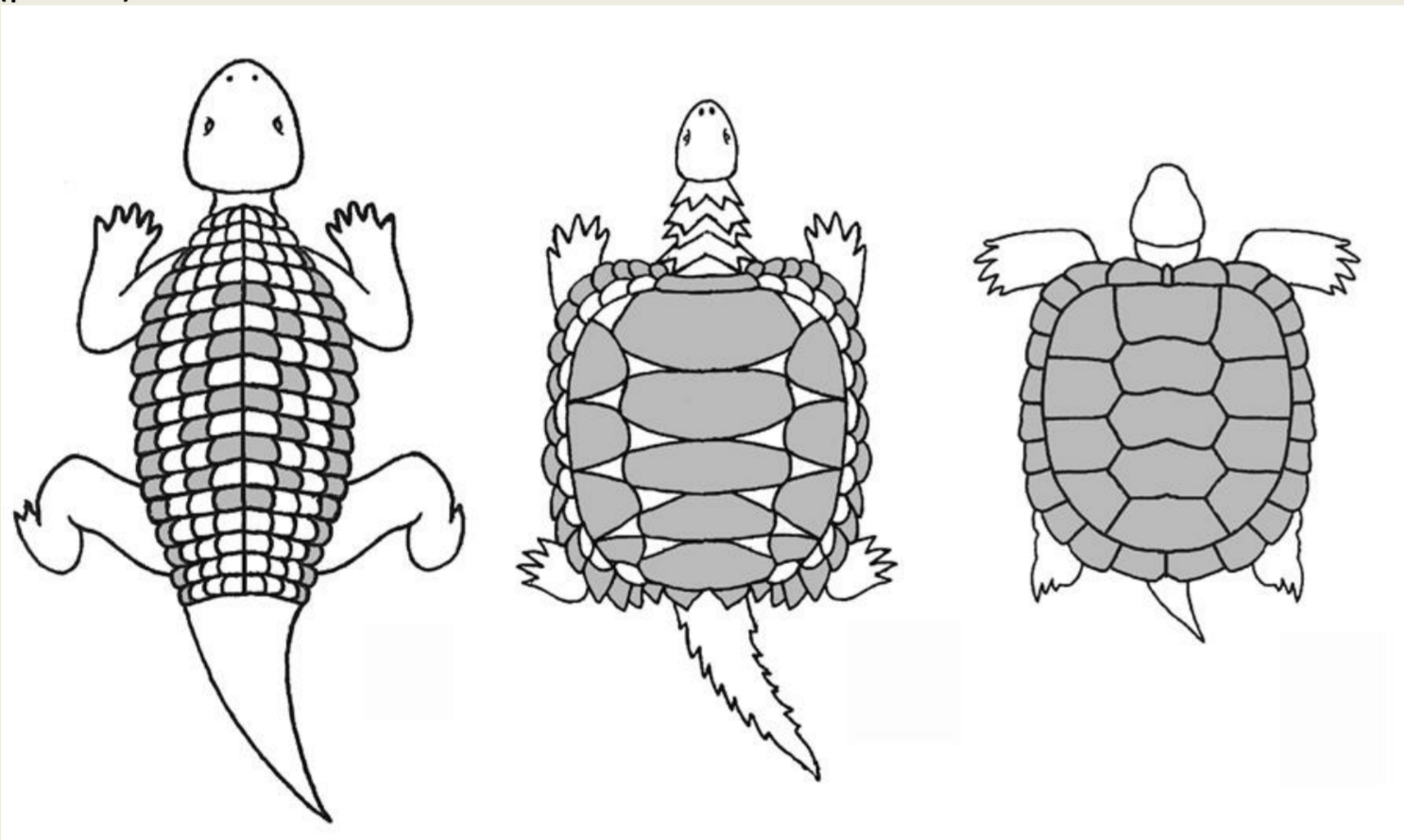


Рис. 2. Схема становления щиткования карапакса в эволюции черепах: А — гипотетическое предковое состояние; В — промежуточный вариант строения; В — щиткование, свойственное современным черепахам неохелидного уровня организации: щитки, претерпевающие редукцию, не окрашены

Непарный ряд щитков в центральной области карапакса — древнейшее эволюционное приобретение черепах. В норме такое состояние фолидоза характерно для всех без исключения представителей этого отряда. Мнение о первичной парности щитков центрального ряда подтверждается данными по морфогенезу (Cherepanov, 2006). Кроме этого, двойной ряд асимметрично расположенных центральных щитков спорадически встречается у многих современных и древних таксонов как «зиг-заг» аномалия (Pritchard, 2007; Cherepanov, 2014).

Расположение центральных и плевральных щитков через один сегмент и шахматный порядок их чередования были достигнуты, вероятно, в результате скоррелированной редукции соответствующих четных и нечетных роговых элементов. У большинства черепах число центральных и плевральных щитков в норме очень стабильно и равно соответственно пяти и четырем (в последнем случае парам щитков). Однако у *Proganochelys* имеется лишь четыре щитка центрального ряда. Такое состояние считается уникальным, и ему придается важное филогенетическое значение, что позволяет рассматривать *Proganochelyidae* в качестве уклоняющейся линии в эволюции черепах (Gaffney, 1990). Среди современных форм наиболее полимерное состояние фолидоза (при этом переменное) демонстрирует морская черепаха *Lepidochelys olivacea*, имеющая при 13 парах маргинальных щитков до 10 центральных и 10 пар плевральных (рис. 3). Такое же (и, по-видимому, близкое к анцестральному) количество роговых элементов в карапаксе наблюдается и у представителей ископаемого рода *Sakua* (Чхиквадзе, 1989).

В норме супрамаргинальные щитки обнаружены только у самых примитивных черепах. У *Proganochelys* они образуют непрерывные ряды из 11–12 элементов. У *Platycheilus* и *Proterochersis* число супрамаргинальных щитков уменьшено до трех пар.

Однако у представителей последнего рода задние щитки панциря, обычно считающиеся маргинальными, имеют особое устройство, т. е., возможно, в действительности это супрамаргинальные щитки, вышедшие в край карапакса (Gaffney, 1990). Таким образом, у *Proterochersis* может быть не три, а семь или восемь пар обсуждаемых щитков. Среди относительно продвинутых черепах щитки супрамаргинального ряда встречаются у представителей мезозойского семейства *Vaenidae* (Brinkman, Nicholls, 1991). Однако у этих черепах они крупные (каждый супрамаргинальный щиток лежит напротив двух маргинальных), что, возможно, говорит об их вторичном происхождении. На это указывает также то, что у *Kayentachelys* — формы, наиболее близкой к предкам скрытошейных черепах (следовательно, и *Vaenidae*), супрамаргинальных щитков нет (Gaffney et al., 1987).



Рис. 3. Полимерные варианты строения щитков панциря у новорожденных *Lepidochelys olivacea*

У примитивных черепах (*Proterochersis*, *Kayentachelys*, *Pleurosternidae*, *Vaenidae* и др.) инфрамаргинальные щитки образуют непрерывный ряд из четырех–пяти элементов. В ходе эволюции наблюдается уменьшение числа этих щитков, главным образом в результате утраты внутренних элементов ряда; передний и задний элементы (аксиллярный и ингвинальный щитки) более стабильны. Только у черепах с шарнирным соединением в области мостов (Terrapene, Suora) инфрамаргинальные щитки полностью утрачены.

Наибольшее количество парных щитков пластрона (9) описано у позднетриасового рода *Proterochersis* (Szczygielski et al., 2018). Остальные черепахи в норме имеют не более семи пар пластральных щитков. У *Testudinidae*, *Emydidae* и черепах родственных им семейств в пластроне обычно насчитывается только шесть пар роговых элементов. Согласно палеонтологическим данным, у этих черепах утеряны экстрагулярные щитки (Чхиквадзе, 1973). Еще большую редукцию пластральных элементов (в частности, экстрагулярных, пекторальных и абдоминальных) демонстрируют представители семейств *Dermatemydidae* и *Kinosternidae* (рис. 4). Таким образом, в разных линиях черепах имел место процесс редукции как крайних (гулярных и каудальных), так и промежуточных щитков пластрального ряда.

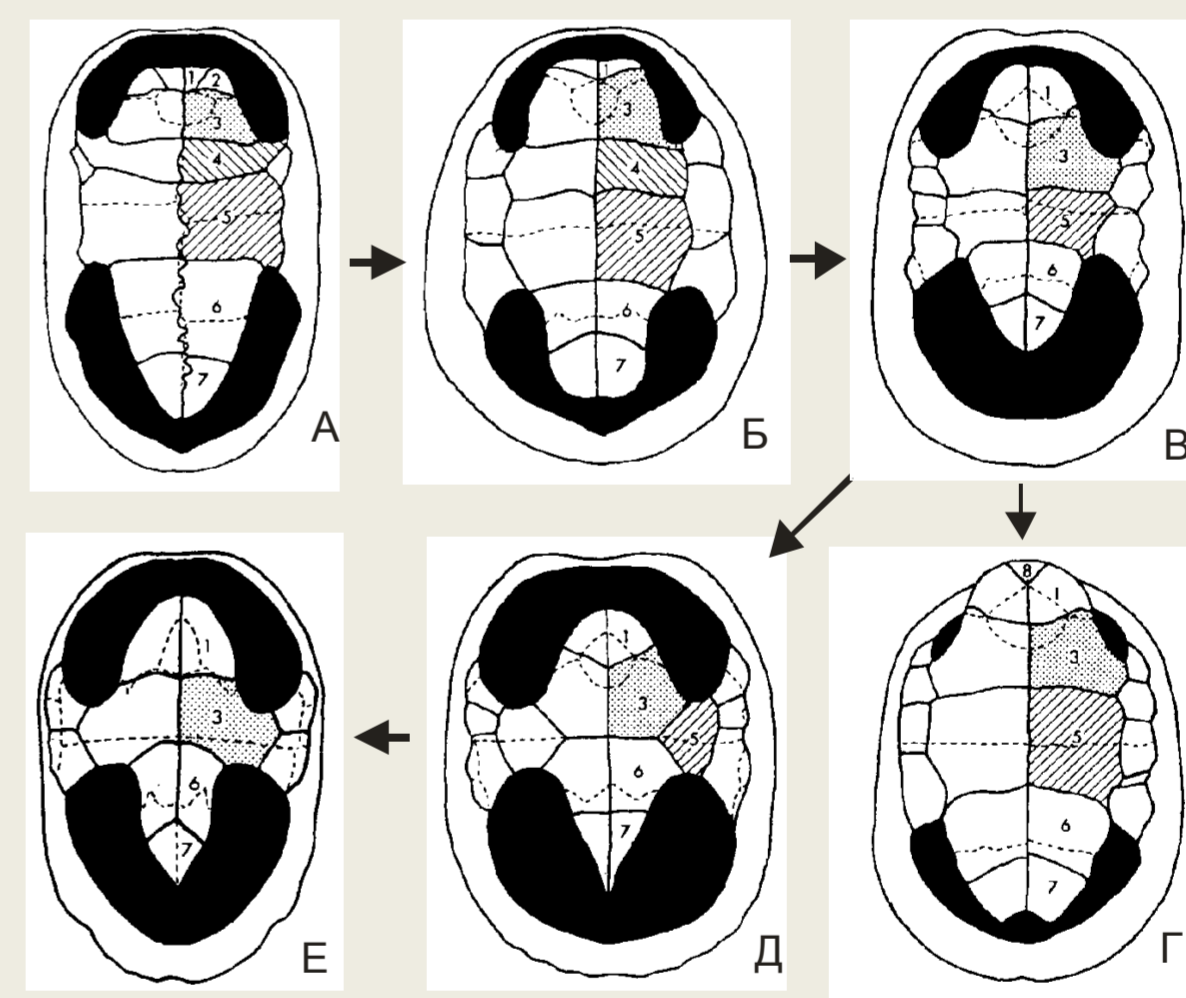


Рис. 4. Преобразование щиткования пластрона в направлении эволюции семейств *Dermatemydidae* и *Kinosternidae* (по: Hutchison, Bramble, 1981, с изменениями): А — *Ferganemys*, В — *Mongolemys*, В — *Bertemys*, Г — *Dermatemys*, Д — *Hoplochelys*, Е — *Staurotypus*

Регулярные интерпластральные щитки характерны только для примитивных черепах. У *Proganochelys* к этой серии роговых элементов, вероятно, можно отнести непарный щиток, лежащий между гулярными (интергулярными по Gaffney, 1990), у *Proterochersis* — интеркаудальный щиток, расположенный в медиальной области ксифипластронов. У современных форм интерпластральные щитки (постгулярный, стернальный и др.) образуются на стыках роговых борозд, разделяющих пластральные щитки, вследствие их (борозд) «меандрирования» при разрастании к средней линии тела (Черепанов, 2005). Обычно эти щитки непарные и носят нерегулярный характер. Редукция щитков интерпластрального ряда, возможно, связана с полной потерей сегментированности медиальной области брюха черепах при достижении крайне выраженного дорсовентрального уплощения тела.

Процесс формирования принципиальной модели щиткования панциря в эволюции черепах носил постепенный и скоррелированный характер. В первую очередь преобразования затронули центральные области карапакса и пластрона, а затем, как это видно из истории группы, периферию панциря. Основная причина изменения рогового покрова в направлении уменьшения количества слагающих его элементов (от первичного полимерного состояния) кроется, прежде всего, в потере внутрителовишней подвижности с формированием консолидированного костного панциря. Однако несмотря на существенные преобразования мозаики роговых щитков, наблюдаемые в эволюции черепах, основные морфогенетические механизмы развития фолидоза (в частности, строгая связь мест закладки щитков с первичной сегментацией тела, скоррелированная закладка плевральных и центральных щитков и т. д.; см. Черепанов, 2005) не претерпели в эволюции черепах качественных изменений. Это обстоятельство обуславливает обратимость процессов развития, что приводит к редкой среди позвоночных рекапитуляции предковых состояний.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект № 18-04-01082.