

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной
научно-квалификационной работы (диссертации)

**ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЧЕРЕПА В ЭВОЛЮЦИИ
ПОЗДНЕМЕЗОЗОЙСКИХ ЧЕРЕПАХ (СЕМЕЙСТВА
HECKEROCHELYIDAE, XINJIANGCHELYIDAE,
MACROBAENIDAE/SINEMYDIDAE)**

Полянская-Образцова Екатерина Михайловна

06.06.01 - Биологические науки

03.02.04 – зоология

Научный руководитель
к.б.н. Данилов Игорь Геннадиевич

ЗИН РАН
Санкт-Петербург 2021

Общая характеристика работы

Актуальность исследования

В современной биологической парадигме эволюционный процесс рассматривается как цепь дискретных «точечных» событий (появления апоморфий), и биологические виды выстраиваются в систему и классифицируются в соответствии с их последовательностью. Такая модель применима к молекулярной эволюции, так как мутационный процесс, действительно, представляет собой последовательность дискретных событий замены нуклеотидов; однако она плохо описывает изменения морфологических структур, поскольку те имеют свойство образовывать непрерывные ряды переходов. Отсюда возникает проблема систематики и классификации ископаемых форм, поскольку для них морфологическая информация – единственная доступная. Примером такой проблемы служит положение дел в систематике черепах, где имеется несколько персистирующе проблемных ископаемых групп, чье положение в системе остается спорным на протяжении десятилетий, несмотря на прогресс в описании палеобиоразнообразия черепах (на данный момент известно более 2100 видов черепах, из которых современные составляют только 300, Lapparent de Broin, 2001; Данилов и др. 2017) и исследовании их филогенетических отношений (Gaffney, 1975; Joyce, 2007; Rabi et al. 2014; Crawford et al. 2015; Данилов и др. 2017; Joyce, 2017). Для прояснения положения подобных форм в системе необходимо моделирование эволюционного процесса с учетом специфики морфологического трансформационного процесса.

В то же время, настоящие черепахи (отряд Testudines sensu Данилов и др., 2017) являются удобным объектом для изучения закономерностей морфологической эволюции в масштабах геологического времени, поскольку группа, во-первых, существует продолжительное время (п. триас - современность, 210 млн. лет), и, во-вторых, характеризуется гипертрофией костного скелета, что позволяет образцам лучше сохраняться в

палеонтологической летописи и фиксирует большее количество морфологической информации (см. Данилов и др., 2017). Таким образом, преобразования анатомических структур могут быть прослежены на больших отрезках времени.

Череп современных черепах отличается своеобразной, сильно модифицированной организацией (см. Romer, 1956; Суханов, 1964; Gaffney, 1979). Однако череп древнейших представителей отряда Testudines, известных из позднего триаса, сохраняет много примитивных черт (см. Gaffney, 1990; Данилов и др., 2017). Череп черепах современного типа появляется в палеонтологической летописи только начиная с позднего мезозоя (ср. юра – мел), а интервал п. триас – мел – это период, в который происходила трансформация их черепа от примитивного типа (характерного для базальных черепах) к современному. Этапы этой трансформации прослеживаются на нескольких реперных формах базальных и примитивных кроновых черепах. Однако большинство этих черепах известны по неполным и/или деформированным краниологическим материалам, которые не позволяют проследить детали преобразований. Важное место среди них составляют черепахи семейств *Heckerochelyidae*, *Xinjiangchelyidae* и *Macrobaenidae/Sinemydidae*, находящиеся, согласно современным представлениям (Joyce et al., 2016; Werneburg & Maier, 2019), на трех последовательных эволюционных уровнях – продвинутое базальное черепахи (*Heckerochelyidae*) и два уровня примитивных кроновых (скрытошейных) черепах (*Xinjiangchelyidae* и *Macrobaenidae/Sinemydidae*). Краниологические материалы по этим группам описаны лишь частично, хотя среди них имеются уникальные по своей сохранности наборы диссоциированных (расчлененных) и недеформированных элементов черепа, позволяющие изучать морфологию черепа с той же степенью детальности, что и у современных черепах.

Цель и задачи исследования

Цель исследования: описание мезозойского разнообразия черепах как системы форм, связанных непрерывными трансформационными процессами. Описание морфологических трансформационных процессов при переходе от базальных черепах к черепахам современного типа (на основе оригинальных материалов по представителям семейств *Heckerochelyidae*, *Xinjiangchelyidae*, *Macrobaenidae/Sinemydidae* и литературным данным). Оценка возможностей параллельного независимого приобретения одинаковых комплексов продвинутых признаков в разных филогенетических линиях.

В рамках исследования поставлены следующие **задачи:**

1. Описание морфологии черепа представителя продвинутых базальных черепах семейства *Heckerochelyidae* (*Heckerochelys romani* Sukhanov, 2006 из ср. юры Московской области).

2. Описание морфологии черепа примитивных кроновых (скрытошейных) черепах на примере представителей семейств *Xinjiangchelyidae* (*Annemys* sp. из ср. юры Красноярского края) и *Sinemydidae/Macrobaenidae* (литературные данные).

3. Сравнение продвинутых базальных и примитивных кроновых (скрытошейных) черепах а) друг с другом, б) с примитивными базальными черепахами и в) с современными черепахами.

4. Анализ изменчивости отдельных морфо-функциональных структур черепа; построение трансформационных рядов для отдельных структур от ранних базальных к современным формам.

5. Создание моделей трансформационных процессов отдельных морфо-функциональных структур черепа черепах при переходе от базальной организации к кроновой.

Основные положения, выносимые на защиту

1. *Heckerochelys romani* и *Annemys* sp.^{БК} в общих чертах похожи, однако некоторые различия, имеющиеся между ними, позволяют отнести их к

разным уровням организации, из которых *Heckerochelys romani* более примитивный и неспециализированный («базальная черепаха»), а *Annemys* sp.^{БК} чуть более продвинутый и специализированный по пути скрытошейных черепах.

2. Эволюционные изменения в черепе позднемезозойских черепах лучше описываются моделью постепенного (градиентного) и параллельного изменения крупного комплекса признаков в результате действия комплекса независимых трансформационных процессов, нежели моделью линейной цепи дискретных эволюционных событий.

Научная новизна работы

В методической части: проработана (доработана, описана) концепция и методика морфологического описания и создания морфологических рисунков как первой ступени сравнительно-морфологического анализа. Проработан (описан, формализован) алгоритм собственно сравнительно-морфологического анализа.

В практической части: созданы детализированные описания краниологических материалов по *Heckerochelys romani* и *Annemys* sp.^{БК}. Созданы отображения изолированных костей черепа черепах, которые до сих пор являются дефицитными. Проведены сравнения и построения рядов переходных форм у мезозойских черепах. Построена модель преобразования черепа в эволюции мезозойских черепах как суперпозиции нескольких генеральных трендов.

В теоретической части: разрабатывается теория морфологической эволюции как развертывания «пространства признаков» во времени – процесса, параллельного с молекулярной эволюцией и несводимого к ней.

Теоретическая и практическая значимость

Ценность всякой научной работы, основанной на палеонтологических материалах, состоит в том, что она позволяет наблюдать биоразнообразие и его динамику в масштабе геологического времени.

Формализация сравнительно-морфологического анализа открывает возможность уравнивать по эффективности морфологические работы с молекулярными.

Предложенная теория позволяет объяснить множество наблюдаемых палеонтологических явлений в рамках одной концепции.

Материалы и методы

Материалы

Настоящее сравнительно-морфологическое исследование построено главным образом на сравнении изолированных костей черепа среднеюрских черепах *Heckerochelys romani* и *Annemys* sp. из местонахождения Березовский карьер Красноярского края; далее *Annemys* sp.^{БК}), относящихся к двум уровням организации – продвинутые базальные и примитивные (ранние) кроновые («advanced basal» и «early crown» в смысле Werneburg, Maier, 2019), и согласно современному филогенетическим представлениям, находящимся вблизи события отделения кроновой группы черепах (Данилов и др., 2017). Обе формы представлены изолированными костями и диссоциированными на отдельные кости черепами, все элементы которых сохранили естественную трехмерную пространственную организацию; такое качество материала позволяет детализировано исследовать трансформационные процессы, прослеживая минимальные изменения наименьших структурных единиц.

Основные и дополнительные краниологические материалы, использованные для сравнения, хранятся в следующих учреждениях: ЗИН и ZIN РН – герпетологическая и палеогерпетологическая коллекции, Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия), ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (Москва, Россия);

ЦНИГР музей – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева (Санкт-Петербург, Россия); AMNH – Американский музей естественной истории (Нью-Йорк, США); KPMNH – Музей естественной истории префектуры Канагава (Одавара, Япония); PMOL – палеонтологический музей Ляонина (Шеньян, КНР); RH – коллекция Р. Хираямы (Токио, Япония); WUSILS – Университет Васеда (Токио, Япония).

Список материала в систематическом порядке (по Данилов и др., 2017; собственные наблюдения и литературные данные; ископаемые таксоны обозначены знаком «†») : †**Proganochelydia Romer, 1966**: †**Proganochelyidae Baur, 1888**: †*Proganochelys quenstedti* Baur, 1887 (в. триас, Германия; Gaffney, 1990) – экз. ZIN PH, б/н, слепок сочлененного черепа; †**Australochelydia Karl, 2012**: †**Australochelyidae Gaffney et Kitching, 1994**: †*Australochelys africanus* Gaffney et Kitching, 1994 (н. юра, Южная Африка; Gaffney, Kitching, 1994); †**Mesochelydia Joyce, 2017**: †*Mesochelydia* indet. (н. мел, Якутия, Россия; Skutschas et al., 2020) – экз. ZIN PH, № 1/249, базисфеноид; †**Kayentachelydia Gaffney et al, 1987**: †**Kayentachelyidae Gaffney et al., 1987**: †*Kayentachelys aprix* Gaffney et al., 1987 (н. юра, США; Gaffney et al., 1987; Sterli, Joyce, 2007; Gaffney, Jenkins, 2010), †*Condorchelys antiqua* Sterli, 2008 (ср. – в. юра, Аргентина; Sterli, 2008, Sterli, de la Fuente, 2010, Sterli et al., 2018); †**Heckerochelyidae Sukhanov, 2006**: †*Heckerochelys romani* Sukhanov, 2006 (ср. юра, Московская обл., Россия) – экз. ПИН, №№ 4719-34 и 4561-2, два диссоциированных черепа (Sukhanov, 2006; Obraztsova et al., 2018); †**Helochelydridia Danilov et al., 2017**: †**Helochelydridae Nopsca, 1928**: †*Helochelydra nopscai* Lapparent de Broin et Murelaga, 1999 (н. мел, Великобритания; Joyce et al., 2011); †**Meiolaniformes Sterli et Fuente, 2013**: †*Chubutemys copelloi* Gaffney et al., 2007 (н. мел Аргентина; Gaffney et al., 2007); †**Meiolaniidae Boulenger, 1887**: †*Meiolania platyceps* Owen, 1886 (плейстоцен, Австралия; Gaffney, 1996) – экз. WUSILS, б/н, слепок сочлененного черепа; †**Mongolochelydia Danilov et al., 2017**:

†**Mongolochelyidae Sukhanov et Pozdnyakov in Danilov et al., 2017:**
†*Mongolochelys efremovi* Khosatzky, 1998 (в. мел, Монголия; Khosatzky, 1998;
Sukhanov, 2000; Suzuki, Chinzorig, 2010; Rabi et al., 2013) – экз. ПИН, №
551/459, сочлененный череп (голотип); экз. ПИН, б/н, сочлененный череп;
Casichelydia Gaffney, 1975: Pleurodira Cope, 1864: Chelidae Gray, 1825:
Chelodina expansa Gray, 1857 – экз. ЗИН, б/н, сочлененный череп;
Podocnemididae Cope, 1868: Podocnemys sp., экз. ЗИН, № 6007 и б/н, два
сочлененных черепа; **Cryptodira Cope, 1868: †Paracryptodira Gaffney, 1975:**
†**Pleurosternidae Cope, 1868:** †*Glyptops ornatus* Marsh, 1890 (= *G. plicatulus*
Cope, 1877) (в. юра, США; Gaffney, 1979); **Eucryptodira Gaffney, 1975:**
†**Xinjiangchelyoidea Nesson in Kaznyshkin et al., 1990: †Xinjiangchelyidae**
Nesson in Kaznyshkin et al., 1990: †*Annemys* sp.^{БК} (ср. юра, Красноярский
край, Россия) – коллекция ZIN РН, № 184, три мозговые коробки и
многочисленные изолированные кости черепа; коллекция ZIN РН, № 178, >
200 изолированных базисфеноидов (см. Averianov et al., 2016); †*A. latiens*
Sukhanov et Narmandakh, 2006 (в. юра, Монголия; Rabi et al., 2014) – экз.
ПИН, № 4636-6-1, сочлененный череп (голотип); †*A. levensis* Sukhanov et
Narmandakh, 2006 (в. юра, Монголия; Rabi et al., 2014) – экз. ПИН, № 4636-4-
2, сочлененный череп (голотип); †*A. wusu* Rabi et al., 2013 (ср. юра,
Синьцзянь, КНР; Rabi et al., 2013) – экз. PMOL-SGP, № A0100-3,
сочлененный череп; **Trionychoidea Gray, 1825: Trionychidae Gray, 1825:**
Nilssonina gangetica (Cuvier 1825) – экз. ZIN № 234/0, продольно распиленный
череп; †**Adocoidea Cope, 1870: †Adocidae Cope, 1870: †Adocus** sp. (в. мел,
США; Meylan, Gaffney, 1989); †**Macrobaenoidea Sukhanov, 1964:**
†**Macrobaenidae Sukhanov, 1964/Sinemydidae Yeh, 1963:** †*Oxemyd gutta*
Nesson, 1977 (в. мел, Узбекистан; Данилов, Образцова, 2015) – экз. ЦНИГР
музей, № 2/11478, базисфеноид; **Chelonioidae Opperl, 1811: Cheloniidae**
Opperl, 1811: Chelonia mydas (Linnaeus 1758) – экз. ЗИН, б/н,
диссоциированный череп; **Dermochelyidae Fitzinger, 1843 (1825):**
†*Mesodermochelys* sp. (в. мел, Япония; Данилов и др., 2015) – экз. WUSILS,

б/н, две мозговые коробки; *Dermochelys coriacea* (Vandelli 1761) – экз. AMNH, № R7455, экз. RH, № 31, два экз. KPMNH, б/н, всего четыре черепа (Данилов и др., 2015); **Chelydroidea Swainson, 1839: Chelydridae Swainson, 1839: *Chelydra serpentina*** (Linnaeus 1758) – экз. ЗИН, б/н, диссоциированный череп; **Testudinoidea Batsch, 1788: Emydidae Rafinesque, 1815: *Emys orbicularis*** (Linnaeus 1758), экз. ЗИН, б/н, диссоциированный череп; *Glyptemys insculpta* (Le Conte 1830) – экз. ЗИН, № 82, диссоциированный череп; *Malaclemys* sp., экз. ЗИН, б/н, сочлененный череп. Список дополнительных сравнительных материалов приводится в статье И.Г. Данилова и Е.М. Образцовой (2015).

Методы

Основным методом работы является сравнительно-морфологический анализ. Однако, несмотря на его «древность» и на то, что он считается «респектабельной и вполне надежной методологией» (Лухтанов и Кузнецова, 2009), этот метод оказывается недостаточно четко формализованным. Это, в частности, выражается в отсутствии ясной и общепризнанной концепции того, что считать признаком в морфологии (Scotland et al., 2003; Jamniczky, 2008; Абрамсон, 2013), и отсутствии четких алгоритмов создания морфологических описаний = считывания морфологической информации = получения морфологических наборов данных (см., например, Gaffney, 1979).

В настоящей работе в качестве морфологического признака принимается минимальная подструктура морфологического объекта, подверженная одному элементарному трансформационному процессу (линейному росту). Алгоритм сравнительно-морфологического анализа, принятый в настоящей работе, выглядит следующим образом:

1. Выделение морфологических подструктур в анализируемом объекте. При этом минимальной морфологической подструктурой (единицей) следует считать область, имеющую однородную пространственную организацию: свободные края, складчатые поверхности, гладкие поверхности, отростки, ямки, и т.п.

2. Выявление и определение значения каждой подструктуры у каждой сравниваемой формы. Если какой-либо подструктуры нет, значит, она имеет «нулевое» значение.

3. Парное сравнение более похожих и менее похожих форм с целью выявления сходств и различий.

4. Составление трансформационного ряда для каждой отдельной подструктуры.

5. Сравнение трансформационных рядов для разных подструктур.

В процессе применения данного алгоритма к исследуемым материалам была разработана пространственно-градиентная модель морфологической эволюции (см. Результаты и обсуждение).

Список морфологических сокращений, использованных в работе:
BO – BS – базисфеноид; EX – боковая затылочная кость; JU – скуловая кость; MX – верхнелюстная кость; NAS – носовая кость; PAL – небная кость; PAR – теменная кость; PFR – предлобная кость; PMX – предчелюстная кость; PT – крыловидная кость; QU – квадратная кость; SQ – чешуйчатая кость; VO – сошник.

Результаты и обсуждение

Пространственно-градиентная модель морфологической эволюции и уровни организации (рис.1)

Для ископаемых объектов допустима классификация по уровням организации (несмотря на то, что подобное разделение не признается в действующей кладистической парадигме), поскольку такая классификация содержит информацию о темпах морфологического эволюционного процесса в масштабах геологического времени.

Создание сложной пространственной формы происходит за счет процессов роста (линейного укрупнения/уменьшения какой-либо структуры) и дифференциации («разветвления» одной структуры на несколько, у которых у каждой свои собственные параметры роста). Если детерминация

онтогенетических скоростей роста в ряду поколений происходит не со стопроцентной точностью, тогда даже простой линейный рост без появления эволюционных новшеств (то есть каких-то новых структур со своими новыми направлениями роста) способен приводить к сильному преобразению исходной формы в ряду поколений: укрупнению или уменьшению каких-то деталей, замыканию или открытию полостей, и т.п. При этом трансформация в новую форму будет происходить не путем последовательного добавления эволюционных новшеств (то есть цепи дискретных событий, а путем комплексной градиентной перестройки сразу всего набора признаков сразу во всех линиях потомков. При этом вся эволюционирующая группа будет представлять собой единый поток, «градиент», внутри которого эволюция носит направленный характер (любые ветви потомков будут изменяться в одних и тех же направлениях). В этом ряду допустимо выделять группировки объектов с близкими состояниями признаков – «уровни организации»: исходные, промежуточные или конечные. При этом, однако, точных границ между уровнями организации провести невозможно постольку, поскольку непрерывен процесс линейного роста. Дискретными событиями в ходе такой эволюции могут быть только появления новых структур с новыми векторами роста, либо исчезновения ранее имевшихся векторов; однако представляется наиболее вероятным, что такого рода эволюционные события должны быть редкими, поскольку требуют сбоя/нарушений в картине онтогенеза, а нарушения онтогенеза чаще приводят к уродствам и элиминируются, нежели дают преимущества и закрепляются.

Когда трансформационный процесс не унитарен, а составлен несколькими «локальными» («элементарными») процессами, тогда один и тот же комплекс трансформационных процессов может приводить не только к линейному прогрессивному перерождению одной формы в другую, но и к возникновению разнообразия одновременно сосуществующих форм, случайным образом сочетающих примитивные и прогрессивные черты, а

затем – к их дивергентному схождению с многократным и независимым приобретением одних и тех же продвинутых признаков в разных эволюционных линиях потомков, в том случае, если рост в разных частях организма происходит неравномерно (то есть разные локальные трансформационные процессы в разных частях организма протекают с разными скоростями), и если скорости роста в разных частях могут варьировать независимо друг от друга.

Каждый элементарный процесс (процесс линейного роста минимальной структурной единицы) – «морфологический признак» – порождает линейный непрерывный ряд состояний одной структуры, которые последовательно возникают по мере протекания элементарного процесса. У каждой отдельной структуры – свой собственный ряд переходных форм. Однако поскольку все структуры присутствуют в каждом организме одновременно, то для организма целиком возможности изменчивости будут представлять собой не линейный ряд, а многомерное «пространство», в котором ряды для каждой отдельной структуры составляют измерения этого «пространства». Такое пространство – это полный спектр *потенциально возможных* физически доступных переходных форм, которые могут возникнуть среди потомков исходной формы в результате гетерохронии одного и того же набора процессов. Потомки исходной формы находятся внутри спектра, так как получают от предка один и тот же набор векторов роста; а физически развертывание «пространства» при трансформации исходной формы в конечную будет наблюдаться как цикл из вспышки и сокращения разнообразия, в котором вспышка возникает в первой фазе, когда все процессы имеют промежуточные значения, а во второй фазе, когда процессы достигают максимальных значений, будет происходить сокращение разнообразия, в том числе за счет приобретения конвергентного сходства.

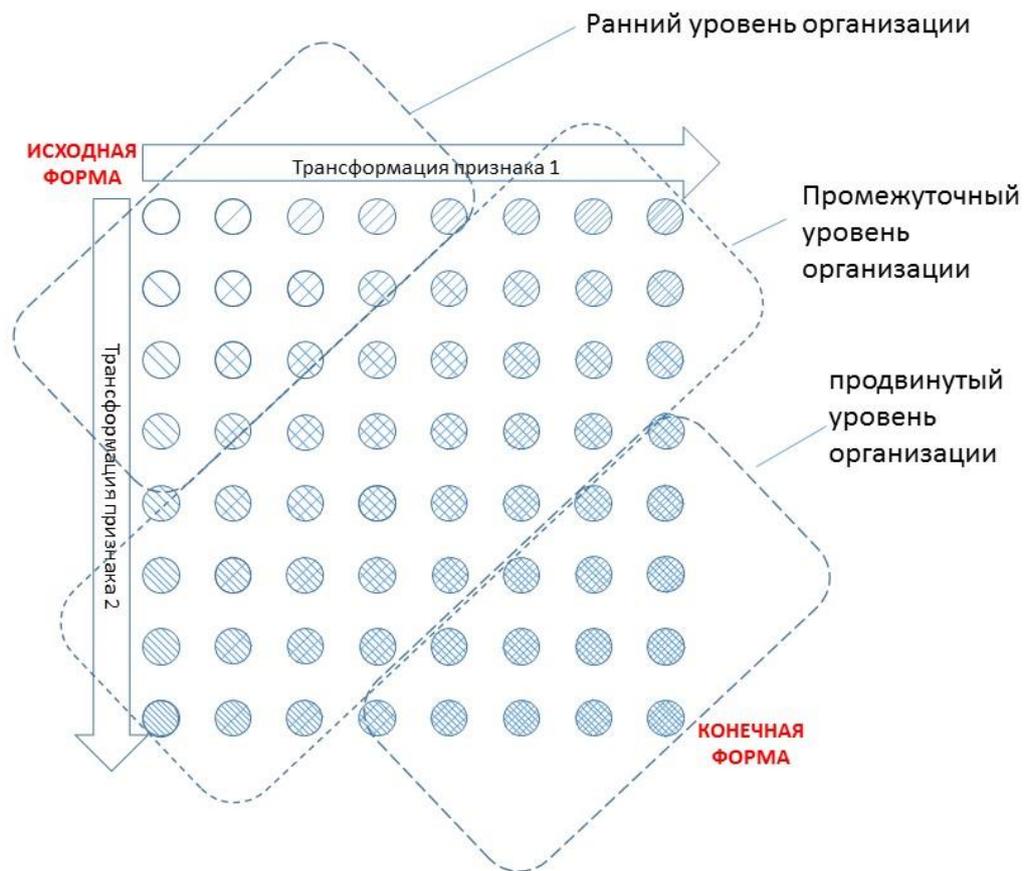


Рис.1. Пространственно-градиентная модель морфологической эволюции как развертывания «пространства признаков» во времени, возникающей из совместного параллельного действия нескольких (в данном примере двух) независимых трансформационных процессов, каждый из которых меняет свою особую структуру в пределах организма. Уровни организации выделяются произвольно, так как трансформационные процессы непрерывны и порождают непрерывное поле потенциальных возможностей формообразования (спектр форм). Несмотря на это, выделение уровней позволяет отобразить существование градиента, а отнесение какой-либо конкретной формы к уровню организации позволяет хотя бы приблизительно отобразить ее положение (координаты) внутри градиента.

Уровни организации мезозойских черепов

Трансформационные процессы. Эволюционные изменения в строении черепа мезозойских черепов лучше описываются именно «градиентной моделью», нежели цепью дискретных эволюционных событий. Всё наблюдаемое разнообразие мезозойских черепов можно объяснить совместным действием шести/семи независимых трансформационных

процессов, модифицирующих вентральную поверхность базикрания, височную часть крыши черепа, носовую полость и орган слуха (среднее + внутреннее ухо):

1. Уплотнение базикрания: а) РТ и BS переходят в одну плоскость (закрытие межкрыловидной впадины); б) разглаживание *tuberculum basioccipitalis* и *tuberculi basisphenoidei*; в) опускание *crista pterygoidea* и удлинение *processus inferior parietalis* (трансформация вторичной стенки мозговой полости, опускание контакта PAR и РТ к вентральной стороне черепа); д) переориентация базиптеригоидных отростков с вертикальных в плоские, и их последующее исчезновение.

2. Разрастание височной части крыши черепа и QU кзади относительно мозговой коробки и *sacrum tympani* (очевидно, скоррелированное с вытяжением жевательной мускулатуры кзади): а) рост *crista supraoccipitalis* и задних выростов крыши черепа; б) переориентация жевательной мускулатуры и появление блоков для изменения направления жевательной мускулатуры у поздних форм; в) образование *recessus scalae tympani*, *sacrum tympani* и *sacrum labyrinthicum*; д) «подползание» QU под полость среднего уха, с образованием бобовидной *sacrum tympani* в QU и вырезки *incisura columella auris* на ее дне, через которую проходит стремечко.

3. Развитие височных вырезок: а) верхней височной вырезки; б) нижней височной вырезки.

4. Уменьшение носовой полости: а) укорочение передней части VO, подстилающей *fossa nasalis*; б) редукция NAS.

5. Разрастания вширь дермальных элементов первичного нёба, приводящее к его консолидации: а) удлинение шва VO-PAL вдоль VO кпереди (уменьшение и переориентация внутренних ноздрей); б) разрастание шва РТ-BS кпереди и кзади от базиптеригоидного сочленения (развитие акинетической конструкции черепа); в) рост медиальных лопастей на РТ (i – кпереди от базиптеригоидного сочленения: образование перекрытия под межкрыловидной впадиной; ii – кзади от базиптеригоидного сочленения:

заклучение сонной артерии и ее ветвей в кость, образование костяного дна под «промежуточным ухом» у криптодир); d) разрастания парасфеноидных blastem в составе парабазисфеноидного комплекса (i – расширение базисфеноидного ростра, вплоть до заполнения им межкрыловидной впадины; ii – заклчение сонной артерии и ее ветвей в кость; iii – образование костяного дна под *savum acustico-jugulare* у плевродир);

б. Формирование *savum acustico-jugulare*, и ее «захват» структурами внутреннего уха: а) образование латеральной стенки (перегородки) *savum acustico-jugulare* за счет вытяжения QU кзади, разделяющей *savum tympani* и *savum acustico-jugulare* (см. выше); б) образование дна *savum acustico-jugulare*: у криптодир за счет разрастания РТ кзади, у плевродир – за счет разрастания задней парасфеноидной blastемы вширь (см. выше); в) образование задней стенки *savum acustico-jugulare* за счет образования поперечного разрастания EX; г) охрящевение нижней части ушной капсулы после формирования костяной стенки вокруг *savum acustico-jugulare*; е) утончение *processus interfenestralis* (разделяющего *fenestra ovalis* и *fenestra rotunda*), что, вероятно, связано и оптимизацией системы сброса давления из *savum labyrinthicum* за счет развития выпячивания перилимфы в *savum acustico-jugulare*.

Максимальное развитие всех процессов приводит к перестройке раннего типа черепа черепах, наблюдаемого у триасовых форм типа *Proganochelys quenstedti*, в череп скрытошейных черепах современного типа, который возникает в позднем мезозое (рис.2). На промежуточных этапах трансформационного процесса возникает разнообразие форм, случайным образом сочетающих продвинутые и примитивные черты, имеющих в целом более-менее промежуточные значения (более продвинутые, чем у раннего типа, и менее продвинутые, чем у современного типа). Пик этого разнообразия приходится на поздний мезозой (п.юра-мел), после чего происходит унификация черепа по современному типу.

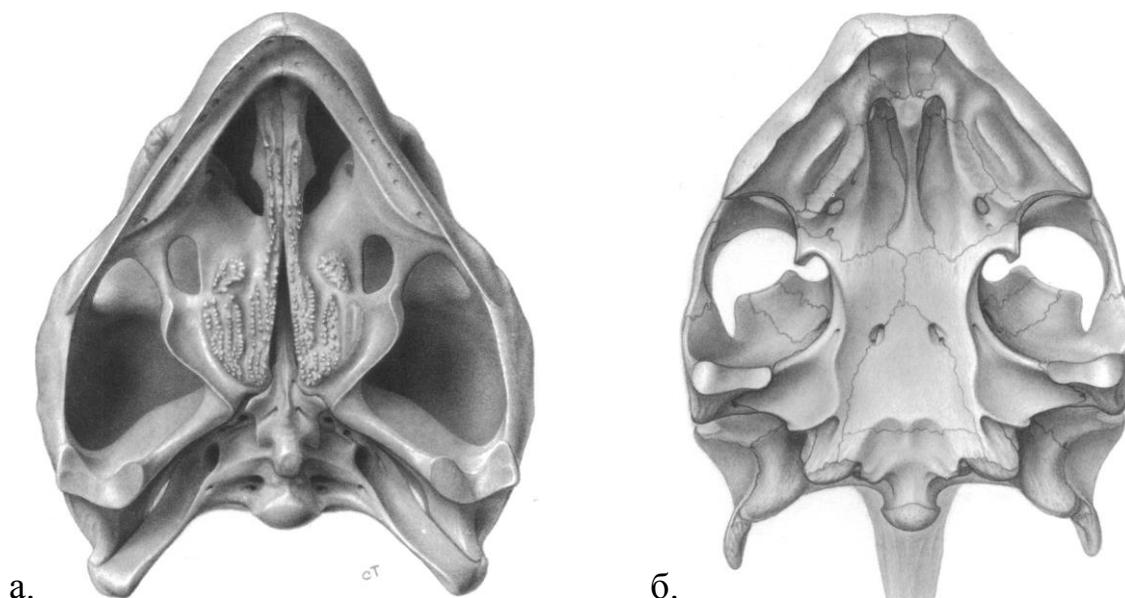


Рис.2. Вентральная поверхность черепа черепах: а – примитивной базальной (*Proganochelys quenstedti*; по: Gaffney, 1990); б – продвинутой кроновой (*Adocus* sp.; по: Meylan, Gaffney, 1989).

Таким образом, в полном разнообразии мезозойских настоящих черепах можно выделить несколько уровней организации, характеризующихся специфическими комплексами признаков черепа.

Примитивные базальные черепахи (рис. 2а) – все процессы находятся в начальных состояниях, признаки находятся в примитивных состояниях:

1. Сложный дорзо-вентральный рельеф базикrania: а) межкрыловидная впадина по всей длине РТ от его переднего конца до базиптеригоидного сочленения; б) базисфеноидный ростр свободно лежит в глубине межкрыловидной впадины; в) толщина BS и BO сопоставима с их шириной; имеются *tuberculum basioccipitalis* и *tuberculi basisphenoidale* в виде огромных шишек на вентральной поверхности базикrania; д) высокий *crista pterygoidea* и короткий *processus inferior parietalis*; их контакт ближе к

дорзальной стороне черепа; е) базиптеригоидные отростки отведены вниз от BS, почти вертикальные.

2. Разрастание височной области крыши черепа кзади отсутствует: а) задний край крыши не доходит до уровня condylus occipitalis; б) crista supraoccipitalis отсутствует; в) блоков для жевательной мускулатуры на ушной капсуле или PT нет; г) QU выходит в задний край черепа, condylus mandibularis находится на нижнем заднем углу черепа; е) cavum tympani лежит сзади черепа в мягких тканях, и только своим передним краем немного налегает на QU.

3. Височных вырезок нет, ни верхней, ни нижней.

4. Fossa nasalis крупная: а) VO парный; б) передняя часть VO, разделяющая внутренние ноздри, широкая и длинная; в) NAS имеются, сопоставимые по длине с PFR.

5. Контакты между элементами неба короткие, разрастания вширь на костях отсутствуют: а) шов VO-PAL короткий на заднем конце VO; б) внутренние ноздри большие, широкие, длинные; вся передняя часть нёба от PMX до межкрыловидной впадины занята ими, и они ориентированы параллельно плоскости нёба; в) связь PT и BS только через базиптеригоидное сочленение; г) медиальных лопастей на PT нет, медиальные края PT, выходящие в межкрыловидную впадину, представляют собой гладкие вертикальные стенки; е) разрастаний под ушной областью нет ни на PT, ни на BS; ф) сонная артерия и ее ветви идут в мягких тканях, нет даже желобков на поверхности костей, есть только парное отверстие мозговой ветви сонной артерии на BS; г) базисфеноидный ростр узкий (передняя парасфеноидная бластема не расширена); з) состояние задней парасфеноидной бластемы у *Proganochelys quenstedti* не удалось оценить.

6. Полость recessus scalae tympani не сформирована, ушная капсула экспонирована наружу черепа снизу и сзади: а) ничего похожего на ее стенки нет ни на QU, ни на PT или BS, ни на EX; б) processus interfenestralis крупный и массивный, fenestra ovalis и fenestra rotunda далеко отстоят друг от друга.

Продвинутые базальные черепахи – общие процессы имеют промежуточные значения, еще нет специфических новоприобретений ни скрытошейных, ни бокошейных черепах (то есть из этих форм можно вырастить любые более поздние формы, не предполагая блокировок и реверсий каких-то процессов:

1. Вентральная поверхность черепа почти сведена в одну плоскость, но на ней много мелких деталей рельефа: а) PT и BS дорзо-вентрально сближены, но PT по-прежнему немного отведены вентрально от BS; между ними остается щель, гомологичная межкрыловидной впадине; б) *tuberculum basioccipitalis* и *tuberculi basisphenoidales* намечены в виде слабых неровностей рельефа («базисфеноидные ямки-гребни» и безымянное легкое вздутие на вентральной поверхности BO); в) *crista pterygoidea* высокий, *processus inferior parietalis* относительно короткий, контакт между ними все еще на полпути к вентральной поверхности черепа; г) базиптеригоидные отростки находятся в процессе переориентирования с вертикальных в горизонтальные (поперечные), могут быть слабо отведены вентрально от плоскости BS.

2. Разрастание височной области крыши черепа не выходит за уровень *condylus occipitalis*: а) *crista supraoccipitalis* не выходит кзади за уровень *condylus occipitalis* (но уже наметился); б) блоков для жевательной мускулатуры нет; в) QU подползает под *avum tympani* до уровня стремечка, в QU оформляется бобовидная полость; однако стремечко пока еще не охватывается, поэтому *incisura columella auris* на заднем крае QU отсутствует или едва намечена; г) образуются вытяжения SQ кзади за уровень *condyles mandibularis* (=> нижнечелюстной сустав больше не на заднем углу черепа); д) *recessus scalae tympani* по-прежнему не изолирована костными перегородками и открыта снизу и сзади.

3. Височных вырезок все еще нет, либо они едва намечены.

4. Носовая полость сокращается: а) VO слит в единый элемент; б) передняя часть VO, подстилающая *fossa nasalis*, широкая и длинная;

поперечное сужение VO есть, но близко к его заднему концу; с) NAS есть, но сокращающиеся в размерах (длина больше ширины?).

5. Контакты между элементами нёба расширяются: а) шов VO-PAL разрастается кпереди на значительную часть длины VO, над бывшей кромкой внутренней ноздри, за счет чего внутренние ноздри переориентируются «спереди-назад», и их просвет уменьшается; б) появляется шовное соединение PT и BS, ограниченное зоной вокруг базиптеригоидного сочленения; с) появляются медиальные лопасти на PT, в передней его части (кпереди от базиптеригоидного сочленения), на кромке межкрыловидной впадины; под ними на кромке впадины намечаются желобки (по которым, вероятно, проходили небные ветви сонной артерии); d) в остальном, система внутренней сонной артерии по-прежнему проходит в мягких тканях; е) парасфеноид приходит в движение (i – передняя парасфеноидная бластема заполняет пространство межкрыловидной впадины вширь и ввысь, то есть базисфеноидный ростр начинает расширяться навстречу PT, и на его вентральной поверхности может образовываться «ростральный бугорок»; ii – задняя парасфеноидная бластема образует широкую пластину на вентральной стороне тела BS, которая подстилает слуховую капсулу и налегает на VO.

6. Слуховая область все еще открыта сзади: а) разрастаний под recessus scalae tympani ни PT, ни BS по-прежнему не формируют; б) латеральная стенка recessus scalae tympani на QU не сформирована; с) задняя стенка recessus scalae tympani на EX отсутствует.

Примитивные кроновые (скрытошейные) черепахи – общие процессы могут все еще не достичь предельных значений, однако начинают развиваться специфические структуры, характерные для группы скрытошейных черепах (для того чтоб произвести от данной конструкции череп бокошейных черепах, потребуются реверсии ряда процессов):

1. Уплотненный базикраний: а) PT и BS перешли в одну плоскость; б) базисфеноидный ростр вплотную примыкает к PT по всей длине; с)

«базисфеноидные ямки-гребни» и «базиоссипитальный бугорок» все еще прослеживаются; d) *crista pterygoidea* практически не возвышается над дорзальной поверхностью РТ, *processus inferior parietalis* длинный, образует полноценную стенку; e) базиптеригоидные отростки могут на некоторых экземплярах быть отведены вентрально, но как правило они поперечные, довольно сильно уменьшены – до состояния маленьких треугольных бугорков.

2. Разрастание крыши височной области кзади за уровень *condylus occipitalis*: a) *crista supraoccipitalis* примерно равной длины с *condylus occipitalis* или чуть длиннее; b) блоков жевательной мускулатуры нет; c) на заднем крае QU намечается *incisura columella auris* в виде неглубокого желобка; d) имеются вытяжения SQ кзади от *cavum tympani*; e) *recessus scalae tympani* не изолировано ни снизу, ни латерально, ни сзади.

3. Височные вырезки есть: a) передняя маленькая, в виде выемки в верхнечелюстном крае черепа, примерно равна по высоте JU; b) задняя более крупная, может достигать длины мозговой коробки.

4. Носовая полость сокращается: a) VO, слитый в единый элемент, сужается и приобретает черты не пластины, подстилающей *fossa nasalis*, а вертикальной перегородки между внутренними ноздрями; внутренние ноздри сближены; b) NAS все еще есть, однако по размеру существенно (в разы) меньше PFR.

5. Контакты между элементами неба продолжают усиливаться: a) шов VO-PAL занимает значительную часть длины VO, над бывшей кромкой внутренней ноздри; b) шовное соединение РТ и BS распространяется кпереди и кзади от базиптеригоидного сочленения, однако сращения с BS и РТ по всей длине все еще не сформировано; c) медиальные лопасти на РТ кпереди от базиптеригоидного сочленения покрывают пространство бывшей межкрыловидной впадины, но еще не образуют плотного шовного сращения друг с другом и с BS; d) появляются медиальные лопастевидные разрастания в задней части РТ (кзади от базиптеригоидного сочленения), которые

распространяются по телу BS и образуют перекрытие под каналами сонной артерии (хотя еще не полное); е) парасфеноид вносит значительный вклад в формирование сплошного нёба в области межкрыловидной впадины и формирование перекрытия канала сонной артерии.

6. Начинается образование задней стенки recessus scalae tympani: а) на EX между дорзальной и вентральной частями кости появляется латерально разрастающаяся задняя стенка; б) processus interfenestralis сокращается до очень тонкой и хрупкой перегородки, которая, однако, по-прежнему выходит в вентральную поверхность ушной области.

***Heckerochelys romani* как представитель продвинутых базальных черепах:**

1. Рельеф вентральной поверхности черепа: PT слабо отклонены от BS вентрально; tuberculum basioccipitalis имеется в виде слабого вздутия по центру вентральной поверхности BO; tuberculi basisphenoidale («базисфеноидные ямки и гребни») имеются на вентральной поверхности BS в виде поперечных складок у заднего края кости; crista pterygoidea высоко поднимается над плоскостью PT; базиптеригойдные отростки в виде уплощенных поперечных треугольных лопастей на BS.

2. Височная область крыши черепа: crista supraoccipitalis не выходит кзади за границу foramen magnum (задний край крыши черепа и задний край мозговой коробки на одном уровне); блоков жевательной мускулатуры нет ни на ушной капсуле, ни на PT (наружная поверхность ушной капсулы гладкая); QU в ширину больше, чем в длину; cavum tympani на QU сформирована в виде бобовидной на латеральной стороне; incisura columella auris на заднем краю QU едва намечена; SQ конусовидно вытянута кзади.

3. Височные вырезки: нижняя височная вырезка небольшая (меньше JU); размер и форму задней височной вырезки не оценить на имеющемся материале.

4. Носовая полость: VO непарный; передняя часть VO, подстилающая fossa nasalis, широкая и длинная; поперечное сужение VO имеется, но

расположено близко к его заднему концу; NAS не сохранились, но их наличие реконструируется по швам на MX и PFR; длина NAS была сопоставима с длиной PFR.

5. Вентральная поверхность черепа: шов VO-PAL длинный, вытянут вдоль VO от fossa nasalis до заднего края кости; шовное соединение PT и BS ограничено областью вокруг базиптеригоидного сочленения, по размеру сопоставимой с самим базиптеригоидным отростком; медиальные лопасти на PT (со стороны межкрыловидной впадины) слабо развитые, подстилают открытые каналы небной артерии и латеральные края базисфеноидного ростра (с которыми, однако, не соприкасаются); система внутренней сонной артерии и ее ветвей проходит в мягких тканях; мозговая ветвь проходит внутрь черепа по коротким каналам в BS, прободающим переднюю часть кости, мозговая ветвь проходит по щели между PT и базисфеноидным ростром, представляющему собой рудимент межкрыловидной впадины; базисфеноидный ростр расширен навстречу PT, однако образование шва между ним и PT происходит только у его основания, а передняя часть остается свободно лежащей в пространстве межкрыловидной впадины; задняя парасфеноидная бластема образует широкое плоское разрастание вентральной поверхности BS, выходящее за его задний и боковые края, и подстилающее, таким образом, ушную капсулу (внутреннее ухо, но не recessus scalae tympani) и переднюю часть VO.

6. Ушная область: recessus scalae tympani открыта сзади; ушная капсула экспонирована снизу и сзади; латеральной и нижней стенок вокруг recessus scalae tympani нет (разрастания PT кзади нет, QU не выходит кзади за уровень стремечка); задней стенки на EX нет; processus interfenestralis в виде стержня/пенька (fenestra ovalis и fenestra rotunda более сближены, чем у примитивных базальных черепах, но processus interfenestralis всё еще достаточно массивный и окостеневший).

***Annemys* sp.^{БК} как представитель примитивных кроновых черепах:**

1. Рельеф вентральной поверхности черепа: PT и BS перешли в одну плоскость (уплощенный базикраний); tuberculum basioccipitalis имеется в виде слабого вздутия по центру вентральной поверхности VO; tuberculi basisphenoildale («базисфеноидные ямки и гребни») имеются на вентральной поверхности BS в виде поперечных складок у заднего края кости; crista pterygoidea низкий, не выдающийся над общей плоскостью PT; базиптеригоидные отростки в виде уплощенных поперечных треугольных лопастей на BS, менее крупны, чем у *Heckerochelys romani*.

2. Височная область крыши черепа: crista supraoccipitalis немного протирается кзади за край foramen magnum (на длину condylus occipitalis или чуть больше); блоков жевательной мускулатуры нет ни на ушной капсуле, ни на PT (наружная поверхность ушной капсулы гладкая); ширина и длина QU примерно одинаковы, за счет чего QU имеет вид компактного дорзовентрально вытянутого стержня; incisura columella auris на заднем крае QU намечена в виде неглубокого желобка (развита сильнее, чем у *Heckerochelys romani*); SQ конусовидно вытянута кзади.

3. Височные вырезки: нижняя височная вырезка небольшая (меньше JU); задняя височная вырезка имеет длину, сопоставимую с длиной мозговой коробки.

4. Носовая полость: VO непарный; передняя часть VO, подстилающая fossa nasalis, укорочена; VO сужен по всей длине, кроме переднего края; NAS редуцированы до состояния мелких квадратных пластинок, значительно уступающих в размере PFR; длина носовой полости сокращается по сравнению с *Heckerochelys romani*.

5. Вентральная поверхность черепа: шов VO-PAL длинный, вытянут вдоль VO от fossa nasalis до заднего края кости; шовное соединение PT и BS ограничено областью вокруг базиптеригоидного сочленения, однако на него приходится значительно большая доля контакта, нежели на само базиптеригоидное сочленение; шовная зона разрастается кзади по телу BS, достигая уровня каналов внутренней сонной артерии; медиальные лопасти на

PT в передней части сформированы и укрупнены, встречаются на средней линии, однако не образуют сращения друг с другом и с базисфеноидным ростром; имеются слабо развитые медиальные лопасти в задних частях PT, развивающиеся под каналом внутренней сонной артерии, но не перекрывающие его полностью; передняя парасфеноидная бластема редуцирована, базисфеноидный ростр сокращен в длину практически полностью и представлен лишь окостеневшими основаниями трабекул; задняя парасфеноидная бластема образует слабые разрастания вентральной поверхности BS латерально и кзади, но более мелкие, чем у *Heckerochelys romani*; иногда развиваются перекрытия каналов сонной артерии тканями вентральной стороны BS производными парасфеноида (Образцова, Данилов, 2014).

6. Ушная область: между вентральной и дорзальной частями EX формируется перегородка – задняя стенка recessus scalae tympani; латеральная (за счет QU) и нижняя (за счет PT или BS) стенки recessus scalae tympani не сформированы, ушная капсула экспонирована снизу и сзади; processus interfenestralis в виде тонкой узкой пластины, выходящей на вентральную поверхность черепа.

Сравнение *Heckerochelys romani* и *Annemys* sp.^{БК}

Heckerochelys romani и *Annemys* sp.^{БК} демонстрируют значительное сходство в общих очертаниях элементов черепа, что согласуется с их геологической близостью (оба – из средней юры, что позволяет ожидать от них близких уровней развития). *Annemys* sp.^{БК} имеет ряд примитивных черт: незамкнутая ушная область, открытая система внутренней сонной артерии, наличие рельефа на вентральной поверхности базикrania, неплотное смыкание клиновидной и крыловидных. В то же время, все отличия *Annemys* sp.^{БК} от *Heckerochelys romani*, хоть и минимальные, носят прогрессивный характер, и указывают на начало специализации по линии скрытошейных черепах: опущение контакта PT и processus inferior parietalis к вентральной

стороне черепа, образование задней стенки recessus scalae tympani на EX, разрастание медиальной лопасти в задней части РТ (которая у более поздних форм скрытошейных черепах вытягивает назад под полость recessus scalae tympani), уменьшение задней парасфеноидной бластемы. Таким образом, если от формы типа *Heckerochelys romani* можно произвести как скрытошейную, так и бокошейную черепаху, то *Annemys* sp.^{БК} предком бокошейных черепах быть не может.

Модели отдельных трансформационных процессов на различных элементах черепа черепах

Для того, чтоб понять и представить эволюцию какой-либо структуры, надо не отметить несколько промежуточных «точечных» событий, а показать, какие структуры куда росли или где сокращались, в виде процесса (вектора). Зачастую действие процесса, затрагивающего целую область из нескольких элементов, можно показать по изменениям на одном элементе.

Топографические модификации вентральной поверхности базикrania (межкрыловидная впадина и бугорки вентральной поверхности BS и BO). Топографические модификации базикrania можно свести к двум общим процессам, сочетание которых приводит к формированию сплошной гладкой поверхности нёба у продвинутых форм, а на промежуточных этапах порождает массу разнообразных вариантов строения небной области, наблюдаемых у мезозойских черепах. Эти процессы: 1) переход элементов вентральной стороны черепа в одну плоскость, и 2) разрастания вширь дермальных окостенений нёбного комплекса (кроме сошника, эволюционное «поведение» которого в большей мере сопряжено с процессами, происходящими в fossa nasalis, нежели с остальным нёбом).

Процесс закрытия межкрыловидной впадины является одной из самых наглядных иллюстраций «градиентной модели» морфологической эволюции как разворачивания «пространства признаков» (рис.3).

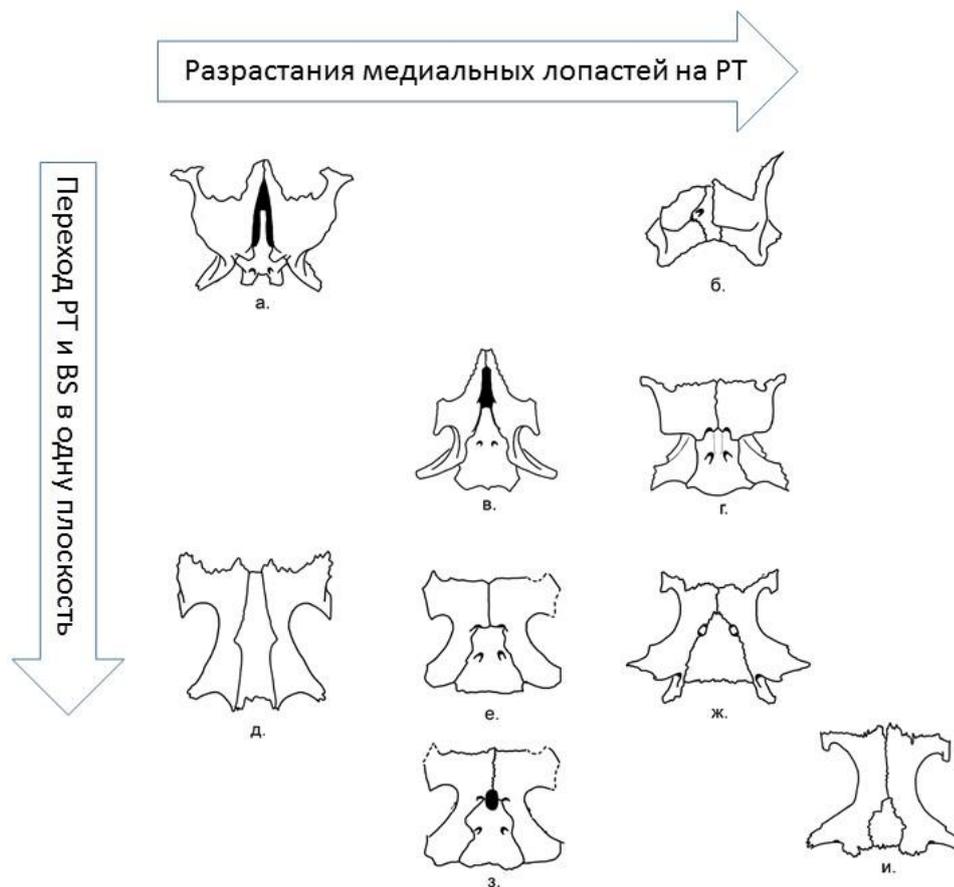


Рис. 3. Модель процесса закрытия межкрыловидной впадины в эволюции черепах как сочетания двух процессов, изменяющих пространственные взаимоотношения РТ и BS. Интерпретация реально существовавших мезозойских форм. А. *Proganochelys quenstedti* (исходный вариант) – лопастей на РТ нет, дорзо-вентрального сближения нет. Б. *Meiolania platiceps* – медиальные лопасти есть, дорзо-вентрального сближения нет. В. *Heckerochelys romani* – медиальные лопасти есть, но неполные, дорзо-вентральное сближение есть, но не до конца. Г. *Mongolochelys efremovi* – медиальные лопасти есть, дорзо-вентральное сближение есть, но не до конца. Д. *Glyptops plicatulus* – медиальных лопастей нет, дорзо-вентральное сближение есть. Е. *Annemys levensis* – медиальные лопасти есть, но неполные, дорзо-вентральные переход есть. Ж. *Adocus* sp. (конечный вариант современного типа) – лопасти есть, дорзо-вентральный переход есть. З. *Annemys wusu* – медиальные лопасти есть, но неполные, дорзо-вентральные переход есть. Развивается отверстие на месте базисфеноидного ростра, по причине редукции ростра, некомпенсированной смыканием крыловидных костей. И. *Chelydra serpentina* (современная скрытошейная черепаха).

Вентральные бугорки на BS и BO подвержены действию всего одного процесса – уплощения; поэтому в ходе эволюции всплеск разнообразия в строении этих структур нет, они просто постепенно разглаживаются у мезозойских черепах, пока не исчезают окончательно.

Сошник. Изменения строения сошника сопряжены с процессами уменьшения носовой полости и формирования обширной гладкой поверхности первичного нёба (Рис. 4).

В исходном наиболее примитивном варианте (*Proganochelys quenstedti*) строения сошник представляет собой парный широкий пластиновидный элемент, имеющий шовные контакты с премаксиллой на переднем конце и с небными костями на заднем конце, а боковыми сторонами выходящий в обширные внутренние ноздри (*apertura narium interna*).

В современном варианте строения сошник – узкий вытянутый элемент, почти по всей длине соединяющийся с небными костями, а на переднем конце с вентральной стороны имеющий узкую вертикальную перегородку, разделяющую внутренние ноздри. В настоящее время превращение одного в другое представляют как последовательность из четырех событий (Anquetin, 2010): 1) слияние элементов, 2) уплощение единого элемента, 3) сужение элемента, 4) появление вертикальной перегородки на вентральной стороне (новообразование).

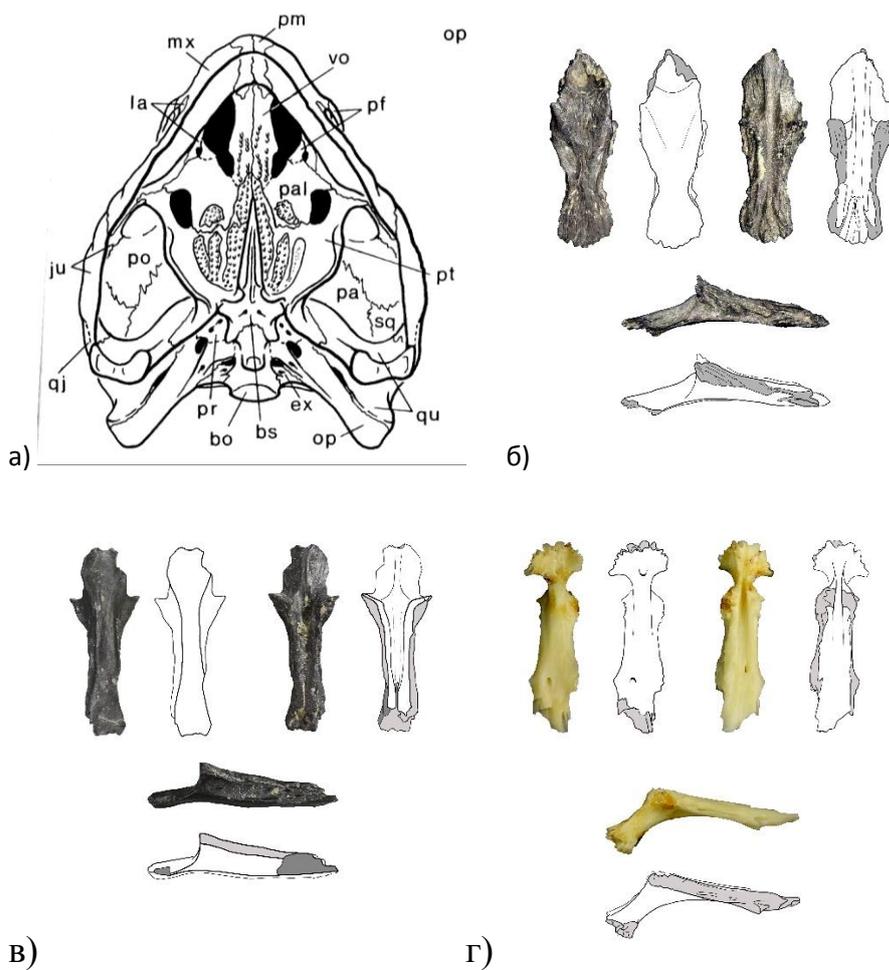


Рис. 4. Сошники разных уровней организации: а) ранняя базальная – *Proganochelys quenstedti*, в сочлененном черепе (изолированных сошников не описано); б) продвинутая базальная - *Heckerochelys romani* (вентральный, дорзальный и боковой вид), в) ранняя кроновая - *Anemys* sp.^{БК} (вентральный, дорзальный и боковой вид), г) современная кроновая - *Clemmys insculpta* (вентральный, дорзальный и боковой вид)

Сравнение сошников *Heckerochelys romani* и *Annemys* sp.^{БК} между собой и в ряду форм позволяет описать трансформацию сошника как суперпозицию двух процессов без появления новообразований.

Исходный вариант:



Рис. 5. Сошник *Proganochelys quenstedti*, вид сбоку (схема). Синяя линия – кромка apertura naarium interna. Области с серой заливкой – шовные зоны.

VO – достаточно широкий, выпуклый кверху «лист» кости. Контакты с PMX (+MX) и с PAL на переднем и заднем концах, соответственно. Согласно описаниям (Gaffney, 1990), на дорзальной стороне VO имеется сагиттальная продольная борозда sulcus vomeris и парный парасагиттальный гребень по бокам от нее [не знаю, как показать на схеме].

Действие I. Шов VO-PAL разрастается вперед вдоль гребня на дорзальной стороне VO, над исходной кромкой apertura naarium interna. Это происходит за счет сближения PAL с VO и продолжается до тех пор, пока не доходит до PFR (далее удлиняться некуда).

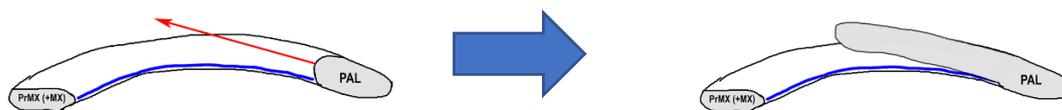


Рис. 6. Сошник ранней базальной черепахи и сошник продвинутой базальной черепахи. Вид сбоку (схема). Красная стрелка – направление трансформационного процесса. Синяя линия – кромка внутренней ноздри.

Вентральная часть VO здесь по-прежнему представляет собой «обширный листок кости», подстилающий fossa nasalis. Apertura naarium interna по-прежнему широко расставлены и представляют собой крупные проймы, дорзовентрально ориентированные; хотя за счет образования VO-

PAL контакта над их задней частью уже намечается переориентация внутренних ноздрей спереди-назад.

Действие II. Редукция «лишней» массы VO с боков и снизу (красные пунктиры на схеме). За счет этого то, что раньше было «широким плоским листком», становится «узкой вертикальной септой».

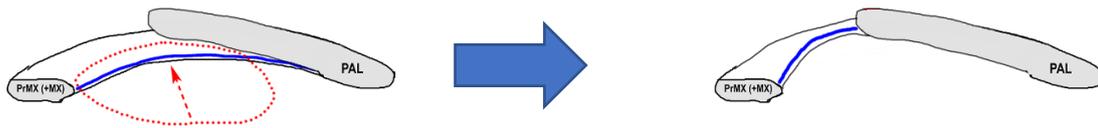


Рис. 7. Сошник продвинутой базальной черепахи и сошник ранней кроновой черепахи. Вид сбоку (схема). Красная стрелка – направление трансформационного процесса. Синяя линия – кромка внутренней ноздри. Красным пунктиром обведена редуцирующаяся область.

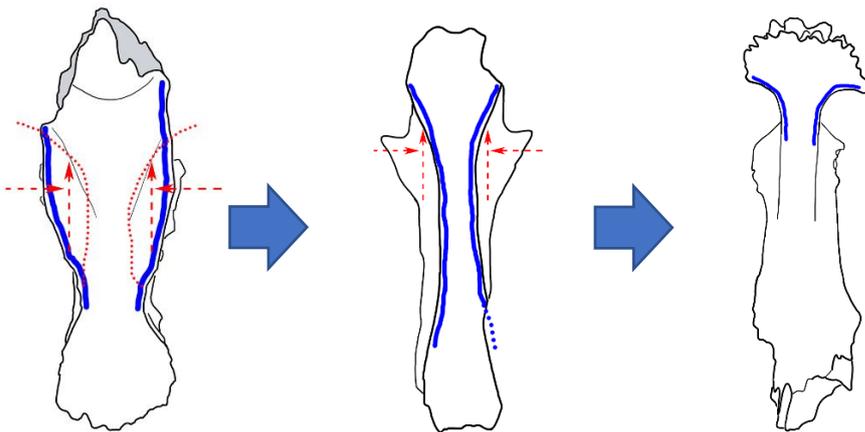


Рис. 8. Сошник продвинутой базальной черепахи, сошник ранней кроновой черепахи и сошник современной кроновой черепахи. Вид снизу (схема). Красные стрелки – направления трансформационного процесса. Синяя линия – кромка внутренней ноздри. Красным пунктиром обведена редуцирующаяся область.

На уровне примитивных кроновых черепах от сошника остаются только части, сросшиеся с другими костями (швы с PAL и PMX-MX), и «тело кости», превратившееся в «узкую сагиттальную перегородку». *Apertura naarium interna* переориентируются, сближаются и теперь открываются спереди-назад. Наиболее редуцирована масса кости под *fossa nasalis*.

Функцию формирования поверхности первичного нёба перехватывают небные кости.

Ухо. Направление изменений в ухе predeterminedено изначально взаиморасположением ушной капсулы, квадратной кости (QU) и барабанной полости (*sacum tympani*).

QU прикрепляется к мозговой коробке своим верхним концом в верхней части ушной капсулы. Нижний конец QU, образующий нижнечелюстной сустав, отведен латерально. Между нижней частью QU и нижней частью мозговой коробки (ушной капсулы) остается пространство, занятое мягкими тканями, по которым проходит пучок сосудов и нервов (краниоквадратный проход). Из-за дорзовентрального уплощения вентральной поверхности черепа это пространство сильно теряет в объеме. Барабанная полость исходно развивается кзади от QU, чуть налегая на нее своей передней частью с латеральной (наружной) стороны. QU и ткани краниоквадратного прохода не позволяют ей приблизиться к ушной капсуле. Стремечко, соединяющее барабанную перепонку (внешнюю стенку *sacum tympani*) и овальное окно (*fenestra ovalis*) слуховой капсулы, проходит сквозь полость *sacum tympani* и сквозь мягкие ткани краниоквадратного прохода (то есть его внутренний конец, примыкающий к овальному окну, оказывается окружен мягкими тканями). В это время во внутреннем ухе для нормального функционирования звуковоспринимающего аппарата необходима система сброса давления, передаваемого во внутреннее ухо стремечком. В целом у тетрапод аппарат уха устроен таким образом, что при погружении основания стремечка в овальное окно ушной капсулы происходит выпячивание перилимфы через другое окно – круглое окно слуховой капсулы (*fenestra rotunda*; оно же *fenestra perilymphatica* у черепахах). Если бы ушная капсула и заполненная воздухом *sacum tympani* вплотную прилегали друг к другу (как у млекопитающих), тогда сброс давления осуществляется в воздух путем колебания перилимфатической мембраны, образующейся в *fenestra rotunda*. Но у черепахах к *fenestra rotunda* прилегают мягкие ткани, гораздо менее

сжимаемые, чем воздух. Чтоб облегчить сброс давления из внутреннего уха, у них развилось выпячивание перилимфатического мешка сквозь круглое окно наружу, в ткани краниоквадратного прохода. Это выпячивание окружает основание стремечка, и при погружении стремечка в fenestra ovalis перилимфа занимает место, освободившее в пространстве краниоквадратного прохода в результате этого погружения (Татаринов, 1956). Таким образом, пространство краниоквадратного прохода оказывается функционально «захвачено» структурами внутреннего уха.

В ходе эволюции происходят 1) сближение fenestra ovalis и fenestra rotunda => истончение разделяющей их перегородки, превращение ее в тонкий (и в конце концов охрящевевший) processus interfenestralis. 2) образование костных стенок вокруг захваченного системой перилимфы краниоквадратного прохода, в результате чего она обособливается как внутричерепная отдельная полость – recessus scalae tympani; 3) редукция окостенения в нижней части ушной капсулы, так что перегородка между ней и recessus scalae tympani становится хрящевой, и в костяном черепе полость внутреннего уха и recessus scalae tympani «сливаются» и оказываются заключены в единую общую костную полость.

Крыша черепа и височные вырезки. Строение височной области крыши черепа у *Heckerochelys romani* и *Annemys* sp.^{БК} согласуются с моделью ее преобразования, предложенной в работах Вернебурга с соавторами (Werneburg, 2013; Werneburg, Maier, 2019). Как и другие базальные черепахи, *Heckerochelys romani* не имеет вытяжения крыши черепа кзади; височные вырезки слабые и неспециализированные; processus inferior parietalis короткий спереди назад (авторы интерпретируют удлинение отростка как часть процесса консолидации неба с мозговой коробкой в процессе развития акинетизма). У *Annemys* sp.^{БК} структуры находятся в близком, но чуть более продвинутом состоянии.

Итого.

Результаты:

1. Разработанные модели трансформационных процессов в эволюции черепа черепах показывают, что:

а) Топографические модификации вентральной поверхности базикрания сводятся к процессам перехода элементов вентральной стороны черепа в одну плоскость и разрастания вширь дермальных окостенений нёбного комплекса (кроме сошника).

б) Изменения строения сошника сопряжены с процессами уменьшения носовой полости и формирования обширной гладкой поверхности первичного нёба (*contra Anquetin, 2010*).

в) Изменения в строении уха сводятся к трем процессам: 1) сближение *fenestra ovalis* и *fenestra rotunda*; 2) образование костных стенок вокруг захваченного системой перилимфы краниооквадратного прохода, в результате чего она обособливается как внутричерепная отдельная полость – *recessus scalae tympani*; 3) редукция окостенения в нижней части ушной капсулы, так что перегородка между ней и *recessus scalae tympani* становится хрящевой, и в костяном черепе полость внутреннего уха и *recessus scalae tympani* «сливаются» и оказываются заключены в единую общую костную полость.

г) Преобразования височной области крыши черепа согласуются с моделью, разработанной Вернебургом с соавторами (*Werneburg, 2013; Werneburg, Maier, 2019*).

2. Примитивные базальные черепахи характеризуется начальным состоянием **всех** перечисленных процессов, продвинутые базальные черепахи – их промежуточными состояниями, которые могут быть в той или иной степени близки к состояниям примитивных кроновых, а продвинутые кроновые (скрытошейные) черепахи – их предельными состояниями.

Выводы

1. Применение сравнительно-морфологического анализа (в рамках модели, предложенной автором) позволяет объяснить всё наблюдаемое

разнообразии в строении черепа мезозойских черепах совместным действием шести основных трансформационных процессов, модифицирующих 1) вентральную поверхность базикrania, 2) височную часть крыши черепа, 3) степень развития височных вырезок, 4) носовую полость и 5) орган слуха (среднее + внутреннее ухо). В рамках общепринятой кладистической парадигмы это разнообразие описывается точечными эволюционными событиями, связанными с появлением/исчезновением отдельных структур.

2. *Heckerochelys romani* (Heckerochelyidae) демонстрирует комплекс признаков черепа, характерный для уровня организации продвинутых базальных черепах, что согласуется с результатами, полученными в ходе филогенетических исследований.

3. *Annemys* sp.^{БК} (Xinjiangchelyidae) демонстрирует комплекс признаков черепа, характерный для уровня организации примитивных кроновых черепах скрытошейного типа, что противоречит результатам отдельных филогенетических исследований, помещающих Xinjiangchelyidae среди базальных черепах или в политомии с плевродирами и криптодирами.

Список публикаций по теме работы

Статьи:

1. Данилов И.Г., Образцова Е.М. Систематическое положение *Oxemyx gutta* Nessov, 1977, проблематичной черепахи из позднего мела Узбекистана, и строение базисфеноида у некоторых групп позднемезозойских черепах Азии. // Палеонтологический журнал, 2015, № 3, С. 56–69.
2. Averianov A.O., Martin T., Skutschas P., Danilov I., Schultz J., Schellhorn R., Obratsova E., Lopatin A., Sytchevskaya E., Kuzmin I., Krasnolutskii S., Ivantsov S. Middle Jurassic vertebrate assemblage of Berezovsk coal mine in western Siberia (Russia). // Global Geology, 2016, V. 19, Issue 4, Pages 1–18.
3. Danilov I. G., Obratsova E. M., Chen W., Jin J. The cranial morphology of *Anosteira maomingensis* (Testudines, Pan-Carettochelys) and the evolution of pan-

carettochelyid turtles. // Journal of Vertebrate Paleontology, 2017, DOI: 10.1080/02724634.2017.1335735.

4. Skutschas P.P., Markova V.D., Kolchanov V.V., Averianov A.O., Martin T., Schellhorn R., Kolosov P.N., Grigoriev D.V., Vitenko D.D., Obraztsova E.M., Danilov I.G. Basal turtle material from the Lower Cretaceous of Yakutia (Russia) filling the gap in the Asian record. // Cretaceous Research 2020, V. 106, Pages 104-186.

Тезисы:

1. Данилов И.Г., Образцова Е.М., Краснолуцкий С.А., Лещинский С.В. О систематическом положении черепахи из средней юры Красноярского края. Современная палеонтология: классические и новейшие методы. // Вторая всероссийская школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докладов. Москва, Палеонтологический институт РАН – 2005 – С. 24-25.

2. Danilov I.G., Obraztsova E.M., Syromyatnikova E.V., Krasnolutskii S.A. New data on a xinjiangchelyid turtle from the Middle Jurassic of Siberia, Russia. // Journal of Vertebrate Paleontology (Supplement), 2013, P. 112.

3. Образцова Е.М., Данилов И.Г. Морфология и изменчивость базисфеноида базальной скрытошейной черепахи *Annemys* sp. (Xinjiangchelyidae) из средней юры Красноярского края. Современная палеонтология: классические и новейшие методы. // Тезисы докладов XI Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН – 2014 – С. 28.

4. Danilov I., Obraztsova E., Syromyatnikova E., Averianov A., Chen W., Jin J. Cranial morphology and phylogeny of carettochelyid turtles. // Journal of Vertebrate Paleontology. Program and Abstracts, 2014 P. 116.

5. Obraztsova E., Danilov I., Averianov A. New data on morphology of the basisphenoid complex in some Late Mesozoic turtles of Asia. // Journal of Vertebrate Paleontology. Program and Abstracts, 2014, P. 197.

6. Данилов И.Г., Образцова Е.М., Хираяма Р. Замечания по строению черепа и эволюции кожистых черепах. Современные проблемы палеонтологии. Материалы LXI сессии палеонтологического общества. Санкт-Петербург – 2015 – С. 149-150.
7. Образцова Е.М., Данилов И.Г., Суханов В.Б. 2018. Этапы закрытия межкрыловидной ямы в эволюции черепах. // Тезисы докладов XV Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН – 2018 – С. 26.
8. Obraztsova E. M., Danilov I. G., Sukhanov V.B. Comments on the cranial morphology of *Heckerochelys romani* Sukhanov, 2006, a basal turtle from the Middle Jurassic of European Russia / Hirayama et al. Turtle Evolution Symposium. Scidinge Hall Verlag Tübingen, ISBN 978-3-947020-06-5, 2018, P. 69-72.
9. Образцова Е.М. Топографические модификации вентральной поверхности черепа в эволюции мезозойских черепах // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Материалы Второй международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран, посвященной 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН. Спб.: ЗИН РАН – 2019 – с. 65

Список цитируемой литературы

1. Абрамсон Н. И. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию //Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Т. 317. – №. S2. – С. 219-229.
2. Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Суханов В.Б. 2017. Подкласс Testudinata // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М.: ГЕОС, 2017. С. 27–395.

3. Лухтанов В. А., Кузнецова В. Г. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики //Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70. – №. 5. – С. 415-437.
4. Суханов В. Б. Подкласс Testudinata. Тестудинаты //Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука. – 1964. – С. 354-438.;
5. Татаринов Л.П. особенности звукопроводящего аппарата ископаемых и современных черепах // Палеонтол. журн. 1959. №3. С. 112-116
6. Anquetin J. The anatomy of the basal turtle *Eileanchelys waldmani* from the Middle Jurassic of the Isle of Skye, Scotland //Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh. – 2010. – Т. 101. – №. 1. – С. 67-96.
7. Crawford N. G. et al. A phylogenomic analysis of turtles //Molecular phylogenetics and evolution. – 2015. – Т. 83. – С. 250-257.
8. Gaffney E. S. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. Bulletin of the AMNH; v. 155, article 5. – 1975.
9. Gaffney E. S. Comparative cranial morphology of Recent and fossil turtles. Bulletin of the AMNH; v. 164, article 2. – 1979.
10. Gaffney E. S., Jenkins Jr F. A. The cranial morphology of *Kayentachelys*, an Early Jurassic cryptodire, and the early history of turtles //Acta Zoologica. – 2010. – Т. 91. – №. 3. – С. 335-368.
11. Gaffney E. S., Kitching J. W. The most ancient African turtle //Nature. – 1994. – Т. 369. – №. 6475. – С. 55-58.
12. Gaffney E. S. et al. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire //Science. – 1987. – Т. 237. – №. 4812. – С. 289-291.,
13. Gaffney E. S. et al. *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae //American Museum Novitates. – 2007. – Т. 2007. – №. 3599. – С. 1-35.
14. Jamniczky H., 2008. Turtle carotid circulation: A character analysis case study // Biological Journal of the Linnean Society. V. 93. P. 239-256.

15. Joyce W. G. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles //Bulletin of the Peabody Museum of Natural History. – 2007. – T. 48. – №. 1. – C. 3-102.
16. Joyce W. G. A review of the fossil record of basal Mesozoic turtles //Bulletin of the Peabody Museum of Natural History. – 2017. – T. 58. – №. 1. – C. 65-113.
17. Joyce W. G. et al. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae //Special Papers in Palaeontology. – 2011. – T. 86. – C. 75-97.
18. Joyce W. G. et al. A toothed turtle from the Late Jurassic of China and the global biogeographic history of turtles //BMC Evolutionary Biology. – 2016. – T. 16. – №. 1. – C. 1-29.
19. Lapparent de Broin F. The European turtle fauna from the Triassic to the Present //Dumerilia (Paris). – 2001. – T. 4. – №. 3. – C. 155-217.
20. Meylan P. A., Gaffney E. S. The skeletal morphology of the Cretaceous cryptodiran turtle, *Adocus*, and the relationships of the Trionychoidea. American Museum novitates; no. 2941. – 1989.
21. Rabi M. et al. A new xinjiangchelyid turtle from the Middle Jurassic of Xinjiang, China and the evolution of the basiptyergoid process in Mesozoic turtles //BMC evolutionary Biology. – 2013. – T. 13. – №. 1. – C. 1-29.
22. Rabi M. et al. Osteology, relationships, and ecology of *Annemys* (Testudines, Eucryptodira) from the Late Jurassic of Shar Teg, Mongolia, and phylogenetic definitions for Xinjiangchelyidae, Sinemydidae, and Macrobaenidae //Journal of Vertebrate Paleontology. – 2014. – T. 34. – №. 2. – C. 327-352.
23. Romer A. S. Osteology of the Reptiles. – 1956.;
24. Scotland R. W., Olmstead R. G., Bennett J. R. Phylogeny reconstruction: the role of morphology //Systematic Biology. – 2003. – T. 52. – №. 4. – C. 539-548. Sterli, 2008,
25. Sterli J., De La Fuente M. S. Anatomy of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, and the origin of the modern jaw closure mechanism in turtles //Journal of Vertebrate Paleontology. – 2010. – T. 30. – №. 2. – C. 351-366.,

26. Sterli J., De La Fuente M. S., Rougier G. W. New remains of *Condorchelys antiqua* (Testudinata) from the Early-Middle Jurassic of Patagonia: anatomy, phylogeny, and pedomorphosis in the early evolution of turtles // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 2018. – T. 38. – №. 4. – C. (1)-(17).
27. Werneburg I. Jaw musculature during the dawn of turtle evolution // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2013. – T. 13. – №. 2. – C. 225-254.
28. Werneburg I., Maier W. Diverging development of akinetic skulls in cryptodire and pleurodire turtles: an ontogenetic and phylogenetic study. *Vertebrate Zoology* 69 (2): 113–143. – 2019.