

Проблема
перехода

*Theromorpha -
Mammalia*



Theromorpha



Mammalia

Ивахненко

Михаил Феодосьевич ПИН РАН

М.Ф. Ивахненко
«Проблема перехода
Theromorpha – Mammalia»

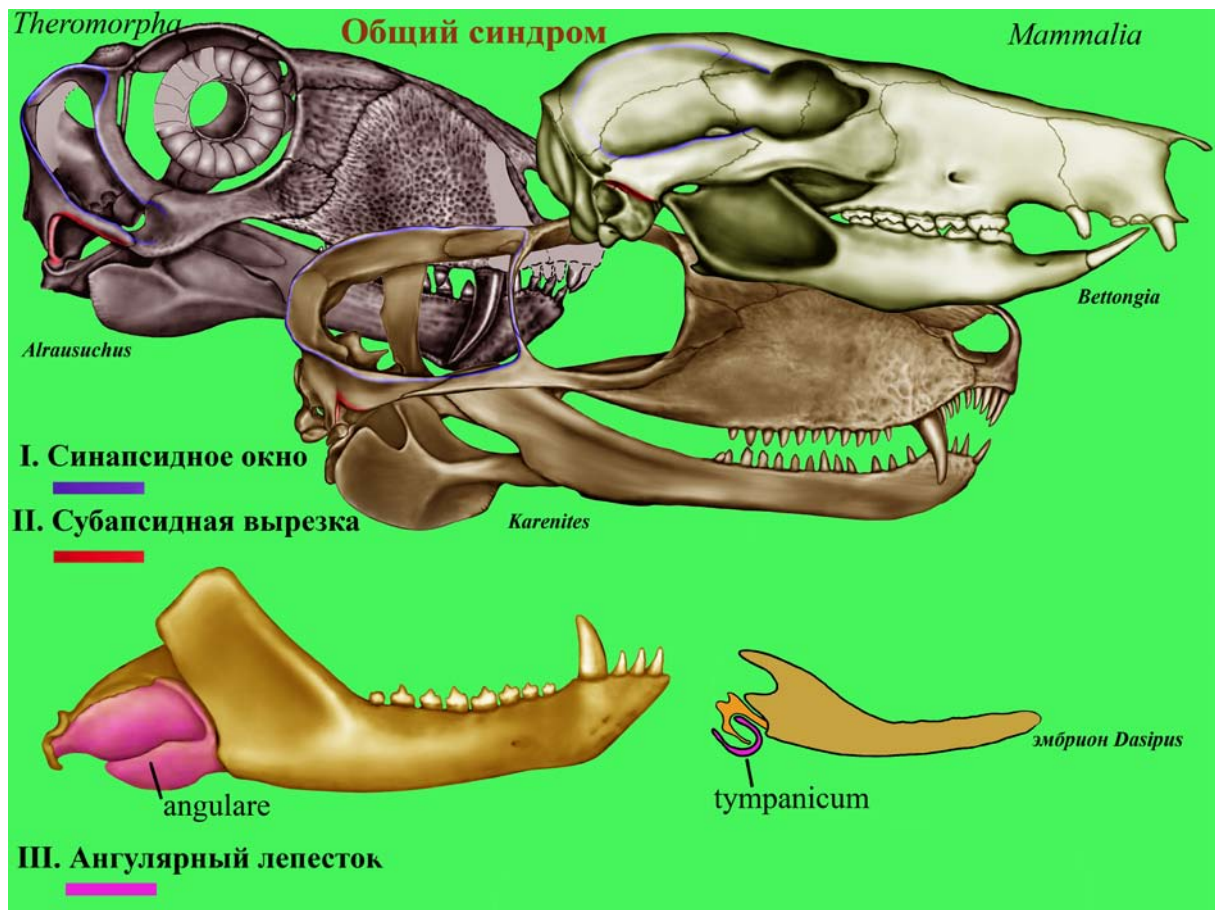
Доклад, сделанный 6 декабря 2011 года
На конференции, посвященной памяти В.Г.Очева



Широкое распространение млекопитающих в современных фаунах достигнуто в ходе их длительной эволюции и связано с приобретением ряда важнейших черт организации, среди которых высокая температура тела и способность к терморегуляции, высокий аэробный уровень метаболизма, увеличение и усложнение строения головного мозга. Высокая степень заботы о потомстве, хорошо развитый обонятельный и слуховой аппараты, эффективная система переработки пищевых ресурсов привели к значительной независимости от колебаний окружающей среды по температуре и влажности. Безусловно, все эти прогрессивные черты строения приобретены в ходе эволюционного развития от примитивных предков. В качестве предковой для Mammalia группы в настоящее время всеми исследователями принимаются Theromorpha. Название «отряд Theromorpha» было принято Эдвардом Копом (Cope, 1878) для группы ископаемых животных, общий план строения которых, по его мнению, позволял противопоставить ее остальным известным тогда группам рептилий и сближать с предками млекопитающих. В настоящее время работами многих ученых процесс преобразования терморфов в направлении млекопитающих разработан настолько детально (история проблемы см. Татаринов, 2009), что сейчас основной проблемой является уже не столько связь этих групп, сколько уровень их разделения.



Обе группы при своем становлении выходят на новые морфо-физиологические уровни – Theromorpha на облигатно-наземный, Mammalia на гомойотермный, параллельно и независимо с другими группами (Reptilia и Parareptilia в первом случае, Aves – во втором). В результате таксономические ранги этих групп должен быть достаточно высоким и одинаковым, и принимаются мною как ранги классов. Разумеется, нахождение места их разделения, того уровня, который отделяет, хотя бы формально, Theromorpha от Mammalia, крайне интересно. Для решения этого вопроса можно сравнить синдромы Theromorpha и Mammalia, проследить их развитие и попытаться выделить наиболее существенные события, знаменующие момент перехода.

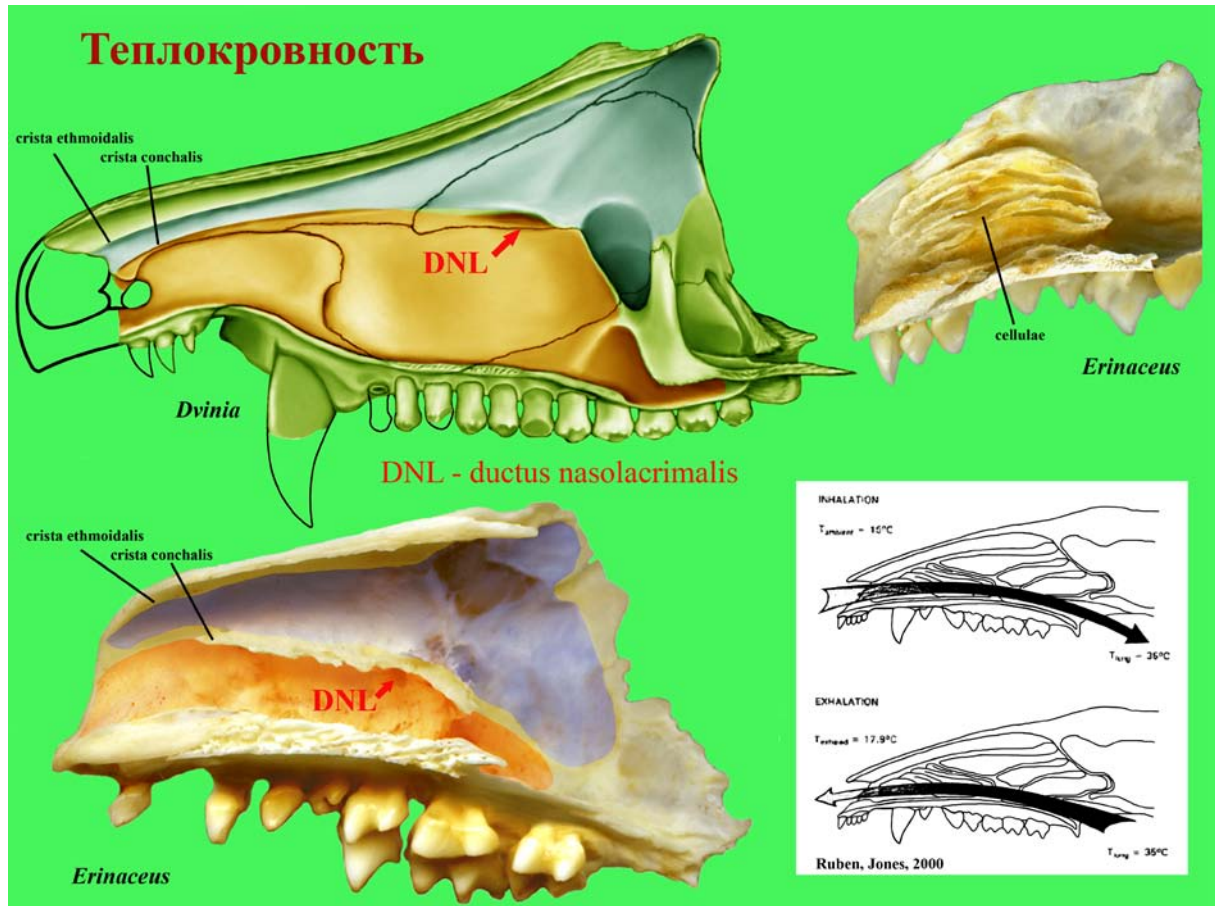


Синдром составляет набор необходимых и достаточных реперных признаков, которые определяют уникальность конструкции относительно сестринских таксонов. Для Theromorpha такой набор составляет наличие синапсидного височного окна (расположенного ниже заглазничной кости), субаркадной вырезки (разделяющей скуловую и квадратно-скуловую кости) и периаугулярной полости на наружной поверхности угловой кости (*fissura periangularis*), прикрытой снаружи тонкой пластинкой *ala angularis* (см. Ivakhnenko, 2003). Этот набор отделяет Theromorpha от всех остальных групп тетрапод, кроме Mammalia. У Mammalia сохраняется синапсидное окно (в эволюции обычно сливается с орбитой), субаркадная вырезка приобретает вид *fissura petrosquamosa*, периаугулярная полость как бы «схлопывается», из нее формируется своеобразная двухслойная барабанная перепонка млекопитающих, а угловая кость (*angulare*) преобразуется в *tympanicum*. Таким образом, остеологические признаки сохраняются в ходе эволюции, лишь постепенно трансформируются, и не определяют границу между двумя сопоставляемыми группами. Традиционно принимается, что основные отличия Mammalia от предшествующих групп заключаются в наличии шерстно-железистого покрова, теплокровности и присутствии млечных желез, а, соответственно, в выкармливании молоди молоком. Посмотрим, могут ли эти физиологические признаки определять границу между Theromorpha и Mammalia.

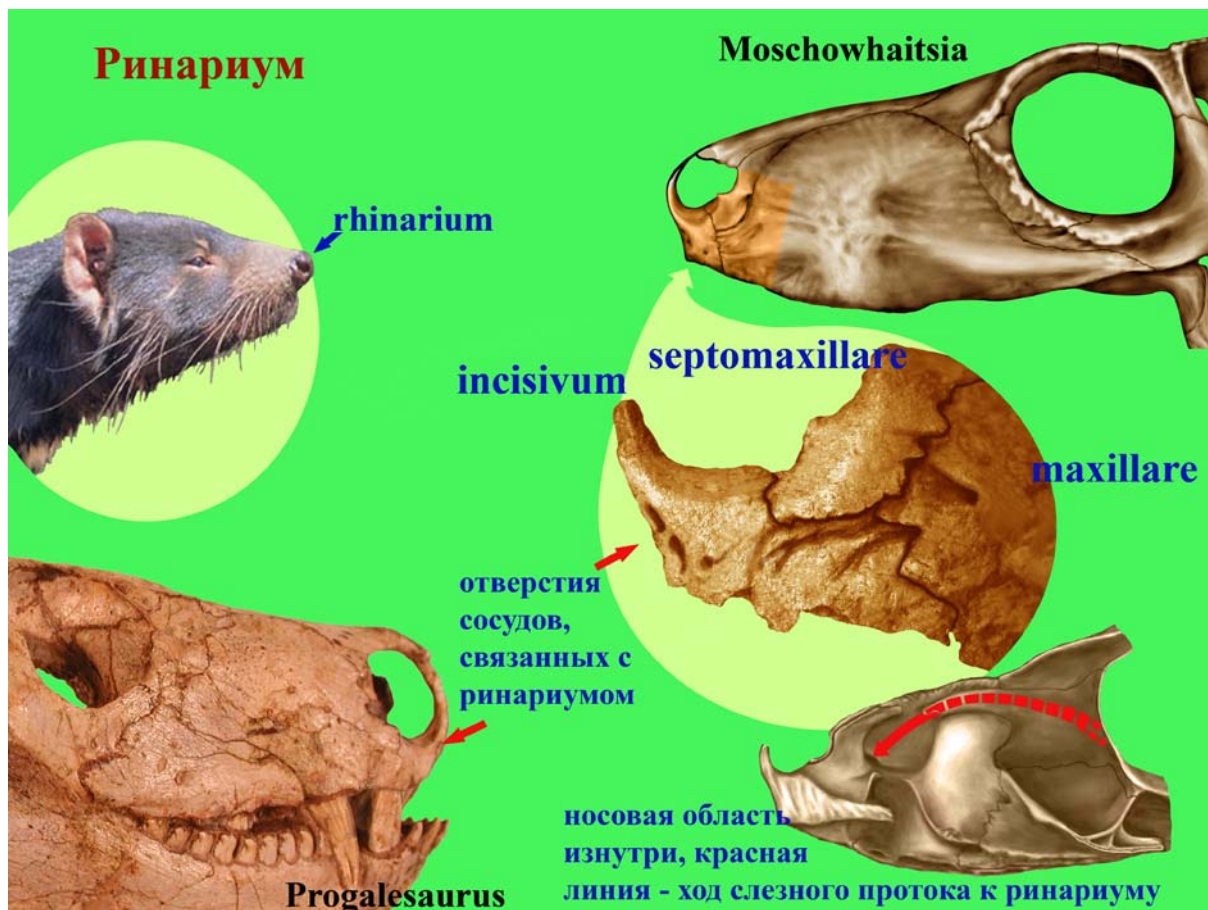
Шерсть и вибриссы



Наличие шерстно-железистого покрова тела уже у примитивных групп Theromorpha несомненно (см. Oftedal, 2002). Видимо, тероморфы и сформировались как группа, вышедшая на облигатно-наземный морфо-физиологический уровень, путем регулирования испарения с поверхности тела при помощи первичной, возможно, остеобразной шерсти, игравшей роль пористого покрова, и смачивающих его потовых желез. Поэтому наличие примитивного шерстного покрова у Theromorpha должно входить в их синдром (Ivakhnenko, 2003). Такой покров позволял постепенно, в ходе эволюции группы, оптимизировать физиологические механизмы защиты от высыхания. Специализация ости в определенных местах тела как тактильно-сенсорных датчиков приводила уже на ранних этапах эволюции группы к формированию вибрисс (см. Brink, 1956, Findlay, 1968, Татаринov, 1976, Ivakhnenko, 2008, и др.). Отпечатки крупных луковиц вибрисс, видимо, окруженных кровеносными лакунами, известны даже для крайне примитивных групп Theromorpha. Никаких оснований для предположения о первичности чешуйчатого «рептильного» покрова у примитивных Theromorpha нет, тем более, что по современным данным, и закладываются рептильные чешуи и волосы млекопитающих по-разному, и шерсть и чешуя имеют заметно различный состав. Не исключено, что и выкармливание молоди молоком, тесно связанное с исходным наличием кожных желез, появилось задолго до формирования Mammalia (Татаринov, 1976, Oftedal, 2002). Оптимизация первичного шерстного покрова, образование специального термоизолирующего подшерстка, могла быть связана с переходом к гомойотермии, при этом первичная ость преобразовывалась в пуховую шерсть (подшерсток).

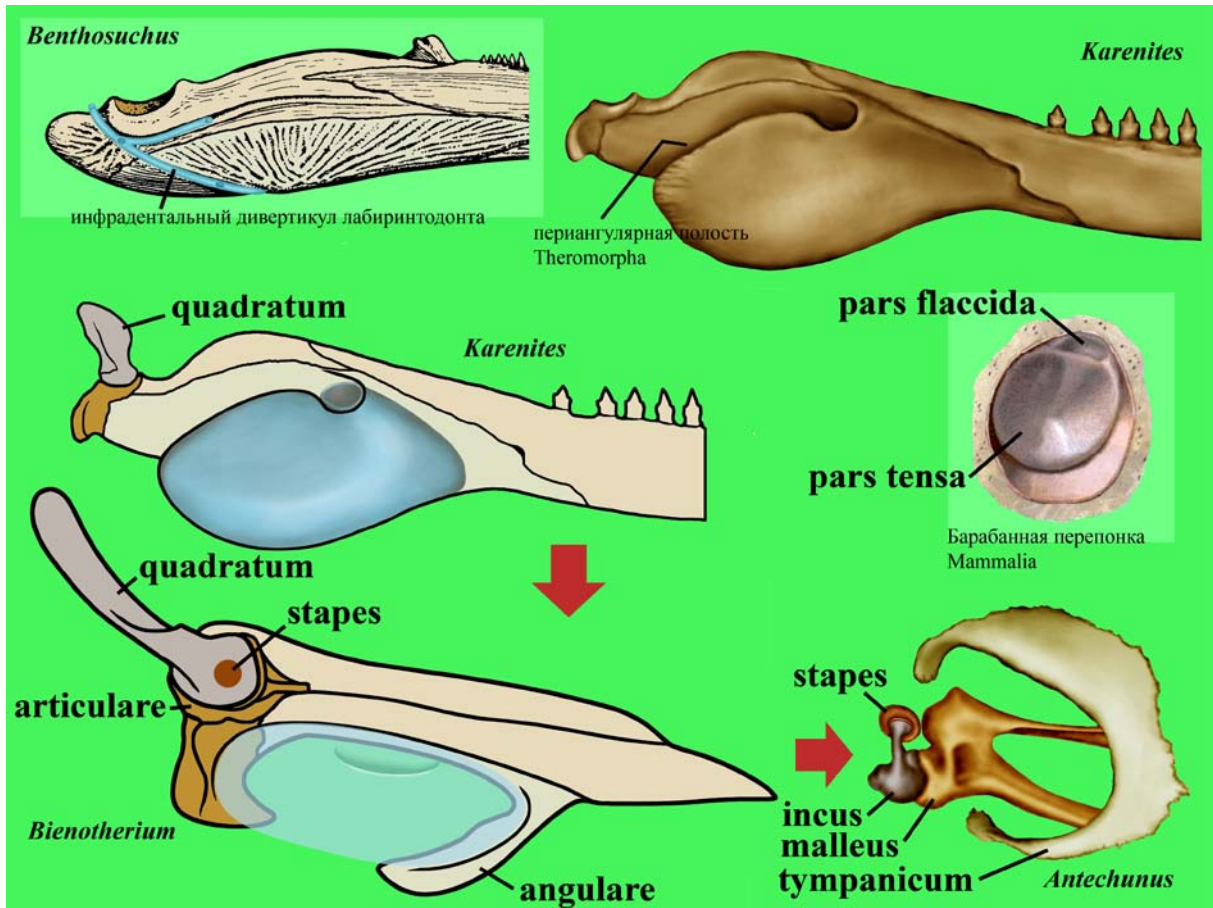


Переход к гомойотермии, видимо, осуществился еще на уровне типичных тероморфов. Об этом свидетельствует, например, разделение носовой полости на верхние (обонятельные) и нижние (обогревательные) раковины (Hillenius, 1994), хорошо выраженное у высших групп Theromorpha (тероцефалов и цинодонтотв).



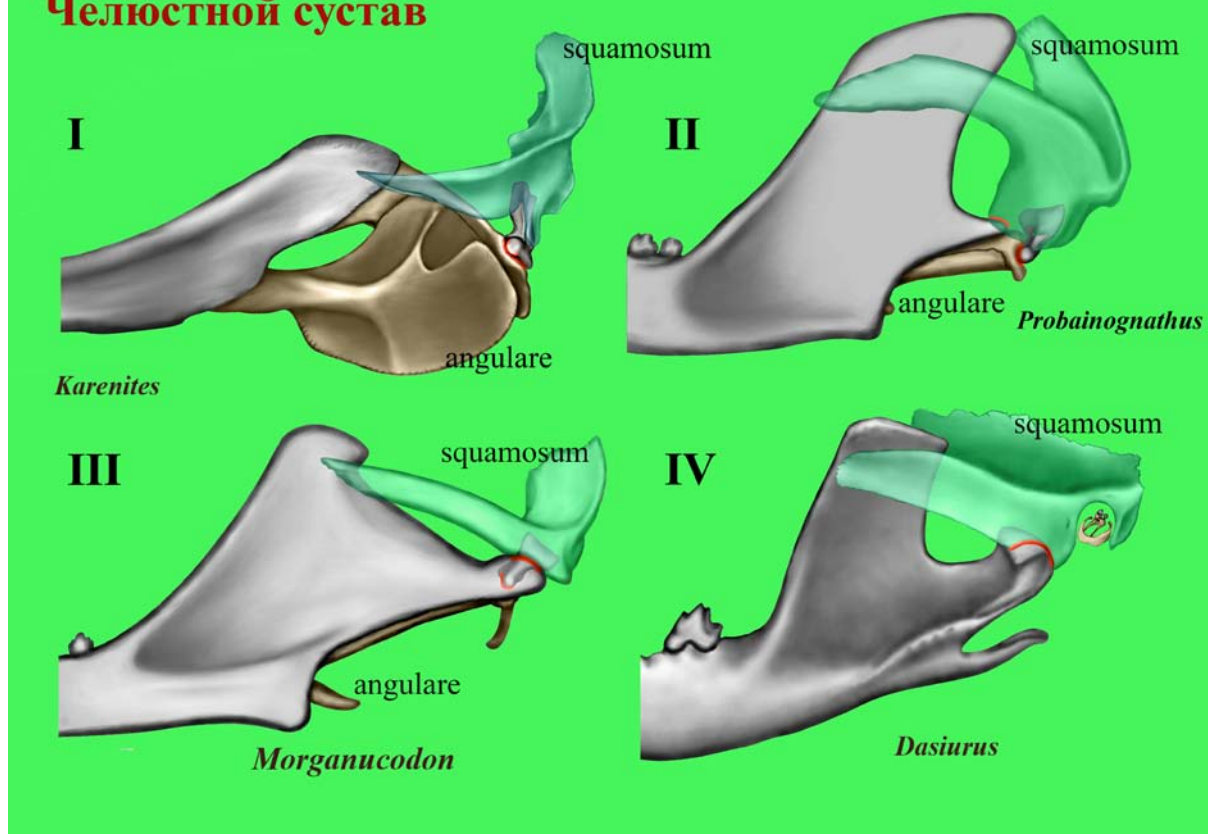
Как мне кажется, еще более показательным является возможное наличие у высших групп Theromorpha ринариума – специфического органа определения направления ветра по охлаждаемым зонам (см. Ivakhnenko, 2011). Об этом говорит развитие на премаксиллярных костях очень специфических сосудистых структур, и связь с этой областью выходного отверстия слезно-носового протока. Разумеется, ринариум может работать только при постоянной температуре тела.

Мы видим, что при наличии таких соображений нельзя принимать наличие шерсти и теплокровности как специфическую характеристику Mammalia, и тем более проводить границу по этим структурам.



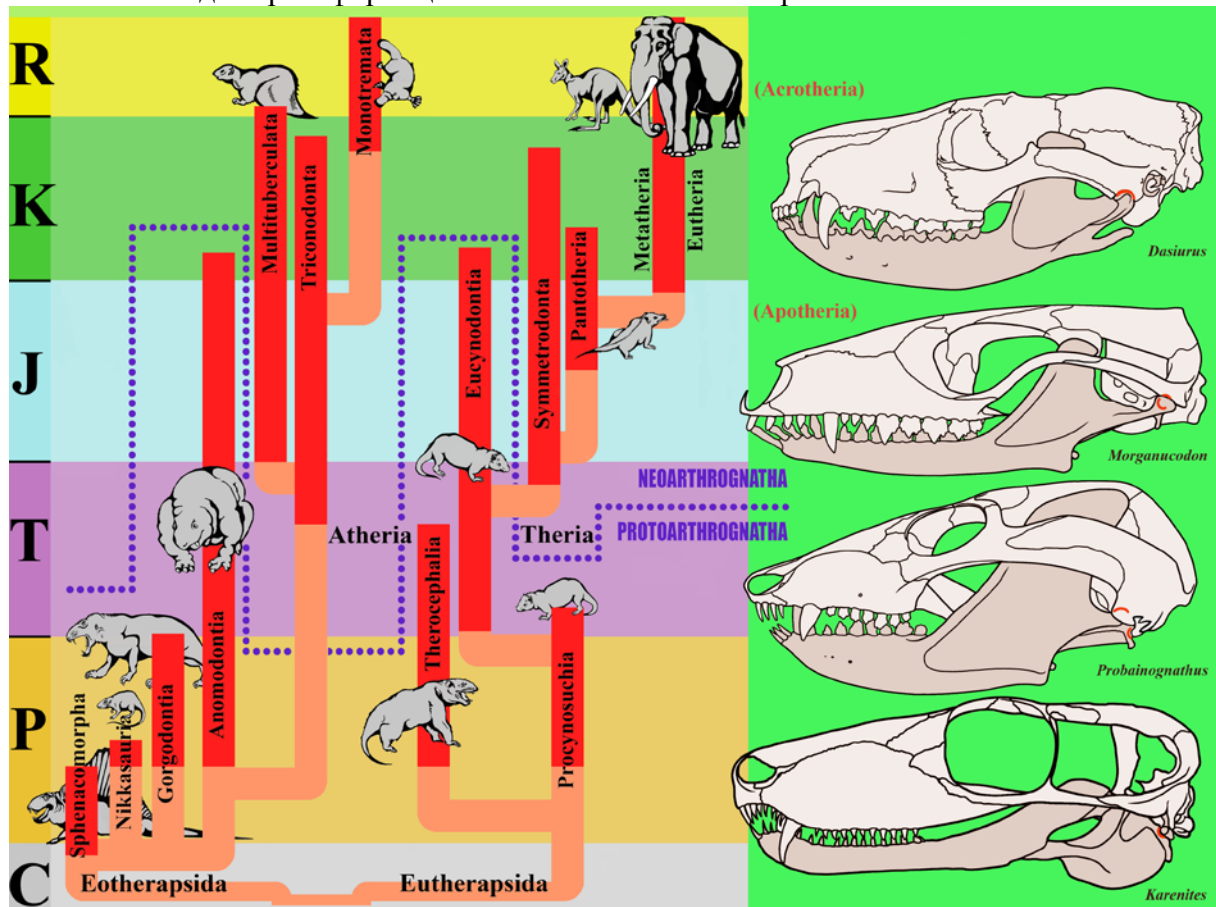
Особого внимания заслуживают преобразования в ушном аппарате. Периауглярная полость Theromorph, возможно, преформована костным желобом инфрадентального сейсмочувствительного канала водных предков и играла роль усиливавшего звук своеобразного «резонатора». Верхне-задний край пластинки ala angularis несет округлую вырезку (recessus alae) через которую полость открывалась в наружный слуховой проход. При переходе к Mammalia формируется двухслойная барабанная перепонка млекопитающих с pars tensa в вилке угловой кости и ауглярного лепестка, и pars flaccida на месте recessus alae. При этом окружающие полость кости трансформируются – угловая кость образует барабанное кольцо (tympanicum), articulare образует malleus, а quadratum – incus. Судя по строению данной области, преобразование полости в перепонку происходит уже у высших Theromorph (цинодонтов).

Челюстной сустав



Однако такие преобразования слуховой системы в эволюции стали возможны только после замены первичного квадрато-артикулярного сочленения черепа и челюсти новым, дентально-скуамозным. Преобразования в строении нижнечелюстного сочленения и было предложено (см. Kermack, Mussett, 1958) рассматривать для поисков границы между двумя группами. Первично нижняя челюсть у Theromorpha сочленяется с черепом посредством сустава между квадратной костью черепа и сочленовной нижней челюсти, тогда как у Mammalia наблюдается непосредственное суставное соединение зубной и чешуйчатой костей. Возможно, первично процесс инициировался оптимизацией зубной системы, при которой челюстные зубы расширялись и приобретали, первоначально хотя бы частичный, контакт на рабочих поверхностях верхних и нижних зубов. Это сопровождалось усилением челюстной мускулатуры путем выхода части аддукторов на наружную поверхность короноидного отростка нижней челюсти и, соответственно, латеральным расширением скуловых дуг. Далее увеличение площади прикрепления массетеров вызвало разрастание короноидного отростка зубной кости назад, почти до контакта с чешуйчатой костью. Такая конструкция работает излишне свободно при смыкании челюстей, что не удобно при наличии окклюзии зубов. Поэтому формируется специальный отросток (processus condylaris) на задней поверхности короноидной области, упирающийся верхним краем в нижнюю поверхность чешуйчатой кости и регулирующий уровень подъема челюсти вверх. Небольшое смещение квадрато-артикулярного сустава вверх и вперед, к области контакта, приводит к формированию сложного единого сустава из квадратной, сочленовной, зубной и чешуйчатой костей. Наконец, некоторая редукция постдентальной части челюсти, отхождение от зубной кости и присоединение к черепу превратило ее в тимпанальную область млекопитающего. Этот процесс сыграл ключевое значение в эволюции, позволив оптимизировать слуховые структуры, создать сложные

жевательные движения в новом сочленении, и, возможно, сыграл определенную роль в энцефализации, поскольку изменение позиции слуховых структур дало новые возможности для трансформаций в области мозговой коробки.



Таким образом, преобразование челюстной области при переходе от Theromorpha к Mammalia проходит четыре этапа:

- I. Типичная тероморфная конструкция («Theromorphia»), с наличием только квадрато-артикулярного сочленения (все примитивные группы тероморфов);
- II. Конструкция «Diarthrognathia» – возникновение контакта между зубной и чешуйчатой костями (высшие тероморфы, известно для *Probainognathidae* и *Tritylodontidae*);
- III. Конструкция «Apothertia» со сложным суставом из квадратной, сочленовной, чешуйчатой и зубной костей (*Morganucodontidae*, *Kuehneotheriidae*, *Docodonta*: см. Аверьянов, Лопатин, 2011);
- IV. Конструкция «Acrotheria» с типично млекопитающим разделением суставной и тимпанальной областей (все остальные млекопитающие: см. Аверьянов, Лопатин, 2011).

Два первых этапа могут быть обозначены как уровень «protoarthrognathia», два последних как уровень «nearthrognathia». Традиционно границу между Theromorpha и Mammalia проводят между группами, представляющими эти два уровня (см. Crompton, Jenkins, 1979). В таком случае характеристику «protoarthrognathia» следует включить в синдром Theromorpha. Однако следует отметить, что фактически перестройка между этапами диартрогнат и апотерий минимальна, мало связана с ведущим процессом оптимизации слухового аппарата, и заключается лишь в установлении единой оси движений между квадрато-артикулярным, сквамозо-дентальным и квадрато-стапедиальным суставами. Значительно более сложной представляются преобразования между апотериями и акротериями, поскольку связаны с отрывом постдентальной части

от зубной кости и превращением ее в тимпанальную конструкцию, соединенную с черепом. Возможно, на этом пути имелся еще один сложный для интерпретации этап (сравни, например, *Liaosonodon*: Meng et al., 2011). Современные млекопитающие проходят эти преобразования в пренатальный период, до появления необходимости в активной артикуляции нижней челюсти. Однако можно заметить, что все рассмотренное показывает постепенность и непрерывность процесса перехода от *Theromorpha* к *Mammalia*. А в таком случае проведение жесткой границы невозможно, и следует принимать ее по общей договоренности.

Литература

- Аверьянов А.О., Лопатин А.В. 2011. Филогения триконодентов и симметродонтов и происхождение современных млекопитающих // Доклады Академии Наук. Т. 436, № 2. С. 276-279.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Татаринов Л.П. 2009. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М.: Геос, 377 с. (Тр. ПИН РАН, т. 291).
- Brink A.S. 1956. Speculations on Some Advanced Mammalian Characteristics in the Higher Mammal-like Reptiles // *Palaeontologia Africana*. Vol. 4. P. 77-85.
- Cope E.D. 1878. The theromorphous reptilia // *American Naturalist*. Vol. 12. P. 829-830.
- Crompton A.W., Jenkins F.A. 1979. Origin of mammals / Mesozoic mammals. The first two-thirds of mammalian history. Berkley: University of California Press. P. 59-73.
- Findlay G.H. 1968. On the Scalosaurid skull of *Olivieria parringtoni*, Brink with a note on the Origin of Hair // *Palaeontologia Africana*. Vol. 11. P. 47-60.
- Hillenius W.J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for late Permian origins of mammalian endothermy // *Evolution*. Vol. 48. P. 207-229.
- Ivakhnenko M.F. 2003. Eotherapsids from the East European placket (Late Permian) // *Paleontological Journal*. Vol. 37. P. 339-365.
- Ivakhnenko M.F. 2008. Cranial morphology and evolution of the Permian *Dinomorpha* (Eotherapsida) of Eastern Europe // *Paleontological Journal*. Vol. 42. № 9. P. 859-995.
- Ivakhnenko M.F. 2011. Permian and Triassic Therocephals (Eutherapsida) of Eastern Europe // *Paleontological Journal*. Vol. 45. № 9 (в печ.).
- Kermack K.A., Mussett F. 1958. The Jaw articulation of the Docodontia and the classification of Mesozoic Mammals // *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B*. Vol. 149. P. 204-215.
- Meng J., Wang Y., Li Ch. 2011. Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont // *Nature*. Vol. 446. P. 288-293.
- Oftedal O.T. 2002. The Mammary Gland and its origin during Synapsid Evolution // *Journal of Mammary Gland Biology and Neoplasia*. Vol. 472. № 14. P. 181-185.