Доклады Академии наук СССР
1955. Том 100, № 1

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Е. Д. КОНЖУКОВА

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ЛАБИРИНТОДОНТОВ

(Представлено академиком В. А. Обручевым 18 IX 1954)

При исследовании различных групп стегоцефалов Советского Союза возник вопрос о причинах тех общих морфологических изменений, которые наблюдаются у всех без исключения форм и более или менее быстро развиваются в их геологической истории. Эти прогрессирующие изменения: удлинение и уплощение черепа, увеличение небных пустот, укрепление основного сочленения неба с парасфеноидом, уменьшение окостенения в мозговой коробке.

Впервые эти морфологические изменения были установлены Вотсоном в 1920 г. ([1]) и дополнены им же в 1926 г. ([2]). Неоспоримый факт, что вся группа лабиринтодонтов и древнейшие (первично-водные), и раннепермские (наземные) и триасовые (вторично-водные) неизбежно проходят через одни и те же последовательные изменения, заставил Вотсона рассматривать эти изменения вне зависимости от окружающей среды.

Чтобы избежать подчеркивания неадаптивной сущности этих эволюционных изменений, Вотсон не ввел специального термина, а ограничился осторожным временным обозначением «advances» (подвинутые, связанные с движением вперед). Позднее Кэйз ([3]) односторонне развил положения Вотсона и отнес все морфологические изменения ископаемых земноводных к двум категориям: первые — приспособительные (adaptive) — образуют большинство признаков семейств и родов; вторые — неприспособительные (non adaptive) — появляются вне зависимости от влияния среды и характеризуют более крупные систематические группы. Ромер ([4]) говорит о развитии огромных небных пустот (окон) у поздних лабиринтодонтов как о «функциональном преимуществе» в связи с уменьшением «мертвого груза» черепа (освобождение от бесполезной кости), упуская из виду, что небные пустоты наиболее развиты у водных форм, для которых «мертвый груз» имеет второстепенное значение.

Несомненно, что перечисленные выше прогрессирующие изменения в развитии амфибий в такой же мере приспособительные, как и все остальные. Все отличие этих изменений в том, что они отражают общее направление изменения образа жизни нескольких крупных групп или даже целых отрядов. Так, уплощение черепа и развитие небных пустот свойственно не только лабиринтодонтам, но и лепоспондильным земноводным в более древний период геологической истории их существования. Эти же изменения наблюдаются и в эволюционном развитии современных хвостатых и бесхвостых земноводных. Изменения формы и размеров черепа, развитие огромных межптеригоидных пустот наиболее выражены у лабиринтодонтов. Поэтому именно на них нагляднее попытаться показать причины появления этих изменений.

У древнейших четвероногих — девонских ихтиостегид — череп был сравнительно высоким и небо почти сплошное, закрытое костями, с очень малыми межптеригоидными пустотами. Черты эти унаследованы от бли-

жайших предков — кистеперых рыб, у которых крыша черепа образована многими костями, как и сплошь костное небо. Часто отсутствует подвижность головы, соединенной костной связью с плечевым поясом. Неподвижность головы несколько компенсируется за счет суставных соединений в центральной части черепа и в его основании.

Тип строения исходной группы — кистеперых — определил строение и дальнейшее развитие черепа древнейших четвероногих на первых этапах их эволюции. Кардинальные перестройки в строении скелета требуют длительного времени и проходят только при смене условий жизни, потребовавших, в свою очередь, изменений в деятельности ряда органов.

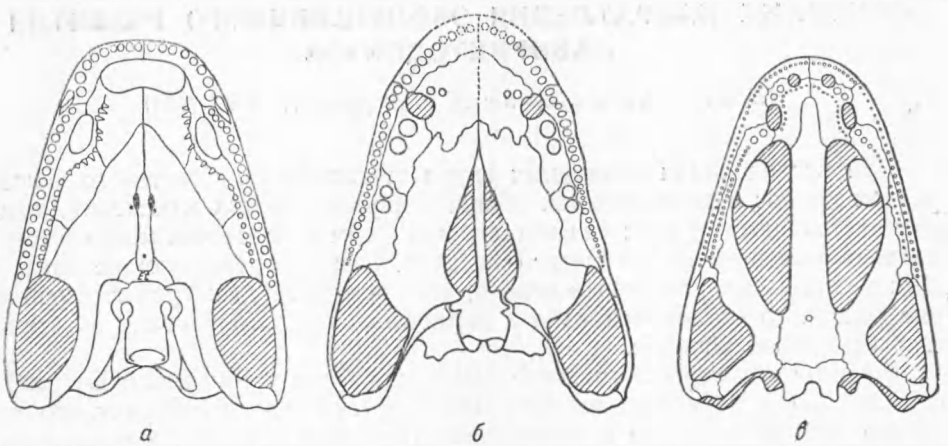


Рис. 1. Небная поверхность черепа лабиринтодонтов: *а* — ихтиостега (Ichtyostega) из верхнего девона Гренландии (по Jarvih (5), рис. 36); *б* — эдопс (Edops) из нижней перми Техаса (по Romer (4), рис. 20); *в* — метопозавр (Metoposaurus) из верхнего триаса Европы (по Быстрову (6), рис. 34 А)

Обстановки обитания в течение каменноугольного века создавали многообразные условия и возможности для жизни архаического земноводного вне воды в затененных болотистых низинах, в затопленных густых лесах.

Однако при передвижении по суше вес тела, не поддерживаемого водой, требовал укрепления позвоночника и головы, утяжеленной массивной нижней челюстью. Работа челюстей с крупными зубами при захвате добычи и продвижении ее в глотку, в свою очередь, требовала развития мощной аддукторной мускулатуры, которая прикреплялась внутри черепа, на вентральной стороне его крыши. Необходимость иметь достаточное пространство для вздувавшихся при сокращении челюстных мышц обусловила значительную высоту черепа.

Этот древний (тропибазальный) тип черепа, сочетавший значительную высоту его с закрытым костным небом и тяжелой нижней челюстью, свойствен всем наземным карбоновым и раннепермским земноводным и архаическим котилозаврам.

Хорошим примером может быть реликтовый пережиток карбона — раннепермский эдопс, крупный наземный стегоцефал с большой головой и тяжелым сильным телом. Небо эдопса, по типу близкое к ихтиостегидам, с межптеригоидными пустотами, много меньшими, чем у других рахитомов. В то же время передний отдел мозговой коробки и полость черепа в целом выше и уже, чем у остальных, более плоскоголовых его современников. Огромные небные клыки и уплощенная широкая нижняя челюсть требовали значительной мощности челюстных мышц.

Еще большое сходство с архаическими рептилиями имели многие представители древней группы батрахозавтров (антракозавтры, сеймурии), в черепе и скелете которых объединены почти в равных пропорциях

черты земноводных и пресмыкающихся. Каменноугольный антракозавр с высоким черепом и затылком, так же как и раннепермская сеймурия с еще более высоким черепом, с почти вертикальными его сторонами, отличались закрытым костным небом. В то же время для тяжелой нижней челюсти с крупными зубами требовалось развитие сильной челюстной мускулатуры. Увеличение объема мышц при их сокращении у высокочерепных батрахозавров вполне обеспечивалось достаточной емкостью черепа.

Эволюция рептилий протекала на суше, где положение глаз, смотрящих вперед и в стороны, ноздрей, направленных вперед, увеличение подвижности головы и туловища, усиление общей и, в первую очередь, челюстной мускулатуры — способствовало общему повышению жизнедеятельности. Дальнейшее усиление жевательной мускулатуры привело к развитию в черепе верхних или боковых височных ям, служивших вместилищем для мощных мускульных клубков, возникавших при сокращении височных и жевательных мышц.

Путь эволюции лабиринтодонтов, неизбежно связанных с водой для размножения и с высокой степенью влажности воздуха для жизни на земле, необходимо шел через иные формы приспособлений в строении черепа и скелета. Уже в верхнепермское время наземные приспособления среди лабиринтодонтов редки. Возраставшая сухость климата, осушение болотистых равнин, развитие засушливых областей в триасе вынуждали к сосредоточению основной линии развития амфибий близ воды и в воде, при постоянно возраставшей численности и конкуренции более подвижных и высокоорганизованных рептилий. Для крупных триасовых лабиринтодонтов жизнь оказалась возможной только в воде (для мелких животных различия микроклимата давали гораздо бóльшие возможности в пределах узких экологических ниш).

Вода как обычная и единственная среда обитания стимулировала развитие земноводных совершенно определенным образом. Обитание в сравнительно мелкой воде привело к уплощению головы и тела с одновременным увеличением его и в особенности головы. При замедленном метаболизме и низкой физиологической активности земноводных, среди крупных стегоцефалов с их небольшими слабыми конечностями неизбежно должен был развиться иной способ добывания пищи без активного преследования добычи, должен был образоваться тип пассивного хищника. Возник платибазальный череп с расположением на его верхней поверхности глаз и ноздрей, направленных вверх. Огромная пасть с массивными клыкообразными зубами давала возможность подстерегать добычу на дне и использовать челюсти как капкан. Работа мощных аддукторных мышц у больших плоскоголовых с длинной пастью стегоцефалов требовала значительного пространства для вздувавшихся при сокращении мышц; это достигалось развитием больших небных пустот, межптеригоидных и инфратемпоральных, в окна которых и выпирали сокращавшиеся мышцы. Возникновение и развитие пустот шло за счет резорбции кости против центров максимального вздутия челюстных мышц.

Увеличение полостей потребовало в компенсацию прочности развития крепкого костного сфенэтмоида, плотного сращения костей в утолщенном основании черепа, развития пластинчатых эпиптеригоидов — вертикальных упоров между крышей черепа и его основанием. Повидимому, это направление и было ведущим у большинства триасовых стегоцефалов, становившихся с увеличением размеров все более и более плоскими. Одновременно с уплощением черепа шло уменьшение размеров тела относительно головы, достигавшей у наиболее крупных форм (мастодонзавр) $^1/_3$ всей длины животного.

Это основное направление приспособлений лабиринтодонтов, обитавших в воде, распадается на ряд более узких адаптаций. При общем сходстве огромного удлиненного и плоского черепа триасовых гигантов

положение глаз в переднем отделе черепа (метопозавры, буэттнерии) или в его задней половине (капитозавры, циклотозавры) свидетельствует о разном уровне глубин воды для подстерегания добычи. Особые адаптации к исключительно донному образу жизни развились у позднетриасовых плагиозавров с совершенно плоским параболическим черепом и сближенными, центрально расположенными глазами.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Поступило
18 IX 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] D. M. S. Watson, Phil. Trans. Roy. Soc., ser. B, **209**, 62, 162 (1920). [2] D. M. S. Watson, ibid., **214**, 194 (1926). [3] E. C. Case, Trans. Am. Phil. Soc., **35**, 4, 328 (1946). [4] A. S. Romer, Bull. Mus. Comp. Zool., **99**, № 1, 31 (1947). [5] E. Jarvik, Meddelels. om Grönl., **114**, No. 12 (1952). [6] A. P. Bystrov, Acta Zool., **16** (1935).