УДК 568.1.:551

Эволюция позднепалеозойских тетрапод как эволюция их биоморф

М.Ф. Ивахненко

Палеонтологический институт РАН
E-mail: mivah@paleo.ru

Реконструирование биоморф (жизненных форм) примитивных тетрапод позднего палеозоя показывает тесную связь эволюции биоморф с достижением определенных морфофизиологических уровней. Это и процессы шли параллельно и независимо в различных филумах наземных тетрапод, как результат их прогрессивной морфологической эволюции. Развитие в целом определялось схемой эволюции растительноядной мегабиоморфы: исходная нанофагия – омнифагия – факультативная фитофагия – облигатная фитофагия. Хищная мегабиоморфа строго коррелирована с растительноядной.

Ключевые слова: тетраподы, биоморфы, поздний палеозой.

Реконструирование образа жизни и биоморф для различных групп тетрапод палеозоя предпринималось неоднократно (обзор по отдельным группам см. Ivakhnenko, 2003). Но, видимо, следует попытаться свести все имеющиеся данные в единую систему и рассмотреть процесс эволюции примитивных тетрапод как процесс закономерной трансформации их биоморф. Следующим шагом должен быть анализ конкретных известных нам сообществ тетрапод конца палеозоя для выявления их структур и расшифровки общего направления их развития. Возможно, полученные результаты помогут и выявить причины крайне интересного и пока слабо изученного кризиса в наземных сообществах на границе палеозоя и мезозоя.

Восстановление экобиоморф (объяснение термина см. Быков, 1983) ископаемых тетрапод, особенно древних и примитивных групп, является очень сложным процессом, пока крайне плохо разработанным в понятийном отношении. В значительной мере это связано с фрагментарностью имеющегося материала и недостаточно детальной морфологической изученностью многих групп. Трудности с восстановлением образа жизни консументов первого порядка, видимо, в значительной степени связаны со своеобразными и далеко пока не ясными особенностями слоя продуцентов.

Однако не следует отказываться от предварительных и в определенной степени условных гипотез относительно образа жизни различных групп древних тетрапод. Даже слабо обоснованные реконструкции могут быть использованы для изучения закономерностей смен элементов фаунистических комплексов в истории конкретного региона. В свою очередь, выявление в различных сообществах возможных экоэквивалентов позволяет подтверждать или корректировать наши предположения о возможном образе жизни. Надо только с известной осторожностью оперировать любыми высказываемыми гипотезами, и рассматривать их как рабочие соображения, требующие дальнейшей разработки и проверки. В любом случае анализ экобиоморф тетрапод существенно дополняет наши представления о фаунах и позволяет провести хотя бы частичное реконструирование структур конкретных сообществ. А такие, пусть самые предварительные соображения, могут служить источником сведений при восстановлении этапов развития фаун в целом и в понимании закономерностей их смен.

Опыт показывает, что минимальный приемлемый таксон для подобного анализа — таксон семейственной группы. Как правило, семейства являются наиболее «устойчивыми» при различных перестановках в системах. При наличии нескольких форм в семействе, мы, как правило, вынуждены принимать обобщенную реконструкцию, поскольку для понимания сути детальных отличий близких форм просто пока не хватает знаний.

Выход на сушу

Эволюция биоморф тетрапод началась с выхода на сушу. Известные нам наиболее примитивные тетраподы (ихтиостеги и близкие к ним) бесспорно, дефинитивно являлись крупными водными хищниками. Их морфология плохо согласуется с главной проблемой — зачем они могли выходить на сушу. Разумеется, известная гипотеза о «переползании» рыб из водоема в водоем в жарком климате не может даже рассматриваться всерьез. За тот срок, что отпущен рыбе на суше, никаких существенных перестроек в ее организме не могло произойти. Для превращения в тетраподу надо не только «выходить», но и какое-то время активно «обитать», то есть жить и питаться на суше. Разумеется, известные нам примитивные лабиринтодонты не могли питаться на суше, как это иногда предполагается (см., например, Gregory, Raven, 1941). Пищей могли служить только относительно мелкие наземные беспозвоночные, однако плоские, широкие черепа лабиринтодонтов, почти субвертикальные оси орбит, отсутствие возможности боковых движений головы (см. строение первого шейного позвонка: Шишкин, 2000) не согласуются с возможностью питания на суше.

Основным сенсорным органом была сейсмосенсорная система, не только бесполезная на суше, но и легко подверженная высыханию, поскольку открыта во внешнюю среду. Поэтому я принимаю концепцию первичного формирования тетрапод при выходе на сушу личиночной стадии рипидистий (Romer, 1956, 1957, 1967, 1974; Cox, 1967; Olson, 1972, 1976). Эта гипотеза прежде всего отвечает на главный вопрос — зачем. В добавление к общепринятому предположению о прессе водных хищников следует признать, что для молоди было и давление со стороны взрослых особей (Olson, 1972), что связано с необходимостью разделения экотопов обитания личинок и взрослых особей (Ivakhnenko, 2003). Об этом свидетельствует сохранившееся и много позже разделение экотопов обитания молоди и взрослых форм у водных хищников — не только у лабиринтодонтов, но даже у современных крокодилов. Морфологическое формирование тетраподной конструкции и эффективное освоение суши являются хотя и связанными, но различными процессами (возможно, даже не совсем одновременными). Сразу после выхода на сушу личинок исходная группа рыб формально перестала быть таковой. Для активной жизни на суше личинки должны были пройти преобразования по крайней мере следующих систем: локомоторного и дыхательного аппаратов; формирование защитного кожного покрова и наземных органов чувств. Все эти проблемы рассмотрены в многочисленных специальных работах (см. Panchen, Smithson, 1987; Carroll, 1992 и многие др.). Следует лишь сделать ряд замечаний.

У наземной относительно некрупной личинки, при ундулирующих движениях тела и при специфическом выносе конечностей, кожные лепидотрихии должны исчезнуть. Взрослая стадия наследует идеальный для прибрежных зарослей гелофитов плавник из гибких элементов — фаланг, пальцев.

Преобразования аппарата дыхания, видимо, были результатом сложного процесса комплексной перестройки. Возможно, при передвижении по суше, при взятии с земли добычи, пришлось оторвать плечевой пояс от черепа. В результате разрушился аппарат оперкулярного насоса, который невозможно было использовать на суше. Если у кистеперых не было легких, то подобные структуры есть у двоякодышащих и, следовательно, не уникальны. Должен был сформироваться особый механизм вентиляции легких. Возможно, личинки могли использовать подъязычный аппарат, что вызвало редукцию гулярных покровных костей.

Формирование защитного покрова кожи могло быть связано с кератинизацией эпидермиса (Gans, 1970) и образованием своеобразных чешуй, имевших ороговение только по краям и внешней поверхности. Об этом говорит отсутствие покровной скульптуры на костных подложках чешуй на вентральной поверхности тела у более позднего дискозавриска *Utegenia* (Ивахненко, 1987).

Для органов чувств на ископаемом материале могут быть сделаны выводы пока только для слуховой области. Конечно, первые четвероногие обитатели суши не могли иметь совершенной системы звукопередачи. Однако все известные нам самые примитивные группы тетрапод в отличие от всех групп рыб имеют овальное окно слуховой капсулы. Гиомандибула рыб дистальной частью плотно прилегает к покровным костям (Smithson, Thomson, 1982), а одной из проксимальных головок — к мозговой коробке в области вестибуля. Это делает возможным связь покровов и чувствительных к колебаниям клеток. Возможно, для примитивной звукопередачи было достаточно контакта покровных костей и эндолимфы вестибуля через посредство массивной гиомандибулы (мало отличающийся механизм звукопередачи сохраняют до наших дней Urodela: Barry, 1963). При такой звукопередаче первично могли быть использованы и другие пути прохождения колебаний: челюстная, оперкулярная (Татаринов, 1958).

И еще одно важное замечание. Нередко высказывается мнение, что при формировании тетрапод могли быть реализованы два пути: и выход личинок после вылупления на сушу, и откладывание в относительно наземных условиях яиц, по тем же причинам (Romer, 1956, 1957, 1967, 1974; Olson, 1972, 1976). По современным данным, рецентные группы амфибий (Batrachiformes, с латитабулярной конструкцией черепа) возможно, монофилетического происхождения (см. Parsons, Williams, 1962, 1963; Bolt, 1969; за исключением Caecilia: Carroll, 2001), и все представлены только анамниями. Среди потомков многочисленных иных групп тетрапод (Reptilifirmes, с ангуститабулярной конструкцией черепа) анамнии не известны. Можно высказать осторожное предположение, что два пути по-разному осуществлялись в линиях лати- и ангуститабуляр. Последние могли иметь относительно наземное яйцо, с уже сформированными общими примитивно-амниотическими структурами.

Первые «прототетраподы», факультативно-водные по взрослой стадии, использовали для размножения, скорее всего, не сушу в общепринятом смысле слова, а густые прибрежные заросли гелофитов. В этом случае роль их личинок, даже приобретавших некоторые черты наземной специализации, как обитателей суши, была крайне мала. Основную биоморфу образовывали взрослые формы, крупные постоянноводные ихтиофаги, как и их непосредственные предки — кистеперые рыбы.

Лабиринтодонты: морфология и биоморфы

Для ряда групп более поздних лабиринтодонтов (и латитабулярных, и ангуститабулярных) нам известны водные личинки, и, видимо, эти группы в большинстве представляют уже следующий уровень — «лабиринтодонтный» (Ivakhnenko, 2003), облигатно-водный (обе стадии обитают в воде). Возврат личинки в воду мог быть связан либо с появлением новых, более удобных экотопов, либо с прессом уже сформировавшихся к этому времени более наземных групп, но разделение экотопов личинок и взрослых особей строго сохраняется. Совместного нахождения остатков личинок до метаморфоза и взрослых особей нет даже при нахождении остатков в одном местонахождении — они разделены по слоям (Ивахненко, 1981; Кузнецов, Ивахненко, 1981).

Многие группы лабиринтодонтов этого уровня сохраняют фолидированный кожный покров (Broili, 1927; Romer, Witter, 1941; Colbert, 1955; Boy, 1978; Ивахненко, 1987). Нередкая редукция фолидоза у многих групп и даже в ходе онтогенеза у взрослых особей некоторых Discosauriscinae (Ивахненко, 1981, 1987) не противоречит гипотезе об унаследованности такого покрова от личинок предыдущего уровня. На основании наличия фолидоза кожи у лабиринтодонтов многие исследователи делают вывод об относительно небольшом значении кожного дыхания для животных этого уровня (Gans, 1970; Romer, 1972). Реберное дыхание, при известном специфическом строении реберной бочки, как правило, так же исключается (Gans, 1970). В таком случае первичный всасывающий насос может реконструироваться в подъязычной области. Но такая конструкция возможна только для личинок, с их коротким, широким параболическим черепом (Шишкин, 1973). Видимо, ряд водных групп использовал вновь для дефинитивного дыхания внутренние жабры (например, Dvinosauridae, Discosauriscidae). Однако исходный оперкулярный нагнетательный аппарат исчез, и механизм вентиляции жабр для этих групп пока неясен - возможно, для этого использовались расширенные шейные ребра.

Для большинства форм лабиринтодонтов, не имевших внутренних жабр и с удлиненным зауженным черепом, рото-глоточное дыхание становится неэффективным. Видимо, здесь формируется иной аппарат вентиляции легких. Плечевой пояс приобретает особое строение — это жесткая рама из ключиц и межключицы, сближенная с затылочным краем черепа. Прескапулярные отростки ключиц высоко подняты вверх, а широкая вентральная пластина, сложенная длинным передним отростком межключицы и подстилающими его плоскими телами ключиц, далеко вдается в подъязычную область (например, у *Platyoposaurus* занимая почти всю наиболее широкую заднюю треть неба). Возможно, дыхание осуществлялось нагнетающим насосом при помощи качательных движений рамы плечевого пояса, что вызывало расширение ротовой полости за счет отведения вниз вентральной пластины. Эти движения могли осуществляться стерноклейдомастоидными мышцами, прикреплявшимися к хорошо развитым гребням на клейтруме и прескапулярном отростке ключицы и гребне на постеровентральной поверхности apex cornu таблитчатой кости. Разумеется, такие движения исключены при передвижении по суше, но возможны при нахождении во взвешенном состоянии в воде. Может быть, появление в эволюции большинства групп Batrachomorpha «открытого» неба (сильное увеличение межптеригоидных вырезок) связано с расположением здесь, в средней части неба, мембран, покрытых толстым слоем сильно васкуляризованной ткани, которая играла роль дополнительных «легких», расположенных перед нагнетающим насосом, а не позади него, как легкие. Роль тканей полости рта в дыхании современной лягушки достаточно велика (Gans et al., 1969).

Как основной орган обнаружения добычи сохраняется сейсмосенсорная система. Интересно, что отпечатки каналов сейсмосенсорной системы на каналовых покровных костях черепа появляются поздно в онтогенезе, перед метаморфозом (Шишкин, 1973, с. 152). Разумеется, наличие отдельных сенсорных плакод у личинок лабиринтодонтов, аналогичных плакодам личинок современных амфибий, не фиксируется на ископаемом материале. Но единая каналовая система, подобная таковой рыб, видимо, формировалась поздно в онтогенезе лабиринтодонтов. Позднее формирование такой системы могло быть унаследовано от «прототетраподного» уровня, когда открытые во внешнюю среду каналы прорывались только перед уходом в воду. Примерно в это время, насколько можно судить, изменяется форма черепа личинки (Шишкин, 1973, с. 155) и начинают формироваться так называемые «ушные вырезки». Совместное функционирование водной сейсмосенсорной системы и органов воздушной звукопередачи у одного животного плохо согласуется, и, видимо, эти структуры могут быть интерпретированы скорее как результат развития преопрекулярного сейсмосенсорного канала, дивертикула подглазничной линии, для образования усиленных стереоскопических «датчиков» позади глаз. Видимо, этот тканевый мешок механически поддерживался остатком гиомандибулы — удлиненной косточкой, часто жестко связанной с окружающими костными структурами и обычно интерпретируемой как «слуховая косточка». Интересно, что у ряда групп, не имеющих затылочной «ушной вырезки», похожие структуры формируются в иных областях — например, у гефиростегоида *Enosuchus* (Конжукова, 1955, рис. 30) глубокие каналы расположены симметрично над орбитами. У антракозавров обычно наиболее развиты участки инфрадентальных каналов на угловой кости нижней челюсти (Holmes, 1989, рис. 13А).

Основная мегабиоморфа постоянноводного ихтиофага для большинства групп лабиринтодонтов сохраняется. Они имеют укрупненные клыкообразные зубы на костях небного комплекса (а Batrachomorpha и в симфизной области нижних челюстей). Небольшой спектр близких микробиоморф у лабиринтодонтов различных групп морфологически различается преимущественно пропорциями предглазничной части черепа. Возможно, степень удлиненности или расширенности морды была связана с различной стратегией охоты — подстерегающие или активно плавающие хищники (Губин, 1991).

На этом же морфофизиологическом уровне формируются и мелкие нанофаги (типа Discosauriscidae и некоторых других групп), и даже примитивные консументы первого порядка — растительнояды-альгофаги типа Leptorophidae (Bulanov, 2003). Эти группы сохраняют сейсмосенсорную систему (а, возможно, и внутренние жабры) и поэтому являются облигатно-водными. Нанофаги характеризуются небольшими размерами, отсутствием специализированных клыкообразных зубов. Для дальнейшего будет интересно отметить такие черты строения черепа альгофагов, как расширенная предглазничная часть черепа, усиленная резцовая область, латерально расширенные, почти лепестковидные буккальные зубы, развитые многорядные полосы небных зубов.

Как мы видим, на примитивном облигатно-водном морфофизиологическом уровне преобладала мегабиоморфа крупного хищника. Это естественно, поскольку ниши консументов низшего порядка уже были заняты разнообразными рыбами.

Амфибии: формирование и биоморфы

Следующим морфофизиологическим уровнем мог быть «амфибийный», факультативно-наземный (взрослая стадия обитает на суше). Для данного уровня основными должны были быть иные преобразования — оптимизация для дефинитивной стадии дыхательного аппарата, кожного покрова и наземных органов чувств.

Выход взрослой стадии на сушу первично должен был лимитироваться оптимальными небольшими размерами, что было связано с размерами добычи (видимо, в основном мелкие членистоногие). Поэтому в качестве всасывающего насоса мог наследоваться подъязычный аппарат (как это сохраняет большинство современных амфибий), либо подвижные шейные ребра (косвенно об этом может говорить связь диафрагмы млекопитающих в эмбриогенезе с шейным отделом, наличие сходных мышц у других групп: Gans, 1970). Большинство групп, по нашей интерпретации принадлежащих к этому уровню, характеризуется относительно короткими и широкими черепами (Dissorophoidea-Anura среди Batrachomorpha, Nycteroleteromorpha среди Papareptilia, Gephirostegida среди Anthracosauria), нередко с остатками хорошо развитого и окостеневавшего подъязычного аппарата.

Столь же не сложно решаемой задачей для первично мелких амфибий могла быть и оптимизация кожных покровов. Какое-то время мог сохраняться и первичный фолидоз «лабиринтодонтного» уровня (крайне специфический, и явно не соответствующий фолидозу рептилий). В ряде случаев проблема могла решаться при помощи воскообразных покрытий (как у ряда современных Anura). Однако эти и подобные пути хороши только для очень мелких форм. Основным на данной стадии, видимо, было формирование железистой «лиссамфибийной» кожи (Anura, Urodela). Возможность такого строения кожи показано для Nycteroleteromorpha (Ивахненко, 1987, с. 104), для гефиростегоида *Enosuchus* (там же, с. 105). Может быть, проницаемость кожи у современных «лиссамфибий» гипертрофирована (Frolich, 1977).

При переходе к амфибиотическому образу жизни у взрослой стадии сейсмосенсорная система, как функционирующий аппарат, исчезала. Однако в ряде случаев могли сохраняться некоторые обрамляющие костные структуры. Например, у батрахоморфов в линии, ведущей к Anura, сохранялась полость усиленного преоперкулярного канала, между специальным вдавлением в верхней части чешуйчатой кости и стерноклейдомастоидной и депрессорной мускулатурой. Здесь образовывалась тимпанальная часть полости среднего уха, а слуховая косточка начинала функционировать в качестве проводника звуковых колебаний (Татаринов, 1962). Практически при заполнении воздухом полостей, оставшихся после редукции сейсмосенсорной системы, конструкция оказывалась преадаптированной к работе в качестве органа слуха, морфологически мало изменившись даже у анур (Bolt, 1985). Возможно, аналогичные процессы проходили у примитивных Parareptilia (Nycteroleteromorpha), у предков которых, Discosauriscida, также имелась преоперкулярная вырезка. Для большинства Nycteroleteromorpha характерно наличие очень крупной, порой гипертрофированной ушной вырезки с очень большой тимпанальной частью полости среднего уха. Иногда даже можно предполагать наличие у них специальных «паротикальных» желез, смачивавших барабанную перепонку (Ивахненко, 1997).

У Antracosauria «ушной вырезки» нет. Их амфибийные потомки могли сохранять сейсмосенсорную систему в виде коротких участков надглазничных каналов, очень глубоко углубленных в кость (*Enosuchus*), или части инфрадентальных каналов на нижней челюсти (Chroniosuchidae). В первом случае это могло быть связано с погружением канала в толщу мягкой кожи в периоды пребывания на суше, как известно для некоторых современных Urodela, а во втором — с плаванием в полупогруженном состоянии для водного хищника. Видимо, в этих случаях долго сохранялся первичный безтимпанальный аппарат. В целом на данном уровне основные преобразования связаны, по крайней мере в примитивной конструкции, с определенным физиологическими перестройками, явно более существенными, чем морфологические (Martin, Nagy, 1977).

Типичные примитивные амфибии могли быть только некрупными нанофагами. Для Batrachomorpha биоморфа амфибийного нанофага стала высшим достижением (Anura).

Однако в эволюции разных групп этого морфофизиологического уровня известны и относительно крупные амфибиотические прибрежные хищники, возможно, близкие по образу жизни к крупным современным жабам. В зубных рядах челюстей или на небе у них обычно есть клыкообразно увеличенные зубы (Dissorophidae, Bystrowianidae, Tokosauridae). Среди поздних групп известны крупные вторичноводные ихтиофаги (Chroniosuchidae), сформировавшиеся в специфических обстановках поздней перми Восточной Европы с дефицитом лабиринтодонтов. Возможно, эта группа амфибий даже обитала в солоноватых водоемах, поскольку они имеют предглазничные окна, которые вполне могут быть связаны с солевыводящими железами (очень похожая структура у Trematopidae трактуется именно так: Bolt, 1974). Необычную биоморфу образуют очень плоскоголовые группы (семейство Lanthanosuchidae). Подобная биоморфа известна и среди Batrachomorpha (семейство Zatrachydidae). У этих групп небо покрыто «теркой» шагреневых зубов, ряды которых, радиально расходясь из центров окостенений, образовывают сплошные поля. Возможно, животные обитали в мелких, засоленных водоемах и питались панцирными рачками, которые раздавливались во рту полями шагреневых зубов, то есть, были своеобразными склеробионтами.

Более необычным для возможных амфибий был явно переход к облигатной растительноядности, видимо, к питанию мягкими водными растениями. В данном случае речь идет о такой группе, как Pareiasauroidea (Parareptilia). Эти животные, не имевшие кожного фолидоза и реберного дыхания, формально должны рассматриваться как амфибии (пока нам не известен их способ размножения). Как вполне понятно, наличие лиссамфибийного кожного покрова (поверхность черепа и туловищных окостенений покрыта специфическими ямками, видимо, вмещавшими кожные железы: Findlay, 1970;Ивахненко, 1987) противоречит крупным размерам животных (длина тела могла достигать 3 м). Возможно, физиология этих животных далеко не полностью соответствовала физиологии современных амфибий и не имеет аналогий у современных тетрапод. Однако возможно и то, что примитивные группы могли легко переходить к облигатно-водному образу жизни, при котором размеры (и площадь поверхности) тела уже не играют решающей роли. Во всяком случае, челюстной аппарат этих животных (Rhipaeosauridae, Elginiidae, Bradysauridae, Pareiasauridae) по общему плану строения был очень близок к уже описанному выше челюстному аппарату постоянноводных растительноядов-альгофагов (Leptorophidae). У этих групп ротовая полость широкая, нет структур вторичного неба, но всегда развиты многорядные полосы иногда многовершинковых небных зубов, что может быть связано с захватыванием мягких масс пищи при помощи языка. Зубная система практически не дифференцирована, хотя заметно некоторое укрупнение захватывающих передних зубов. Продольно расширенные, нередко лепестковидные буккальные зубы практически не окклюзируют и не стираются, образуя лишь барьер, препятствующий вываливанию масс пищи.

Как мы видим, биоморфный спектр древних амфибий мог быть достаточно широким, к тому же его явно ограничивали более прогрессивные рептилии. Однако настоящих растительноядов среди них нет, кроме весьма специфических альгофагов, а эта биоморфа, как мы видели, известна и у лабиринтодонтов.

Рептилии: формирование

Растительность предоставляет собой наиболее богатые пищевые ресурсы суши, и совершенствование растительноядности было генеральным направлением в эволюции групп тетрапод «рептилийного», облигатно-наземного (все стадии развития проходят на суше) морфофизиологического уровня.

Очевидными существенными преобразованиями на этом уровне должны быть изменения в органах чувств, дыхательном аппарате и в строении защитного кожного покрова. Эти преобразования связаны в значительной степени с появившейся необходимостью и возможностью значительного увеличения размеров тела на суше. Они преформированы на предыдущих уровнях и будут иметь много общего у разных групп. Но, бесспорно, наблюдаются и определенные различия. Диапсидные рептилии имеют реберное дыхание, млекопитающие — реберно-диафрагмальное, аппарат дыхания черепах очень своеобразен. В то же время парарептилии и диапсидные группы при всем их различии имеют много общего в строении некоторых других важных систем, например, в строении слухового аппарата и кожного покрова. Тероморфы по этим важным структурам явно существенно отличались.

Примитивные группы (Captorhinomorpha, Ophiacomorpha) сохраняют исходную конструкцию слухового аппарата из массивной, неподвижной слуховой косточки, дистальным краем подходящей к поверхностным слоям кожи, а проксимальным упирающейся в края овального окна слуховой капсулы (Heaton, 1979; Carroll, 1991). В неподвижности слуховой косточки иногда видят препятствие для воспринимания звуковых колебаний (Carroll, 1992). Другие исследователи признают возможность передачи звуковых колебаний малой амплитуды (Watson, 1948, 1954) и даже показывают это экспериментально (Tumarkin, 1955). У *Diadectes* массивная слуховая косточка (Olson, 1962, рис. 5; 1966a, рис. 108) явно неподвижна, имеет типичное для гиомандибулы строение, но с очевидной оптимизацией, расширением латеральной, воспринимающей звук поверхности. У черепах, практически при отсутствии барабанной перепонки и перекрытии этой области роговыми щитками, звукопередача через stapes играет очень существенную роль (Wever, Vernon, 1956). Дальнейшая оптимизация, с формированием тимпанальной области, проходила явно независимо в различных группах (Barry, 1963; Olson, 1966b; Romer, 1966). В лепидозавровом стволе (принимается здесь в понимании Gow, 1975) изгибание вперед квадратной кости образовывало полость между ней и шейной мускулатурой. У офиакодонтных пеликозавров (и Varanopeidae) и в архозавровом стволе такая полость формировалась путем разрастания назад затылочного фланга парокципитального отростка (для Pseudosuchia см. Ewer, 1965). Среди Theromorpha барабанная перепонка, скорее всего, формируется только у высших групп (Allin, 1975, 1986; Татаринов, 2000; Ивахненко, 2003; Ivakhnenko, 2003). Примитивные группы имели очень специфический слуховой аппарат, связанный со специальной структурой на нижней челюсти (Ивахненко, 2003) — периангулярной полостью, унаследованной от инфрадентального сейсмосенсорного канала лабиринтодонтных предков.

Одной из важных проблем при облигатном пребывании на суше была защита тела от высыхания. Лиссамфибийный путь, связанный с формированием слизевых кожных желез, одевающих тело специфическим «водоемом», не пригоден для ксерофилов. Такой покров удерживает влагу лишь немногим эффективнее открытой водной поверхности. Второй путь — развитие покрывающего тело фолидоза. Это достаточно перспективный путь всех рептилий (Archosauromorpha, Lepidosauromorpha, Chelonia). В то же время сплошной чешуйчатый покров, прекращая транспирацию воды и дыхание через кожу, приводит к значительным физиологическим перестройкам и существенно меняет структуру кожи. Анализ отличий в строении кожи и физиологии рептилий и современных млекопитающих (Татаринов, 1976) не позволяет принять гипотезу о наличии у предков последних рептильного изолирующего фолидоза. Следовательно, для тероморфов остается третий путь — маммальный, создание на теле паровоздушной прослойки при помощи шерсти и потовых желез. Такой покров будет не только препятствовать излишней транспирации воды, но и в определенной степени защищать от перегрева (Cowles, 1957). Естественно, речь должна идти о первичной, возможно, остеобразной шерсти, игравшей только роль пористого покрова, регулирующего испарение. Специализация такой ости в определенных местах тела как тактильно-сенсорных датчиков приводила к формированию вибрисс (Brink, 1956), характерных для многих групп примитивных Theromorpha (см. Ivakhnenko, 2003). Шерстно-потовый покров позволял постепенно оптимизировать физиологические механизмы защиты от высыхания. Путь оптимизации первичного шерстного покрова с образованием подшерстка могл быть связан уже с появлением гомейотермности, и соответствовать маммальному морфофизиологическому уровню (Crompton et al., 1978).

Рептилии: первичные биоморфы (нанофаги, омнифаги, фруктифаги)

Таким образом, формирование «рептильного» морфофизиологического уровня в различных группах примитивных тетрапод шло явно независимым путем, как процесс независимого освоения принципиально новых экотопов. Как правило, этот процесс начинали мелкие формы, которые относительно легко приспосабливаются к условиям существования в новых обстановках. Поэтому начальные, наиболее примитивные из известных нам групп, практически для всех основных стволов представлены почти исключительно нанофагами. Примерами могут служить все примитивные группы крупных стволов тетрапод, достигших рептилийного уровня, для которых они известны — Captorhinomorpha (Protorothyrididae), Parareptilia (Procolophonida), Diapsida (Araeoscelidia, Younginiformes, Prolacertilia), Ophiacomorpha (Varanopidae), Theromorpha (Haptodontidae, Scaloposauridae, Nikkasauridae). Биоморфа наземного нанофага у Lepidosauria и по наше время является преобладающей.

Среди наиболее примитивных групп растительнояды практически не известны. Возможное исключение составляют, может быть, представители Parareptilia — Nyctiphruretidae. Эти животные могли быть амфибионтными альгофагами (Ивахненко, 1990), подобно своим дальним амфибийным родственникам — упоминавшимся выше Nycteroleteromorpha. Интересно, что основные особенности строения челюстного аппарата всех этих групп полностью совпадают. Nyctiphruretidae тоже имеют расширенную ротовую полость, широкие полосы небных зубов, недифференцированные челюстные зубы с несколько усиленными резцами и расширенными продольно буккальными.

Мегобиоморфа мелкого нанофага вряд ли в примитивных группах могла быть непосредственно исходной для других биоморф. Это диктуется необходимостью сохранения относительно мелкого размера, а так же доступностью и калорийностью корма. Единственный путь выхода из ситуации — постепенный переход от чистой насекомоядности к омнифагии, к увеличению процента растительной компоненты и приобретению сначала факультативной растительноядности (Hotton et al., 1977). Возможно, такой переход начинался при поедании беспозвоночных совместно с растительностью, в которой они находились (например, фруктификаций, плодовых тел грибов). Постепенно это привело к формированию факультативных растительноядных, точнее, всеядных форм, поедавших и беспозвоночных (и любую доступную по размерам добычу), и наиболее питательные части растений, даже независимо от наличия в них членистоногих (омнифагия). Видимо, именно к таким омнифагам относятся многочисленные группы средних по размерам животных, которых различные исследователи относят то к растительноядам, то к нанофагам (из примитивных групп, например, Captorhinidae, Protorosauridae, Procolophonidae, Microuraniidae, Ictidorhinidae, Hipposauridae, Burnetiidae, Dviniidae и многие другие). Здесь «средний размер» животного имеет определенный смысл — некоторое повышение размера относительно размера насекомояда дает возможность пользоваться более широким спектром добычи (мелкими позвоночными, например), но предел укрупнению ставит опасность лишиться столь удобной добычи, как насекомые.

Процесс увеличения доли растительного (не требующего сложной охоты) компонента в рационе привел к формированию мегабиоморфы облигатных растительноядов, однако первично связанных только, скорее всего, с генеративными частями растений, относительно легко усваиваемыми и питательными (фруктифагия). Среди палеозойских тетрапод есть группа с несколько необычной биоморфой. Это примитивные Diadectidae (см. Berman, Sumida, 1995), Niaftasuchidae, Venyukoviidae, Ulemicidae, Rhopalodontidae, Caseidae, Bolosauridae, Belebeyidae. Как правило, это примерно среднего размера животные, со своеобразно устроенной зубной системой. Ее отличительной особенностью является наличие торчащих вперед долотовидных резцов. При этом буккальные зубы челюстей могут быть весьма различными — от примитивных лепестковидных до давящих, уплощенно-бугорчатых. У наиболее специализированных групп может даже возникать упорядоченная окклюзия буккальных зубов, при которой площадки стирания антагонистов образуют специальные структуры для обработки пищи, как, например, у Belebeyidae (Ивахненко, Твердохлебова, 1987). При слабой степени специализации имеется высокий носо-глоточный проход, при более высокой развивается вторичное костное небо. Сопоставление строения их зубных систем наводит на мысль, что все эти группы питались какими-то сочными частями растений, требующими срывания резцами, с дальнейшим прямым проглатыванием или примитивной обработкой в ротовой полости. Остатки представителей этих групп, как правило, не очень часты в ориктоценозах, хотя в отдельных местонахождениях могут образовывать скопления с относительно редким присутствием остатков других групп. Возможно, именно эти группы являлись первичными облигатными растительноядами-фруктифагами, с различной степенью развития переходности к настоящей растительноядности. Редкость их остатков в обычных многокомпонентных ориктоценозах и, напротив, образование моноориктоценозов может отражать далеко не повсеместное распространение подходящей растительности.

Морфологическое разнообразие групп, относимых нами к фруктифагам, показывает, что различные группы в пределах этой биоморфы имели очень широкий спектр корма. Выработка элементов вторичного неба, перетирающих или размельчающих зубов может говорить о постепенном переходе к питанию наиболее твердоволокнистыми вегетативными частями растений. Для одной из групп (Niaftasuchidae) описан череп ювенильной особи (Ивахненко, 2001), в ротовой полости которого обнаружены несколько коронок зубов взрослых особей, с резорбированными основаниями, следовательно, вытесненных при смене. Полость рта была наполнена белесой бесструктурной массой, очень схожей с веществом копролитов. Находка может означать наличие у животных так называемой детской капрофагии (см. Troyer, 1982), при помощи чего молодые особи пополняют запас кишечной флоры — явление, широко известное у современных растительноядных животных.

Рептилии: сапрофаги

Наиболее простой путь перехода к усвоению вегетативных частей растений, образующих основную биомассу всех экотопов суши, мог проходить через сапрофагию (Hotton et al., 1977). Прежде всего потому, что именно перегнившие мортмассы могли быть первичным источником микрофлоры, необходимой для успешного усвоения растительности. Кроме того, питание полуразложившимися мортмассами не требует сложной обработки в ротовой полости и могло быть доступно для групп с весьма примитивным челюстным аппаратом. Мортмассы обычно прорастают микромицетами, на них обитает большое количество мелких беспозвоночных, что в конечном счете значительно увеличивает их питательную ценность. Наконец, полуразложившиеся массы растений, в большом количестве скопившиеся на мелководьях теплых, солоноватых водоемов, характерных для перми (Ivakhnenko, 2003), могли подвергаться ферментации, превращаясь в своего рода «силос». Такие «маты» из стволов членистостебельных даже известны для континентальной перми в ископаемом состоянии (Ефремов, 1954). На этом уровне растительноядности, видимо, одним из непременных условий было увеличение размера тела (увеличение длины пищеварительного тракта). И, как правило, эти группы представлены наиболее крупными формами для своего времени, длина тела которых могла превышать 3 м. Это Edaphosauridae, Estemmenosuchidae, все Tapinocephalida. Отсутствие у таких форм структур вторичного неба говорит об очень кратковременном пребывании пищевых масс в ротовой полости — «схватил и проглотил».

Для ряда этих групп можно проследить некоторые особенности эволюции. Например, для обеих групп Gorgodontia (Estemmenosuchida и Tapinocephalida) реконструируется их происхождение от фруктифагов (соответственно, близких к Rhopalodontidae и Niaftasuchidae). И этому не помешало то обстоятельство, что Gorgodontia в своей эволюции быстро разделились на омнифагов первично преимущественно растительноядного направления (Dinocephalia) и омнифагов первично преимущественно хищного направления (Gorgonopia). Поэтому Tapinocephalida (Dinocephalia) сохранили примитивную бесклыковую челюстную систему, в то время как для Estemmenosuchida (Gorgonopia) такая биоморфа вторична, о чем свидетельствует сохранение у растительноядных групп первичной хищной системы с альтернативными клыками, с постепенным превращением клыка в бивень, округлый в сечении, лишенный режущих кантов. Наиболее примитивные Edaphosauridae имели, видимо, развитую систему обработки пищевых масс при помощи сильно развитых небных озубленных пластин (Romer, Price, 1940; Reisz, 1986; Modesto, 1995). Частично подобную обработку сохранили и Estemmenosuchidae, у которых на костях небного комплекса также имелись, хотя и менее развитые, поля крупных зубов. Однако в основном зубная система этих групп, с сильными удлиненными резцами, была предназначена только для захватывания масс не жесткой, но достаточно плотной пищи, не требующей срывания или срезания. У Tapinocephalida с их укороченным и высоким черепом сильно развита продвинутая в заглазничную область мускулатура, что существенно усиливало давление на зубы передней части черепа. Соответственно, массивные резцы у представителей этой группы имеют сильно развитые площадки стирания. Поверхности стирания, в виде выпуклости на верхних и соответственного вдавления на нижних зубах, могут свидетельствовать о примитивном передавливании пищи во рту, без перетирания. Заклыковые зубы у всех сапрофагов слабые и мелкие, обычно с расширенными поперечно коронками, практически не окклюзирующие. Они могли иметь только функцию удержания мягких масс пищи во рту. Череп обычно клинориничен, то есть передняя часть его в той или иной степени опущена вниз, что необходимо при питании кормом, расположенным низко относительно головы.

Edaphosauridae имели высокие остистые отростки спинных позвонков, образовывавшие своеобразный «парус». Остистые отростки буквально оплетены отпечатками крупных ветвящихся сосудов. У Estemmenosuchidae и Tapinocephalida в надглазничной и лобно-теменной области развиты мощные пахиостозные утолщения, переходящие у эстеммнозухов в высокие, иногда ветвящиеся рогообразные выросты. Эти образования тоже оплетены сосудами, выходящими из специальной кровеносной лакуны в толще лобной кости. Гипотеза об использовании этой области черепа в качестве «турнирного оружия» (Barghusen, 1975) представляется крайне мало вероятной, поскольку никаких следов ороговения кожи здесь нет (Чудинов, 1983). Видимо, в действительности все эти структуры имели отношение к терморегуляции. При достижении крупного размера тела паровоздушная оболочка будет способствовать перегреву в теплой, влажной атмосфере. Активное передвижение крупного животного с очень несовершенной системой внутренней терморегуляции может требовать большого по площади «теплообменника». Вероятно, эту роль у примитивных Sphenacomorpha (Sphenacodontia, Edaphosauria) и играла васкуляризированная перепонка между невральными отростками спинных позвонков. Для более поздних и физиологически более совершенных Dinomorpha при достижении крупных размеров было достаточно пронизанных сосудами пахиостозных разрастаний на черепе, как у Dinocephalia, или так же обвитых сосудами «рогов», как у Estemmenosuchidae.

Рептилии: вегетофаги

Переход на следующую стадию растительноядности, к питанию вегетативными частями растений (вегетофагия), имевшими наибольшую биомассу в большинстве наземных экотопов, требовал фактически лишь оптимизации челюстного аппарата. Для хорошего усвоения твердоволокнистой растительности прежде всего необходимо ее тщательное измельчение. Это требует, как минимум, отработки двух важных параметров - наличия твердых перетирающих поверхностей в ротовой полости и горизонтальных движений нижней челюсти. Дополнительно, для длительной обработки пищи в ротовой полости, необходима оптимизация воздухопроводящей системы. Усложненные, уплощенные зубы, возможность продольных движений челюсти, палатальное костное небо имели уже Diadectidae и Bolosauridae (Olson, 1947; Watson, 1954; Ивахненко, Твердохлебова, 1987). Может быть, эти группы были достаточно высокоорганизованными растительноядами для карбона, о котором мы так мало знаем. Но их роль уже в ранней перми относительно невелика, и хотя болозавры (наиболее специализированные Belebeyidae) доживают до поздней перми, они остаются мелкими и редкими. Позднепермские Theromorpha сделали лишь одну известную нам попытку создать механизм перетирания растительной пищи на буккальных зубах (Anomodontia, Galeopidae). У изученных в этом отношении очень мелких (длина тела около 30 см) *Suminia* буккальные зубы стираются при окклюзии друг о друга до такой степени, что от них иногда остаются только цилиндрические основания, даже со вскрытым зубным каналом. Весь стертый ряд быстро сменялся уже практически выросшими замещающими зубами, у отдельных особей можно видеть до трех генераций зубов. Удлинение небной пластины премаксиллы отодвигает назад хоаны, и область переработки пищи заметно смещается вперед от отверстий костных хоан. Челюстной механизм позволял совершать продольные движения достаточной амплитуды. Все особенности строения зубов вполне определенно говорят о возможности высокой степени переработки твердоволокнистой растительности (Rybczynski, Reisz, 2001). Однако это эволюционное направление Anomodontia оказалось в конечном счете мало перспективным. Выйти в крупный размерный класс и широко распространиться эта группа не смогла.

Очень интересная попытка иного решения проблемы переработки относительно твердой растительной пищи известна для восточноевропейских тероцефалов Nanictidopidae (*Hexacynodon*). У этих животных заклыковые зубы очень мелкие, но поверхности верхнечелюстных и зубных костей несут мощные ругозистые утолщения, свидетельствующие о сильном ороговении покровных тканей. Возможно, это говорит о попытке перетирания растительности постоянно нарастающими роговыми пластинами. Интересно, что клыки у этих животных округлые в сечении, и у одного имеющегося экземпляра правый верхнечелюстной клык косо-изнутри сломан, поверхность слома заполирована длительным употреблением, а на поверхности левого клыка эмаль сохраняется только в виде небольших участков, основная поверхность несет следы сильного прижизненного стирания. Возможно, эти животные питались подземными частями растений, откапывание которых приводило к износу или даже к прижизненным сломам клыков.

Видимо, впервые в истории наземных тетрапод биоморфу действительно эффективных вегетофагов отрабатывают Dicynodontida. В этой группе постепенно формируются все отмеченные выше параметры, необходимые хорошему фитофагу для интенсивной переработки пищи. Несовершенный зубной аппарат заменяется ороговением покровов челюстей, формируя высокоэффективную, постоянно нарастающую рамфотеку. Своеобразная конструкция височных окон приводит к формированию мощных челюстных мускулов, функционально схожих с массеттерами млекопитающих, обеспечивавших не только усиленное челюстное давление, но и широкую амплитуду возвратно-поступательных движений челюстей (Crompton, Hotton, 1967). Этому соответствует и развитие «открытого» челюстного мыщелка с выпуклыми рабочими поверхностями и квадратной, и сочленовной костей. Специального вторичного неба нет, но широкие, смыкающиеся по медиальной линии пластины предчелюстных костей оттесняют хоаны далеко назад, образуя обширную рабочую плоскость перед ними. В эволюции группы постепенно развивается клинориния, усиливая давящий эффект челюстей. Дицинодонты всеми исследователями рассматриваются как весьма разнообразная по обитаемым экотопам группа наземных растительноядов (Hotton, 1986; King et al., 1989; Reisz, Sues, 2000 и др.). Некоторые группы дицинодонтов имели верхнечелюстные бивни с постоянным ростом, затачивавшиеся о роговой чехол нижней челюсти, что говорит и о питании более мягкими подземными частями растений (Cox, 1959). Эта особенность позволила высказать предположение, что среди крупных растительноядов впервые появилась группа, способная активно добывать пищу, а не только «хватать и глотать», как описанные выше сапрофаги (Ivakhnenko, 2003). Выработанная Dicynodontida конструкция универсального растительнояда оказалась достаточно эффективной. Дицинодонты впервые в известной нам истории наземных групп сформировали широкую радиацию очень разнообразных по микробиоморфам и, главное, по размерам, растительноядов (DiMichele, Hook, 1992). При очень стабильной морфологической конструкции, мало существенно отличаясь практически только некоторыми пропорциями черепов, существовали формы с черепами от 5 до 50 см длины (King, 1988). Видимо, «квантованность» биоморф была настолько мала, что группа в целом практически без лакун перекрывала все поле подходящих экотопов, существенно потеснив к концу пермского периода остальные группы растительноядов. В отличие от примитивных родственных групп (Dinocephalia, Gorgonopia) у дицинодонтов каких-либо специальных «терморегуляционных» структур нет, и, возможно, физиологически высшие представители их были весьма высоко развиты, что позволило им просуществовать до начала мелового периода (Thulborn, Turner, 2003).

Рептилии: неспециализированные хищники-макрофаги

Совместно с эволюцией растительноядных групп соответственно проходила и эволюция мегабиоморфы хищника рептилийного уровня. Примитивный хищник, как правило, по размерам должен был быть сопоставим с размерами жертвы или даже превосходить ее.

Это справедливо и для хищников-нанофагов, и для примитивных макрофагов. Поэтому известные нам наиболее примитивные неспециализированные хищники-макрофаги достаточно крупные, с длиной тела от 1 до 2 (и даже более) м. В ранней перми это, видимо, были Ophiacodontidae, крупные Varanopidae и Sphenacodontidae, в средней и начале поздней перми преимущественно, Titanosuchida (Dinocephalia) и Gorgonopida (Gorgonopia), в конце поздней перми наибольшим разнообразием отличались хищники из группы Therocephalia (Scylacosauridae, Pristerognathidae, Moschorhinidae, Whaitsiidae, Moschowhaitsiidae), а также крупные Archosauromorpha (Proterosuchidae). Для этих хищников, пожалуй, единственная особенность строения, которая может быть интерпретирована в плане этологии, это строение зубной системы. Наиболее примитивные морфологически группы обладали лишь увеличенными зубами в верхнечелюстной кости, не имевшими специализированных антагонистов и предназначавшимися только для участия в умерщвлении добычи, некрупной относительно размеров хищника. Морфологически более специализированные группы (например, Sphenacodontidae и Proterosuchidae), наряду с клыкообразно укрупненными зубами в верхнечелюстной кости, приобретают усиленные передние резцы верхней и нижней челюстей, образующие как бы «щипцы», позволяющие расчленять крупную добычу с относительно мягкой шкурой. Только во второй половине перми хищные группы Theromorpha независимо друг от друга приобретают «альтернативные клыки», то есть сильно развитые зубы в верхней и нижней челюстях, совместно образующие специальный аппарат для умерщвления и расчленения крупной добычи. При этом более примитивные группы (Eotherapsida: Titanosuchida, Gorgonopida) имеют тонкие, зазубренные по краям, серпообразные клыки, предназначенные для разрезания добычи; у морфологически более развитых хищников из Eutherapsida (хищные Therocephalia) клыки обычно короткие, массивные, округлые в сечении, со слабо развитыми или даже отсутствующими режущими кантами, и предназначены скорее всего для разрывания добычи. Очевидно, эти различия в способе расчленения относительно крупной добычи были связаны с конструкционными особенностями черепа той или иной группы хищников.

Большинство этих хищников явно были не специализированы относительно добычи. Ею становилось практически любое животное подходящих размеров. Возможно, среди примитивных хищников были и очень своеобразные биоморфы, например, Deuterosauridae. Эти крупные животные (их высокий, массивный череп достигал в длину до 50 см) имели очень сильную давящую челюстную мускулатуру, что сочеталось с наличием у них и крупных альтернативных режущих клыков, и давящих расширенных предклыковых зубов, очень сходных с резцами растительноядных тапиноцефалов. Видимо, такое сочетание массивного черепа, «хищных» клыков и скорее давящих заклыковых зубов говорит о всеядности, падалеядности и неспециализированном хищничестве, может быть, типа биоморфы, схожей с таковой большинства современных Ursidae.

Особую группу образуют позднепермские Gorgonopioidea. Морфологическое строение зубного аппарата определяет их как хищников, охотившихся на достаточно крупную добычу, сопоставимую с ними по размерам тела. Тонкие режущие клыки говорят о достаточно толстой, но ни в коей мере не твердой, не фолидированной коже жертвы. Эти животные обычно рассматриваются как активные хищники наземного типа (Hotton, 1980; Kemp, 1982; Suess, 1986). В отличие от других групп неспециализированных хищников, это надсемейство включает большое количество очень близких микробиоморф хищника среднего размерного класса. Пожалуй, среди известных нам наземных хищников палеозоя мы впервые встречаемся с аналогичной проблемой. Похожее разнообразие близких морфологически дериватов хищника в палеозое характерно только для примитивных постоянноводных рыбоядных лабиринтодонтов. Однако анализ строения черепа и зубной системы не позволяет рассматривать Gorgonopioidea в качестве ихтиофагов, а особенности их посткраниального скелета совершенно не согласуются с предположением о водном образе жизни. Видимо, в действительности это биоморфное разнообразие соответствует еще большему разнообразию биоморф растительнояда у наиболее вероятного трофического партнера - дицинодонтов, что отмечалось выше.

Очень интересен случай быстрого формирования относительно крупного хищника при наличии достаточного разнообразия растительноядов (тех же дицинодонтов), но при дефиците хищника (после вымирания горгонопий), что наблюдается в терминальных биохронах перми Восточной Европы (Сенников, 2004). Здесь совершенно неожиданно появляются крупные очень примитивные Archosauria — Proterosuchidae, не известние ранее, а позже, в раннем триасе, представленные только мелкими формами. Анализ особенностей строения позднепермского Archosaurus (Ivakhnenko, 2003) приводит к выводу о возможности первичной адаптации к питанию добычей, имевшей развитый роговой покров. Жесткая, фолидированная кожа добычи разрезалась «пилой» из одинаковых по размерам зубов с режущими зазубренными кантами. Переспециализация к питанию добычей с мягкой, не фолидированной кожей (дицинодонты) привела к возникновению увеличенных зубов в симфизных областях предчелюстных и зубных костей, что облегчало схватывание и вырывание кусков из тела жертвы. Видимо, эти животные могут рассматриваться для поздней перми как универсальные неспециализированные хищники (тип гигантского варана) с очень широким спектром относительно крупной добычи.

Рептилии: крупные специализированные хищники-макрофаги

Кроме относительно некрупных неспециализированных хищников, известны и узкоспециализированные на определенную жертву хищники. Это представители семейств Sphenacodontidae, Biarmosuchidae, Anteosauridae и Inostranceviidae. Как правило, это очень крупные животные, с длиной тела не менее 3 м. Всегда имеют очень сильно увеличенные клыкообразные зубы, а поздние формы — альтернативные клыки, узкие, с хорошо развитыми зазубренными режущими кантами. Длина клыка может составлять до пятой части длины всего черепа. Хищник, судя по строению зубной системы, был приспособлен к питанию крупной добычей, сопоставимой по размерам с ним самим (для раннепермских групп см. Vaughn, 1964; Berman, 1978; для позднепермских — Ivakhnenko, 2003). В то же время животные имели, как правило, узкий и высокий череп, с высоким расположением орбит и ноздрей. Посткраниальный скелет грацильный, с относительно короткими конечностями и широкими кистями. Эпифизарные области очень слабо окостеневают. Эти особенности могут говорить об обитании преимущественно в воде. Поскольку ихтиофагия ни в коей мере не согласуется со строением челюстного аппарата, следует полагать, что данная биоморфа узко специализирована как хищник, трофически связанный с очень крупными водными или амфибионтными растительноядами. Интересно, что известные для некоторых из этих форм молодые особи имели, видимо, несколько иную специализацию. Изменение способа питания на разных стадиях индивидуального развития отмечено для Sphenacodontidae (Bakker, 1982), и с этим хорошо согласуется непропорциональный, усиленный рост длины клыка в онтогенезе *Biarmosuchus* (Ивахненко, 1999). Молодые особи, видимо, выполняли роль мелких и средних неспециализированных прибрежных или относительно наземных хищников. Видимо, это было связано с тем, что, как мы видели выше, разнообразие таких универсальных некрупных хищников в позднем палеозое было не велико. Каждое из перечисленных семейств имеет явного трофического партнера, очень крупного растительнояда-сапрофага (соответственно, Edaphosauridae, Estemmenosuchidae и Tapinocephalida) или альгофага (Pareiasauridae: *Scutosaurus*).

Рептилии: специализированные водные ихтиофаги

Относительно ранним событием в эволюции тетрапод рептилийного морфофизиологического уровня было появление экобиоморфы вторичноводного крупного хищника-ихтиофага. Точнее, это был, скорее всего, хищник с широким спектром добычи, образовавший вершину рыбоядной цепи. Возможно, таких хищников сформировали уже Sphenacomorpha (*Secodontosaurus*: см. Reisz et al., 1992). Для высших Eotherapsida, Dinomorpha, формирование водного хищника в ветви диноцефалов (Titanosuchida) может быть даже в определенной степени прослежено. Наиболее примитивной формой представляется относительно некрупный и слабо специализированный *Microsyodon* из семейства Titanosuchidae. Челюстной клык у него относительно слабо изогнут (но существенно сильнее, чем у ближайших наземных хищных родственников), еще сохраняется режущий кант, хотя и теряющий зазубренность. Буккальные зубы еще нормального, «хищного» строения, уплощенные, с режущей зазубренностью. У более позднего *Archaeosyodon* клык изгибается еще сильнее и теряет режущий кант, хотя сохраняет коническую форму. Буккальные зубы с несколько расширенными утолщенными коронками, скорее «удерживающего» типа, чем хищного. Развитием этих адаптаций представляются наиболее поздние Syodontidae, еще более специализированные производные, с более цилиндрическим, сильно изогнутым клыком и с давящими буккальными зубами. Такая специализация буккальных зубов естественна при питании относительно твердой, чешуйчатой добычей, рыбой или мелкими лабиринтодонтами.

Очень похожа зубная система у ряда поздних групп из Eutherapsida (Chthonosauridae, Annatherapsididae). Череп также удлиненный, хотя и несколько уплощенный в предглазничной части, как это свойственно всем примитивным Eutherapsida. Форма клыков полностью идентична форме клыков Syodontidae: они округлые в сечении, цилиндрические, с резко загнутой назад вершиной, без режущих кантов. Заклыковые зубы конические, несколько загнутые назад, без режущих гребней. Нижние челюсти в симфизе соединены слабо, безусловно, здесь допустимы значительные движения, может быть, связанные с манипуляцией добычей при помощи нижних челюстей. Строение клыка с резко загнутой вершиной (тип «fish-hook»: Ivakhnenko, 2003) практически не пригодно для охоты на крупную добычу, поскольку такой клык не может быть использован ни для умерщвления, ни для разрывания добычи, сопоставимой по размером с хищником.

Выводы

1. Биоморфная и морфологическая эволюция наземных тетрапод позднего палеозоя определялась совершенствованием аппарата переработки и усвоения растительной пищи. Хищная нанофагия, характерная для первичных групп наземных тетрапод, необходимо сменялась омнифагией, затем факультативной фитофагией и в конечном счете облигатной фитофагией. В различных филумах наземных тетрапод сходные процессы шли параллельно и независимо, и именно они были основой прогрессивной морфологической эволюции во всех главных ветвях тетрапод.

2. Эволюция хищных (макрофагов) биоморф строго коррелирована с эволюцией растительноядных. Только коэволюция в трофических парах определяла биоморфное разнообразие и морфологическую специализацию хищника.

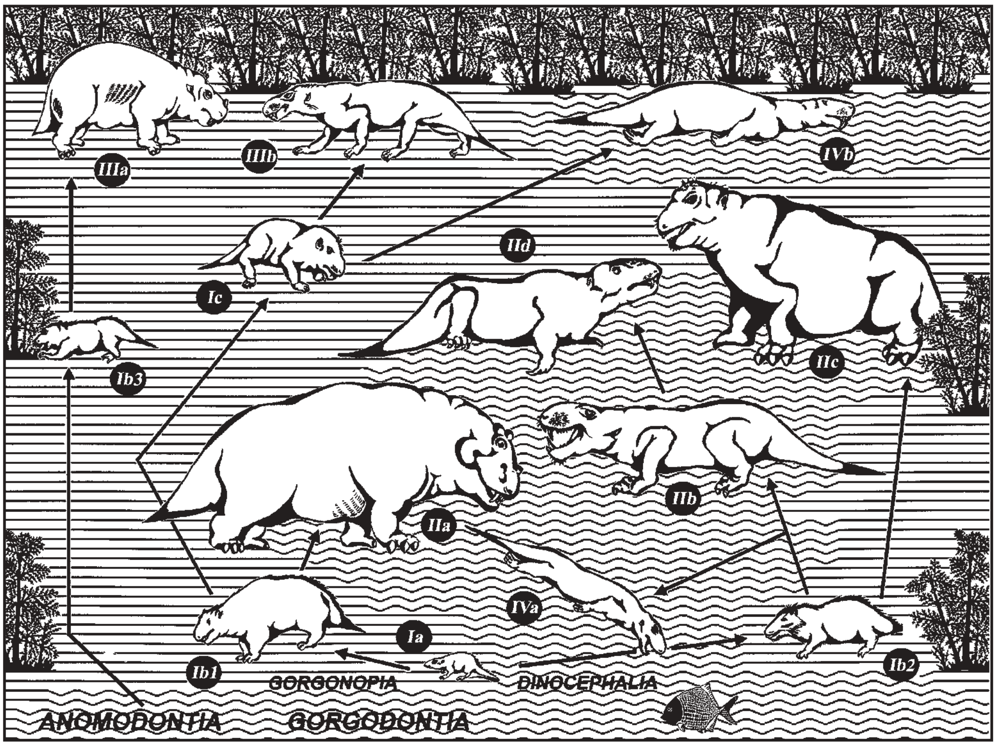

Рис. 1. Схема биоморфной эволюции Eotherapsida в поздней перми. Обозначения: Ia — исходная биоморфа мелкого нанофага-насекомояда (Мезенский фаунистический комплекс, Nikkasauridae); Ib1 — биоморфа омнифага-фруктифага Gorgonopia (Голюшерминский фаунистический субкомплекс, Rhopalodontidae); Ib2 — биоморфа омнифага-фруктифага Dinocephlia (Мезенский фаунистический комплекс, Niaftasuchida); Ib3 — узко специализированная биоморфа омнифага-фруктифага Anomodontia (Очерский и Ишеевский фаунистический комплексы, Ulemicidae); Ic — биоморфа неспециализированного хищника Gorgonopia (Очерский и Ишеевский фаунистический комплексы, Phthinosuchidae); IIa — биоморфа растительнояда-сапрофага Gorgonopia (Очерский фаунистический комплекс, Estemmenosuchidae); IIb — биоморфа узко специализированного трофически хищника-макрофага Dinocephlia (Очерский фаунистический комплекс, Eotitanosuchidae); IIc — биоморфа специализированного водного хищника-ихтиофага Dinocephlia (Очерский и Ишеевский фаунистический комплексы, Ulemosauridae); IId — биоморфа узко специализированного трофически хищника-макрофага (Ишеевский фаунистический комплекс, Anteosauridae); IIIa — комплекс близких биоморф растительнояда-вегетофага Anomodontia (Соколковский фаунистический комплекс, Dicynodontidae); IIIb — комплекс близких биоморф широко специализированного трофически хищника-макрофага Gorgonopida (Соколковский фаунистический комплекс, Gorgonopidae); IVa — биоморфа водного хищника-ихтиофага Dinocephlia (Очерский и Ишеевский фаунистические комплексы, Syodontidae); IVb — биоморфа узко специализированного трофически водного хищника-макрофага Gorgonopida (Соколковский фаунистический комплекс, Inostranceviidae).

3. Смена комплексов наземных тетрапод в палеозое была связана с изменениями в структуре соответствующих сообществ, что являлось результатом повышения специализации растительноядов и хищных коэволюантов. Очень наглядно этот вывод может быть сделан при наложении схемы эволюции биоморф на филогенетическую схему позднепермских Eotherapsida (рис. 1), поскольку именно эта группа доминировала в сообществах

того времени. В водных сообществах позднего палеозоя принципиальных изменений в биоморфах слоя тетрапод не наблюдается, и эволюция во времени сводится лишь к смене таксонов, образующих вершину пищевой цепи.

4. Высшее достижение в эволюции растительноядной мегабиоморфы — облигатная вегетофагия, требующая в первую очередь совершенствования обрабатывающего челюстного аппарата и основывающаяся на использовании в этих целях рогового покрова челюстей. Можно предположить, что это было оптимальное решение для того типа растительности, который преобладал в позднем палеозое. Только в начале мезозоя, после распространения цветковой растительности, более оптимальным оказался «цинодонтный» аппарат переработки растительной пищи на буккальных зубах и смогли возникнуть вегетофаги-млекопитающие мелких и средних размеров, доминирующие по биомассе и разнообразию в современных экотопах и определяющие структуру современных сообществ тетрапод.

Литература

Быков Б.А. 1983. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука. 215 с.

Губин Ю.М. 1991. Пермские архегозавроидные амфибии СССР// Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 249. 140 с.

Ефремов И.А. 1954. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 54. 416 с.

Ивахненко М.Ф. 1981. Дискозавриски из перми Таджикистана // Палеонтол. журн. № 1. С. 114–127.

Ивахненко М.Ф. 1987. Пермские парарептилии СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223. С. 1–159.

Ивахненко М.Ф. 1990. Позднепалеозойский фаунистический комплекс тетрапод из отложений бассейна р. Мезень // Палеонтол. журн. № 4. С. 81–90.

Ивахненко М.Ф. 1997. Новые позднепермские никтеролетеры Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 5. С.114–120.

Ивахненко М.Ф. 1999. Биармозухи Очерского фаунистического комплекса Восточной Европы// Палеонтол. журн. № 3. С. 79–86.

Ивахненко М.Ф. 2001. Тетраподы Восточно-Европейского плакката — позднепалеозойского территориально-природного комплекса // Тр. Палеонтол. инст. РАН. Т. 283. 200 с.

Ивахненко М.Ф. 2003. Ангулярная область нижней челюсти примитивных терапсид // Палеонтол. журн. № 3. С. 65–70.

Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И. 1987. Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 2. С. 98–106.

Конжукова Е.Д. 1955. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 49. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–88.

Кузнецов В.В., Ивахненко М.Ф. 1981. Дискозаврисциды из верхнего палеозоя Южного Казахстана // Палеонтол. журн. № 3. С. 102–110.

Сенников А.Г. 2004. Древнейший текодонт Archosaurus rossicus и проблема происхождения архозавров // Палеострат-2004. М.: Моск. об-во испыт. природы. С. 31–32.

Татаринов Л.П. 1958. Эволюция звукопроводящего аппарата низших наземных позвоночных и происхождение пресмыкающихся // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 1. С. 57–74.

Татаринов Л.П. 1962. Способ функционирования звукопроводящего аппарата лабиринтодонтов // Палеонтол. журн. № 4. С. 21–30.

Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.

Татаринов Л.П. 2000. Новый горгонопс (Reptilia, Theriodontia) из верхней перми Вологодской области // Палеонтол. журн. № 1. С. 70–78.

Чудинов П.К. 1983. Ранние терапсиды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 202. 230 с.

Шишкин М.А. 1973. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод// Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137. 257 с.

Шишкин М.А. 2000. Эволюция шейных позвонков у темноспондильных амфибий и дифференциация ранних тетрапод // Палеонтол. журн. № 5. С. 62–74.

Allin E.F. 1975. Evolution of the mammalian middle ear// J. Morphology. Vol. 147. P. 403–437.

Allin E.F. 1986. The auditory apparatus of advanced mammal-like Reptiles and early Mammals// The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles / Hotton III N., McLean P., Roth T., Roth E. (eds.) Washington: Smithson. Inst. Press. P. 283–294.

Bakker R.T. 1982. Juvenile-adult habitat shift in Permian fossil Reptiles and Amphibians// Science. Vol. 217. P. 53–55.

Barghusen H.R. 1975. A review of fighting adaptations in Dinocephalians (Reptilia, Therapsida) // Paleobiology. Vol. 1. No. 3. P. 295–311.

Barry T.H. 1963. On the variable occurence of the tympanum in recent and fossil Tetrapods // South Afr. J. Sci. Vol. 59. No. 5. P. 160–175.

Berman D.S. 1978. Ctenospondylus ninevehensis, a new species (Reptilia, Pelycosauria) from the Lower Permian Dunkard Group of Ohio// Ann. Carnegie Museum. No. 47. P. 493–514.

Berman D.S., Sumida S.S. 1995. New cranial material of the rare Diadectid *Desmatodon hesperis* (Diadectomorpha) from the Late Pennsylvanian of Central Colorado // Ann. Carnegie Museum. Vol. 64. No. 4. P. 315–336.

Bolt J.R. 1969. Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma // Science. Vol. 166. No. 3907. P. 888–891.

Bolt J.R. 1974. Osteology, function and evolution of the Trematopsid (Amphibia: Labyrinthodontia) nasal region // Fieldiana: Geol. Vol. 33. No. 2. P.11–30.

Bolt J.R. 1985. Evolution of the Amphibian tympanic ear and the origin of Frogs // Biol. J. Linnean Soc. No. 24. P. 83–99.

Boy J.A. 1978. Die Tetrapodenfauna (Amphibia, Reptilia) des saarpfalzischen Rotliegenden (Unter-Perm; SW-Deutschland). 1. Branchiosaurus // Mainzer Geowiss. Mitteil. No. 7. S. 27–76.

Brink A.S. 1956. Speculations on some advansed mammalian characteristics in the higher Mammal-like Reptiles // Palaeontol. Afr. Vol. 4. P. 77–85.

Broili F. 1927. Über die Hautdekung der Archegosauridae und Actinodontidae // Z. Dtsch Geol. Ges. Bd 79. S. 375–384.

Bulanov V.V. 2003. Evolution and systematics of Seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. J. Vol. 37. Suppl. 1. P. 1–105.

Carroll R.L. 1991. The origin of Reptiles // Origin of the higher groups of Tetrapods. Schultze H.-P., Trueb L. (eds.). N.-Y.: Cornell Univ. Press. P. 331–353.

Carroll R.L. 1992. The primary radiation of terrestrial Vertebrates // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. No. 20. P. 45–84.

Carroll R.L. 2001. The origin and early radiation of terrestrial Vertebrates // J. Paleontol. Vol. 75. № 6 . P. 1202–1213.

Colbert E.H. 1955. Scales in the Permian amphibian Trimerorhachis // Amer. Museum Novit. No. 1740. P.1–17.

Cowles R.B. 1957. Possible origin of dermal temperature regulation// Evolution. Vol. 12. P. 347–357.

Cox C.B. 1959. On the anatomy of a new Dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum // Proc. Zool. Soc. London. Ser. B. Vol. 132. Pt 3. P. 321–367.

Cox C.B. 1967. Cutaneous respiration and the origin of the modern Amphibia // Proc. Zool. Soc. London. Ser. B. Vol. 178. No. 1. P. 37–47.

Crompton A.W., Hotton III N. 1967. Functional anatomy of masticatory apparatus of two Dicynodonts (Reptilia, Therapsida) // Postilla Peabody Museum Natur. History. Vol. 109. P. 1–51.

Crompton A.W., Taylor C.R., Jagger J.A. Evolution of homeothermy in Mammals // Nature. 1978. Vol. 272. No. 5651. P. 333–336.

DiMichele W.A., Hook R.W. Paleozoic terrestrial ecosystems// Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleontology of Terrestrial Plants and Animals. Behrensmeyer A.K., Damuth J.D., DiMichele W.A., Potts R., Sues H.-D., Wing S.L.(eds.). Chicago, London: Univ. Chicago Press. 1992. P. 205–325.

Ewer R.F. 1965. The anatomy of the Thecodont reptile Euparkeria capensis Broom// Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 248. P. 379–435.

Findlay G.H. 1970. Skin structure of small Pareiasaurs. With comments on their taxonomy in the Cistecephalus zone // Palaeontol. Afr. Vol. 13. P. 15–23.

Frolich L.M. 1977. The role of the skin in the origin of Amniotes: permeability barrier, protective covering and mechanical support // Amniote Origins. Completing the Transition to Land. Sumida S.S., Martin K.L. (eds.). N.-Y.: Acad. Press. P. 327–352.

Gans C. 1970. Respiration in early Tetrapods. The Frog is a Red Herring // Evolution. Vol. 24. No. 4. P. 723–734.

Gans C., de Jongh H. J., Farber J. 1969. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) ventilation: how does the frog Breathe // Science. Vol. 163. P. 1223–1225.

Gow C.L. 1975. The morphology and relationships of Youngina capensis Broom and Prolacerta broomi Parrington // Palaeontol. Afr. Vol.18. P. 89–131.

Gregory W.K., Raven H.C. 1941. Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs// Ann. New York Acad. Sci. Vol. 42. Art. 3. P. 273–360.

Heaton M.J. 1979. Cranial anatomy of primitive Captorhinids Reptiles from the Late Pennsylvanian and Early Permian Oklahoma and Texas // Oklahoma Geol. Surv. Bull. Vol. 127. P. 1–84.

Holmes R. 1989. The skull and axial skeleton of the Lower Permian Anthracosaurid amphibian Archeria crassidisca Cope // Palaeontographica. Abt. A. Bd 207. Lfg 4–6. S. 161–206.

Hotton III.N. 1980. An alternative to dinosaur endothermy: the happy wanderer // A Cold Look at the Warm-blooded Dinosaurs / Thomas R.D.K., Olson E.C. (eds.). N.-Y.: Amer. Assoc. Advanc. Sci. P. 311–350.

Hotton III N. 1986. Dycinodonts and their role as primare consumers // The Ecology and Biology of Mammal-like reptiles / Hotton III.N., MacLean P.D., Roth J.J, Roth C.E. (eds.). Washington D.C.: Smithsonian Inst. Press. P. 71–82.

Hotton III N., Olson, E.C., Beerbower R. 1977. Amniote origin and discovery of herbivory // Amniote Origins. Completing the Transition to Land. / Sumida S.S., Martin K.L. (eds.). N.-Y.: Acad. Press. P. 207–264.

Ivakhnenko M.F. 2003. Eotherapsids from the East European Placket // Paleontol. J. Vol. 37. Suppl. 4. P. 339–365.

Kemp T.S.1982. Mammal-like Reptiles and the origin of Mammals // London: Acad. Press. 280 p.

King G.M. 1988. Dinocephalia, Anomodontia // Encyclopedia of Paleoherpetology / Wellnhofer P. (ed.). Stuttgart: G. Fischer Verl., Ch. 17. P. 1–175.

King G.M., Oelofsen B.W., Rubidge B.S. 1989. The evolution of the Dicynodont feeding system // Zool. J. Linnean Soc. Vol. 26. P. 185–211.

Martin K.L., Nagy K.A. 1977. Water balance and the physiology of the Amphibian to amniote transition / / Amniote Origins. Completing the Transition to Land. / Sumida S.S., Martin K.L. (eds.). N.-Y.: Acad. Press. P. 399–423.

Modesto S.P. 1995. The skull of the herbivorous synapsid Edaphosaurus boanerges from the Lower Permian of Texas // Paleontology. Vol. 38. Pt 1. P. 213–239.

Olson E.C. 1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of Reptiles // Fieldiana: Geol. Vol. 11. No. 1. P. 3–53.

Olson E.C. 1962. Les problemes de l'origine des Reptiles // Probl. actual. Paleontol. (Evol. d. Vert.). No. 104. P. 157–174.

Olson E.C. 1966a. Relationships of Diadectes // Fieldiana: Geol. Vol. 14. No. 10. P. 199–227.

Olson E.C. 1966b. The middle ear — morphological types in Amphibian and Reptiles // Amer. Zoologist. No. 6. P. 309–419.

Olson E.C. 1972. The habitat: climatic change and its influence on life and habitat // Biol. Nutrition. Vol. 18. P. 267–305.

Olson E.C. 1976. The explotation of land by early Tetrapods // Morphology and Biology of Reptiles / Bellairs, A.A., Cox C.B. (eds.). L., N.-Y. : Acad. Press. P. 1–30.

Panchen A.L., Smithson T.R. 1987. Character diagnosis, fossils and origin of Tetrapods // Biol. Rev. No. 62. P. 341–438.

Parsons Th.S., Williams E.E. 1962. The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny // J. Morphol. Vol.110. No. 3. P. 375–383.

Parsons Th.S., Williams E.E. 1963. The relationships of the modern Amphibia a re-examination // Quart. Rev. Biol. Vol. 38. No. 1. P. 26–53.

Reisz R.R. 1986. Pelycosauria // Encyclopedia of Paleoherpetology / Wellnhofer P. (ed.). Stuttgart–N.-Y.: G. Fischer Verl. Ch. 17A. 102 p.

Reisz R.R., Berman D.S., Scott D. 1992. The cranial anatomy and relationships of Secodontosaurus, an unusual Mammal-like Reptile (Synapsida; Sphenacodontidae) from the Early Permian of Texas // Zool. J. Linn. Soc. No. 104. P. 127–184.

Reisz R.R., Sues H.D.2000. Herbivory in Late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates// Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates. Perspectives from the Fossil Record / Suess H.-D. (ed.). Cambridge: Univ. Press. P. 9–42.

Romer A.S. 1956. The early evolution of land vertebrates // Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 100. No. 3. P. 157–168.

Romer A.S. 1957. Origin of the Amniote egg // Scientific Monthly. Vol. 85. No. 2. P. 57–63.

Romer A.S. 1966. Early Reptilian evolution re-viewed // Evolution. Vol. 21. P. 821–829.

Romer A.S. 1967. Major steps in vertebrate evolution// Science. Vol.158. No. 3809. P. 1629–1637.

Romer A.S. 1972. Skin breathing — primary or secondary? // Respir. Physiol. No. 14. P. 183–192.

Romer A.S. 1974. Aquatic adaptation in Reptiles — primary or secondary? // Ann. South Afr. Museum. Vol. 64. P. 221–230.

Romer A.S., Price L. 1940. Review of the Pelycosauria // Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. No. 28. 538 p.

Romer A.S., Witter R.V. 1941. The Skin of the Rhachitomous Amphibian Eryops // Amer. J. Sci. Vol. 239. P. 822–824.

Rybczynski N., Reisz R.R. 2001. Earliest evidence for efficient oral processing in a terrestrial herbivore // Nature. Vol. 411. P. 684–687.

Smithson T.R., Thomson K.S. 1982. The hyomandibular of Eusthenopteron foordi Whiteaves (Pisces: Crossopterygii) and the early evolution of the Tetrapod stapes // Zool. J. Linnean Soc. Vol. 74. Pt 1. P. 93–103.

Suess H.-D. 1986. Locomotion and body form in early therapsids (Dinocephalia, Gorgonopsia, and Thericephalia) // The Ecology and Biology of Mammal-like reptiles / Hotton III N., MacLean P.D., Roth J.J, Roth C.E. (eds.). Washington DC.: Smithsonian Inst. Press. P. 61–70.

Thulborn T., Turner S. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict // Proz. Roy. Soc. London. Biol. Sci. 2003. Vol. 270. No. 1518. P. 887–993.

Troyer K. 1982. Transfer of fermentative microbes between generations in a herbivorous Lizard. Science. No. 216. P. 540–542.

Tumarkin A. 1955. On the evolution of the auditory conducting apparatus: a new theory based on functional consideration. Evolution. Vol. 9. P. 221–243.

Vaughn P.P. 1964. Vertebrates from the Organ Rock Shale of the Cutler Group, Permian of Monument Valley and Vicinity, Utha and Arisona // J. Paleontol. No. 38. P. 567–583.

Watson D.M.S. 1948. Dicynodon and its allies // Proc. Zool. Soc. London. Ser. B. Vol. 118. Pt 3. P. 823–877.

Watson D.M.S. 1954. On Bolosaurus and the origin and classification of Reptiles // Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll. (Cambridge). Vol. 111. No. 9. P. 1–449.

Wever E.G., Vernon J.A. 1956. The sensitivity of the Turtles ear as shown by its electrical potentials // Proc. National Acad. Sci. USA. Vol. 42. No. 5. P. 213–220.