

Министерство высшего и среднего специального образования РСФСР

Саратовский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

ВОПРОСЫ ГЕОЛОГИИ ЮЖНОГО УРАЛА И ПОВОЛЖЬЯ

Выпуск пятый

Часть первая

Мезозой

Под редакцией проф. **Н. С. Морозова**

Издательство Саратовского университета

1969

В. Г. ОЧЕВ

О НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ ТАКСОНОМИИ И ФИЛОГЕНИИ

(по поводу работы С. Веллеса и Д. Косгриффа
«Ревизия лабиринтодонтов сем. *Capitosauridae*»)

Таксономия, как особый теоретический раздел систематики (В. Руженцев, 1960), все более привлекает внимание исследователей. Работы создателя биологической систематики К. Линнея составляют первый этап в истории этой дисциплины. Его завоеваниями являются иерархический характер систематики, бинарная номенклатура и постановка вопроса о естественной системе. Однако сущность последнего понятия не была раскрыта. Второй этап — типологическая систематика Ж. Кювье. Ее достижение — понятие о соподчинении (неравноценности) признаков. Третий этап — филогенетическая систематика, связанная с трудами Ж. Ламарка и Ч. Дарвина. На этом этапе были решены вопросы о сущности естественной системы, реальности систематических единиц, о сущности принципа соподчинения признаков. Вместе с тем был поставлен ряд новых вопросов: о соотношении систематики и филогении, о моно- и полифилитическом развитии и о сущности систематических рангов.

Современная эпоха характеризуется победой филогенетической систематики. Однако еще нередко приходится сталкиваться с отступлением от ее принципов. Главными тенденциями в наш век являются проникновение в систематику с одной стороны основных достижений теоретической биологии, а с другой — количественных методов. Второе направление

особенно усилилось за последние годы и развивается, к сожалению, нередко в отрыве от первого. Это обстоятельство порождает формалистические тенденции.

В связи с поставленным вопросом определенный интерес вызывает недавно вышедшая в США книга С. Веллеса и Д. Косгриффа (1965). Она представляет собой сводку по капитозавроидным лабиринтодонтам — одной из наиболее распространенных групп триасовых земноводных. Работа является незаменимым справочником, подытоживающим данные почти полуторазековой истории изучения упомянутой группы. Она выполнена попутно с описанием новых материалов по лабиринтодонтам из американского триаса. Положительная черта работы — четкая количественная характеристика систематических признаков. Но вместе с тем ее характеризует во многом формалистический подход к систематике. В общем, Веллес и Косгрифф стоят, очевидно, на позициях филогенетической системы. Но при обосновании родов и видов, при котором авторы руководствуются преимущественно признаками крыши черепа, они переходят на позиции формального типологического принципа.

О классификации признаков

Основой в систематике и филогении является, как подчеркнул Л. И. Хозацкий (1967), проблема оценки признака. Классификации признаков капитозаврид в работе Веллеса и Косгриффа посвящен особый раздел. Авторы подразделяют их на две категории. Первая включает дивергентные или габитусные черты (*habitus*), которые, по мнению этих исследователей, часто бывают адаптивными. Они варьируют у различных представителей группы и позволяют выявлять филогенетические линии, когда показывают определенные тенденции в их изменении во времени. На принадлежность к конкретным филумам указывают или специфика направления или определенные темпы развития. Из многочисленных признаков этой категории авторы приписывают филогенетическое значение лишь следующим (рис. 1): 1—степень уплощения черепа; 2 — отношение расстояния между передними концами ушных вырезок (ИШ) к длине черепа — стабильный, по их мнению, индекс, используемый для вычисления других характеристик; 3—отношение расстояния между орбитами к ИШ; 4—отношение расстояния орбит от ушных вырезок к ИШ; 5—отношение расстояния париетального форамена от

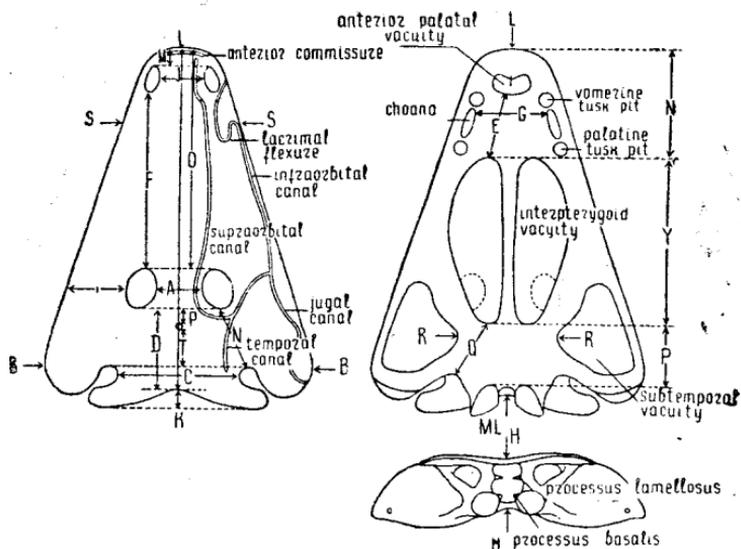


Рис. 1. Схема измерений черепа лабиринтодонтов (из С. Веллес и Д. Косгриффа, 1965, фиг. 1).

орбит к ИШ; 6—отношение расстояния париетального форамена от ушных вырезок к ИШ; 7—отношение длины межптеригоидных впадин на нёбе к длине черепа. Характер изменений всех этих признаков Веллес и Косгрифф считают достаточно консервативным и свойственным определенным филогенетическим линиям.

Вторая категория признаков — параллельные черты (heritage). Они являются общими для всех филогенетических линий крупного таксона и представляют собой признаки, на которых основаны grade Д. Вотона (1919 и др.). Авторы считают такие признаки бесполезными для филогенетических исследований (кроме отношения длины тела, крыловидных костей к ширине основания черепа), но важными для стратиграфии. Очевидно, допускается их равномерное развитие в различных филах.

Рассмотренная классификация страдает рядом недостатков. Во-первых, она не основана на анализе истории признаков в связи с приспособительной эволюцией группы. Поэтому авторам не удалось создать удовлетворительной классификации. Многие функционально важные структуры ими упущены, ибо исследовалась в основном лишь крыша черепа. Во-вторых,

не удалось выявить действительно четкие, имеющие филогенетическое значение организационные признаки.

Такие функционально важные черты, как высота черепа, отношение длины тела крыловидных костей к ширине основания черепа (по сути длина птериго-парасфеноидного шва), а также размеры межптеригоидных впадин на нёбе показывают ясные тенденции в изменении во времени, но варьируют у близких форм. Поэтому необратимыми могут быть лишь крупные различия в характере этих черт, что сильно снижает их организационное значение.

Другие упоминавшиеся выше признаки, связанные со взаимным расположением орбит, *foramen parietale*, и ушных вырезок, видимо, функционально мало значимы. Это варьирующие черты, не показывающие особенно четких тенденций во времени (см. табл. 5, 8, 9 и 10 в рассматриваемой работе). Некоторое увеличение у капитозаврид расстояния орбит и парриетального отверстия от ушных вырезок связано с уменьшением размеров последних (оно зависит также от размеров орбит, являющихся возрастной чертой). Уменьшение ушных вырезок было негативным процессом (дегенерацией) и значительно варьировало. Устойчивые и ясные топографические изменения в крыше черепа лабиринтодонтов, которые могли бы использоваться в качестве организационных признаков, были связаны лишь с формированием зон интенсивного роста. Среди капитозаврид посторбитальная зачаточная зона интенсивного роста возникла лишь у поздне триасового *Cyclotosaurus*.

Из рассматриваемых авторами признаков наибольший интерес представляет изменение расстояния между орбитами, показывающее четкие тенденции во времени, особенно по отношению к ИШ (см. табл. 7 в рассматриваемой работе). Действительно, некоторый сдвиг в сторону сближения орбит наблюдается в линии *Wetlugasaurus—Parotosaurus—Stenotosaurus*. Наоборот, у *Cyclotosaurus*, происходящего через проциклотозавра непосредственно от *Wetlugasaurus*, орбиты сильно удалены друг от друга. Но насколько такие изменения являются необратимыми, остается неясным. Сами авторы предполагают их обратимость, как и других признаков, ибо допускают возможность генетических связей *Parotosaurus* и *Procyclotosaurus* с различными видами *Cyclotosaurus*.

Нами была предложена классификация таксономических признаков капитозавроидов, основанная на функциональной оценке путем анализа приспособительной эволюции группы

(В. Очев, 1966). Существуют две наиболее общепринятые классификации систематических признаков организмов. В первой, разработанной сравнительными анатомами, выделяются глубокие, организационные черты и адаптационные, явно приспособительного порядка.

Палеонтологи обычно выделяют унаследованные и приобретенные признаки. Эти классификации рассматривают эволюционную сущность признаков в различных аспектах и должны быть увязаны друг с другом. Нами принимаются три главных категории признаков. (1) Организационные, под которыми, в отличие от сравнительных анатомов, мы понимаем любые унаследованные признаки, позволяющие в зависимости от их специфичности выявлять филогенетические стволы различного масштаба. Среди приобретенных черт можно выделить (2) — признаки основного звена развития (В. Руженцев, 1953) разного масштаба (свойственные различным подразделениям крупного таксона) и (3) — признаки малой систематической значимости. На различных этапах истории группы одни и те же признаки могут попадать в различные категории. Чаще всего имеет место переход из второй категории в первую.

К организационным признакам, характерным, для отдельных групп капитозавроидов, могут быть отнесены следующие черты строения. 1. Наличие или отсутствие *fovea ovalis* на крыловидных костях. Эта структура имела у многих древних лабиринтодонтов и исчезала неравномерно в различных генетических ветвях. 2. Характер премаксиллярного отверстия, варьирующий у ринезухид, но постоянный в отдельных генетических стволах семейственного ранга у их потомков — триасовых капитозавроидов. 3. Организационными для отдельных линий капитозавроидов становятся некоторые признаки, возникшие первоначально как элемент основного звена этой группы. Сюда относятся строение основания черепа, способ замыкания ушных вырезок, соотношение костей, окружающих орбиты. Организационными становятся и некоторые другие признаки, лежащие вне системы основного звена развития, но отличающиеся большим постоянством у близких форм.

Основное звено развития капитозавроидов, включая ринезухид, функционально сводится к формированию сильного хищника на базе крокодилоподобного типа адаптации. В связи с этим происходило формирование двойного затылочного мышцелка, усиление челюстной мускулатуры, особенно

депрессорной, развитие преорбитальной зоны интенсивного роста на черепе и механическое совершенствование последнего, осуществлявшееся путем переноса основных механических напряжений со слабо окостеневших замещающих элементов на покровные. Среди последних процессов ведущую роль играло преобразование базального сочленения в черепе.

Связанные с упомянутым основным звеном развития многочисленные признаки показывают направленное развитие на всех этапах истории капитозавроидов. На позднем, триасовом, этапе истории капитозавроидов наблюдается дифференцировка ряда процессов основного звена (различные пути в преобразовании базального сочленения черепа и усилении зон интенсивного роста) и некоторое расширение их (разрастание ретроартикулярного отростка и замыкание ушных вырезок в связи с совершенствованием депрессорной мускулатуры).

Отдельные группы капитозавроидов показывают особые основные звенья развития, связанные со спецификой их адаптации. Так, для раннего семейства *Rhinesuchidae* характерно формирование преимущественно сухопутного сильного хищника. Им свойственно сильное развитие карманов под *crista muscularis* парасфеноида, где прикреплялись мышцы, нагибавшие голову, отсутствие отпечатков каналов органов боковой линии и т. д. Более поздние семейства переходят в воду. Им присущи два типа основного звена развития. Первый тип свойственен сем. *Capitosauridae* и заключается в формировании донного пассивного хищника — «живого капкана». Он возник на базе исходной неспециализированной формы черепа капитозавроидов и характеризуется редукцией мускульных гребней на парасфеноиде, различными путями замыкания ушных вырезок и пр.

Второй тип присущ сем. *Venthosuchidae* и связан с формированием донного, но в значительной степени подвижного хищника, совершавшего рывки за добычей. Для него характерно сужение черепа за счет вогнутости боковых сторон, усиление преорбитальной зоны интенсивного роста, захватывающей сошники, возникновение относительно сильных зачаточных зон интенсивного роста в премаксиллярной и посторбитальной областях и ряд других процессов. Другие генетические линии триасовых капитозавроидов показывают некоторое совмещение признаков обоих предыдущих типов или промежуточный их характер и могут давать отклонения как в ту, так и в другую сторону. Степень развития всех рассмот-

ренных выше признаков позволяет обосновывать объем не только семейств, но и отдельных родов и видов.

К признакам низкого систематического значения; сильно варьирующим у явно близких форм, относятся очертания и взаимное расположение орбит, глубина затылочного вреза, детали в форме отдельных костей и т. п.

В связи с недостаточной глубиной подходом к оценке признаков взгляды Веллеса и Косгриффа на систематику и филогению капитозавроидов оказываются во многом ошибочными. Это касается как определения объема родов, так и метода выявления генетических связей.

Об объемах родов капитозавроидов

Авторы выделяют в семействе капитозавроидов лишь три рода. Это, во-первых, *Parotosaurus*, в синонимику с которым сведены *Wetlugasaurus*, *Stenotosaurus*, *Stenocephalosaurus* и *Subcyclotosaurus*. Во-вторых, *Cyclotosaurus*, к которому отнесен и *Procyclotosaurus*. В качестве третьего рода рассматривается *Paracyclotosaurus*. Таким образом, они возвращаются к объемам родов, принимавшимся около столетия назад — во времена Г. Мейера и Е. Фрааса.

Вопрос о рангах систематических единиц — сложная проблема, по которой не достигнуто единства взглядов. Среди советских исследователей прочные позиции начинает завоевывать мнение об объективности рангов (В. Руженцев, 1960, и др.). Нам представляется (В. Очев, 1966), что можно дать однозначную характеристику основным ранговым группам тетрапод. Для этого необходимо учесть свойственное таксономическим группам направление эволюции в смысле А. Н. Северцева и их экологическую сущность. За роды, как и В. Руженцев, мы принимаем наименьшие четко морфологически обособленные группы. При этом за подроды можно было бы взять основные эволюционные стволы внутри родов. Выделение подродов требует, таким образом, знания филогенетических отношений между отдельными видами. Но при современном уровне знаний низших тетрапод восстановление таких отношений и выделение подродов почти невозможно. За четкое морфологическое обособление мы принимали отличия по целостным признакам, а не по степени их развития, то есть по признакам, обычно называемым в систематике качественными.

Веллес и Косгрифф при обосновании объема родов обыч-

по ограничиваются суждением о достаточности или недостаточности различий для родового обособления. Лишь однажды они отмечают, что считают наиболее целесообразным употребление простейшей номенклатуры, когда все формы с незамкнутыми ушными вырезками относятся к одному роду, а с замкнутыми — к другому. Здесь также видна апелляция к ясным морфологическим обособлениям. Но более детальных обособлений, позволяющих выделить менее обширные роды, авторы не нашли, очевидно, по двум причинам. 1. Они ориентировались лишь на ясные признаки крыши черепа и упустили многие менее заметные, но весьма важные черты строения. Это явилось результатом отсутствия анализа приспособительного смысла эволюции. 2. Они упустили из вида, что четким морфологическим обособлением следует считать и постепенный переход, показывающий ясный поворотный момент в развитии.

Рассмотрим с этой точки зрения обоснованность границ отдельных родов капитозавроид.

Прежде отметим, что по мнению авторов, капитозавроиды отличаются от своих предков ринезухид скорее степенью развития отдельных признаков, чем целостными признаками. Неосновательность этого мнения становится ясна, если учесть, что капитозавриды отличаются от ринезухид менее архаичным типом базального сочленения в черепе, наличием зачаточной премаксиллярной зоны интенсивного роста, непосредственным контактом табличчатых и боковых затылочных костей, наличием ретроартикулярного отростка у нижней челюсти и пр.

О роде *Wetlugasaurus* Веллес и Косгрифф пишут, что его выделение не необходимо. Ветлугазавр действительно близок к паротозавру, являясь его непосредственным предком. Однако анализ сущности эволюции в этой линии показывает наличие между обеими формами некоторых важных и морфологически четких отличий, связанных с совершенствованием механики черепа и челюстной мускулатуры. Такими признаками являются вхождение у *Parotosaurus* лобных костей в края орбит, появление базального отростка у верхнекрыловидных костей, иная форма *torus arcuatus* на надугловой кости нижней челюсти и пр. *Stenocephalosaurus* отличается от упомянутых родов прежде всего захватом зоной интенсивного роста сошников. *Paracyclotosaurus* характеризуется замкнутыми ушными вырезками и появлением направленной назад зоны интенсивного роста на *tabulare*. *Procyclotosaurus* отличается

от *Cyclotosaurus* отсутствием шельфа из таблитчатых и чешуйчатых костей позади замкнутых ушных вырезок. Кроме того, перечисленные роды отличаются друг от друга и иными признаками, не дискретными, но функционально важными, или лишь сопутствующими и помогающими в диагностике, но сами по себе не относящимися к основному звену развития, например, форма постфенестрального зубного ряда.

В заключение отметим, что широкое понимание объема родов, которое тянет нас на столетие назад, нельзя считать правильным. Оно недостаточно тонко вскрывает родственные отношения и, кроме того, практически мало полезно для стратиграфии.

О принципах выявления филогенетических связей

Другим недостатком работы Веллеса и Косгриффа является неудовлетворительная оценка филогенетических отношений. Это результат не только слабого исследования организационных признаков, но и неверных принципов филогенетических построений. Авторы попытались судить о степени аберрантности отдельных форм путем вычисления среднеквадратической суммы отклонения их признаков от свойственных основной линии развития (со средними темпами изменения признаков). Очевидно, что это не путь для суждения о филогенетической близости.

Все это понятно и самим авторам. Поэтому они используют для оценки родства количество сходных черт. Сходством они считают соответствие различий геологически неодновременных форм тенденции изменения признаков во времени, а также близость в количественном выражении признаков, не показывающих таких тенденций.

Однако сами авторы признают, что относительная ценность отдельных признаков остается для них неясной. Это результат отсутствия в исследовании функционально-морфологического анализа. Поэтому Веллес и Косгрифф выделяют как важные группу упоминавшихся выше признаков крыши черепа, характер изменения которых они склонны считать достаточно консервативным в определенных генетических линиях.

При оценке близости форм, выраженной в виде дроби, они учитывали общее число сходных признаков (total skull characters), помещая их в числитель, и количество близких важных признаков (skull table characters), помещая их в знаме-

натель. Поскольку выводы о родстве делаются лишь на основании подсчета количества близких признаков, авторы допускают обратимость большинства из них. Все результаты сведены в таблицу, построенную по типу таблиц шахматных турниров. По поводу такой методики установления филогенетических связей можно сказать следующее.

1. Надежно обосновывать филогенетические связи можно лишь по хорошо обоснованным организационным признакам. Как указывалось, Веллес и Косгрифф не нашли почти ни одной такой черты. Если на основании каждой из их skull table characters построить филогению, то результаты получатся весьма различные. Все эти черты, несомненно, варьировали, и количество сходств по ним мало что доказывает.

2. Незначительное различие в количестве общих черт само по себе не может свидетельствовать о степени филогенетического родства. Значительное количество организационных признаков, на основании анализа которых устанавливаются конкретные филогенетические связи, свидетельствует о надежности выявления последних. Но относительная филогенетическая близость ряда форм наиболее точно выявляется лишь на основании уже построенной по организационным признакам филогении, а не по количеству общих черт строения, особенно при анализе небольшого числа их. Последнее уводит нас на позиции типологической систематики, в определенной степени формалистической. О формальном подходе авторов к построению филогении свидетельствует и то, что они считают возможным опираться на различное количество сравниваемых черт при недостатке данных по отдельным формам (*Subcyclotosaurus brookvalensis* Watson, *Kestrosaurus dreyeri* Haughton) и придают значение различиям в один признак (при обсуждении *Stenotosaurus semiclausus* Swinton).

Из всего вышесказанного в построениях авторов имеется ряд противоречий.

Во-первых, их выводы очень часто оказываются в резком несоответствии с географическим принципом в систематике и филогении, на важность которого указывал Г. Симпсон (1945).

Правильно построенная филогения обычно дает мало таких противоречий, возникающих лишь при крупных проходах. Так, по их подсчетам *Wetlugasaurus* ближе к среднеили верхнетриасовому австралийскому *Paracyclotosaurus davidi* Watson, чем к непосредственно произошедшему от него

европейскому *Paratosaurus nasutus* Meyer. *Subcyclotosaurus brookwalensis* Watson, известный из более древних отложений того же района, что и *Paracyclotosaurus*, оказывается ближе к североамериканскому *Stenocephalosaurus birdi* Brown. Столь же абсурдна большая близость к *P. helgolandii* Schröder *P. haughtoni* Broili et Schröd, чем *P. nasutus* Meyer. Во-вторых, их выводы иногда оказываются в явном противоречии с четкими организационными признаками (например, предположение, что *Paracyclotosaurus* происходит от *Stenotosaurus*).

3. На современном уровне знаний можно оценивать филогенетические отношения в основном отдельных родов древних тетрапод. Авторы пытаются судить о филогенетических связях отдельных видов, отличающихся в основном степенью развития признаков. Но столь тонкие взаимоотношения между формами пока не поддаются строгому анализу.

Далее будут рассмотрены основные вопросы филогенетических отношений капитозавроид, по которым мы не можем согласиться с выводами двух американских исследователей¹. Их филогенетическая схема изображена на рис. 2 и представлена в обычной форме. В работе же Веллеса и Косгриффа принята мало понятная оригинальная форма графического выражения филогенетических отношений. К тому же, стратиграфическое распределение форм показано ими нередко ошибочно.

Происхождение гондванских форм капитозавроидов

Наиболее близким к *Paracyclotosaurus* авторы считают *Stenotosaurus semiclausus* Swinton, с которым он имеет 8 общих и из них 6 важных черепных характеристик. Далее следуют *Parotosaurus nasutus* Meyer — соответственно 6 и 5, *Procyclotosaurus stantonensis* Sm. Wood. — 7 и 4, 6 и 4. Из этих незначительных различий Веллес и Косгрифф делают вывод, что *Paracyclotosaurus* скорее всего происходит от *Stenotosaurus semiclausus* Swinton (может быть, через *P. nasutus* Meyer), и что между обеими этими формами должна

¹ Некоторые вопросы систематики решены нами и американскими исследователями сходно: исключение из сем. *Capitosauroidea* *Mastodonsaurus* и *Kestrosaurus* и отнесение *Wetlugasaurus* к капитозавридам, а не к бентозухидам. В этих случаях Веллес и Косгрифф опирались не на подсчет признаков, а на некоторые верно найденные организационные черты.

была существовать промежуточная, подобная *Procyclotosaurus stantonensis* Sm. Wood.

Нами было показано (В. Очев, 1966), что парациклотозавр скорее всего происходит от ветлугазавра через аналогичных паротозавру гондванских деревьев. Навряд ли его предком мог быть *Stenotosaurus*, у которого намечается иной способ

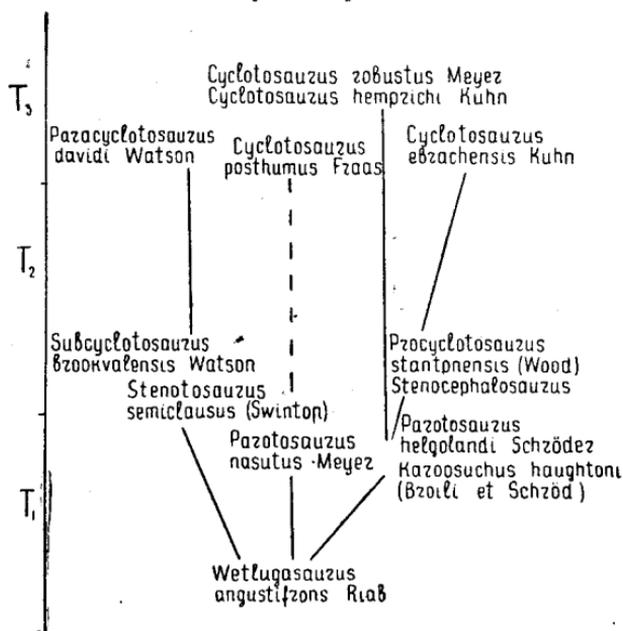


Рис. 2. Схема филогенетических отношений капротозавров по С. Веллесу и Д. Косгриффу (составлена автором)

замыкания ушных вырезок. Оно осуществляется путем дальнейшего увеличения рогов *tabularia*, без образования на них зоны интенсивного роста, и их латерального изгиба. Это есть продолжение процесса, наметившегося у *P. nasutus* Meyer. В упомянутой работе предком парациклотозавра мы посчитали также *Subcyclotosaurus*, основываясь на географических соображениях.

Авторы отмечают, что на этом основании субциклотозавр логически наиболее вероятный предок парациклотозавра. Однако их останавливает наличие якобы сильных различий в строении обеих форм. С этим вряд ли можно согласиться. Одна из своеобразных черт субциклотозавра — лапкообразная форма рогов *tabularia*. Однако у парациклотозавра эта

форма могла исчезнуть в результате появления зоны интенсивного роста на таблитчатых костях. Оба рода отличаются также положением foramen parietale по отношению к орбитам и ушным вырезкам. Выше указывалось, что это маловажный варьирующий признак, если он не обусловлен развитием посторбитальной зоны интенсивного роста. Более существенным может являться различие во взаимном расстоянии орбит, хотя степень его слишком невелика, чтобы служить серьезным препятствием для сближения обеих форм.

Далее необходимо рассмотреть вопрос о филогенетическом соотношении *Karosuchus* (*P. haughtoni* Broili et Schröder) и *Parotosaurus*. Путем подсчетов авторы устанавливают, что африканская форма наиболее близка к *P. helgolandii* Broili et Schröder — 8 и 6, далее к *P. nasutus* Meyer — 6 и 5, к *Cyclotosaurus robustus* Meyer, *Procyclotosaurus stantonensis* Sm. Wood. и *Wetlugasaurus angustifrons* Riab. — 5 и 4. Они заключают, что лабиринтодонт из карру происходит от ветлугазавра через форму, подобную *P. helgolandii* Schröder. Об этом можно сказать следующее. Во-первых, череп карузуха фрагментарен, и все снятые с него характеристики являются результатом субъективной реставрации.

Во-вторых, они не обратили внимания на один твердый организационный признак, который заставляет вести африканскую форму от особой аберрантной линии ветлугазавров и выделить ее в самостоятельный параллельный паротозавру род (В. Очев, 1966). Эта черта заключается в прохождении надглазничного канала органов боковой линии по слезной кости, что не свойственно ни одному другому представителю капитозаврид. Несомненно, многие черты сходства карузуха и паротозавра возникли параллельно, и тем более число их не свидетельствует о степени филогенетического родства.

Происхождение родов *Procyclotosaurus* и *Cyclotosaurus*

Веллес и Косгрифф производят *Procyclotosaurus stantonensis* Sm. Wood. от *P. helgolandii* Schröd. или *P. haughtoni* Broili et Schröder на том основании, что он близок к ним соответственно по 7 и 5 общим и из них 5 важным признакам. В то же время к *Wetlugasaurus* — исходному предку капитозаврид проциклотозавр близок соответственно по 6 и 4 признакам. Однако эти цифры немного доказывают, ибо к географически и, несомненно, филогенетически далеким *Stenocerphalosaurus? peabodyi* Welles et Kosgriff из Северной Амери-

ки рассматриваемая форма близка по 7 и 4 признакам. *Procyclotossaurus*, бесспорно, близок к *Cyclotossaurus*, с чем согласны и американские авторы, включившие его в последний род. *Cyclotossaurus*, скорее всего, происходит через проциклотозавра непосредственно от *Wetlugasaurus*, минуя *Parotossaurus*.

Мы насчитали 6 черт (В. Очев, 1966), для которых пришлось бы допустить обратимость развития, чтобы вывести циклотозавра из паротозавра. *Procyclotossaurus*, близкий к типичным циклотозаврам, очевидно, также обладал этими признаками, хотя недостаточная степень сохранности не позволяет все их выявить. Однако некоторые из них можно установить. Это короткие нисходящие отростки таблитчатых костей и обширные ветлугазаврового типа хоаны, на базе которых могли формироваться крупные округлые хоаны циклотозавра. Таким образом, организационные признаки указывают на более вероятное происхождение *Procyclotossaurus* непосредственно от *Wetlugasaurus*.

Авторы называют проциклотозавра примитивным циклотозавром с еще близко расположенными орбитами. Они справедливо не соглашались с Д. Вотсоном (1958), что генетической связи упомянутых форм противоречит, якобы, отсутствие у циклотозавра косо́го гребня (*crista obliqua*) на крыловидных костях, считая это, как и мы, результатом неполной препаровки или сохранности. Однако Веллес и Кострифф ведут от *Procyclotossaurus* лишь *Cycl. ebrachensis* Kuhn. Остальные виды они связывают с *P. helgolandii* Schröder или *Karooosuchus* (*P. haughtoni* Broili et Schröd), а *Cycl. posthumus* Fraas., возможно, с *P. nasutus* Meyer.

Это воззрение опять-таки основано на подсчетах количества общих черт, дающих слабо отличающиеся результаты. Выше была показана малая вероятность связи *Parotossaurus*—*Cyclotossaurus*. Наиболее основателен ряд *Wetlugasaurus*—*Procyclotossaurus*—*Cyclotossaurus*.

У нас нет пока оснований полагать, что западноевропейский циклотозавр является полифилитической группой, что признают американские авторы, тем не менее считая его единым родом.

Об американских представителях сем. *Capitosauroidea*

В той же работе подробно описаны капитозавриды из триаса Техаса: *Parotossaurus* (*Stenocephalosaurus*) *birdi*

Braun, *P. reabodyi* Welles et Kosgriff. Авторы не указывают точно генетических связей американских форм, но путем подсчета выявляют их наибольшее сходство с *P. helgolandi* Schröder и *Karosuchus (Parotosaurus) haughtoni* (Broili et Schröder) и считают *Stenocerphalosaurus* особой узкочерепной линией по отношению к *P. reabodyi*.

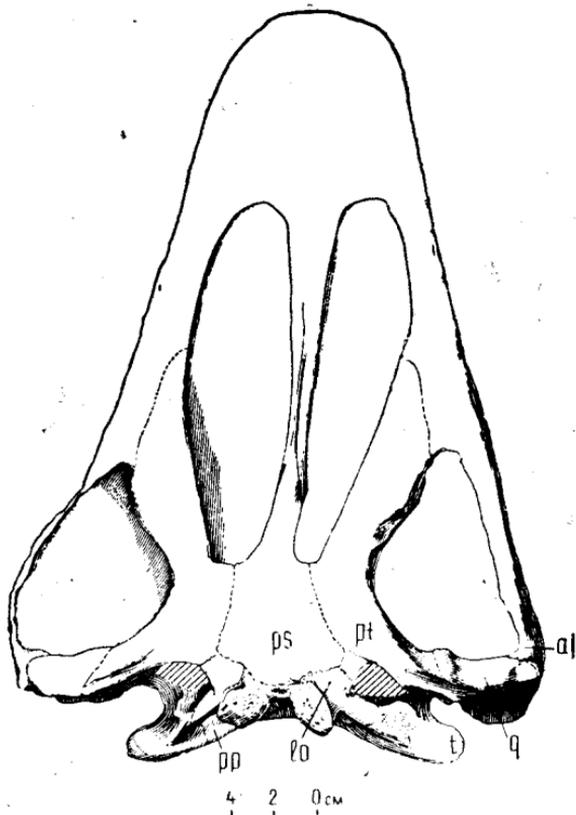


Рис. 3. Дополнительный слепок черепа *Stenocerphalosaurus birdi* Brown. Вид со стороны нёба.
(ИСМР 41391, из С. Веллеса и Д. Косгриффа, 1965, фиг. 40).

Веллес и Косгрифф приводят дополнительные сведения о стеноцефалозавре. Они основаны на естественном слепке, (рис. 3), происходящем из того же местонахождения, что и голотип. Новый материал подтверждает представление о стеноцефалозавре, как о форме, в общем близкой по типу к паро-

тозавру, но несколько иначе и более специализированной. Об этом свидетельствуют расположение челюстных мышечков впереди затылочных и меньшие, чем у *Parotosaurus*, размеры ушных вырезок, почему орбиты и теменные отверстия кажутся отодвинутыми от них далее вперед. Ушные вырезки значительно замкнуты в результате разрастания рогов *tabularia* латеральнее *crista tabularis externa*, как у *Eryosuchus* из среднего триаса Европы.

Но в отличие от последнего американский лабиринтодонт имеет хорошо развитый *crista terminalis*. Отмеченный характер замыкания ушных вырезок ясно отличает стеноцефалозавра от паротозавра и от произошедшего от последнего стенотозавра. От циклотозавровой линии его отличает некоторая вытянутость сошников, захваченных зоной интенсивного роста. О родстве с парациклотозавром — географически удаленным родом не может быть и речи. Учитывая своеобразный тип замыкания ушных вырезок, стеноцефалозавра можно было бы рассматривать как особый род, происходящий от паротозавра.

Однако он обладает и рядом архаических черт, заставляющих вести его непосредственно от *Wetlugasaurus*: обширными хоанами, короткими паротикальными отростками табулярий, слабо развитым *spina supraoccipitale* и крупным супратемпоральным отверстием в затылке. Введение рассмотренной формы в синонимику с *Parotosaurus* не основательно. Это возникший параллельно с паротозавром самостоятельный род.

Parotosaurus reabodyi (рис. 4) описан авторами по многочисленным черепам и более бедным посткраниальным остаткам из местонахождения Метеор Кратер. Оно приурочено, как и находка стеноцефалозавра, к нижнему менкопи. По следующим признакам эта форма более специализирована, чем обычные европейские паротозавры.

1. Несколько более сильная преорбитальная зона интенсивного роста.

2. Почти замкнутые ушные вырезки.

3. Скуловые кости почти, а иногда целиком исключены из краев орбит.

4. Сильнее продвинутый между сошниками мечевидный отросток паросфеноида на нёбе.

5. Несколько более вытянутые сошники.

6. Более короткие хоаны.

7. Челюстные мышечки располагаются к переду от затылочных.

8. Квадратные кости почти не видны со стороны затылка.

9. Нижняя челюсть со слабым ангулярным изгибом, длинным ретроартикулярным отростком, высокой медиальной стенкой аддукторной ямы и крупным foramen meckelia-
num и т. д.

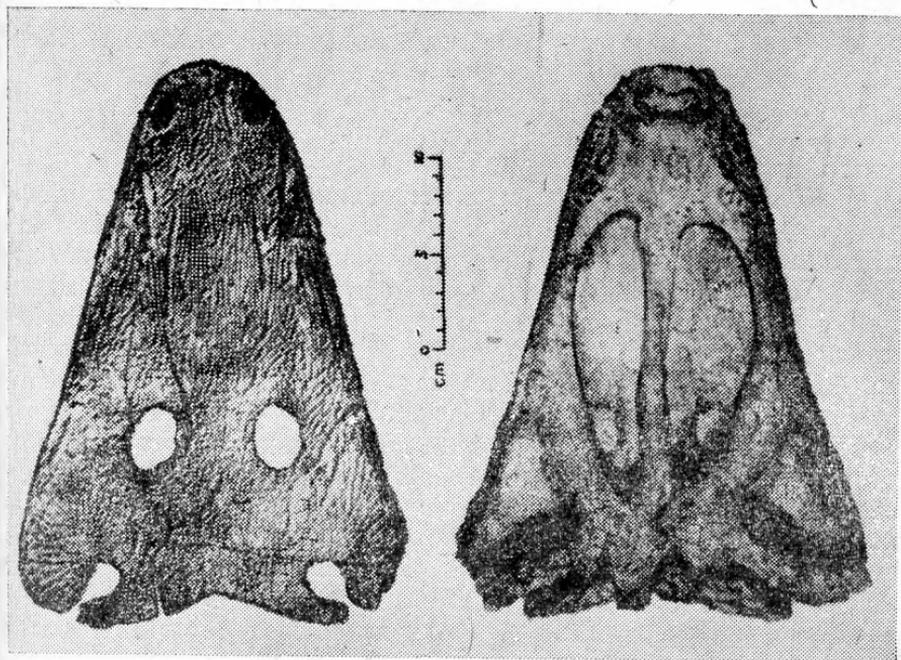


Рис. 4. *Stenocephalosaurus peabodyi* (Welles et Kosgriff)
(ИСМР 36058, из С. Веллеса и Д. Косгриффа, 1965, табл. 1).

Из форм сходного эволюционного уровня американский лабиринтодонт отличается от циклотозавровой линии вытеснением скуловых костей из краев орбит и тенденцией к сужению хоан, а от стенодозавровой и парациклотозавровой линий — иным путем замыкания ушных вырезок. В последнем отношении он сходен с *Stenocephalosaurus* и *Eryosuchus*. Однако от последнего техасский капитозаврид отличается необычайно сильным развитием *crista terminalis*, являющегося здесь главным гребнем паротикального отростка *tabulare*. Другие отличия — иное положение базального отростка *epipterygoideum*, направленного у эризуха не медиально, а вперед, и скорее

паротозавровый уровень развития птериго-парасфеноидного шва у американской формы.

Наконец, следующие признаки показывают, что лабиринтодонт из Метеор Кратера скорее происходит непосредственно от ветлугазавра, чем от паротозавра.

1. Как и у стеноцефалозавра, *spina supraoccipitale* и супратемпоральное окно ветлугазаврового типа.

2. Относительно короткие паротикальные отростки *tabulae*.

3. Сохранились зубы на короноиде.

4. Межключица примитивного типа с невогнутыми задне-латеральными краями.

Таким образом, рассмотренная форма находится примерно в тех же филогенетических отношениях с европейскими капитозавридами, что и *Stenocerphalosaurus*. Оба американских представителя отличаются уровнем и характером специализации ряда черт. Эти отличия, хотя подчас и явственные, но чисто количественные. Лишь участие в замыкании ушных вырезов чешуйчатых костей и отсутствие вогнутости боковых сторон черепа у лабиринтодонта из Метеор Кратера создают различия скорее родового порядка. Однако незначительная степень развития этих признаков склоняет к мнению, что описанная Веллесом и Косгриффом новая форма вероятнее является особым видом стеноцефалозавра, чем особым родом. Но ее никак нельзя посчитать за *Parotosaurus*. Эту форму следует именовать *Stenocerphalosaurus? peabodyi* (Welles et Kosgriff).

Филогенетические связи плохо известных лабиринтодонтов из верхнего менкопи неясны. Веллес (1947) предположил, что *Rhadalognathus* относится к общей эволюционной линии с *Stenocerphalosaurus birdi* Brown. Для выяснения взаимоотношений со стеноцефалозавром *Moenkopisaurus randalii* (Welles) нет определенных данных. Следует заметить, что у менкопизавра имелось *fovea ovalis* на крыловидных костях, отсутствующее на изображении *St? peabodyi* (Welle of Kosgriff) (сравни Веллес 1947, рис. 44 и Веллес и Косгрифф, 1965, рис. 44).

Литература

С. Веллес. S. Welles. Vertebrates from the upper Moenkopi Formation of northern Arizona. Univ. Calif. Publ. Geol. Dept. Geol. Sci., 27, 1947.

С. Веллес и Д. Косгрифф. S. Welles and J. Cosgriff. Revision of the Labyrinthodont family Capitosauridae. Univ. Cal. Publ. Geol. Sci., 54, 1965.

Д. Вотсон. D. Watson. The structure evolution and origin of the Amphibia. The «Orders» Rhachitomi and Stereospondyli. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., (B) 201, 1919.

Д. Вотсон. D. Watson. A. neue labyrinthodont (Paracyclotossaurus) from the Upper Trias of Neue South Wales. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Geol., 1958.

В. Г. Очев. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Изд. СГУ, 1966.

В. Е. Руженцев. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. Тр. ПИН АН СССР, т. 83, 1960.

В. Е. Руженцев. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете Мичуринской биологии. Мат. Палеонт. совещ. по палеоз. Изд. АН СССР, 1953.

А. Н. Северцев. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, 1939.

Г. Симпсон. G. Simpson. The principles of Classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 85, 1945.

Л. И. Хозацкий. Проблема признака в систематике. Тезисы докладов XIII сессии ВПО, 1967.

И. И. Шмальгаузен. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. АН СССР, 1939.
