

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

М. М. СЛЕПЦОВ

РАЗВИТИЕ КОСТНОГО ЧЕРЕПА *ODONTOCETI* В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 31 V 1940)

В настоящей работе излагаются результаты исследования эмбрионального и постэмбрионального развития черепа у представителей семейства *Delphinidae*. Автор собрал около 200 эмбрионов *Delphinus delphis* L., *Phocaena relicta* Abel и *Delphinapterus leucas* Pall., размер которых от 10 мм и выше, и проследил развитие черепа на ранних, средних и поздних эмбриональных стадиях. Формирование костного черепа в постэмбриональном состоянии было прослежено на 180 черепах, принадлежавших взрослым особям *D. delphis*, *D. leucas*, *Ph. relicta*, *T. tursio* и отчасти *O. orca*.

Задача указанной работы состоит в том, чтобы выяснить особенности развития костного черепа *Odontoceti* в онтогенезе и филогенезе; при этом эмбриогенезу черепа *Odontoceti* уделено особое внимание потому, что только в эмбриогенезе возможно проследить полную картину формирования отдельных костных компонентов черепа и их дальнейшее развитие. Последнее связано с тем, что до сего времени костный череп *Odontoceti* был изучен, главным образом, в постэмбриональном состоянии, а об эмбриогенезе костного черепа *Odontoceti* сведения крайне фрагментарны.

Череп *Odontoceti* характеризуется основными особенностями — округлой и круто приподнятой затылочной областью и вытянутым лицевым отделом. Характерной чертой последнего является надвижение задних отделов верхнечелюстных костей на лобные кости. Указанные особенности морфологии черепа *Odontoceti* связаны с выполнением биологически важных функций.

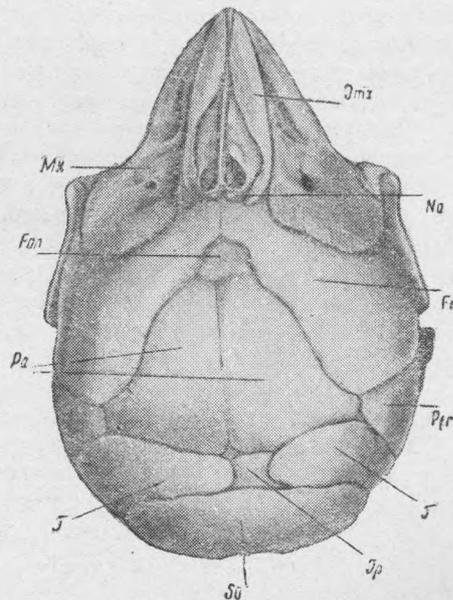
К затылочной области черепа, помимо шейной мускулатуры, прикрепляются сухожилия части туловищной мускулатуры, приводящей в движение хвостовой отдел (*m. longissimus dorsi* и *m. ilio-costalis*). Ясно, что мощной мускулатуре необходима соответствующая площадь для прикрепления. Поэтому затылочные кости, особенно верхнезатылочная, развиты очень сильно. В черепе кашалота, например, верхнезатылочная кость образует $\frac{2}{3}$ поверхности черепной коробки. Мощное развитие верхнечелюстных и межчелюстных костей весьма благоприятно для прикрепления сильной мускулатуры носового сфинктора и плотной соединительной ткани, образующей предносовый бугор. Описанное строение лицевого отдела черепа и покрывающих его мягких частей усиливает передний отдел головы, который принимает на себя всю силу давления встречных токов воды во время быстрого движения китов. Так. обр. в черепе *Odontoceti* (как и в черепе *Mystacoceti*) усилены те его части, которые совместно с другими органами (мускулатурой) выполняют определенную функцию. В эмбриогенезе черепа *Odontoceti* обнаруживается неравномерное развитие костных компонентов, причем сильнее развиваются образующие затылочный и лицевой отделы.

Однако на ранних стадиях эмбриогенеза череп *Odontoceti* характеризуется всеми признаками, свойственными черепу наземных млекопитающих. Но очень скоро указанное сходство исчезает в результате сильного разрастания верхнезатылочной и межчелюстных костей, а также надглазничных отростков лобных костей, вследствие чего он получает сходство с черепом взрослых китов. Особенность эмбриогенеза черепа *Odontoceti* заключается в том, что число костных компонентов, образующих верхнюю часть черепной коробки, больше, чем в черепе молодых и взрослых особей. Это положение иллюстрируется фигурой, на которой видно, что впереди от верхнезатылочной кости (*So*) располагаются впервые нами обнаруженные три покровные кости, которые обозначены литерами *T*, *T* и *Jp*. Впереди от последних лежат две крупные покровные кости, обозначенные здесь литерами *Pa*. Все эти покровные кости до сих пор не были описаны из-за отсутствия подробных исследований эмбриогенеза костного черепа *Odontoceti*. Сбоку черепная коробка эмбрионов образована костями, которые в черепе взрослых китов соответствуют «parietalia» (по авторам).

Сопоставляя характер развития и местоположение костей *T*, *T*, *Jp*, *Pa* и *Pfr* в черепе эмбрионов дельфинов с соответствующими костями в черепе эмбрионов и взрослых млекопитающих, рептилий, а также в черепе ископаемых китов, автор пришел к выводу, что: 1) кости *T* и *T* являются tabularia; 2) кость *Jp* соответствует непарной — interparietale; 3) кости *Pa* суть parietalia; 4) кости *Pfr* гомологичны postfrontalia в черепе рептилий и однопроходных.

Указанные кости претерпевают в эмбриогенезе следующие изменения: tabularia и interparietale сливаются с верхнезатылочной костью у разных видов в различное время. Так, например, у эмбрионов *D. delphis* tabularia сливаются с верхнезатылочной костью очень рано, но interparietale часто остается самостоятельной на средних и даже поздних стадиях; parietalia сливаются очень рано. В черепе *D. leucas* tabularia и interparietalia сливаются с верхнезатылочной костью позднее, чем у *D. delphis*; parietalia сливаются на одинаковых с *D. delphis* стадиях эмбриогенеза. Что же касается *Ph. relictata*, то tabularia, interparietalia и parietalia остаются самостоятельными на средних стадиях эмбриогенеза, однако последние начинают сливаться. На поздних эмбриональных стадиях развития черепа у всех указанных видов tabularia и interparietalia полностью сливаются с верхнезатылочной костью. Parietalia представлены непарной костью, которая принята сравнительными анатомами за «interparietalia».

Неравномерный рост черепных костей ярко обнаруживается на поздних стадиях эмбриогенеза черепа и продолжается в постэмбриональном состоянии. Верхнезатылочная кость, начавшая интенсивно развиваться уже



Череп эмбриона *Phocaena relictata* Abel, 16 см длины. Длина черепа 43 мм, ширина черепа 27 мм. Условные обозначения: *So*—верхнезатылочная кость; *T* и *T*—tabularia; *Jp*—межтеменная кость; *Pa*—теменные кости; *Pfr*—заднелобные кости; *Fr*—лобные; *Fon*—фонтанель; *Na*—носовые кости; *Mx*—верхнечелюстные кости и *Jmx*—нижнечелюстные кости.

на ранних стадиях эмбриогенеза, на поздних стадиях достигает максимума; своим передним отделом она сжимает задний край непарной parietale. Передний край последней сжимается задними краями лобных костей. Вследствие смыкания внутренних краев лобных костей передний отдел parietale сильно суживается и вся кость резко уменьшается. В черепе взрослых зубатых китов теменная кость сильно уменьшена и оказывается сжатой между лобными и верхнезатылочной костью. Очень часто латеральные края parietale сливаются с верхними отделами заднелобных костей так, что установить границу слияния бывает невозможно.

На основании изучения эмбриогенеза черепа *Odontoceti* стало возможно исправить ошибку сравнительных анатомов, которые приняли в черепе *Odontoceti* parietalia за interparietalia, а postfrontalia за parietalia. В свою очередь палеонтологи допустили ошибку, приняв слившиеся postfrontalia с parietalia за одну кость—parietalia.

Обнаруженные в черепе *Odontoceti* примитивные признаки, не свойственные плацентарным млекопитающим, но свойственные однопроходным и рептилиям, рассматриваются автором как новые факты, указывающие на древнее происхождение *Odontoceti*.

По поводу происхождения последних имеется четыре теории: согласно первой—киты близки к *Ungulata*. Сторонники второй считают, что киты связуются с *Edentata*, третья теория гласит о том, что киты произошли от *Carnivora—Creodontia*, и, наконец, согласно четвертой точке зрения киты произошли от насекомоядных типа *Pantolestidae*.

Существование нескольких теорий о происхождении китов лишней раз подчеркивает запутанность и неясность этого вопроса.

Сторонники указанных теорий мало обращали внимание на то, что в результате приспособления животных к самым разнообразным условиям жизни даже у родственных групп в строении отдельных органов можно наблюдать большое различие. И, наоборот, в результате сходного образа жизни или деятельности, в одних и тех же условиях среды у неродственных групп обнаруживается не только сходство в строении отдельных органов, но и сходный habitus животных (например, ихтиозавры и киты; киты и сирены и т. д.). Что же касается сходства отдельных органов китов с соответствующими органами у копытных, неполнозубых, хищных и насекомоядных, то данный факт является лишним доказательством их монофилетического развития. По мнению автора предки *Odontoceti* были ближайшей ветвью *Placentalia primitiva*, в организации которых, несомненно, было много морфологических черт, общих с рептилиями.

На основании обнаруженных в черепе *Odontoceti* таких примитивных признаков, как os parasphenoideum (Burlet, 1914; Honnigman, 1915), tabularia и postfrontalia (данные автора) и целого ряда других (совместное отхождение X и XI головных нервов—M. Weber, 1928; состояние vena columnae vertebralis—Slipper, 1936 и др.), автор считает, что предки *Odontoceti* обособились в специализированную группу полуводных или водных млекопитающих значительно раньше, чем верхнемеловые *Insectivora*, у которых, как известно, заднелобные кости отсутствовали.

Таким образом в развитии черепа млекопитающих мы можем констатировать два основных направления: сохранение postfrontalia и утеря их. В первом случае postfrontalia дополняют функцию parietalia (однопроходные) или замещают parietalia (*Odontoceti*), во втором случае parietalia вытесняют postfrontalia (*Marsupialia* и *Monodelphia*).

Лаборатория эволюционной морфологии позвоночных
Московского государственного университета

Поступило
31 V 1940