

А. К. РОЖДЕСТВЕНСКИЙ

О ПРИНЦИПАХ КЛАССИФИКАЦИИ ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

(Представлено академиком Б. С. Соколовым 9 III 1976)

Высших позвоночных, или амниот, обычно делят на три класса: пресмыкающиеся, или рептилии (*Reptilia*), птицы (*Aves*) и млекопитающие, или звери (*Mammalia*, *Theria*). Но классификация в зоологии строится преимущественно на внешних морфологических и физиологических данных, а в палеонтологии — на скелетных остатках животных, и это приводит к неувязкам в систематике.

Позднеюрская первоптица — археоптерикс, за исключением оперения, полностью вписывается по строению скелета в диагностику архозавровых рептилий (динозавров и др.), и для птиц с рептилиями давно было предложено (¹⁰) общее название *Sauropsida* (т. е. формально — надкласс). Зверообразные рептилии, или тероморфы, триаса и юры и одновозрастные с ними млекопитающие анатомически так близки между собой, что их разграничение оказалось нелегким и спорным. Для них также был предложен объединяющий термин *Theropsida* (⁸), как противопоставление *Sauropsida*.

Разделение рептилий, по крайней мере на теропсидную и зауропсидную ветви, произошло еще, вероятно, на амфибийном уровне (³), до появления сеймуриаморф (поздний карбон), с независимым, параллельным развитием сходных признаков (в системе кровообращения, зародышевых оболочек и др.) на рептильном уровне. Не исключается, что тогда же имела место радиация и других рептилий. Во всяком случае, черепахи, ихтиозавры, синаптозавры и другие стволы рептилий морфологически и филогенетически значительно дальше от архозавров или тероморф, чем последние от птиц или млекопитающих соответственно.

Попытки преобразования явно неоднородной и «перегруженной» системы рептилий уже предпринимались: выделяли (¹²) *Parareptilia*, с включением в них черепах и диадектоморфных котилозавров, высказывалось мнение (¹⁴), что *Theromorphia*, или *Synapsida*, можно рассматривать в качестве класса, тогда как некоторые исследователи (⁹) считают птиц не классом, а отрядом зауроморфной (зауропсидной) ветви.

Пожалуй, главным препятствием к таксономическому разделению архозаврового и тероморфного стволов от других рептилий служил традиционно считавшийся низким физиологический уровень: несовершенная система кровообращения и холоднокровность, слабо развитый головной мозг, отсутствие заботы о потомстве и т. д. Но, например, у крокодилов сердце — уже четырехкамерное, артериальная кровь полностью отделяется от венозной, есть и другие прогрессивные признаки. В то же время у бескилевых птиц в строении скелета больше общности с архозавровыми рептилиями, чем с типичными (летающими) птицами, принципиально иное устройство имеют контурные перья, головной мозг относительно не-

велик, а выведение птенцов — на уровне, близком к рептильному. Наиболее примитивные группы млекопитающих также обладают рептильными признаками: наличие чешуйчатого покрова на теле (броненосцы, панголины), нераздельная мочеполовая система и размножение путем кладки яиц (однопроходные), относительно невысоко развитая центральная нервная система и несовершенная терморегуляция (однопроходные, насекомоядные, грызуны).

В последнее время появились высказывания (^(7, 2) и др.) о возможной теплокровности у высших зверообразных рептилий, динозавров и птерозавров. Находки «волосатых» Pterosauria, т. е. с теплоизоляционным покровом, подтвердили это и побудили выделить их в самостоятельный класс (⁽¹¹⁾). Весьма убедительными оказались и недавние палеогистологические исследования (⁽¹³⁾): трубчатые кости архозавров и тероморф обогащены гаверсовыми системами, как у млекопитающих, что указывает на высокую степень метаболизма — теплокровность в данном случае. В то же время кости холоднокровных животных характеризуются слабой насыщенностью гаверсовыми системами и наличием колец роста в периферийной части при резких сезонных колебаниях.

Прямохождение динозавров, как показатель быстрого, активного передвижения, и соотношение (около 3%) в их экосистемах между биомассой хищника и жертвы, как у млекопитающих, подтверждают теплокровность динозавров (⁽⁴⁾). На основании этих данных Dinosauria, аналогично птерозаврам, выделили в самостоятельный класс (⁽⁶⁾). При этом к динозаврам отнесли и птиц в ранге подкласса, исходя из морфологической близости археоптерикса с мелкими хищными динозаврами — дейнонихозаврами, остатки которых недавно открыты в нижнемеловых отложениях Северной Америки. По соображениям традиционной систематики, в качестве антитезы было предложено (⁽¹⁵⁾) сохранить за птицами ранг класса, а хищных динозавров (теропод) считать их отрядом. Был высказан (⁽⁵⁾) и компромиссный вариант — три класса для высших позвоночных: Reptilia собственно, Archosauria, объединяющие архозавровых рептилий и птиц, и Theropsida, включающие два подкласса Therapsida и Mammalia. С точки зрения филогении, такая схема классификации более справедлива, чем все предшествующие, но таксономическая иерархия внутри Archosauria дана нечетко (ранг птиц не указан), а разобщение тероморф (низшие — Pelycosauria оставлены в Reptilia) и «низложение» Mammalia в подкласс едва ли оправданы.

Если проследить общий ход эволюции позвоночных, то можно выделить следующие крупные этапы, которые в таксономическом плане могут соответствовать надклассам:

1. Стадия бесчелюстных (Agnatha), или первично-водных позвоночных, характеризуется разделением процессов питания и дыхания, обособлением головного мозга и образованием черепа, но без челюстей, что определяло пассивное питание (у древних форм — планктоном, у современных — паразитарное).

2. Стадия рыб (Pisces). Наиболее существенно появление челюстей, а позже и зубов, что расширило активность и источники питания (переход от планктона к нектону); прогрессивное развитие парных конечностей — плавников, а также гидростатического аппарата — плавательного пузыря значительно увеличило скорость передвижения и маневренность.

3. Стадия амфибий (Amphibia) соответствует началу освоения новой зоны обитания (и дополнительной пищи) — суши. Это сопровождалось превращением парных плавников в пятипалые конечности, пригодные для передвижения по грунту, заменой жаберного дыхания (сохраняемого в личиночной стадии) на рото-глоточное или легочное в комбинации с кожным, развитием звукопередаточного аппарата (органа слуха).

4. Стадия рептилий (*Reptilia*) завершает освоение суши, благодаря развитию амниотического яйца с твердой скорлупой, полному переходу на легочное дыхание и образованию на теле рогового покрова (чешуй), принявшего на себя, помимо защитной, и функцию первичной терморегуляции. У наземных рептилий (некоторые вторично вернулись в воду) резко расширились как область, так и источники питания с частичным переходом на растительную пищу.

5. Стадия архозавров (*Archosauria*) связана с развитием бипедализма, благоприятствовавшего облегчению ориентации, повышению скорости передвижения, улучшению терморегуляции (поверхность тела в воздухе нагревается или охлаждается медленнее, чем на почве) и, наконец, превращению передних конечностей в крылья. Архозавры, помимо суши и воды, освоили новую среду обитания — воздух, сохранив здесь господствующее положение. Их разнообразный зубной аппарат был высоко адаптирован ко всем видам животной и растительной пищи; развитие вторичного нёба усилило активность питания — без приостановки дыхания. Вместе с тем развились совершенная система кровообращения (четырёхкамерное сердце с полным разделением артериальной и венозной крови) и, за исключением водных форм, постоянная температура тела (с теплоизоляционным покровом у ряда групп); хорошо развиты большие полушария головного мозга (особенно у воздушных форм), и стала более сложной забота о потомстве.

6. Стадия теропсид (*Theropside*) параллельна архозавровой. Выпрямление и подведение конечностей под туловище способствовали увеличению скорости передвижения (преимущественно четвероногого) и улучшению терморегуляции, достигшей совершенства у высших групп. Питание активизируется за счет развития вторичного нёба и дифференциации зубной системы, сопровождавшихся существенными преобразованиями в височно-слуховой области черепа. Наивысшего уровня достигает развитие головного мозга. У высших теропсид мочеполая система разделена, развитие эмбриона происходит внутри матери, детеныши вскармливаются молоком и осуществляется длительная и сложная забота о потомстве. Теропсиды в основном — жители суши, частично — обитатели воздушной среды, некоторые вторично вернулись в воду.

Итак, основное направление эволюции позвоночных — повышение общего уровня жизнедеятельности, в первую очередь активизация питания за счет совершенствования способов добывания пищи и расширения ее источников и зон, с коррелятивной перестройкой организма в целом, при постоянном взаимодействии трех факторов — морфологического, физиологического и экологического.

В надклассы высших позвоночных могут быть включены следующие классы соответственно: в *Reptilia* — *Cotylosauria*, *Testudinata*, *Euryapsida* (возможно, подлежат разделению по крайней мере на *Synaptosauria* и *Ichthyopterygia*) и *Lepidosauria*; в *Archosauria* (*-Sauropsida sensu stricto*) — *Thecodontia*, *Crocodylia*, *Dinosauria*, *Pterosauria* и *Aves*; в *Theropside* — *Theromorpha* (*-Synapsida*) и *Mammalia* (*-Theria*). Увеличение числа и рангов крупных таксонов высших позвоночных соответствует аналогичным, давно осуществленным преобразованиям в классификации низших позвоночных, преимущественно рыбообразных.

Уместно добавить, что Л. С. Берг⁽¹⁾ считал позвоночных (*Vertebrata*) не подтипом, а типом. В этом случае хордовые (*Chordata*) должны рассматриваться как надтип, и это, вероятно, могло бы точнее отразить реальное соотношение между самыми крупными таксонами животного мира в целом.

- ¹ Л. С. Берг, Система рыб, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. ² И. Д. Стрельников, В сб.: Вопросы палеобиологии и биостратиграфии, Госгеолтехиздат, 1959, стр. 129.
- ³ Л. П. Татаринов, В сб.: Материалы по эволюции наземных позвоночных, М., «Наука», 1970, стр. 8. ⁴ R. T. Bakker, Nature, v. 238, № 5359, 81 (1972). ⁵ R. T. Bakker, Sci. Am., v. 232, № 4, 58, 77 (1975). ⁶ R. T. Bakker, P. M. Galton, Nature, v. 248, № 5444, 168 (1974). ⁷ A. S. Brink, Palaeontol. Africana, v. 4, 77 (1956). ⁸ E. S. Goodrich, Proc. Roy. Soc. London, B. v. 89, 261 (1916). ⁹ F. Huene, Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden, FEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1956. ¹⁰ T. Huxley, Quart. J. Geol. Soc. London, v. 26, 12 (1870). ¹¹ O. Kuhn, Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria. Krailling b. München, Oeben, 1969. ¹² E. C. Olson, Fieldiana. Geology, 11, 1 (1947). ¹³ A. Ricqlès, a) C. R., D, v. 268, № 5, 782 (1969); б) v. 275, № 17, 1875 (1972); в) Ann. paléontol. Vertebr., v. 61, № 1, 51 (1975). ¹⁴ A. S. Romer, Zool., Jb. Syst., B. 92, 143 (1965). ¹⁵ R. A. Thulborn, Austral. J. Zool., v. 23, № 2, 249 (1975).