АКАДЕМИЯ НАУК СССР

МИНИСТЕРСТВО ГЕОЛОГИИ
И ОХРАНЫ НЕДР СССР

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР

83)
53

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

В ПЯТНАДЦАТИ ТОМАХ

Главный редактор Ю. А. ОРЛОВ

Зам. главного редактора: *Б. П. Марковский, В. Е. Руженцев, Б. С. Соколов*

Ученые секретари: *Л. Д. Кипарисова, В. Н. Шиманский*

Члены главной редакции: *В. А. Вахрамеев, Р. Ф. Геккер, В. И. Громова, Л. Ш. Давиташвили, Г. Я. Крымгольц, Н. П. Луппов, Д. В. Обручев, Н. К. Овечкин, И. М. Покровская, В. Ф. Пчелинцев, Г. П. Радченко, Д. М. Раузер-Черноусова, Б. Б. Родендорф, А. К. Рождественский, Т. Г. Сарычева, Н. Н. Субботина, А. Л. Тахтаджян, К. К. Флёров, А. В. Фурсенко, А. В. Хабаков, Н. Е. Чернышева, А. Г. Эберзин*

ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛИТЕРАТУРЫ ПО ГЕОЛОГИИ И ОХРАНЕ НЕДР
Москва
1962

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

—

56 (083)
О-753

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Ответственный редактор тома
В. И. Громова

ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛИТЕРАТУРЫ ПО ГЕОЛОГИИ И ОХРАНЕ НЕДР
Москва
1962

УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ В СОСТАВЛЕНИИ ТОМА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. М. В. ЛОМОНОСОВА

ВОЛОГОДСКИЙ МОЛОЧНЫЙ ИНСТИТУТ

СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

Общая часть. Простейшие. Под редакцией *Д. М. Раузер-Черноусовой* и *А. В. Фурсенко.*

Губки, археоциаты, кишечнополостные. Приложение. Черви. Под редакцией *Б. С. Соколова.*

Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Под редакцией *А. Г. Эберзина.*

Моллюски — брюхоногие. Под редакцией *В. Ф. Пчелинцева, И. А. Коробкова.*

Моллюски — головоногие, I: наутилоидеи, бактритоидеи, аммоноидеи (агониатиты, гониатиты, климении). Под редакцией *В. Е. Руженцева.*

Моллюски — головоногие, II: аммоноидеи (цератиты, аммониты), внутреннераковинные. Приложение — кониконхии. Под редакцией *Н. П. Луппова и В. В. Друщица.*

Мшанки, брахиоподы, форониды. Под редакцией *Т. Г. Сарычевой.*

Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под редакцией *Н. Е. Чернышевой.*

Членистоногие — трахейные, хелицеровые. Под редакцией *Б. Б. Родендорфа.*

Иглокожие, гемихордовые. Под редакцией *Р. Ф. Геккера.*

Бесчелюстные, рыбы. Под редакцией *Д. В. Обручева.*

Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Под редакцией *А. К. Рождественского.*

Млекопитающие. Под редакцией *В. И. Громовой.*

Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко, А. Л. Тахтаджяна.*

Голосеменные, покрытосеменные. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко, А. Л. Тахтаджяна.*

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие 11
Общая часть (*В. И. Громова*) 13
Ископаемые фауны млекопитающих и их смена (*Е. И. Беляева, И. А. Дуброво*) . . 39
Фауны земного шара 42
Фауны СССР 51
Литература 56
Систематическая часть 61
Класс Mammalia 61
Подкласс Prototheria. Прототерии или первозвери (*В. И. Громова*) . . . 61
Литература 63
Подкласс Allotheria. Аллотерии (*В. И. Громова*) 63
Литература 64
Формы неопределенного положения в системе 64
Подкласс Triconodonta. Триконодонты (*В. И. Громова*) 64
Литература 66
Подкласс Pantotheria. Пантотерии (*В. И. Громова*) 66
Литература 67
Подкласс Metatheria. Метатерии (*В. И. Громова*) 68
Литература 71
Подкласс Eutheria (Placentalia). Эутерии, настоящие звери, плацентарные (*В. И. Громова*) 71
Отряд Insectivora. Насекомоядные (*В. И. Громова*) 72
Литература 84
Отряд Dermoptera. Дермоптеры, или шерстокрылы (*В. И. Громова*) . . . 85
Отряд Chiroptera. Рукокрылые, или летучие мыши (*В. И. Громова*) . . . 86
Литература 90
Отряд Primates. Приматы (*М. А. Гремяцкий*) 90
Литература 107
Отряд Tillodontia. Тиллодонты (*Б. А. Трофимов*) 108
Литература 110
Отряд Taeniodonta (=Ganodonta). Тениодонты (*Б. А. Трофимов*) . . . 110
Литература 111
Отряд Edentata. Неполнозубые (*В. И. Громова*) 111

Стр.

Отряд Pholidota. Ящеры, или панголины (*В. И. Громова*) 115
Литература 117
Отряд Rodentia. Грызуны (*И. М. Громов, А. А. Гуреев*) 117
Литература 169
Отряд Cetacea. Китообразные (*Б. А. Трофимов, В. И. Громова*) 171
Литература 181
Отряд Carnivora. Хищные (*В. И. Громова, И. А. Дуброво, Н. М. Яновская*) 182
Литература 193
Отряд Pinnipedia. Ластоногие (*Б. А. Трофимов, В. И. Громова*) 230
Литература 235
Отряд Condylarthra. Кондилярты, древние копытные (*В. И. Громова*) . . . 235
Литература 238
Отряд Litopterna. Литоптерны (*Б. А. Трофимов*) 239
Отряд Notoungulata (=Toxodontia) — Нотоунгуляты (*Б. А. Трофимов*) . . . 242
Отряд Astrapotheria. Астрапотерии (*Б. А. Трофимов*) 244
Литература 245
Отряд Tubulidentata. Трубкозубы (*В. И. Громова*) 246
Отряд Pantodonta. Пантодонты (*К. К. Флёров*) 248
Отряд Dinocerata. Диноцераты (*К. К. Флёров*) 252
Литература 256
Отряд Pyrotheria. Пиротерии (*Б. А. Трофимов, В. И. Громова*) 256
Литература 257
Отряд Proboscidea. Хоботные (*Е. И. Беляева, И. А. Дуброво, Л. И. Алексеева*) 257
Литература 275
Отряд Embrithopoda. Эмбритоподы (*Б. А. Трофимов, В. И. Громова*) . . . 278
Литература 278
Отряд Hyracoidea. Даманы, или жиряки (*Б. А. Трофимов, В. И. Громова*) . . 279
Литература 280
Отряд Sirenia. Сиреновые (*Б. А. Трофимов, В. И. Громова*) 280
Отряд Desmostylia. Десмостилии (*Б. А. Трофимов, В. И. Громова*) 283
Литература 285
Отряд Perissodactyla. Непарнопалые (*Е. И. Беляева, В. И. Громова, Н. М. Яновская*) 286
Литература 334
Отряд Artiodactyla. Парнопалые (*А. Я. Година, В. И. Громова, И. И. Соколов, Б. А. Трофимов, К. К. Флёров, Я. И. Хавесон*) 337
Литература 341
Алфавитный указатель систематических названий млекопитающих (Mammalia) 411

ГЛАВНЕЙШИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ, ПРИНЯТЫЕ В ИЗДАНИИ „ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ“

Схема утверждена для „Основ палеонтологии“ Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР 30 июня 1955 г.

Группы	Системы	Отделы		Ярусы (и др. подразделения)		
Кайнозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный			
		Плейстоцен	Верхнечетвертичный			
			Среднечетвертичный			
			Нижнечетвертичный			
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний		
			Миоцен	Верхний Средний Нижний		
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний		
			Эоцен	Верхний Средний Нижний		
			Палеоцен	Верхний Нижний		
Мезозойская	Меловая	Верхний		Датский		
				Сенон	Верхний	Маастрихтский Кампанский
					Нижний	Сантонский Коньякский
				Туронский Сеноманский		
		Нижний		Альбский Аптский		
				Неоком		Барремский Готеривский Валанжинский
	Юрская	Верхний, или мальм		Титон		Верхний волжский Нижний волжский
				Кимериджский Оксфордский Лузитанский Келловейский		
		Средний, или доггер		Батский Байосский Ааленский		

Продолжение

Группы	Системы	Отделы	Ярусы (и др. подразделения)	
Мезозойская	Юрская	Нижний, или лейас	Верхний	Тоарский
			Средний	Домерский Плинсбахский
			Нижний	Лотарингский Синемюрский Геттангский
	Триасовая	Верхний		Рэтский Норийский Карнийский
		Средний		Ладинский Анизийский
		Нижний, или скифский		Кампильский Сейсский
Палеозойская	Пермская	Верхний		Татарский Казанский
		Нижний		Кунгурский Артинский
			Сакмарский	Сакмарский Ассельский
	Каменноугольная	Верхний		Оренбургский
			Жигулевский	Гжельский Касимовский
		Средний		Московский Башкирский, или каяльский
		Нижний		Намюрский Визейский Турнейский
	Девонская	Верхний		Фаменский Франский
		Средний		Живетский Эйфельский
		Нижний		Кобленцский Жединский
	Силурийская	Верхний		Лудловский
		Нижний		Венлокский Ландоверский
	Ордовикская	Верхний		Ашгильский Карадокский Ландейльский
		Средний		
		Нижний		Аренигский Тремадокский
	Кембрийская	Верхний		Не выделены
		Средний		
		Нижний		Ленский Алданский
Протерозойская	Верхняя подгруппа			
	Нижняя подгруппа			
Архейская				

ПРЕДИСЛОВИЕ

Том «Млекопитающие», как и другие тома «Основ палеонтологии», предназначен для советских палеонтологов и геологов, поэтому в нем наиболее подробно освещаются роды, встреченные или очень вероятные в ископаемом состоянии на территории СССР. Для групп, свойственных только отдаленным от СССР странам, — Южной Америке, Австралии, Индии и т. п. — даются общие сведения об отрядах в целом. Исключение сделано лишь для соседней с СССР Монгольской Народной Республики и частично для Северного Китая. Изучение остатков монгольских и китайских ископаемых млекопитающих показало значительную их близость к одновременным формам Казахской ССР, что, естественно, вызывает к ним большой интерес советских палеонтологов. Все это заставило включить указанные ископаемые роды в число подробно описываемых.

Специфика строения млекопитающих, с их сложным скелетом, элементы которого большей частью встречаются в ископаемом состоянии разрозненно, потребовала сравнительно подробных характеристик родов, чтобы облегчить возможность предварительного определения находимых остатков. В общих очерках класса, подклассов и отрядов уделено внимание приспособительному значению строения отдельных частей скелета и зубов в связи с их функцией. Толкования такого рода нередко лишь предположительны, особенно для животных, не имеющих аналогов в современной фауне. Однако они необходимы, так как направляют мысль на вопросы биологического порядка при восстановлении истории органического мира, в чем особенно заинтересована современная палеонтология.

Большой раздел, посвященный истории фаун млекопитающих земного шара, вызван желанием дать советскому читателю более широкую историческую перспективу; очерка подобного рода до сих пор в русской литературе не было.

Важность остатков млекопитающих для расчленения четвертичного периода и для датировки его отложений, что широко признается теперь учеными всего мира, заставила включить в подробные описания также роды, встречаемые только в четвертичном периоде.

Система млекопитающих, принятая в настоящем томе, в основном следует обстоятельной сводке Симпсона 1945 г. В случаях самостоятельной проработки тем или иным автором какой-либо группы, в ее систематику внесены изменения. Надо учитывать, что всякая система любой группы организмов неизбежно изменяется с новыми исследованиями и с изменениями взглядов на филогению отдельных ветвей, которая, по современным представлениям, должна лежать в основе систематики организмов.

Почти все характеристики систематических категорий переработаны авторами заново по

литературным данным, а частично — и по самостоятельным исследованиям. При этом особое внимание обращалось на сопоставимость характеристик соподчиненных групп, что только и может дать возможность определения. Преимущественное внимание обращено в диагнозах на скелетные элементы, соответственно задаче настоящей сводки.

В целях наглядности в текст помещены иллюстрации. В большинстве случаев даны перерисовки из других работ, реже — оригинальные рисунки (в этих случаях в подписях к рисункам не указан источник).

Большую помощь в работе над настоящим томом оказали К. К. Флёров, Е. И. Беляева, И. А. Дуброво и Б. А. Трофимов.

Над рисунками работал коллектив художников: Т. Ф. Белоцветова, В. Д. Колганов, В. И. Ляхов, К. П. Мешков и А. А. Яроцкий. Большую техническую помощь оказали Е. Л. Дмитриева и М. Б. Борисоглебская. В оформлении иллюстрационной части принимали участие М. П. Жукова и Е. М. Сосновская.

В справочнике применяются следующие сокращенные обозначения для хранилищ коллекций институтов Академии наук СССР: Палеонтологического — ПИН, Зоологического — ЗИН, Геологического — ГИН.

Литература приведена только основная и преимущественно для групп, представители которых найдены на территории СССР.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ[1]

Характеристика[2]. Млекопитающие — позвоночные, почти всегда рождающие живых детенышей и вскармливающие их молоком — продуктом выделения некоторых групп кожных трубчатых желез, находящихся в брюшной области. Кожа в большей или меньшей степени покрыта волосами (хотя бы у зародышей). Роговые покровы (кожные чешуи, роговой клюв) почти никогда не встречаются. Сердце четырехкамерное, с полностью разделенной артериальной и венозной кровью. Полушария большого мозга крупные, покрывающие средний мозг, а часто также обонятельные доли и мозжечок; на большей части поверхности полушарий имеются складки, или извилины.

Мозговая полость черепа и весь его мозговой отдел имеют значительные размеры. Число костей черепа сокращено; отсутствуют предлобные (*praefrontalia*) и залобные (*postfrontalia*) кости. Теменного отверстия и теменного глаза нет. Затылочных мыщелков два; образованы они боковыми затылочными костями (*exoccipitalia*), а иногда частично и основной затылочной костью (*basioccipitale*). Носовая и ротовая полости разделены костным нёбом, образованным пластинами-отростками верхнечелюстных и нёбных костей. Переднее носовое отверстие одно. Нижняя челюсть, кроме самых ранних форм, образована одной зубной костью (*dentale*); остальные кости, характерные для рептилий, исчезли или перемещены в барабанную полость черепа и вошли в состав слухового аппарата среднего уха: суставная кость (*articulare*) и надсуставная (*supraarticulare*) образовали молоточек, угловая (*angulare*) — барабанную кость, с натянутой на ней барабанной перепонкой; квадратная кость низших позвоночных (*quadratum*), подвешивающая у них нижнюю челюсть к чешуйчатой кости (*squamosum*), также превратилась в слуховую косточку-наковальню.

Нижняя челюсть, кроме древних, верхнетриасовых форм, сочленяется одним суставом непосредственно с чешуйчатой костью черепа, на которой имеется соответствующая суставная впадина. Каменистая кость (*petrosum*) со вмещающим ее слуховым лабиринтом лежит в основании черепа. За немногими исключениями (случаи вторичной утраты зубов) имеются зубы, верхние из которых сидят только на верхнечелюстных и межчелюстных костях (*intermaxillaria*). Зубы дифференцированы на морфологически и функционально различные типы: резцы, клыки, переднекоренные и заднекоренные; они сидят в ячейках в челюстных костях, сменяются (кроме заднекоренных), за редкими исключениями, не более одного раза; заднекоренные первично построены сложнее передиекоренных и имеют не менее двух корней.

Длинные кости конечностей и позвонки, по крайней мере, хвостовые, имеют отдельно от тела окостеневающие концы—эпифизы. Конечности почти всегда (кроме Prototheria и кротов из Eutheria) расположены под туловищем, которое более или менее высоко поднято над землей; при этом плечо и бедро расположены в сагиттальной плоскости: плечо отклонено нижним концом назад, бедро — вперед. В плечевом поясе нет *cleithrum* и почти всегда (кроме Prototheria) отсутствуют самостоятельные коракоидные элементы, соединяющие ло-

[1] Автор — В. И. Громова.

[2] Хотя для настоящего руководства имеют первенствующее значение признаки скелета и зубов, автор счел необходимым в характеристику класса и подклассов включить также некоторые основные особенности мягких частей тела, которые, естественно, для ископаемых форм только предположительны.

патку с грудиной; они заменены небольшим коракоидным отростком лопатки. В тазовом поясе подвздошная кость направлена относительно вертлужной впадины вперед; имеется запирательное отверстие. Число фаланг пальцев всегда 2-3-3-3-3, хотя иногда у водных животных оно возрастает (у некоторых китообразных и сиреновых).

ПОЛОЖЕНИЕ КЛАССА МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СИСТЕМЕ И ЕГО ПРОГРЕССИВНЫЙ ХАРАКТЕР

Перечисленные признаки, как правило, отличают млекопитающих от рептилий. Однако у некоторых представителей последних из отряда Therapsida, который признается родоначальным для млекопитающих, многие из этих признаков проявляются хотя обычно не в такой резко выраженной форме, как у млекопитающих. Так, у них иногда наблюдаются раздвоение затылочного мыщелка, утрата *prae-* и *postfrontalia,* костное нёбо между носовой и ротовой полостями, отсутствие теменного отверстия, дифференцировка зубов на резцы, клыки и коренные и однократная их смена, исчезновение в плечевом поясе *cleithrum,* перемещение конечностей под туловище, зачаток запирательного отверстия в тазовом поясе, по три фаланги на втором и третьем пальцах и т. д.[1]. Но все эти черты сходства проявляются разрозненно у разных родов, не в постоянном комплексе, и, что самое главное, у Therapsida отсутствуют наиболее характерные черты класса Mammalia: образование нового сочленения нижней челюсти (*dentale-squamosum*), увеличение большого мозга и, кроме самых ранних стадий эволюции, сохранение в нижней челюсти только одной кости, с превращением некоторых других костей в элементы слухового аппарата. Таким образом, все роды, известные из отряда Therapsida, — это лишь первые, незавершенные шаги по пути к переходу позвоночных на новую, более высокую ступень. Подлинный родоначальник класса млекопитающих еще не выяснен.

Млекопитающие — наиболее прогрессивная группа среди позвоночных. Для них характерен интенсивный обмен веществ, который обеспечивается полным разделением артериальной и венозной крови и волосяным покровом, помогающим поддерживать постоянную температуру тела, независимую от внешних температурных условий. Этому же в значительной степени способствует совершенство их зубной системы, благодаря чему кишечный тракт получает уже сильно размельченную пищу, а также развитие твердого нёба, обусловливающее полное разделение в переднем отделе черепа пищеварительных и дыхательных путей и допускающее непрерывность дыхания во время поглощения пищи. Интенсивный обмен веществ делает возможными бо́льшую активность и подвижность животных, которая еще облегчается положением их конечностей под туловищем, в сагиттальной плоскости тела в отличие от амфибий и рептилий с их направленными в стороны от тела конечностями. Этим создается возможность подъема тела над землей и удлинения конечностей, а следовательно, и более быстрого передвижения животного.

В интенсивности обмена веществ, подвижности и активности млекопитающие превосходят всех холоднокровных позвоночных. Птицы в этом отношении им не уступают. Бесспорно первое место во всем органическом мире занимают млекопитающие по способности приспосабливать свое поведение к изменяющейся жизненной обстановке и пользоваться прошлым индивидуальным опытом в новых условиях. Эта способность вырабатывать сложные, разнообразные и в то же время гибкие, пластичные условные рефлексы стала возможной лишь благодаря высокому развитию полушарий большого мозга как по объему, так и по сложности строения. Условием для такого развития высшей нервной деятельности было совершенствование у млекопитающих анализаторов внешних воздействий — органов чувств.

Сложность строения организма, в частности — центральной нервной системы, потребовала длительного индивидуального развития, которое стало возможным благодаря интенсивному питанию плода кровью материнского организма, осуществляемому при помощи плаценты. Плацента представляет собой тесное складчатое и ворсинчатое соединение выростов тканей плода с поверхностным слоем полости матки матери, при котором кровеносные сосуды того и другого вступают в непосредственную связь; наиболее совершенна в этом отношении так называемая аллантоид-

[1] О мягких частях тела ничего не известно.

ная плацента. Несмотря на такое устройство, детеныш млекопитающего рождается еще не вполне способным к самостоятельной жизни; здесь на помощь приходит последующее вскармливание его молоком, представляющее одно из основных отличий класса млекопитающих от остальных позвоночных.

В этот же период, а отчасти и позже продолжается рост молодого животного. При этом в длинных костях конечностей и в позвонках рано окостеневают их суставные концы (эпифизы) и средняя часть (диафиз); нередко окостеневают самостоятельно также большие отростки на концах костей (места крепления мышц). Между окостеневшими частями сохраняется прослойка соединительной ткани, за счет которой и происходит нарастание кости в длину. Такой способ роста костей представляет собой, несомненно, прогресс в развитии млекопитающих, так как ранняя прочность суставов и мест мускульных прикреплений дает возможность двигаться еще не вполне выросшему животному. Раздельным окостенением эпифизов и диафиза объясняются находки этих частей кости отдельно (без следов поломов).

Перечисленные прогрессивные черты Mammalia, находящиеся между собой в неразрывной связи, обусловили распространение представителей класса по всему земному шару и заселение ими всех существующих зон жизни во всех климатических поясах.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА И ЗУБОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ИХ РАЗНЫЕ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ТИПЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

В настоящее описание, как и в последующие характеристики систематических категорий, не включены признаки, трудно доступные наблюдателю, как, например, детали строения носовых раковин, среднего и внутреннего уха и т. п. Для позвонков даются иногда лишь немногие признаки (преимущественно для шейных), так как точное положение отдельного позвонка в скелете трудно установимо; к тому же они редко сохраняются цельными. Не принимаются в расчет также признаки плохо сохраняющихся в ископаемом состоянии молодых животных, что сильно затруднило бы характеристику систематических категорий. В основу положено описание наиболее доступных для изучения признаков взрослых животных.

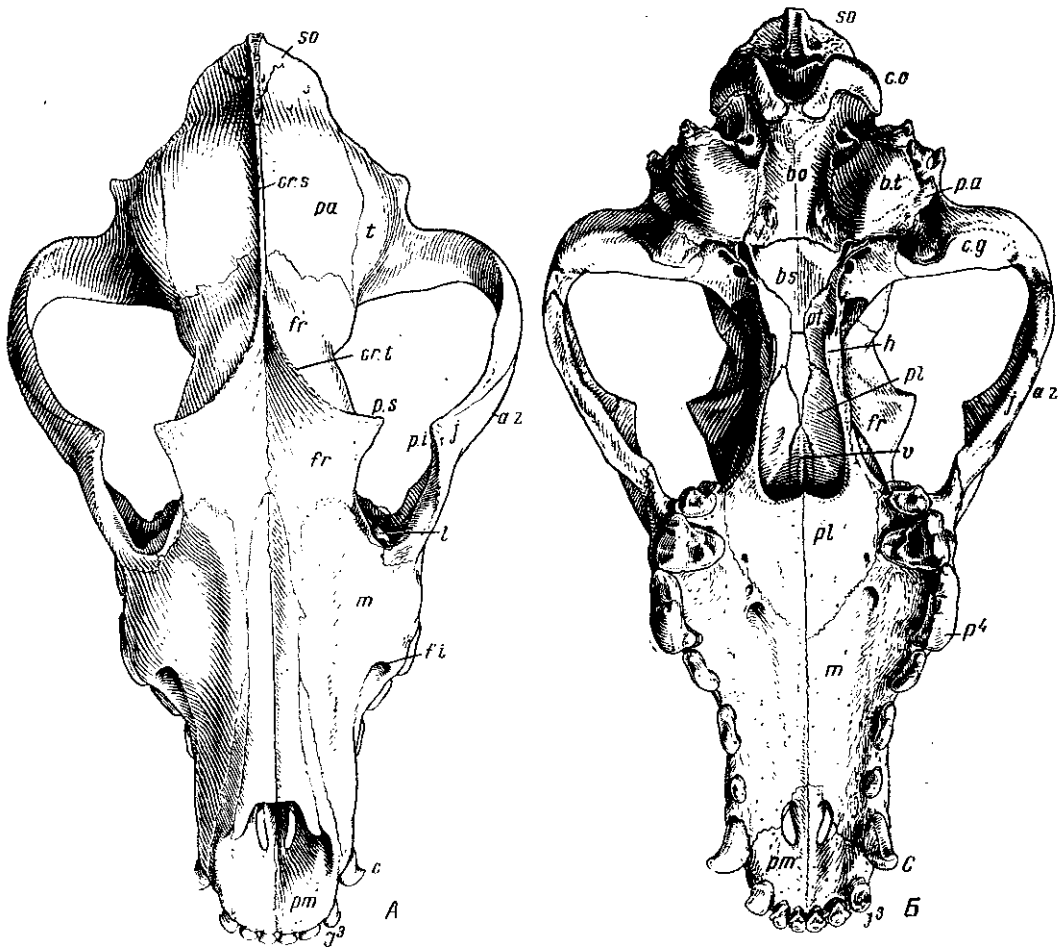
Общий план строения скелета Mammalia соответствует таковому низших позвоночных с основными отличиями, указанными в характеристике класса.

Размеры животных имеют в систематике сравнительно мало значения; даже в пределах вида они иногда очень сильно меняются, тем более — в пределах более крупных категорий. Тем не менее, иногда указание на пределы изменчивости размеров помогает определению остатков.

Замечание к измерениям черепа. Когда в настоящей сводке указывается длина черепа, то подразумевается его кондилобазальная длина — расстояние от переднего края межчелюстных костей до заднего края затылочных мыщелков. Лицевой отдел черепа считается от той же точки до переднего края глазницы, мозговой отдел — от переднего края глазницы до задней точки черепа, где бы она ни приходилась (для оценки приблизительного соотношения между обоими отделами малосущественно, измеряется ли их длина в проекции на среднюю линию черепа или вкось, по прямой).

Череп. Голова животного является вместилищем головного мозга и органов чувств, органом восприятия и первоначальной обработки пищи, а также — началом дыхательных путей. (Рис. 1.) Все эти функции кладут отпечаток на строение черепа, а, видоизменяясь в разной обстановке и при разном образе жизни, делают череп одним из наиболее надежных элементов для построения систематики животных и восстановления их филогении.

Соотношение между лицевым и мозговым отделами черепа различно и зависит от разных причин. Мозговой отдел увеличивается с относительным увеличением головного мозга — прогрессивным процессом, протекающим в разных, а возможно, и во всех ветвях класса. Лицевая часть заметно укорачивается в тех случаях, когда требуется значительной силы сжатие челюстей на их переднем конце (укорочение плеча сопротивления рычага), что имеет место, например, у хищников (схватывание и удержание добычи), у грызунов



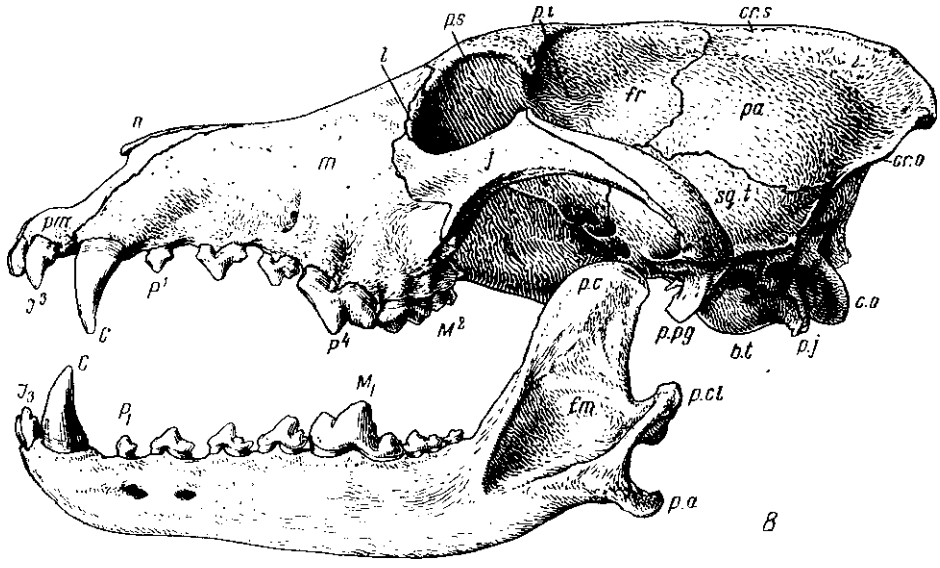


Рис. 1. Череп млекопитающего (волка)

А—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку. *so*—верхняя затылочная кость (*supraoccipitale*); *bo*—основная затылочная кость (*basioccipitale*); *c. o*—затылочные мыщелки (*condyles occipitales*); *pa*—теменная кость (*parietale*); *cr. s*—стреловидный, или сагиттальный, гребень (*crista sagittalis*); *cr. o*—затылочный гребень (*crista occipitalis*); *b. t*—слуховой пузырь (*bulla tympani*); *p. a*—слуховое отверстие (*porus acusticus*); *bs*—основная часть клиновидной кости (*basisphenoideum*); *c.g*—суставная впадина (*cavitas glenoidalis*); *p. pg*—заставный отросток (*proc. postglenoideus*); *p. j*—яремный отросток (*proc. jugularis*); *t*—височная кость (*temporale*); *sq. t*—чешуя височной кости (*squama temporalis*); *fr*—лобная кость (*frontale*); *cr. t*—височные гребешки или линии (*crista temporalis*); *a. z*—скуловая дуга (*arcus zygomaticus*); *j*—скуловая кость (*jugale*); *p. s*—верхний заглазничный отросток (*proc. postorbitalis superior*); *p. i*—нижний заглазничный отросток (*proc. postorbitalis inferior*); *l*—слёзная кость (*lacrimale*); *pl*—нёбная кость (*palatinum*); *pt*—крыловидная кость (*pterygoideum*); *h*—крючочки (*hamuli*); *m*—верхнечелюстная кость (*maxillare*); *n*—носовая кость (*nasale*); *f. i*—подглазничное отверстие (*foramen infraorbitale*); *pm* межчелюстная кость (*praemaxillare*); *p. c* венечный отросток (*proc. coronoideus*); *p. cl*—суставный отросток (*proc. condyloideus*); *p. a*—угловой отросток (*proc. angularis*); *f. m*—массетерная ямка (*fossa masseterica*); I—резцы (*incisivi*); C—клык (*caninus*); P—переднекоренные зубы (*praemolares*); M—заднекоренные зубы (*molares*)

(грызение), аминодонтов (вытягивание из земли корневищ) и др. Напротив, лицевая часть удлиняется, когда, в связи с необходимостью перетирания жесткой растительной пищи, увеличивается общая жевательная поверхность коренных зубов — заднекоренные удлиняются, а переднекоренные в той или иной степени моляризуются (стр. 24), как, например, у жвачных и поздних лошадей. Удлинение лицевого отдела имеет место также в тех случаях, когда животное вскапывает мордой землю (свиньи), или когда требуется захватить одновременно большое количество пищи (китообразные), или при некоторых своеобразных способах питания (трубкозуб, муравьед и др.). Установлено, что в пределах одного вида более мелкие особи или подвиды имеют относительно более крупный мозговой отдел и более короткую морду, чем более крупные (у разных пород собак и других домашних животных[1]); в этом, видимо, проявляются некоторые закономерности роста, этот же фактор при прочих равных условиях должен сказываться и у родственно далеких форм. Все перечисленные факторы, а также и многие другие в совокупности определяют в каждом отдельном случае соотношение между обоими отделами черепа.

На общую форму черепа оказывает сильное влияние степень развития черепных гребней. Вдоль поверхности лобных и теменных костей тянутся два гребня, начинающиеся на вершинах верхних или лобных заглазничных отростков; эти гребни в некоторых случаях выражены очень слабо. Нередко (у многих насекомоядных, грызунов, приматов, парнопалых) лобно-теменные гребешки раздельно и почти параллельно достигают заднего края теменной поверхности, где примыкают к низкому затылочному гребню, отделяющему теменную поверхность от затылочной. Но иногда они на большем или меньшем расстоянии от надглазничных отростков сближаются и сливаются в срединный продольный так называемый стреловидный, или сагиттальный, гребень, достигающий нередко большой высоты; позади он раздваивается и сливается с соответственно повышенным поперечным затылочным гребнем. Значение этих различий следующее. Черепные гребни ограничивают сверху, сзади и отчасти спереди так называемую височную впадину, на поверхности которой начинается самый сильный мускул, поднимающий нижнюю челюсть и прижимающий ее к верхней челюсти, — височный (*m. temporalis*). Гребни развиваются в результате тяги к местам прикрепления фасций, покрывающих мускул; тяга эта усиливается при его сокращении и утолщении. Передвижение гребней наверх, к средней линии черепа, и слияние их в стреловидный гребень — увеличивают площадь начала мускула и тем делают возможным более мощное его развитие. Отсюда понятно, что самые высокие черепные гребни встречаются у хищных животных, у которых сильное сжатие челюстей происходит как при овладении добычей, так и при разрезании ее мышц, сухожилий и дроблении костей.

При одинаковом характере пищи гребни должны быть выше у животных с относительно небольшой мозговой коробкой, поэтому самые высокие гребни встречаются у древних животных с небольшим головным мозгом, например, у диноцерат, древних свинообразных и др. Обратное влияние оказывают небольшие размеры животного. При относительно большой у них мозговой коробке (согласно указанным закономерностям роста) ее поверхность обеспечивает значительную мощность височного мускула без дополнительного увеличения площади его начала. Таким образом, самых высоких черепных гребней следует ожидать у крупных архаичных хищников; это имеет место, например, у крупных креодонтов (эндрьюсархуса, гиенодонтов и др.).

Характер жевательных движений сказывается и на других элементах черепа. Так, скуловая дуга имеет разную форму и величину. На ее нижней и внутренней поверхности начинается вторая сильная мышца — массетер (*m. masseter*), поднимающая нижнюю челюсть и прикрепляющаяся к нижней челюсти на наружной поверхности ее углового отдела. Поэтому, как и височный мускул, массетер должен быть сильно развит у хищников, у которых особенно сильное сжатие челюстей имеет место в их заднем отделе, вблизи прикрепления указанного мускула, где находятся их плотоядные зубы (для разрезания мясной пищи) и задние бугорчатые (для раздавливания плодов и пр. — при смешанном режиме).

Иногда массетер сильно развит и у других групп, например у свиней (работа задних моляров при дроблении плодов, корней и пр.). В этих случаях скуловая дуга не только широкая (в вертикальном направлении), но и выпуклая вверх; это, во-первых, предохраняет ее от излома при сокращении мышцы, во-вторых, усиливает ее роль как контрфорса, воспринимающего давление наверх со стороны задних зубов при жевании. При этом скуловые

[1] Та же закономерность проявляется при индивидуальном росте животного: с увеличением его размеров лицевая часть черепа растет быстрее, чем мозговая, и у взрослого животного она относительно длиннее, чем у молодого.

дуги обычно не только выпуклы вверх, но и широко расходятся в стороны: внутри от них должно быть достаточно места для утолщающихся при сокращении мощных височной и массетерной мышц. В тех случаях, когда размельчение пищи происходит путем не разрезания или раздавливания, а путем перетирания, — переднезадними движениями (слоны, многие грызуны) или боковыми (жвачные), или же размельчение пищи не требует большого усилия и сильного сдавливания челюстей (насекомоядные, рукокрылые), или, наконец, пища направляется в желудок почти без предварительного размельчения (ластоногие, китообразные, многие неполнозубые), — скуловые дуги делаются тонкими, прямыми, прижатыми к черепу, а иногда и совсем исчезают (ехидна, землеройки, муравьед).

Скуловая дуга при этом теряет свое значение места начала задних порций массетера, так и контрфорса: давление нижней челюсти на верхнюю уже не концентрируется в их задних отделах, а распределяется по ряду коренных равномерно; кроме того, зубные ряды в этих случаях обычно перемещены к средней линии черепа, основание которого и принимает на себя давление при жевании.

Перетирающие движения вызывают видоизменение других элементов черепа. При переднезадних движениях тяга вперед совершается преимущественно некоторыми частями массетера; у однорезцовых грызунов, у которых такой способ размельчения пищи развит сильнее всего, поверхностный слой массетера перемещается на лицевую сторону верхнечелюстной кости, впереди глазницы, где для его прикрепления развиваются площадки и выступы; иногда, кроме того, передняя порция внутреннего слоя того же мускула проходит через сильно увеличенное подглазничное отверстие на лицевую поверхность, где прикрепляется на верхнечелюстной и даже на межчелюстной костях. Движение челюсти назад производится двубрюшной мышцей (*m. digastricus*) от яремного отростка черепа к нижней и внутренней стороне нижней челюсти. При боковых перетирающих движениях попеременно работают крыловидные мышцы (наружная и внутренняя) от крыловидного отростка основной и от крыловидной костей к внутренней поверхности нижней челюсти. В этих случаях крыловидные выступы вырастают в высокие, иногда раздвоенные пластины.

Глазница в зависимости от степени развития зрения имеет большие или меньшие размеры; большей частью отверстия глазниц направлены в стороны; иногда, при стереоскопическом зрении (у приматов и некоторых других), они повернуты вперед. У примитивных млекопитающих глазница широко связана с височной ямкой; в процессе прогрессивной эволюции по заднему краю глазницы образуется дуга, отделяющая ее от последней; иногда она образована спускающимся вниз заглазничным отростком лобной кости (верхним) и поднимающимся навстречу ему отростком скуловой кости (нижним заглазничным), причем между их вершинами натянута крепкая связка; в других случаях оба отростка удлиняются и срастаются в костную заглазничную дугу. Эта дуга предохраняет глаз от давления со стороны лежащих позади жевательных мышц. Наиболее совершенна указанная изоляция у высших приматов, у которых глазница замкнута позади почти сплошной костной стенкой (остается лишь небольшая щель), образованной разрастанием глазничных крыльев основной кости.

Весьма различна степень развития межчелюстной кости (*os intermaxillare*), которая тесно связана с развитием помещающихся в ней верхних резцов. При их редукции она уменьшается, иногда до полного исчезновения (рукокрылые); при их большом развитии она увеличивается, особенно сильно — ее носовой отросток, направляющийся назад-наверх и окаймляющий снаружи переднее носовое отверстие. Этот отросток передает давление, испытываемое резцами при их работе (например, у грызунов при грызении) в лобную кость, к которой он в таких случаях примыкает, и дальше, в задние отделы черепа. Исключительно больших размеров достигает носовая часть межчелюстных костей у хоботных, где она заключает в себе огромные альвеолы гигантских бивней. Очень сильно разрастается носовая ветвь межчелюстных костей у китообразных, у которых это связано с отодвиганием назад-вверх носового отверстия (см. стр. 171).

Носовые кости (*nasalia*), прикрывающие сверху носовую полость, обычно довольно длинные; иногда они доходят впереди до уровня передних краев межчелюстных костей, чаще не достигают вершинами уровня последних, так что носовое отверстие на черепе направлено не прямо вперед, а вперед и несколько вверх. Значительное укорочение носовых костей и отодвигание назад, на верхнюю поверхность черепа, носового отверстия связано обычно с развитием хобота, когда костная в основании носовая трубка продолжается впереди в хрящевую подвижную. Это имеет место, например, у тапиров и в высокой степени у хоботных. Другой случай отодвигания назад, на верхнюю поверхность черепа, носо-

вого отверстия и укорочения носовых костей имеет место у водных животных, что облегчает вдыхание воздуха при подъеме над поверхностью воды; максимального развития это изменение достигает у китообразных.

В глубине носовой полости находятся обонятельные раковины (*turbinalia*) — сложно закрученные ячеистые образования из тонкой костной пластинки, покрытые обонятельным эпителием. Этим достигается бо́льшая поверхность, воспринимающая при вдыхании запахи. Глубже всего помещаются решетчатые раковины, прикрепленные к решетчатой кости, ближе к переднему носовому отверстию — носовая и челюстная раковины, прикрепленные к носовым и верхнечелюстным костям. Величина, сложность строения и соотношение в размерах разных раковин различны, смотря по развитию органа обоняния. Эти хрупкие образования очень редко сохраняются и потому для палеонтологии большого значения не имеют.

Довольно существенное значение для систематики млекопитающих имеет слезная кость (*os lacrimale*), лежащая по переднему краю глазницы. Ее передняя часть выходит на лицевую поверхность, задняя — в полость глазницы; на глазничной ее поверхности, близко к краю глазницы, находятся одно-два слезных отверстия, ведущих в слезно-носовой канал. В зависимости от ряда причин, многие из которых неясны, размеры и форма обеих частей слезных костей и положение и число слёзных отверстий у разных форм очень различны. Иногда слёзная кость совсем отсутствует (у однопроходных, ластоногих и некоторых других), иногда на ней нет слёзных отверстий (у китообразных, сиреновых, слонов). В некоторых случаях (у парнопалых, лошадиных) она имеет на лицевой поверхности глубокую впадину (так называемую предглазничную) для помещения железы; иногда у ее верхнего края имеется этмоидальная щель, ведущая в носовую полость (олени, жирафы, некоторые жвачные).

Твердое нёбо, разделяющее в виде горизонтальной пластинки носовую и пищеварительную полости лицевого отдела, образовано отростками верхнечелюстных и нёбных костей; в переднем отделе к ним присоединяются нёбные отростки межчелюстных костей. Ширина и форма нёба тесно связаны с расположением коренных зубов, т. е. в конечном счете, с характером жевательной функции. Очень различна протяженность твердого нёба.

Чаще всего оно тянется в виде непрерывной пластинки от переднего конца черепа до заднего края зубного ряда, прерываемой лишь в переднем отделе парой резцовых отверстий, а в заднем — парой нёбных (положение и величина их также различны). Иногда по заднему краю оно сокращается в длину, оканчиваясь значительно впереди заднего края зубов; иногда от нёба остается всего лишь узкий (спереди назад) мостик между альвеолярными частями челюстей (у зайцеобразных). В других случаях оно, напротив, сильно удлиняется назад; максимально — у некоторых креодонтов (*Hyaenodon*) и китообразных.

Значительные и разнообразные изменения претерпевает в процессе эволюции костная основа слухового аппарата. Каменистая кость (*petrosum*), вмещающая в себе лабиринт — орган слуха и равновесия, — в отличие от рептилий оттеснена у Mammalia увеличенным головным мозгом на нижнюю поверхность черепа. Она рано срастается с лежащей позади нее сосцевидной костью (*mastoideum*) в одну каменисто-сосцевидную кость (*perioticum*). У разных форм ее сосцевидный отдел развит различно: иногда он выходит на наружную поверхность черепа узкой полоской между яремным отростком (*processus jugularis*) и заслуховым (*processus posttympanicus*); в других случаях он почти или совсем не виден снаружи, и указанные отростки плотно прилегают друг к другу, или, напротив, вздувается в большой пузырь, выходя иногда даже на верхнюю поверхность черепа (у некоторых полуобезьян, тушканчиков и др.).

Периотикум иногда лишь слабо связан с окружающими костями черепа — чаще у древних или примитивных форм, как, например, насекомоядных, рукокрылых, неполнозубых и некоторых других, и в ископаемом состоянии легко отпадает. У китообразных он связан с черепом только связками и потому часто встречается отдельно, в виде плотных костей, так называемых цетолитов. В других случаях — у большинства хищных, парнопалых и других он тесно сращен с соседними костями — основной и боковыми затылочными (*basioccipitale, exoccipitalia*), основной клиновидной (*basisphenoideum*) и ее крыльями (*alisphenoidea*).

Барабанная кость (*tympanicum*) первоначально имеет форму костного полукольца или целого кольца, окружающего наружное слуховое отверстие; на ней натянута барабанная перепонка, воспринимающая звуковые волны. Такой она и остается у более примитивных форм (однопроходных, многих сумчатых и насекомоядных, рукокрылых, некоторых неполнозубых, креодонтов и др.). Нередко снаружи от барабанной перепонки кость вытягивается в слуховой канал, который иногда

удлиняется снаружи срастающимися между собой отростками черепа — заслуховым и засуставным (*processus postglenoideus*). Внутри барабанная кость большей частью плотно срастается с каменистой; обе они, вместе с выступами соседних костей основания черепа (см. выше) окружают барабанную полость, заключающую в себе слуховые косточки.

У более архаичных современных форм эта полость снизу прикрыта только перепонкой, у ископаемых форм она открыта; в процессе эволюции барабанная полость прикрывается снизу костной пластинкой — выростом барабанной кости. Эта пластинка нередко вздувается, образуя костный слуховой пузырь (*bulla auditiva, bulla tympani*), иногда достигающий больших размеров (см. рис. 515). В некоторых случаях (у части хищников) нижняя стенка слуховых пузырей лишь в передней части образована барабанной костью, в задней ее части развивается особая энтотимпанальная кость (*entotympanicum, os bullae*); слуховой пузырь в этих случаях имеет двойной состав (см. рис. 201). Воздушные полости слуховых пузырей и соединенные с ними полости, развивающиеся в соседних костях черепа, включая иногда сосцевидные и даже нёбные (*palatina*) и крыловидные кости, являются резонаторами, усиливающими звук; сильнее всего вздуты слуховые пузыри и развиты воздухоносные полости у пустынных животных (пустынных лисиц, тушканчиков и др.).

В общем развитие костного слухового аппарата идет у млекопитающих в направлении усиления связанности, компактности составляющих его элементов, прочности их срастания с черепом, развития костного среднего уха, предохраняющего нежные слуховые косточки от повреждения, и резонирующих приспособлений. Указанное общее направление эволюции видоизменяется в связи с образом жизни животных, той или иной степенью развития их слуха и по другим причинам; при этом все элементы костного слухового аппарата приобретают разную форму, величину и связь между собой и с другими костями. В частности, очень различно у разных форм строение слуховых пузырей — их величина, форма, состав и степень вздутия. Иногда развитие приостанавливается и сохраняется примитивный характер всего аппарата.

Разнообразие в строении костного слухового аппарата у млекопитающих делает его важным систематическим признаком класса.

Общая форма черепа нередко значительно изменяется у взрослых животных вследствие развития внутри его костей воздушных камер или синусов. При этом губчатая костная ткань, прослойка которой разделяет у молодого животного наружный и внутренний слои плотного костного вещества, исчезает, и оба плотных слоя раздвигаются, оставляя между собой полость. В образовавшейся камере, при достаточной ее величине, развиваются тонкие костные поддерживающие перегородки, делящие камеру на ячеи и расположенные в разных направлениях.

Чаще всего полости развиваются в крыше черепа — в лобных, теменных и затылочных костях; но иногда они распространяются в боковые кости мозговой коробки — в чешуйчатые, сосцевидные, боковые затылочные, а также в кости основания черепа — решетчатую, основную клиновидную и крыловидные. Нередко синусы связаны с полостями черепа — носовой, барабанной; слизистая оболочка последних при этом врастает в синусы и покрывает изнутри их стенки.

Пневматизация костей черепа свойственна только млекопитающим. О значении ее существуют разные теории. По-видимому, все они частично правы, и развитие костных полостей определяется не одной причиной. Прежде всего, они возникают везде, где для сохранения нужных пропорций, прочности и компактности черепа необходимо утолщение костей; в таких случаях костные полости устраняют значительное утяжеление костей, поэтому у водных животных по понятной причине костных черепных пазух не бывает. У крупных форм костные полости развиты сильнее (при прочих равных условиях), чем у близких к ним мелких, что также объясняется стремлением к облегчению костей. Далее, в эволюции отдельных ветвей млекопитающих развитие лобных пазух часто вызывается увеличением полушарий большого мозга, верхнепередняя граница которых, находящаяся у примитивных форм на одном уровне с поверхностью обонятельных лопастей, начинает все более круто спадать к последним, и с поверхности черепа образуется впадина, нарушающая плавность его очертаний и его крепость. В этом месте плотные слои лобных костей раздвигаются и восстанавливается правильность очертаний черепа; внутри кости возникает полость или синус.

Поэтому лобные пазухи почти никогда не встречаются у древних форм, например, эоценовых и олигоценовых эквид, имеющих маленькие полушария. Как правило, эти костные полости развиваются у эквид лишь с миоцена (со среднего миоцена — у меригиппуса). Механическое значение пазух в крыше черепа очевидно у животных, несущих рога, например, у полорогих, крупных носорогов, где мно-

гочисленные перегородки в полостях ослабляют сотрясение при ударах рогами. В этих случаях костные пазухи имеются во всех костях черепной крыши, как у крупных носорогов, или заходят в костные пеньки рогов, а часто — и в их роговые отростки, как у полорогих. Однако в некоторых случаях в этом отношении имеются исключения: у некоторых видов оленей, несмотря на наличие крупных рогов, в крыше черепа кости лишены синусов. Максимального развития достигают костные полости в черепе слонов (рис. 296), у которых вследствие этого достигается без заметного утяжеления значительное увеличение затылочной поверхности черепа, на которой укрепляются мощные связки и мышцы, поддерживающие тяжелую голову.

В систематике копытных в широком смысле (стр. 33) большое значение имеют «рога» разного рода. Чаще всего это выросты костей крыши черепа. Обычно рога помещаются (почти всегда одна пара) на лобных костях (у оленей, полорогих) и по строению они бывают двух типов. Рога одного типа (у оленей) состоят из плотного костного вещества, и за исключением основной части, так называемых пеньков, ежегодно сбрасываются и вырастают заново. На первых стадиях сезонного развития они покрыты кожей и волосами, позже — голые (кожа высыхает и спадает). Рога этого типа в процессе эволюции делаются постепенно все крупнее и ветвистее; аналогичное изменение имеет место и в индивидуальном развитии.

Рога другого типа (у полорогих) имеют в большей или меньшей степени плотное костное вещество лобных отростков только с поверхности, в глубине отростка оно мелкогубчатое или даже заменено крупными полостями (синусами), разделенными прочными костными перегородками; полости эти в разной степени глубоко проникают в вершину отростка и большей частью связаны с воздухоносными полостями лобной кости. Лобные отростки при наличии рогов указанного типа покрыты плотным роговым футляром или чехлом, производным кожи; футляры сохраняются в ископаемом состоянии очень редко и в исключительных случаях — в мерзлой почве, в кире, или озокерите. Рога этого типа неветвистые и не сбрасываются в течение жизни животного [1].

Несколько иной характер имеют рога жираф. Они почти всегда небольшие и неветвистые (исключение — небольшая группа сиватериев с крупными ветвистыми рогами), в течение жизни полностью или частично покрыты кожей и волосами и не сбрасываются [1]; степень пневматизации их различна. У жираф рога (одна или две пары) располагаются на лобных или частично на теменных костях; иногда, кроме того, имеется еще непарный передний рог на лобных или носовых костях.

У некоторых млекопитающих костные рогообразные выросты помещаются на носовых костях и достигают иногда большой величины (бронтотерии), у других — как на лобных, так и на носовых (некоторые диноцераты).

Иного рода «рога» носорогов — производные кожи, представляющие собой очень прочные образования из рогового вещества, без костной основы. Как и роговые футляры полорогих, они сохраняются лишь в исключительных случаях и только в поздних (плейстоценовых) отложениях. Указанием на былое присутствие их у животного служат сильно шероховатые и бугристые участки поверхности лобных и носовых костей.

Первоначальное значение рогов разного рода — служить орудием защиты от хищников. Это очень существенно для копытных животных, лишенных острых зубов и когтей. Кроме того, рога самцов представляют оружие борьбы за самку. У более поздних форм последнее значение рогов нередко преобладает, в связи с чем у самок они часто развиты слабее, чем у самцов, или даже отсутствуют (у большинства оленей, некоторых баранов и антилоп).

Значительное разнообразие рогов по положению, величине и форме делает их очень важным диагностическим признаком.

Нижняя челюсть почти полностью определяется в своей форме способом питания. У хищников (см. рис. 1), которым для овладения живой добычей требуется схватывание и удержание при помощи клыков, — а размельчается пища (наподобие работы ножниц) верхними и нижними коренными зубами, — для чего необходимо сильное сжатие челюстей. В связи с этим их нижняя челюсть обычно короткая, и диастема (беззубое пространство между клыками и коренными зубами) отсутствует или укорочена (укорочение плеча сопротивления рычага). Сама челюсть в горизонтальной части высокая (противодействие излому при сжатии); венечный отросток длинный по отношению к уровню суставной головки, отвесный (удлинение плеча силы височ-

[1] Лишь у одного американского рода (*Antilocapra*) роговые футляры ежегодно сбрасываются и образуются заново; футляры имеют одну небольшую боковую ветвь; костная основа не сбрасывается и неветвиста.

[1] Возможно, что рога сиватериев были покрыты роговыми чехлами, подобно рогам *Antilocapra*.

ного мускула, сжимающего челюсти, который прикрепляется на вершине отростка) и широкий спереди назад (противодействие его излому при тяге височного мускула и увеличение поверхности его прикрепления).

Обе половины челюсти действуют как одно целое, и их передние отделы неподвижно сращены между собой (по поверхности сращения или симфизу). При этом у хищников обычно суставная головка челюсти расположена очень низко — часто на уровне коренных зубов, чем достигается, во-первых, возможность значительного возвышения венечного отростка над уровнем сустава без чрезмерного его удлинения, во-вторых, возможность шире открывать пасть (при схватывании добычи) и, в-третьих, при таком положении оси вращения подъем челюсти на конечных стадиях смыкания происходит почти вертикально, что способствует разрезанию пищи. Ниже всего расположен сустав челюсти у саблезубых кошек, где это имеет особое значение (см. стр. 195—196). Сильно выражены места прикрепления мышц, сжимающих челюсти: широкий угловой отдел (*pars angularis*) с глубокой массетерной ямкой на наружной поверхности, с угловым отростком (*processus angularis*) и гребнями и бороздами для крыловидных мышц на внутренней поверхности. Все описанные приспособления сильнее развиты у хищников, питающихся исключительно мясной пищей (кошки, гиены), слабее — у хищников со смешанным пищевым режимом (барсуки, медведи, отчасти — волки и лисицы).

Много общего с нижними челюстями хищников имеют нижние челюсти древних приматов, которым приходится раздавливать зубами твердые плоды; отличие состоит в более высоком положении суставной головки, что и понятно: обезьянам не требуется так широко открывать пасть, как хищникам, а подъем оси вращения вызывает на конечных стадиях смыкания челюстей некоторое движение нижних зубов вперед по поверхности верхних, что способствует перетиранию пищи.

Совершенно иное строение имеет челюсть растительноядных, где размельчение пищи происходит не путем разрезания или раздавливания, а путем перетирания, захват пищи не требует сильного сжатия челюстей. Характернее всего этот тип челюсти выражен у жвачных (рис. 521—526 и др.). Челюсть здесь длинная и низкая, с длинной диастемой, венечный отросток невысоко поднят над уровнем суставной головки и загнут назад, суставная головка лежит высоко над уровнем зубного ряда, так как широкое открывание пасти не требуется, а смыкание челюстей при таком положении оси вращения сопровождается перетирающими заднепередними движениями нижних зубов по верхним. Массетерная ямка и угловой отросток не развиты. Так как при перетирающем размельчении пищи движение нижней челюсти происходит не только в одном направлении (у жвачных — внутрь и наружу), но имеет комбинированный характер — частично также вперед и назад, то каждая из половин челюсти действует до известной степени независимо от другой; поэтому они в переднем отделе соединены при помощи хряща и сохраняют некоторую взаимную подвижность.

Между двумя описанными типами строения челюстей наблюдаются многочисленные промежуточные — у животных с резко выраженной пищевой специализацией: со смешанным пищевым режимом, с питанием более мягкими частями растений и пр. Описанные приспособления выражены у них в разной степени и в разных комбинациях. Таковы, например, насекомоядные, многие креодонты, кондилярты, непарнопалые, даманы и многие другие. Своеобразно строение челюсти грызунов, у которых сочетается необходимость сильного сжимания челюстей в передней части (грызение) с перетирающими переднезадними жевательными движениями. Короткая и относительно высокая челюсть (однако с длинной диастемой — для помещения огромных резцов) сочетается у них с высоко расположенной суставной головкой и с коротким венечным отростком (подробно — см. стр. 121). И у других форм сильное развитие резцов, имеющее тот или иной биологический смысл, вносит значительные видоизменения в строение челюсти (у хоботных, некоторых носорогов, астрапотериев и др.).

В тех случаях, когда жевательная функция челюстей ослабевает и ротовая полость служит преимущественно для наполнения ее мягкой, легко усвояемой пищей, челюсти делаются слабыми, тонкими и низкими, с низким венечным отростком; обычно это связано с упрощением зубов (у ластоногих, зубатых китообразных, трубкозуба и др.). При полной утрате зубов и жевательной функции челюстей нижняя челюсть делается очень тонкой, палочковидной; обе ее половины на переднем конце очень слабо связаны друг с другом (у однопроходных, муравьеда, беззубых китов).

Разнообразное строение нижней челюсти млекопитающих, всегда связанное с характером зубной системы и в значительной степени отражающее биологию животных, делает эту часть скелета очень важной для систематики и понимания образа жизни ископаемых Mammalia.

Строго соответствует характеру жевательных движений и строению зубов также форма челюстного сустава — суставной головки нижней челюсти и суставной впадины для нее на чешуйчатой кости. У хищников и насекомоядных, где движения челюсти исключительно вертикальные (связаны с режущими зубами), т. е. представляют собой вращение вокруг оси, поперечной к оси черепа, суставная головка ее имеет форму цилиндрического поперечного валика, вращающегося во впадине соответствующей формы. Высокие предсуставный и засуставный отростки так охватывают спереди и сзади суставную впадину, что исключаются скользящие движения головки (и челюсти) взад и вперед. У свинообразных, мастодонтов, отчасти — приматов, т. е. у животных с бугорчатыми зубами, форма челюстного сустава напоминает форму его у хищных, однако некоторые боковые и переднезадние движения у них возможны.

В тех случаях, когда размельчение пищи происходит путем перетирания передне-задними движениями (связано с поперечногребенчатыми и поперечнопластинчатыми зубами), как у слонов и зайцеобразных, суставная головка нижней челюсти яйцевидная с большой осью, расположенной продольно; она движется в аналогично расположенной желобовидной суставной впадине. Наконец, при более сложных перетирающих движениях, в которых участвуют и боковой и передне-задний компоненты (связано с лунчатыми и гребенчатыми зубами, имеющими и продольные и поперечные гребни), как у жвачных, большинства непарнопалых и многих грызунов, сустав имеет слабый рельеф, допускающий разнообразные движения.

Зубы. Дифференцировка зубов в разных отделах челюстей, усложнение их строения и разнообразие формы в разных группах, строго приспособленной к пище разного рода, — одно из самых ценных и прогрессивных приобретений млекопитающих. Зубы (рис. 2) состоят из коронки, возвышающейся над краем челюсти и имеющей главное значение при захвате и размельчении пищи, и корней, глубоко укрепленных в альвеолах челюстей и придающих зубам необходимую прочность. Коронка состоит из подобного костному веществу дентина и большей частью покрыта слоем очень твердой блестящей фарфоровидной эмали. В сложно построенных и сильно стирающихся зубах присоединяется еще третье, наименее прочное вещество — цемент (у быков, лошадей, слонов и др.), окутывающий коронку с поверхности и откладывающийся в ее впадинах. Корни состоят из дентина; они содержат внутри полость, заходящую также внутрь коронки и содержащую пульпу — мягкую соединительную ткань, богатую нервами и кровеносными сосудами, питающими зуб.

Если зубы на вершине коронки подвергаются очень сильному стиранию, то для поддержания их необходимой длины происходит постоянное нарастание их внутриальвеолярной части и выдвижение их из альвеол. В этом случае конец корневой части не замыкается, оставаясь широко открытым; заходящая в полость пульпа служит постоянным источником нарастания зуба. В таких случаях нет ясной границы между коронкой и корнем и можно

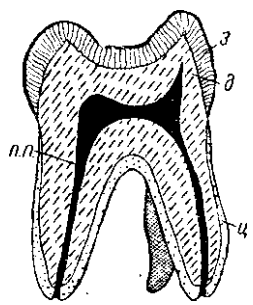


Рис. 2. Зуб млекопитающего
д—дентин; *э*—эмаль; *ц*—цемент; *п.п.*—полость пульпы

говорить только о внеальвеолярной и внутриальвеолярной частях зуба. Это имеет место, например, на резцах грызунов, на коренных зубах некоторых копытных (бородавочник, эласмотерий и др.) и грызунов, на клыках моржей и свиней и т. д. В таких зубах отсутствует цемент, и эмаль на коронке утрачивается полностью или сохраняется только на вершине зуба или в форме полосы на одной его стороне. Иногда эмаль отсутствует и на зубах с замкнутыми корнями, когда пища, употребляемая животным, очень мягка и стирание коронки замедлено (у многих неполнозубых, трубозубов и др.).

При описании зубов для сокращения употребляются символические обозначения. Резцы обозначаются прописной латинской буквой I (*incisivi*), клыки — C (*canini*), переднекоренные — P (*premolares*), заднекоренные — M (*molares*). Зубная формула, характеризующая состав зубов животных любой систематической категории, составляется из этих букв с прибавлением цифр, показывающих число зубов: наверху — для верхней, внизу — для нижней челюсти, например: $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3}M\frac{2}{2}$; формула изображает состав зубов одной половины каж-

дой из челюстей. Отдельные зубы обозначаются теми же буквами с цифрой вверху или внизу, показывающей положение данного зуба в зубном ряду соответствующей категории, считая от переднего (для резцов — от среднего), например, I^3 или P_2. Обозначение P_4^4 (без черты) показывает, что речь идет одновременно о верхнем и нижнем четвертых переднекоренных. Молочные зубы обозначаются теми же, но строчными, буквами с прибавлением «*d*» (*deciduus*, т. е. выпадающий)[1].

Резцы помещаются на межчелюстных костях верхней челюсти и по переднему краю нижней. Их первоначальное назначение — захватывать пищу, для чего хорошо подходит их исходная форма — с расширенной и сплющенной сверху вниз коронкой и противостояние нижних резцов верхним. Корень, как правило, один, на вершине заостренный и почти замкнутый — остается узкий канал для прохождения сосудов и нервов. В тех случаях, когда пища, прежде чем захватываться, должна быть измельчена с целью отделения от крупного тела (древесина, твердые плоды и пр.), по паре верхних и нижних резцов утолщаются и удлиняются, делаются грызущими; остальные резцы при этом уменьшаются или исчезают (грызуны, некоторые сумчатые, многобугорчатые и др.). Как правило, такие резцы не имеют замкнутых корней и обладают постоянным ростом.

Особое значение приобретают резцы и в некоторых других случаях. У животных, вылавливающих пищу со дна водоемов, одна из пар нижних резцов удлиняется и расширяется, образуя, иногда вместе с соответственно расширенным передним концом нижней челюсти, ложкообразный аппарат (*Platybelodon* из хоботных, рис. 319, *Chilotherium* и *Aprotodon* из носорогов, рис. 432, 434). Иногда пара увеличенных верхних резцов служит для пригибания высоких ветвей деревьев, пара нижних — для соскабливания коры (у гигантских носорогов, рис. 418, 419), или одна из пар принимает гигантские размеры и употребляется для выкапывания корней деревьев (у хоботных, рис. 330 и др.); в подобных случаях они также нередко становятся постоянно растущими. Увеличение одной из пар резцов всегда сопровождается уменьшением или даже исчезновением остальных.

Клыки помещаются в верхней челюсти на верхнечелюстных костях вблизи их границы с межчелюстными, в нижней — на некотором расстоянии от резцов или вплотную вблизи них. Первоначальное назначение их — помощь в овладении крупной живой добычей и в ее умерщвлении. Поэтому исходная их форма — это длинный, слегка изогнутый выпуклостью вперед, более или менее сплющенный конус, заостренный на вершине. Верхние клыки направлены вниз, нижние — вверх; иногда они достигают громадных размеров (верхние — у Machairodontinae, рис. 247, 248). Такую форму и функцию они сохраняют у хищных, ластоногих, некоторых насекомоядных и др.; у растительноядных животных они, как правило, уменьшаются или совсем исчезают (у грызунов, большинства непарно- и парнопалых). В некоторых случаях они сохраняются и даже увеличиваются и у растительноядных, но имеют другую функцию и принимают другую форму. Иногда это орудие защиты от врагов (у безрогих — оленьков, свинообразных, лофиодонтов), иногда — средство выкапывания подземных частей растений (частично — у свинообразных, у аминодонтов, бегемотов). Часто при этом приобретают открытый корень и постоянный рост.

Коренные зубы[1] делятся на переднекоренные, или премоляры, и заднекоренные, или моляры; различие между теми и другими ясно уже на самых ранних этапах развития группы. Переднекоренные, как правило, участвуют лишь в захватывании и удержании, а частично и в разрезании пищи, а потому они большей частью построены проще заднекоренных. На начальных этапах эволюции они имеют форму простого конуса, сплющенного в боковом направлении, к которому, особенно часто на задних, спереди и сзади присоединяются по одному-двум маленьким конусам или зубчикам. Заднекоренные, расположенные в задней части челюсти ближе к ее оси вращения (более короткое плечо сопротивления рычага), служат основным орудием измельчения пищи, а потому построены сложнее переднекоренных и чрезвычайно разнообразны у различных видов млекопитающих, соответственно характеру пищи.

Лишь в немногих случаях переднекоренные вполне сходны с заднекоренными. Это бывает, когда пища животных настолько тверда, что площадь жевательной поверхности задних зубов не может обеспечить требуемое количество измельченной пищи; тогда переднекоренные приобретают столь же сложное строение, как

[1] Иногда для зубов употребляются несколько иные обозначения.

[1] Коренными зубами автор называет, во избежание ошибочного понимания этого термина, все зубы позади клыков; «ложнокоренные» (многих авторов) — переднекоренными, «коренные» — заднекоренными.

задние, и походят на них частично (у жвачных) или вполне (у многих непарнопалых), т. е. переднекоренные «моляризуются». Более часто из них усложняются только одни задние, уподобляясь заднекоренным в большей или меньшей степени. Обратный случай сходства передне- и заднекоренных имеет место в том случае, когда пища настолько легко усвояема, что не требует предварительного размельчения, и заднекоренные упрощаются и уподобляются передним (у ластоногих, китообразных, многих неполнозубых и др.). В этом случае можно говорить о демоляризации заднекоренных.

Особый случай изменения и усложнения переднекоренных представляет собой P^4 у настоящих хищных животных, питающихся живой теплокровной добычей. В этих случаях он развивает продольное, вытянутое вдоль оси челюсти лезвие, которое вместе с лезвием, образующимся на противостоящем ему зубе M_1, действует на твердую пищу, как ножницы (мясо, сухожилия, частично кости). Кроме различия между передне- и заднекоренными в строении и функции, первые из них отличаются тем, что сменяются, т. е. при вырастании молодого животного первое, так называемое молочное, поколение этих зубов выпадает и заменяется вторым, постоянным. Эта замена, имеющая, как правило, место также и у резцов и клыков, — весьма целесообразное приспособление. Молодое животное уже рано, до полного вырастания, должно питаться самостоятельно и нуждается в таком же наборе зубов, как взрослое. Если бы прорезающиеся у него зубы сразу достигали полной величины, как у взрослого животного, они были бы чрезмерно велики для молодого. Напротив, зубы, пригодные по величине для молодого зверя, не могли бы обеспечивать питание животного, выросшего в два и более раза по сравнению с молодым, так как зубы в отличие от костей не могут перестраиваться в процессе роста и сохраняют первоначальную величину и форму.

Замена мелких зубов крупными, а в дальнейшем — *прорезание позади них заднекоренных*, удлиняющих зубной ряд, дает возможность нормально питаться как молодому, так и взрослому животному. В некоторых случаях, при упрощении функции тех или иных зубов, они теряют одно из поколений и сохраняются на всю жизнь в той форме, в какой первоначально прорезались.

Если исключить своеобразные заднекоренные таких уклоняющихся групп, как Allotheria и Triconodonta (стр. 63—64), то за исходный тип их для всех остальных млекопитающих можно принять заднекоренные подкл. Pantotheria [1]. В простейшей форме, в отр. Symmetrodonta, они представляют собой треугольники, вершина которых на верхних обращена внутрь, на нижних — наружу (рис. 20, 21); стороны треугольников — в виде режущих гребней. Заднекоренные каждой из челюстей вклиниваются вершинами треугольников между соседними заднекоренными противолежащей челюсти; их режущие гребни, проходя при смыкании челюстей вплотную вблизи друг друга, действуют, как разрезающий аппарат. Такие зубы свойственны примитивному хищному типу. На этой стадии на них еще слабо выражены конусы, особенно на верхних задиекоренных, где все же можно различить виутренний конус, гомологичный протокону более поздних форм, и два-три бугорка по сторонам треугольника, трудно поддающихся гомологизации.

На нижних заднекоренных уже ясно различимы: протоконид — на вершине треугольника (снаружи) и пара- и метаконид — в его основании (внутри) [2]. Следующая стадия в развитии заднекоренных — их тип в отр. Trituberculata того же подкласса (рис. 3, *A*, *A*[1]). Верхние вытягиваются в ширину; в их наружной части или в середине появляется срединный конус — амфикон (*am*), а в передием и заднем углу наружиого отдела развиваются столбики — пара- и метастиль (*ps, mts*). В то же время на нижних зубах, сохраняющих прежнюю ширину, позади тригонида (*tr*) развивается пониженный, пока еще очень небольшой, выступ — талонид (*td*). В таких заднекоренных к режущему действию, осуществляемому, как и прежде, острыми гребнями сторон треугольников, присоединяется зачаточное давящее или дробящее действие, так как при смыкании челюстей вершина протокона упирается в талонид предшествующего зуба. Таким путем могли измельчаться семена, мелкие плоды и пр. Очевидно, Trituberculata были уже не только хищниками, но частично и всеядными животными. Этот тип зубов, трехбугорчатый (тритуберкулярный) или бугорчато-режущий

---

[1] Ниже дается морфологический ряд изменений заднекоренных в филогении млекопитающих; подлинный ход их изменений от рода к роду в эволюции класса во многом еще не выяснен.

[2] Здесь и далее все обозначения конусов даются по Осборну (1907), некоторыми исследователями для переднекоренных принимаются другие обозначения, однако это различие, основывавшееся на разном, как предполагалось, порядке прорезания конусов на передних и задних коренных, в настоящее время потеряло смысл и представляет собой ненужное усложнение.

(туберкуло-секториальный) [1], в эволюции млекопитающих подвергается различным усложнениям.

Первоначальное усложнение (рис. 3, *Б*, *Б*^{1}) на верхних коренных заключается в развитии позади протокона (*pr*) заднего внутреннего конуса — гипокона (*hy*), который иногда вырастает из задневнутреннего воротничка, иногда же образуется путем отделения от протокона (в первом случае его называют ложным гипоконом, во втором — истинным), и в разделе-

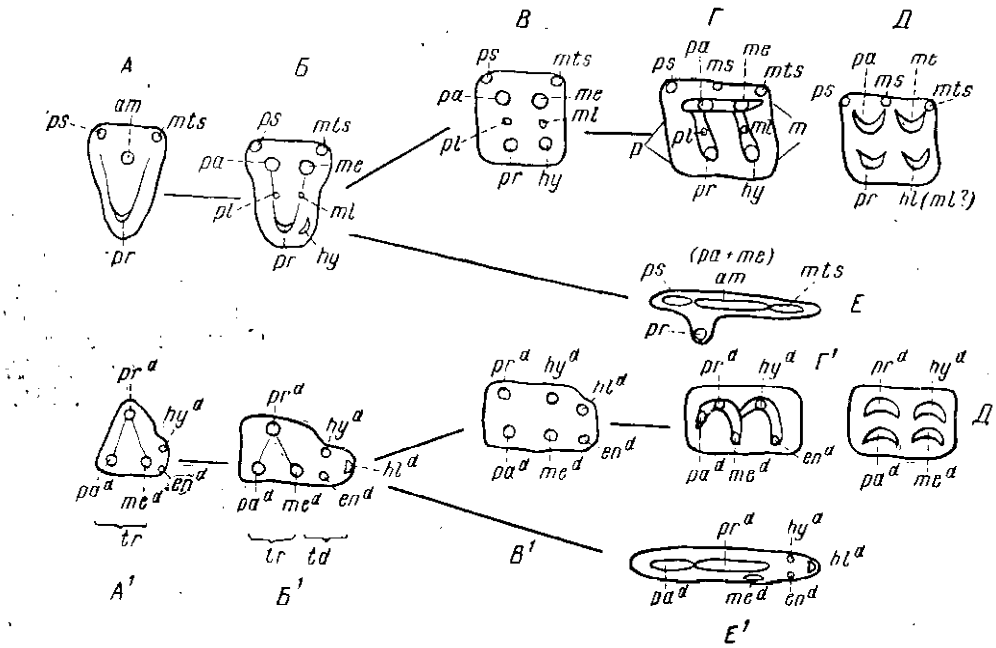


Рис. 3. Заднекоренные (верхние *А*—*Е*; нижние A^1—E^1 зубы млекопитающих разных типов (схемы)

Элементы: *pa*—паракон; *me*—метакон; *pr*—протокон; *hy*—гипокон; *am*—амфикон; *ps*—парастиль; *ms*—мезостиль; *mts*—метастиль; *pl*—протоконуль; *ml*—метаконуль; *p*—протолоф; *m*—металоф; pa^d—параконид; me^d—метаконид; pr^d—протоконид; hy^d—гипоконид; en^d—энтоконид; hl^d—гипоконулид; *tr*—тригонид; *td*—талонид. Верхний ряд—верхние зубы, нижний—нижние. Остальные пояснения даны в тексте.

нии наружного конуса — амфикона — на два: передний — паракон (*pa*) и задний — метакон (*me*); нередко также развиваются маленькие промежуточные конусы — прото- и метаконуль (*pl*, *ml*). В то же время на нижних заднекоренных расширяется и удлиняется талонид (*td*), который принимает чашевидную форму и может развивать по краям дополнительные бугорки: наружный — гипоконид (hy^d), внутренний — энтоконид (en^d) и задний — гипоконулид (hl^d). Такой талонид дает более прочный упор для протокона верхнего зуба, гипокон которого при смыкании челюстей упирается теперь во впадину тригонида последующего нижнего зуба, а энтоконид (en^d) талонида — во впадину между прото- и гипоконом верхнего. Все это усиливает раздавливающую способность коренных зубов. Такой тип заднекоренных зубов характерен для ранних стадий всех более поздних ветвей млекопитающих, которые можно проследить достаточно глубоко: для простейших всеядных сумчатых, более примитивных насекомоядных (рис. 27), креодонтов (рис. 188), архаичных приматов и многих других. При этом в большинстве случаев заднекоренные окружены в основании коронки оторочкой, или закраиной, так называемым воротничком, из которого часто вырастают новые, дополнительные конусы. Этот тип зубов содержит в зачатке возможности развиваться как в сторону усиления хищного, режущего типа, так и в сторону усиления растительноядности, вплоть до исключительно растительного режима и питания очень жесткими частями растений.

При усилении растительного режима бугорки зубов понижаются, делаются тупыми, связывающие их режущие гребни исчезают, и зубы становятся четырехугольными за счет усиления их задних отделов; при этом часто они четырехбугорчатые, шестибугорчатые (рис. 3, *В*, *В*^{1}) или приобретают более или ме-

[1] Его называют также трибосфеническим, от τριβω — толочь и σφην — клин (греч.), — название, указывающее на сочетание дробящей функции с разрезающей, обусловливаемой сторонами взаимно вклинивающихся треугольников (Simpson, 1936).

нее многочисленные мелкие бугорки (свиньи, мастодонты, медведи; рис. 240, 312, 313 и др.). При этом нередко заднекоренные позади четырех основных бугров вытягиваются в длинный талон (на нижних — талонид), также покрытый бугорками. Иногда основные бугорки принимают полулунную форму (так называемые лунчатые или селенодонтные зубы у жвачных; рис. 3, *Д*, *Д*^{1}) или соединяются продольными и поперечными гребнями (лофодонтные зубы многих непарнопалых; рис. 3, *Г*, *Г*^{1}), которые иногда покрываются мелкими складочками. Вместо исходного для млекопитающих чередования коренных зубов развивается их противостояние. Усложнение и противостояние зубов делает их пригодными для перетирания жесткой пищи и замедляет их стирание. Несмотря на это, стирание при такой пище идет быстро, и, для сохранения возможности работы зубов на срок жизни животного, параллельно с усложнением коронок идет и их повышение. В большинстве случаев и в таких сложных зубах можно установить исходные основные конусы, хотя первоначальный план их строения сильно затушеван.

Иначе идет развитие заднекоренных при переходе от всеядного режима к питанию крупной теплокровной добычей. Усиливается режущая способность зубов и ослабевает давящая, или дробящая. Как и прежде, режущая функция сосредоточивается в заднем отделе ряда коренных, однако режущие лезвия теперь не поперечные, как у древнейших форм, а продольные, что более эффективно. При этом режущих зубов иногда по два в каждой половине верхней и нижней челюсти (у креодонтов), иногда — по одному (у настоящих хищников); они занимают разное положение в зубном ряду.

Наиболее резко выраженные режущие коренные зубы хищников носят название плотоядных. На верхних плотоядных зубах креодонтов, которые представлены M^1 и M^2 (рис. 188), лезвие образуется параконом, метаконом и вытянутым в длину метастилем; парakon и метакон иногда сливаются в одну вершину. У настоящих хищных, у которых роль плотоядных зубов играет P^4, форму лезвия принимает еще не разделенный конус — амфикон и, кроме метастиля, вытягивается и принимает режущую форму и парастиль (рис. 3 *Е*). Все бугорки соединяются в одно лезвие, на вершине которого имеются вырезки, отмечающие границы исходных конусов.

Одновременно уменьшается в размерах протокон, функция которого (давящая) ослабевает, а в высшем выражении хищного типа он, как и несущий его внутренний выступ зуба, совсем исчезает (рис. 3, *Е*). На нижних плотоядных зубах лезвие образуется параконидом, постепенно передвигающимся из исходного положения внутри коронки вперед и наружу, на один уровень с наружным конусом — протоконидом (рис. 3, *Е*^{1}); как и на верхних, оба лезвия исходных конусов разделены на вершине выемкой [1]. Пока животное вместе с мясной пищей употребляет и растительную (например, волк), у него сохраняется низкий талонид, противостоящий уменьшенному верхнему заднекоренному M^1; с переходом к исключительно мясной пище талонид, попутно с зубом M^1, уменьшается и совсем исчезает (гиенодонты, кошки, некоторые гиены, рис. 197, 245, 251 и др.). Уменьшается и исчезает и метаконид, потерявший свою функцию, а также заднекоренные, лежащие позади плотоядных зубов, отчасти в связи с вытесняющими их удлиняющимися плотоядными зубами, отчасти (у настоящих хищных), когда они сохраняют исходное бугорчатое строение, — вследствие утраты функции.

Число зубов у древнейших млекопитающих было бо́льшим, чем у более поздних. Еще у трикодонтов наибольшее число их в нижней челюсти — I_4C_1, P_4, M_5[2]; у пантотериев число заднекоренных достигает M_8, у простейших всеядных сумчатых зубная формула $I\frac{5}{4}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{4}{4}$. Некоторые авторы за исходиую для класса Mammalia формулу принимают $I\frac{5}{5}C\frac{1}{1}P\frac{5}{5}M\frac{5}{5}$ или $P\frac{4}{4}M\frac{6}{6}$. У настоящих млекопитающих (Eutheria) наибольшее число зубов $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$, которое и можно принять для них за исходное [3]. Только у трубкозуба наблюдается увеличенное число переднекоренных ($P\frac{5}{5}$) и у одного рода хищных (*Otocyon*) — увеличенное число заднекоренных ($M\frac{4}{4}$). Как правило, исходное число может лишь уменьшаться, иногда очень значительно. Только у форм, перешедших к пище, не требующей предварительного измельчения, число коренных зубов, параллельно с их упрощением, может значительно увеличиваться, что облегчает их роль, как захватывающего аппарата (у зубатых китов, некоторых неполнозубых и др.). Наконец, в случаях их полной ненадобности, зубы могут совсем утрачиваться (беззубые киты, муравьед).

[1] Гомология элементов верхних плотоядных зубов Fissipedia разными авторами толкуется различно.

[2] По Кюне (W. Kühne, 1958), число P+M достигает 14.

[3] Эта формула подразумевается в дальнейшем при указании в характеристиках разных групп: «Зубная формула полная».

Имеющееся огромное различие у разных групп млекопитающих в количестве и форме зубов, вместе с относительно малой изменчивостью их при определенном способе питания и со свойством сохраняться в ископаемом состоянии лучше костей, делает зубы чрезвычайно важным элементом в систематике современных и ископаемых организмов.

Конечности (рис. 4). Конечности примитивных млекопитающих короткие, довольно

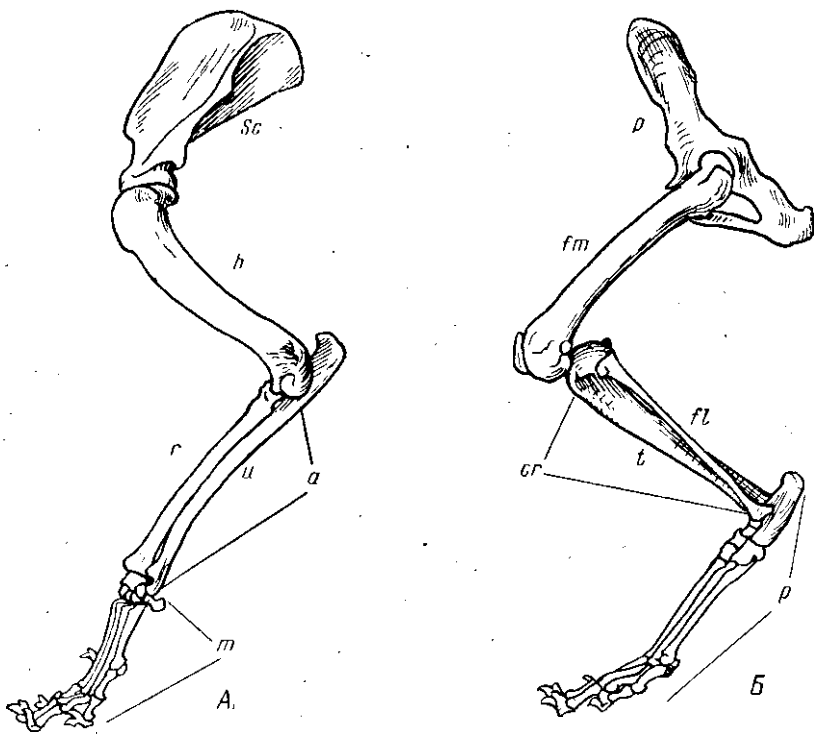


Рис. 4. Конечности млекопитающего (собаки)

Детали строения конечностей (*А*—передней, *Б*—задней): *sc*—лопатка (*scapula*); *h*—плечевая кость (*humerus*); *a*—предплечье (*antebrachium*); *u*—локтевая кость (*ulna*); *r*—лучевая кость (*radius*); *m*—кисть (*manus*); *p*—тазовая кость (*pelvis*); *fm*—бедренная кость (*femur*); *cr*—голень (*crus*); *t*—большая берцовая (*tibia*); *fl*—малая берцовая кость (*fibula*); *p*—стопа (*pes*)

сильно согнутые в суставах, с пятипалыми кистью и стопой, с широко раздвинутыми пальцами, стопоходящие, т. е. опирающиеся не только на пальцы, но и на запястье (*carpus*) и на заплюсну (*tarsus*). На этой стадии они не имеют специализации в каком-либо одном направлении и способны к разнообразным движениям: к умеренно быстрому бегу, к схватыванию пищи и поднесению ее ко рту, к плаванию, лазанью по деревьям и т. д. В связи с этим их суставы относительно свободны, допускают движение в разных направлениях: сгибание и разгибание, отведение в сторону и приведение к телу, вращение вокруг продольной оси и комбинацию всех этих движений.

Соответственно устроены и суставные поверхности костей конечностей. Головка плечевой кости (*humerus—h*) довольно сильно выпукла, бедренной (*femur—fm*) — почти шарообразна, лучевая (*radius—r*) и локтевая (*ulna—u*) свободно вращаются одна относительно другой вокруг продольной оси. В заплюсне (рис. 5, *Б*) верхняя поверхность астрагала (*astragalus—as*) и, соответственно, нижняя — большой берцовой слаборельефны, почти плоские; в нижнем ряду — четыре косточки. Для запястья (рис. 5, *А*) у наиболее примитивных форм характерно сохранение полного числа костей; раньше других исчезает свободная центральная кость, у большинства млекопитающих во взрослом состоянии сращенная с ладьевидной. Суставные поверхности костей запястья рельефно-выпуклые, вогнутые, седловидные, что, в связи со значительным рельефом суставов костей пясти (*metacarpus — mc*) и фаланг пальцев (*phalanges digitorum—ph*), обеспечивает необходимую свободу движений кисти и относительную независимость отдельных пальцев; в стопе эта свобода несколько меньше. Пальцы конечностей немногим отличаются по величине друг от друга; короче всех первый (с двумя фалангами), длиннее других — третий, а иногда и четвертый (все трехфаланговые). Такой тип конечностей свойствен обычно небольшим наземным животным со всеядным режимом: например, крысам, ежам. Сходные конечности, вероятно, имели и древнейшие млекопитающие; немногим отличаются они у медведей и барсуков, у которых, однако, ладьевидная кость (*scaphoideum — sc*) запястья уже срослась с полулунной (*lunatum—l*).

В связи с приспособлением к разному образу жизни, со специализацией в направлении тех или иных движений, конечности претерпевают изменения, иногда очень значительные. У хищников, перешедших к питанию теплокровной добычей, в погоне за которой необходим быстрый бег или прыжки, конечности удлиняются, особенно в части кисти и стопы, которые делаются пальцеходящими, т. е. они опираются только на фаланги пальцев, при

поднятых от земли запястье и заплюсне. При этом первые пальцы, как более короткие, перестают достигать земли, а в дальнейшем могут исчезать — на задних конечностях раньше, чем на передних. Начало такой специализации наблюдается уже у некоторых из древнейших хищников — креодонтов; в более ясной форме она проявляется у настоящих хищных — у Canidae (волки, лисицы) и некоторых Felidae (особенно — у гепарда). Ограничение подвижности кисти сказывается при этом в слиянии некоторых костей запястья (ладьевидной с полулунной и центральной). В стопе — в образовании более глубокой борозды блока астрагала и в ослаблении рельефа суставных поверхностей других элементов.

Максимального приспособления к быстрому бегу достигают конечности растительноядных, а особенно — степных травоядных животных из парно- и непарнопалых, для которых быстрый бег — единственная защита от хищников (рис. 6, *А—Г*). Конечности, преимущественно кисть и стопа, у них еще сильнее удлиняются; не только запястье и заплюсна, но и фаланги пальцев, за исключением последних, поднимаются от земли — животные делаются копытоходящими. Опора тела все больше концентрируется на средних пальцах — третьем (у непарнопалых) или третьем и четвертом (у парнопалых), ширина которых увеличивается; остальные пальцы делаются значительно тоньше, а при крайней специализации конечностей перестают касаться земли и исчезают совсем (лошади, верблюды, полорогие и некоторые другие). При этом нередко средние пястные и плюсневые кости срастаются в одну, чем достигается бóльшая прочность этого звена и бóльшая устойчивость (у тушканчиков, большинства жвачных). В суставах, по возможности, исключаются все движения, кроме маятникообразных спереди назад, в связи с чем изменяется форма их поверхностей. Головка плечевой кости уплощается, бедренной — приближается по форме к поперечноцилиндрической; лучевая и локтевая кости утрачивают взаимную подвижность, причем локтевая делается тонкой, а при крайней специализации от нее сохраняются только верхний и нижний концы, вполне срастающиеся с лучевой (лошади, верблюды). Сильно утоньшается и малая берцовая (*fibula*), в крайних случаях от нее также сохраняются только концы, прирастающие к большой берцовой или свободные. В суставе между плечом и предплечьем развиваются направленные спереди назад гребни и борозды, взаимно вклинивающиеся друг в друга и исключающие боковые сдвиги и вращение. Косточки в запястье и заплюсне, относящиеся к уменьшенным или утраченным боковым пальцам, исчезают или срастаются с соседними; косточки двух рядов взаимно вклиниваются друг в друга, а верхние — также во впадины на нижней поверхности лучевой кости; астрагал приобретает глубокую борозду верхнего блока, соответствующую высокому гребню большой берцовой кости, — все это препятствует боковым сдвигам в суставах. При этом верхние и нижние поверхности косточек часто теряют рельеф, уплощаются, особенно в заплюсне, где может также происходить их частичное слияние (ладьевидной с кубовидной у большинства жвачных).

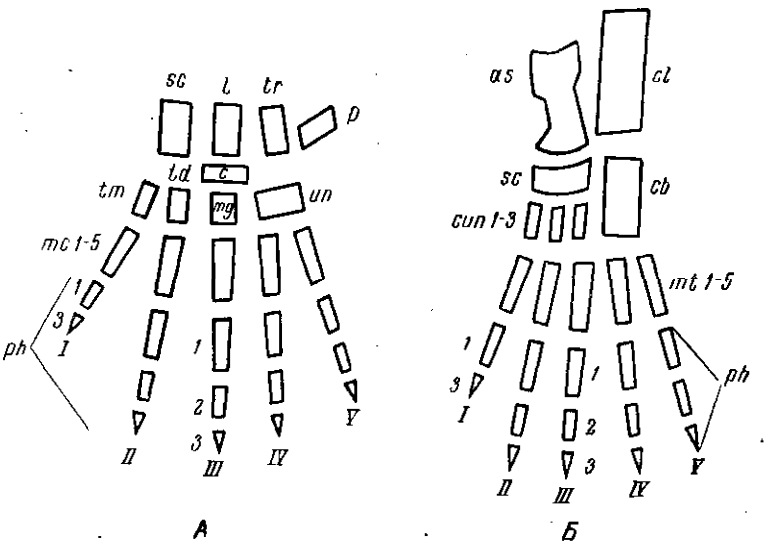


Рис. 5. Исходное строение кисти (*А*) и стопы (*Б*) млекопитающих (схемы)

Кости: *sc*—ладьевидная (*scaphoideum*); *l*—полулунная (*lunatum*); *tr*—трехгранная (*triquetrum*); *p*—горохвидная (*pisiforme*); *c*—центральная (*centrale*); *tm*—трапецийная (*trapezium*); *td*—трапецоидная (*trapezoideum*); *mg*—большая (*magnum*); *un*—крючковатая (*unciforme*); *cl*—пяточная (*calcaneus*); *as*—астрагал (*astragalus*); *cun. 1—3*—клиновидные 1—3 (*cuneiforme* 1—3); *cb*—кубовидная (*cuboideum*); *mc*—пястные (*metacarpalia*); *mt*—плюсневые (*metatarsalia*); *ph 1—3*—фаланги пальцев (*phalanges*); *I—V*—первый-пятый пальцы

С конечностями бегательного типа имеют значительное сходство конечности прыгающих животных, особенно задние (кенгуру, тушканчики; см. стр. 123).

У роющих млекопитающих, вскапывающих и отбрасывающих землю при помощи передних конечностей (некоторые грызуны и насекомоядные), кости конечностей, сохраняющие примитивную подвижность в суставах, соот-

ветственно изменены. Они расширены; гребни и бугры, служащие для прикрепления мышц-сгибателей плечевого сустава и кисти и разгибателей сустава локтевого, разрастаются; в частности, сильно удлиняется локтевой отросток локтевой кости (плечо силы разгибателей). Наибольшего развития достигают приспособления к рытью передними конечностями лых (рис. 48). Все кости передних конечностей (основного скелета крыла) сильно удлинены, тонкие. Поскольку движения при полете производятся в основном сгибанием и разгибанием в плечевом суставе, — подвижность остальных суставов ослаблена; в связи с этим локтевая кость редуцируется до верхнего и нижнего концов, более или менее неподвижно

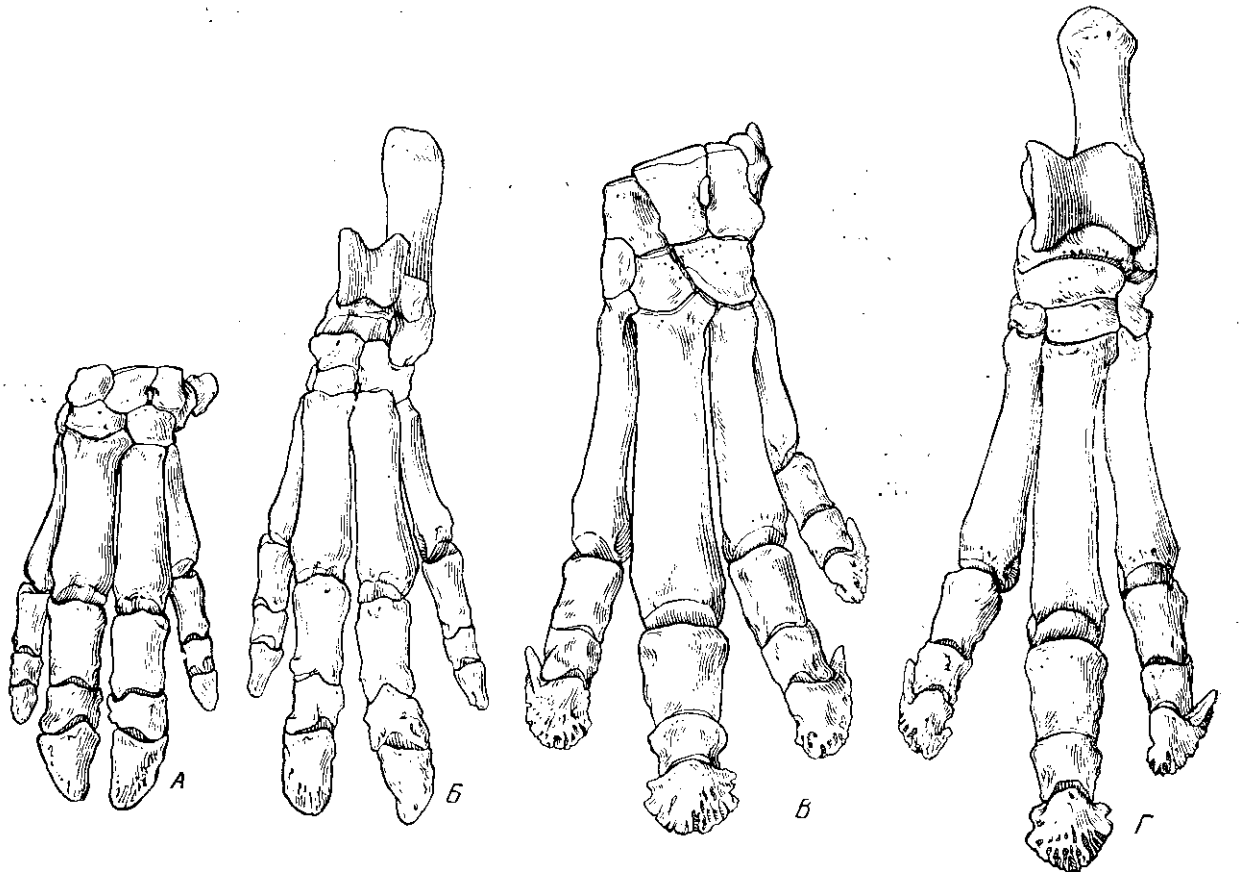


Рис. 6. Конечности копытных
А—кисть, *Б*—стопа парнопалого (*Sus scrofa* L.); *В*—кисть, *Г*—стопа непарнопалого (*Tapirus terrestris* L.) [Scott, 1913]. Уменьшено

у крота (рис. 7, *А, Б*). При максимальном укорочении и расширении всех отделов, конечности направлены у него в стороны и обращены ладонной стороной кисти назад; плечевая кость имеет мощные мышечные отростки и дополнительное сочленение верхнего конца с ключицей, чем достигается бо́льшая крепость сустава; чрезвычайно расширенная кисть получает дополнительное увеличение роющей поверхности путем образования соколковой кости (*os falciforme,* рис. 7 *А, f*); огромные конечные фаланги продольно расщеплены на конце для более прочного укрепления в них роговых когтей.

Приспособление конечностей к полету выражено в полной мере только в отряде рукокрысращенных с лучевой, а кости первого ряда запястья сращены между собой, кроме трехгранной (иногда), и с центральной. Кроме первого пальца, пястные кости и фаланги, служащие поддержкой летательной перепонке, очень длинные и тонкие; когтевые фаланги, в связи с утратой способности к ходьбе, на них исчезают, кроме второго пальца (иногда), сохраняясь лишь в форме хряща. Верхний конец малой берцовой кости также исчезает; для поддержки заднего отдела летательной перепонки на пяточной кости развивается длинная шпора.

Своеобразное приспособление для лазанья по деревьям развивается в конечностях большинства приматов, некоторых сумчатых и

грызунов. При сохранении свободы движений в большинстве суставов, сочленение между первой пястной костью и трапецийной, а иногда — и между первой плюсневой и первой клиновидной, делается седловидным, что дает возможность первому пальцу кисти, а иногда — и стопы, не только приближаться к другим и

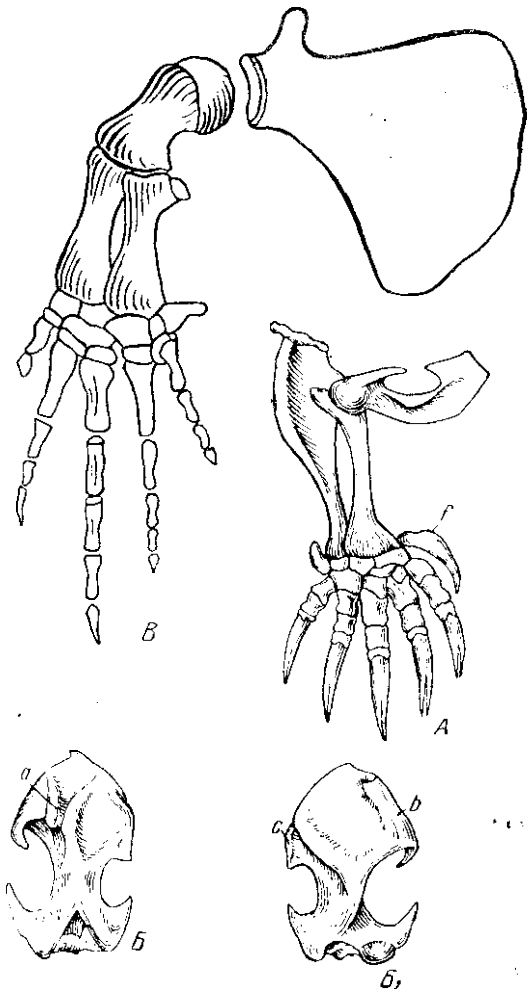


Рис. 7. Передние конечности

Роющие (*А, Б—Talpa europaea* L.) и плавающие (*В—Balaena mysticetus*) млекопитающие L. (Weber, 1928, табл. 1 и 2). *Б*—плечевая кость сзади, $Б_1$—спереди *f*—соколковая кость (*os falciforme*): *a*—головка; *b*—дополнительное сочленение с ключицей; *c*—малый бугорок

отклоняться от них (приведение и отведение) и не только сгибаться и разгибаться, но и подводиться под остальные пальцы, поворачиваясь к ним нижней (ладонной или подошвенной) стороной. Последующее сгибание подведенного таким образом пальца, вместе со сгибанием остальных, дает возможность крепко охватывать предметы, в частности ветви деревьев. В конечностях очень крупных животных (слоны, гигантские носороги, некоторые бронтотерии и др.; рис. 322, 366) имеются приспособления к поддержанию большой тяжести тела. Во избежание лишней траты мускульной энергии при стоянии или при разгибании в суставах конечности крупных животных делаются столбообразными, слабо согнутыми в суставах (тяжесть тела поддерживается преимущественно самими костями, а не мышцами), что отражается на строении всех костей. Локтевая кость, на которую при отвесном положении конечностей приходится основное давление тяжести тела, делается более массивной; лучевая — иногда тоньше локтевой (у слонов); кисть и стопа большей частью короткие и широкие[1]; площадь опоры часто расширена лежащей позади пальцев эластичной подушкой; в суставах значительно ограничена свобода движений. Естественно, что при таких конечностях невозможен быстрый бег, в котором и нет необходимости: огромные животные защищены от врагов уже своим ростом, а часто, кроме того, и разного рода вооружением.

При приспособлении к плаванию конечности превращаются в ласты; их пальцы охвачены общей кожистой плавательной перепонкой, нередко опускающейся дальше концов пальцев. В остальном приспособление к плаванию идет разными путями. В одних случаях, когда конечности служат органом продвижения вперед в воде, а отчасти (особенно передние) — и для ползания по суше (ластоногие), основные сегменты (плечо и бедро) конечностей укорачиваются, а все остальные удлиняются, особенно пясть, плюсна и пальцы (рис. 256). При этом конечности достаточно подвижны в суставах, что обеспечивает разнообразные движения при плавании и передвижении на суше; менее всего подвижны суставы фаланг пальцев, фиксированных в вытянутом и раздвинутом состоянии для поддержки плавательной перепонки. В других случаях, когда органом продвижения вперед в воде служит хвост, и животные совершенно утратили способность выходить на сушу (китообразные), задние конечности исчезают, а передние, служащие лишь органом равновесия и поворота, сохраняют подвижность только в основном суставе; остальные суставы теряют рельеф своих сочленяющихся поверхностей и срастаются при помощи хряща (см. рис. 7, *В*). Основные и средние сегменты конечностей укорочены и расширены, а пальцы нередко удлинены путем

[1] Исключение — гигантские носороги с удлиненной кистью и стопой, что имеет у них особое биологическое значение (стр. 322).

увеличения числа фаланг (так называемая гиперфалангия), иногда очень значительного.

Характер движения животного, даже при незначительном отличии от движения близких форм, кладет отпечаток на все кости конеч-

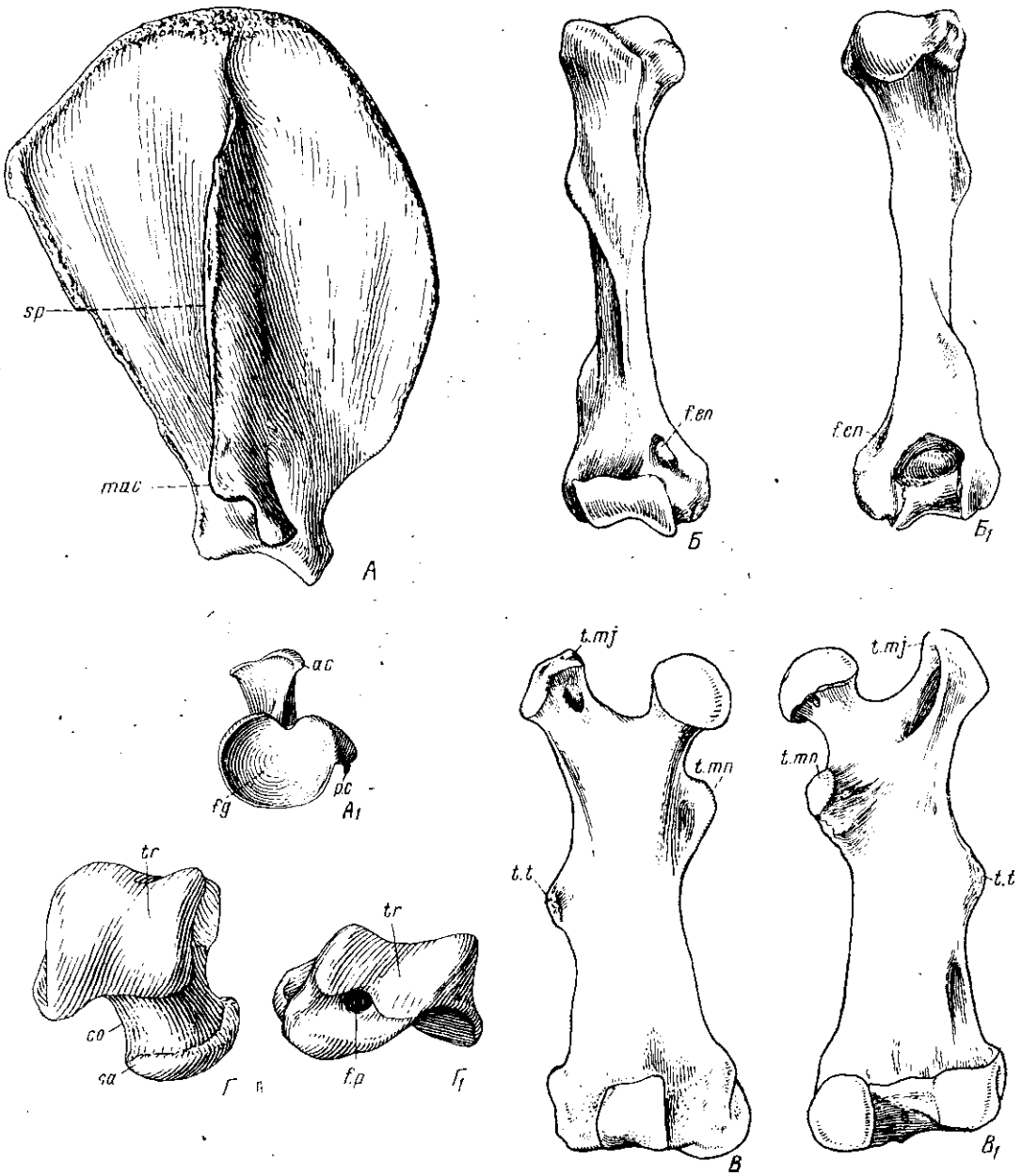


Рис. 8. Элементы строения некоторых костей

Лопатка (*Felis*): *А*—снаружи, $А_1$—снизу. Плечевая кость (*Meles*): *Б*—спереди, $Б_1$—сзади. Бедренная кость (*Castor*): *В*—спереди, $В_1$—сзади. Астрагал (*Smilodon*): *Г*—сверху, $Г_1$—сзади; *ac*—акромион; *mac*—метакромион, *p. c.*—клювовидный отросток; *f. g*—суставная впадина; *sp*—ость лопатки; *f. en*—внутреннее надмыщелковое отверстие; *t. mj*—большой вертел бедренной кости, *t. mn*—малый, *t. t*—третий; *tr*—блок астрагала; *co*—шейка, *ca*—головка, *f. p*—заднее отверстие

Кроме кратко описанных основных типов приспособлений конечностей и их, часто существенных, видоизменений, имеются и другие (к подвешиванию на ветвях деревьев и др.). ностей; кроме того, их строение отражает путь, пройденный предками в филогенетическом развитии. Можно сказать, что у каждого рода млекопитающих все кости конечностей,

а особенно кисти и стопы, отличаются от костей любого другого рода. В частности, — очень показательно строение астрагала и пяточной кости. Но следует отметить, что до настоящего времени конечности еще находятся в незаслуженном пренебрежении у систематиков, что, возможно, объясняется сложностью изучения предмета.

Некоторые детали строения костей конечностей, имеющие существенное значение в систематике и упоминаемые в диагнозах разных категорий, показаны на рис. 8.

СИСТЕМАТИКА

Систематика млекопитающих имеет длинную историю, начиная от первых попыток расчленения класса Реем (Ray, 1693), Линнеем (Linnaeus, 1766) [1], через многочисленные труды позднейших исследователей, крупнейшими из которых были Блайнвиль (Blainville, 1816), Гилл (Gill, 1872), Коп (Cope) и Мэтью (Matthew), Грегори (Gregory, 1910). Можно проследить постепенный рост систематики от начала до новейших воззрений, полнее всего выраженных в книге Симпсона (Simpson, 1945), когда система млекопитающих приблизилась к отражению действительных филогенетических связей. Естественно при этом, что стремление отразить в систематике возможно полнее последовательность расхождения ветвей, вместе с непрерывно продолжающимся открытием новых форм и все более углубляющимся изучением ранее известных, потребовало введения многочисленных промежуточных категорий, помимо основных, — класс, отряд, семейство, род и вид. Такая сложная систематика в настоящем издании не дается, так как задача его — ознакомить с основными подразделениями класса и прежде всего с формами, встречающимися в ископаемом состоянии на территории СССР, а также дать возможно точные их характеристики с целью помочь в первоначальном определении их остатков. Поэтому некоторые из промежуточных категорий здесь выпущены. Так, например, выпускается категория инфракласса и в качестве первичного расчленения класса дается деление на шесть подклассов: Prototheria, Allotheria, Triconodonta, Pantotheria, Metatheria и Eutheria [2]. В таком разделении не отражена большая близость трех последних групп друг к другу, чем к трем остальным, в то время как в системе Симпсона они составляют один подкласс Theria, разделенный на три инфракласса. Не отражено здесь также и древнейшее разделение подкласса Eutheria (плацентарные) на четыре ветви, так называемые когорты, и дается непосредственное деление его на отряды. То же относится и к категории инфраотряда (между подотрядом и надсемейством или семейством). Выпущены также и трибы (промежуточные между подсемейством и родом), введенные систематиками далеко не во всех группах.

В настоящее время далеко не по всем группам млекопитающих имеются новейшие систематические сводки, охватывающие как все современные, так и все вымершие формы. Невозможность для авторов настоящего труда произвести полную ревизию таких групп заставила в таких случаях пропускать некоторые категории, принятые в других группах. По этой причине, например, подотряды грызунов делятся здесь непосредственно на семейства (минуя надсемейства), а подсемейства подотряда Simplicidentata совсем не описываются. Также и подотряд парнопалых Suiformes, чрезвычайно сложный по составу, делится прямо на семейства, минуя не только инфраотряды, о чем уже упоминалось, но и надсемейства. При всех случаях указанных упрощений систематики обращалось внимание на то, чтобы в характеристики непосредственно нижестоящих категорий были включены признаки выпущенных.

Название «Копытные» (Ungulata), введенное первоначально для объединения парно- и непарнопалых, большинство которых снабжено копытами, в филогенетической систематике утеряло смысл. Не менее, чем эти оба отряда друг к другу, к ним близки филогенетически, так же как и между собой, еще около 15 отрядов (пантодонты, диноцераты, кондилярты, ряд южноамериканских копытных, хоботные, даманы и др.), из которых (по данным Симпсона, 1955) не все имеют копыта (сиреновые, трубкозубы). Это название употребляется еще и теперь в систематике современных млекопитающих в качестве надотряда, объединяющего Artiodactyla и Perissodactyla, и в широкой биологической литературе в различном, часто неуточненном понимании. В настоящей сводке оно употребляется преимущественно в общей части для обозначения

[1] В 12-м издании Systema Naturae.

[2] В новейшее время некоторыми учеными (K. Kermack a. F. Mussett, 1958) выделяется еще подкласс Docodonta, относимый большинством к Pantotheria.

групп, направление эволюции которых шло обычно параллельно по линии приспособления к растительной пище и быстрому бегу, прежде всего — парнопалых и непарнопалых.

В последние десятилетия у некоторых палеонтологов наблюдается тенденция к значительному дроблению родов и повышению в ранге видов. Так, например, венгерский палеонтолог Крецой (1942 г.) в своих многочисленных работах неоднократно предлагает новые родовые названия. Для этрусского носорога (*Dicerorhinus etruscus*) он создает новый род *Stephanorhinus*, из гиппарионовой фауны описывает многочисленные роды кошачьих — *Sivapanthera*, *Pikermia*, *Abelia*, *Dromopantera* и др.; новый род сем. Canidae, *Xenocyon*, описывается им почти исключительно на основании крупных размеров одного известного зуба и т. д. Мы полагаем, что эти формы, а повидимому, и многие другие, в лучшем случае, представляют собой подроды ранее известных родов, а иногда и просто виды. Следует воздержаться от такого дробления, при котором каждое незначительное отличие двух форм принимается за родовое, а чисто индивидуальные различия часто служат для установления новых видов. Это ведет лишь к ненужному усложнению систематики.

ЭВОЛЮЦИЯ

Точный предок класса млекопитающих неизвестен; можно лишь думать, что он был членом отр. Therapsida класса рептилий, у разных представителей которого проявляются отдельные признаки, характерные для млекопитающих. Еще недавно древнейшими млекопитающими считали *Tritylodon* из верхнетриасовых отложений Ю. Африки и *Bienotherium* из отложений того же возраста в Китае. Однако доказано, что оба рода относятся к группе Ictidosauria (отряда пресмыкающихся Therapsida), о чем ясно говорит строение их нижней челюсти, имеющей *os articulare* и причленяющейся к квадратной, а не к височной кости.

По вопросам систематики и эволюции древнейших млекопитающих в настоящее время нет единства мнений; несколько расплывчатой становится и граница между рептилиями и млекопитающими (рис. 9).

Интересные новые данные о древнейших этапах развития класса и своеобразные взгляды на его происхождение имеются в работах Кермака и Мюссет (Kermack and Mussett, 1958) и Симпсона (1959). Изучение древнейших представителей сем. Docodontidae, найденных на границе триасовой и юрской систем, убедило этих авторов, что у названных животных имеется двойное сочленение нижней челюсти с черепом: по типу рептилий (*articulare-quadratum*) и по типу млекопитающих (*dentale-squamosum*). Это побудило авторов выделить сем. Docodontidae, относившееся раньше к отр. Trituberculata, в особый подкласс Mammalia—Docodonta.

Такой же тип сочленения предполагают они и у древнейших Symmetrodonta, найденных в таких же древних слоях, в Ю. Валлисе, хотя у более поздних, юрских симметродонтов тип сочленения становится уже чисто маммальным. Считая, что для класса млекопитающих показательно не исчезновение сочленения *articulare-quadratum*, а появление *dentale-squamosum*, указанные авторы относят все эти формы к Mammalia. Однако даже если это и принять, то не обязателен вывод, делаемый авторами, что основные группы млекопитающих (подклассы) возникли от рептилий независимо друг от друга. Возможно, что общий предок класса мог иметь двойное сочленение, а рудимент рептильного типа мог исчезнуть в разных ветвях параллельно и самостоятельно. Для утверждения полифилитического происхождения класса млекопитающих имеющихся данных пока недостаточно, так как их древнейшие формы слишком мало известны. В случае подтверждения взглядов Кермака и Мюссет класс Mammalia, вероятно, будет разделен на несколько классов.

Кроме указанных позднетриасовых находок Docodonta и Symmetrodonta, в самое недавнее время в отложениях того же возраста (рэтский ярус) в Англии (Glamorgan) было найдено большое число зубов Triconodonta (?) (род *Morganucodon* Kühne, 1949)[1]; такие же зубы были найдены в отложениях рэтского яруса Швейцарии (Schaffhausen, W. Kühne, 1958). Наконец, в верхнем триасе Англии и Германии было найдено несколько изолированных зубов, систематическое положение которых сомнительно. Два рода выделены в сем. Microleptidae Simpson, 1928, и один, *Eozostrodon* Parrington (1941), предположительно отнесен к подкл. Triconodonta.

[1] Кермак и Мюссет (1958) допускают, что верхнетриасовый *Morganucodon*, которого они также относят к Docodonta, близок к предку Monotremata.

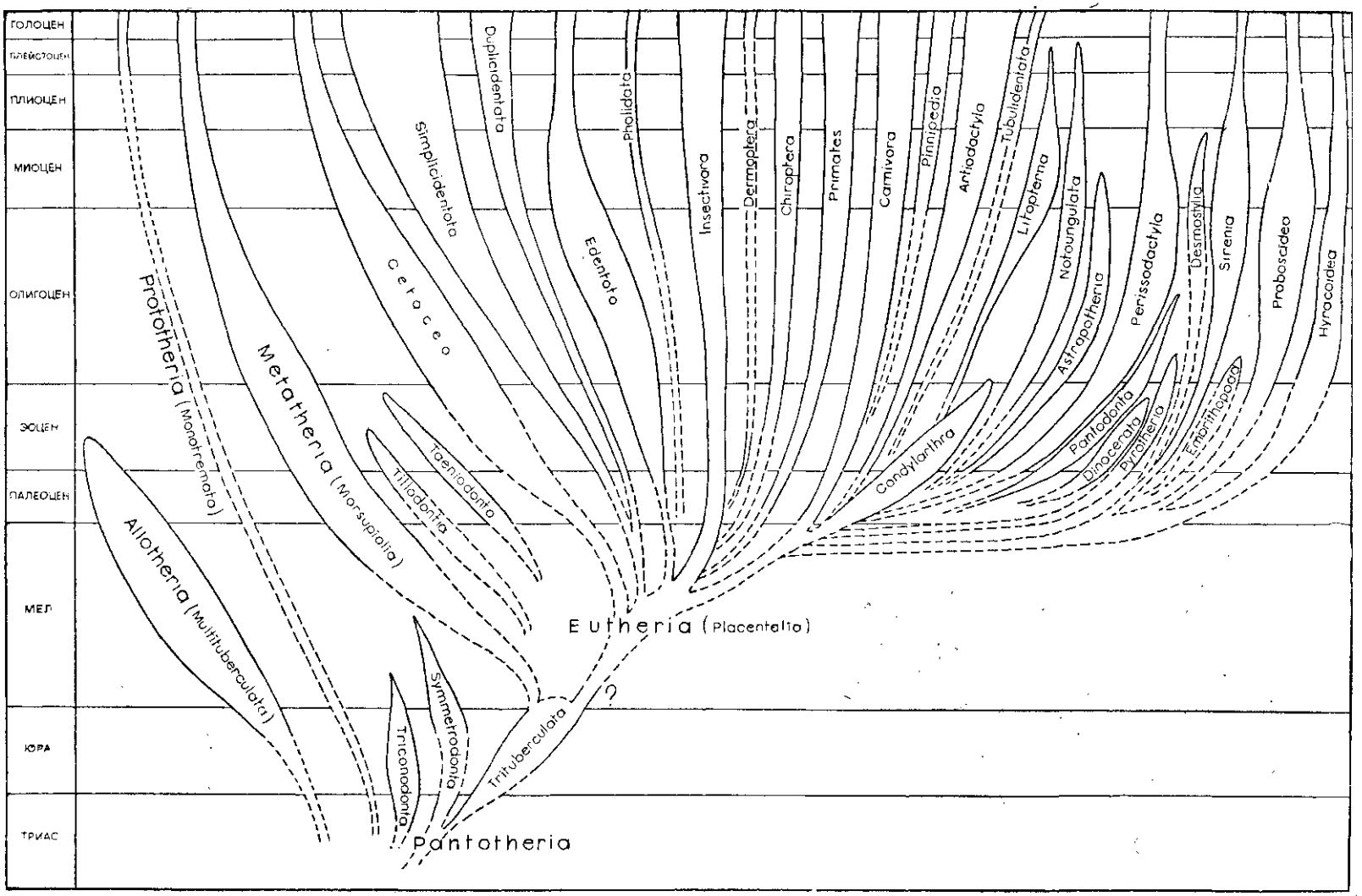


Рис. 9. Филогения млекопитающих

Таким образом, уже в верхнем триасе существовало не менее трех резко различных отрядов млекопитающих, представителей двух или трех подклассов. Общий корень их следует искать глубже, но не моложе среднего триаса. Такой же древней представляется и не менее своеобразная группа Allotheria, хотя ее

Trituberculata (*Eupantotheria* Kermack et Mussett), которые, видимо, дали позднее все более прогрессивные группы млекопитающих, из таких древних отложений неизвестны: они известны только со средней юры. Но если триконодонты, симметродонты и тритуберкуляты не пережили юрского периода, то мульти-

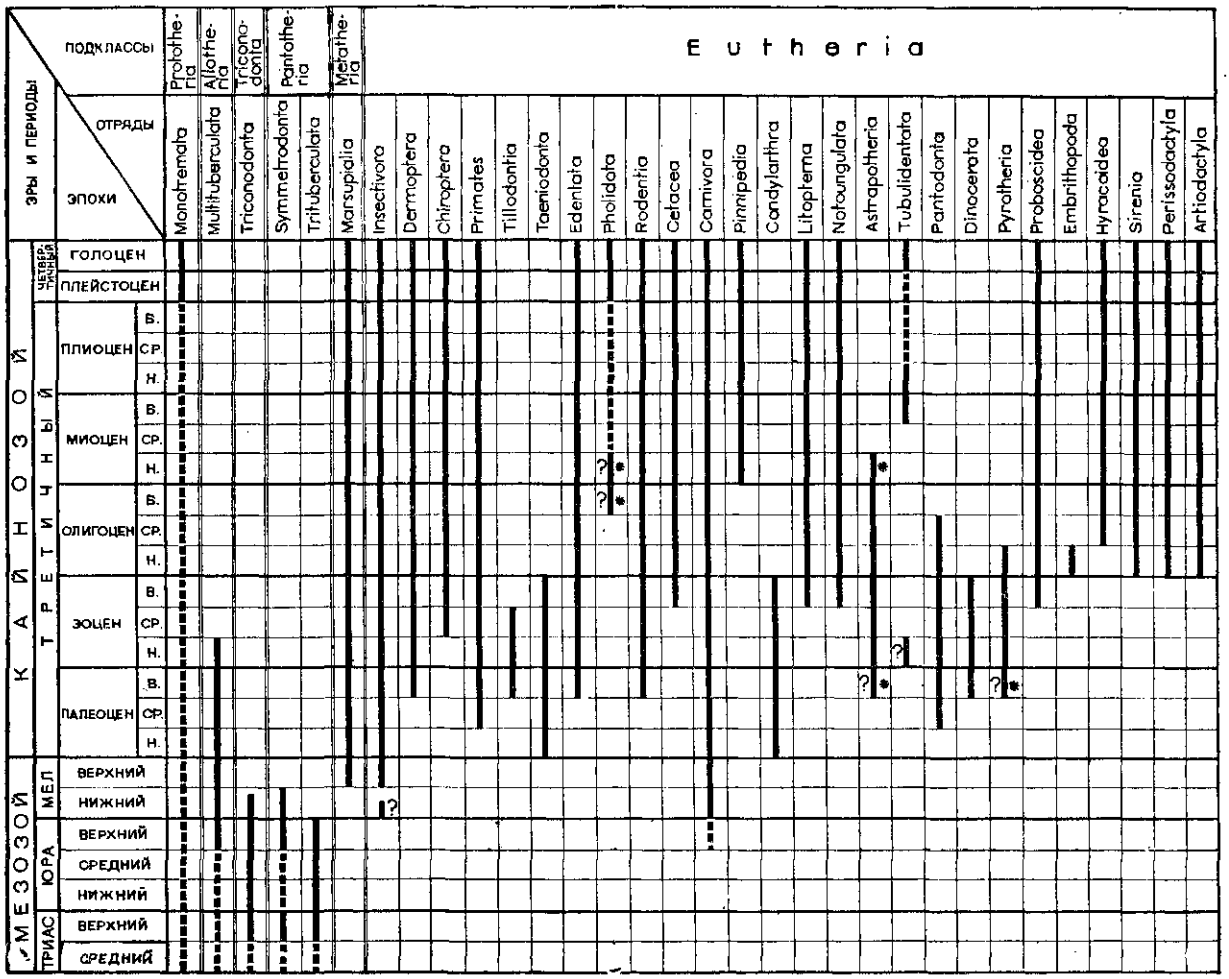


Рис. 10. Геологическое и географическое распространение подклассов и отрядов млекопитающих

Звездочка обозначает, что время в пределах данной эпохи неизвестно. Знак вопроса означает, что встреченные здесь роды относятся к данному отряду под вопросом. Сплошная линия означает известное распространение, прерывистая—предположительное

представители известны только с верхней юры, и не менее древнее происхождение необходимо принять для подкласса Prototheria, несмотря на то, что его члены известны только из плейстоцена и из голоцена: сравнительно-анатомические данные заставляют относить их корни к глубокой древности (стр. 62). К юрскому периоду, по-видимому, в разных ветвях исчезли реликты архаического типа сочленения нижней челюсти и оно стало типично маммальным.

туберкуляты, обильные на протяжении всего палеоцена, дожили до нижнего эоцена, когда уже существует богато дифференцированная фауна млекопитающих, а прототерии сохранились до настоящего времени.

Во всяком случае, к юрскому периоду уже произошло расхождение общего ствола на три ветви, две из которых представляли ярко выраженных хищников (Triconodonta и Pantotheria) и одна — сильно специализованных растительноядных животных (Allotheria);

пути эволюции четвертой ветви (Prototheria) еще не выяснены. Наиболее перспективным для дальнейшего развития млекопитающих оказался подкласс пантотериев, и особенно— отряд тритуберкулят, зубная система которых заключала богатые возможности развития в разных направлениях. Тритуберкуляты дали, по-видимому, два крупных вторичных ствола: сумчатых (Metatheria) и настоящих или плацентарных млекопитающих (Eutheria). Путем эволюции этого ствола произошли многочисленные и разнообразные формы, распространившиеся по всему земному шару и, в лице человека, достигли высшего развития в царстве животных.

Хотя происхождение обоих упомянутых больших стволов от отряда тритуберкулят почти достоверно, но связь между последними и обоими этими стволами проследить нельзя, так как существует пробел в знаниях о них за период между верхней юрой и верхним мелом. Скорее всего тритуберкуляты уже в нижнем мелу или верхней юре преобразовались в два главных ствола млекопитающих. Наиболее интересна для науки дальнейшая эволюция плацентарных.

В истории развития многих ветвей плацентарных наблюдается увеличение больших полушарий головного мозга и усложнение его строения, сказывающееся, в частности, на появлении, а затем — и на увеличении числа извилин его коры (T. Eddinger, 1948). Весьма вероятно, что это имело место во всех ветвях класса, хотя не во всех процесс достиг одинаково высокой степени (рис. 11, *Б*, *В* и *Г*).

Таким образом, одно из основных прогрессивных свойств класса млекопитающих — способность к образованию сложных и гибких навыков поведения в меняющейся жизненной обстановке — продолжает прогрессировать в истории его развития. На ископаемых черепах этот процесс документируется увеличением мозговой полости и усложнением бороздчатости ее внутренней поверхности. Общим для всех ветвей плацентарных млекопитающих является также увеличение размеров животных в процессе эволюции, хотя в отдельных случаях наблюдается и измельчание; кроме того, процесс идет в разных ветвях разными темпами и в некоторых из них конечные члены значительно мельче, чем в других (грызуны, насекомоядные и др.).

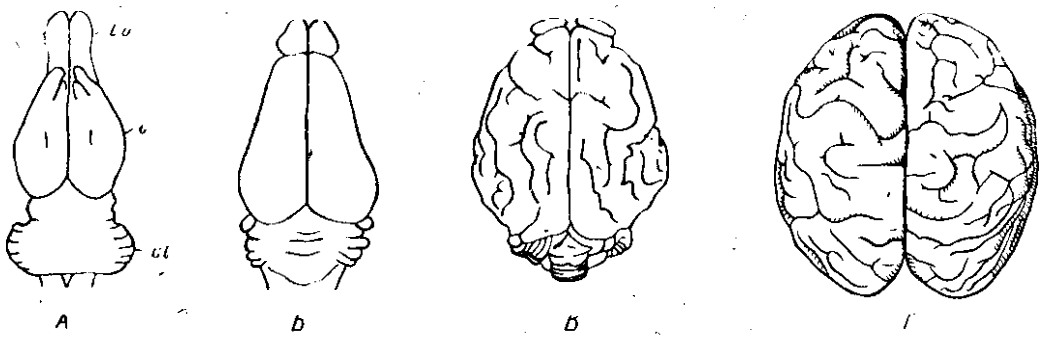


Рис. 11. Эволюция мозга млекопитающих (схемы)
А—креодонт (*Arctocyon*), *Б*—современные насекомоядные, *В*—собака, *Г*—шимпанзе. Элементы мозга (Lapparent et Augier, 1947): *c*—полушария большого мозга (*cerebrum*); *cl*—мозжечок (*cerebellum*); *lo*—обонятельные доли (*lobi olfactorii*)

В остальном развитие в разных ветвях идет различным путем.

Состав 27 известных отрядов Eutheria, судя по поздним, а особенно современным представителям, очень разнообразен, однако в тех из них, которые можно проследить на значительную глубину во времени, обнаруживается в древности значительное сходство. При этом намечаются группы отрядов, более близких между собой. Это заставляет предполагать, что расхождение исходного ствола эутерий протекало не путем распадения сразу на все известные отряды, а путем выделения крупных стволов, образовавших последующим ветвлением родственные между собой отряды. Намечаются четыре таких ствола, или четыре когорты по новейшей систематической терминологии (Simpson, 1945). Можно предполагать, что расхождение ствола плацентарных на четыре крупные ветви произошло примерно в среднем мелу. В это время должны были выделиться ветви грызунов и китообразных, дошедшие до настоящего времени без значительных ветвлений, в виде одного отряда каждая (если не принимать в группе грызунов двух отрядов, как делают некоторые), и две ветви — коготные (Unguiculata) и

хищнокопытных (Ferungulata). Две последние ветви в дальнейшем распались на много отрядов каждая, иногда очень далеко разошедшихся друг от друга, так что их генетическая связь может быть вскрыта только на основании древнейших остатков, как, например, парнопалых и непарнопалых с хищными. Менее всего ясна связь с другими отрядами у рано вымерших Tillodontia и Taeniodonta, хотя их и причисляют условно к когорте Unguiculata. Уже к верхнему эоцену сформировались почти все известные отряды плацентарных (многие — гораздо раньше), а к нижнему олигоцену — все. Исключения вроде Tubulidentata, вероятно, объясняются лишь отсутствием сведений. Лишь десять отрядов из известных двадцати семи не дожили до современности.

Распространение отрядов млекопитающих во времени дано на рис. 10 только по известным их остаткам. В филогенетической схеме (рис. 9) показаны также предполагаемые связи [1].

[1] Эволюция наиболее важных из отрядов и подотрядов изложена кратко при их описании.

ИСКОПАЕМЫЕ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ИХ СМЕНА

Расчленение кайнозоя[1]

Общепринятой стратиграфической схемы кайнозоя до настоящего времени еще не выработано не только для всего мира, но даже для Евразии. Спорными являются не только названия ярусов (веков) и часто их объем, но и границы отделов (эпох) и даже систем (периодов). Так, хотя большинством исследователей принимается двучленное деление палеоцена (на нижний и верхний), некоторые высказываются за отнесение монтского яруса, соответствующего н. палеоцену, к мелу, а танетского (аналог в. палеоцена) — к эоцену. В таком случае нижняя граница третичного периода проводится под н. эоценом. Кроме того, некоторые авторы (Papp, 1959 и др.) делят палеоцен не на два, а на три яруса — монтский, танетский и спарнакский.

Еще более спорным является вопрос о границе между в. олигоценом и н. миоценом. Это связано с неопределенным положением аквитанского яруса, который одними учеными относится к в. олигоцену, а другими — к н. миоцену. Граница между миоценом и плиоценом проводится довольно единогласно под отложениями «понтического» яруса на основании появления пресноводной фауны моллюсков. Однако это появление не было везде одновременным, и в то время, как восточноевропейский «понт» соответствует н. плиоцену, «понт» западноевропейский (в последнее время называемый австрийскими учеными паннoном), хотя и считается некоторыми авторами н. плиоценом, фактически включает также и часть в. миоцена (ср. и в. сармат и мэотис). Поэтому датировка местонахождений фауны в старых зарубежных работах «понтом» не дает возможности точно синхронизировать их с более дробными восточноевропейскими подразделениями; в настоящей сводке возраст в этом случае дается, как «в. миоцен—н. плиоцен». Таким образом, граница миоцена и плиоцена точно не установлена. Сторонники проведения ее под «понтом» в западноевропейском смысле указывают на происшедшее в это время изменение в континентальной фауне млекопитающих — на появление со среднего сармата широко распространенной «гиппарионовой» фауны. Проведение границы под «понтом» в понимании ученых России и Советского Союза рассекает эту фауну на две части.

Верхняя граница плиоцена (и всего третичного периода) до настоящего времени также является спорной. При проведении границы по значительному изменению фауны млекопитающих она должна проходить под акчагыльским ярусом, когда появляются широко распространенные новые роды; при этом виллафранкский (=калабрийский) ярус должен относиться к четвертичному периоду. При проведении границы по фауне моллюсков акчагыльский и апшеронский ярусы остаются в третичном периоде. По рекомендации XVIII сессии Международного геологич. конгресса 1948 г. виллафранкский ярус был включен в четвертичный период, в результате чего принято двучленное деление плиоцена. На Всесоюзном стратиграфическом совещании 1955 г. в Баку (тезисы, 1955) акчагыл и апшерон были оставлены в третичном периоде и со-

[1] Автор — И. А. Дуброво.

Таблица 1

СХЕМА ДЕЛЕНИЯ ТРЕТИЧНОГО ПЕРИОДА

Периоды	Эпохи (отделы)		Века (ярусы)					
				В. Европа	**З. Европа**	**Индия**	**Монголия, Китай**	**С. Америка**
Неогеновый	Плиоцен	верхний		Апшеронский / Акчагыльский	Виллафранкский (арнский, калабрийский, гюнцский)	Пинджор / Татрот	Нихэнань (санмэнь 1)	Блаккский
		средний		Куяльницкий / Киммерийский	Астийский / Плезанский		Эртемте	Гемфильский
		нижний		Понтический	Паннонский или понтический (в широком смысле)	Док-Патан	Баоде (красные глины)	В. Кларендонский
	Миоцен	верхний		Мэотический / Сарматский	Сарматский	Нагри / Чинжи		Н. Кларендонский / Барстовский
		средний		Тортонский / Гельветский		Камлиал	Тунг-Гур	Хемингфордский
		нижний		Бурдигальский			Лу	Арикарийский
Палеогеновый	Олигоцен	верхний		Аквитанский Хатский				Уайтский
		средний		Рупельский (стампийский, гонгрский)			Хэанда-Гол	Орелский
		нижний		Латторфский (саннуазский)			Верхнее Эргиль-Обо, Улан-Гошу	Чадронский
	Эоцен	верхний		Веммельский (людийский) Ледский (бартонский)			Шара-Мурун Ирдын-Манга	Дюшенский Уинтский
		средний		Лютетский (оверзский)			Аршанто	Бриджерский
		нижний		Ипрский, (лондонский, кюизский)			Наран-Булак, Улан-Булак	Вэзечский
	Палеоцен	верхний		Танетский (суэссонский, сернейский)			Хашиату (гашато)	Кларкфоркский Торрехонский
		нижний		Монтский (зеландский)				Драгонский Пуэркский

Таблица 2

СХЕМЫ ДЕЛЕНИЯ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

Период (система)	Эпохи (отделы)	Века (ярусы)	СССР (по Герасимову и Маркову, 1939)	Альпы (по Пенку)	З. Европа	Китай	Индия	С. Америка
Четвертичный (антропогеновый)	Голоцен	Верхний Нижний	Послеледниковая эпоха					
	Плейстоцен	Верхний	Валдайская ледниковая эпоха	Вюрм	Висла Варта	Ордос (лёссы)		Висконсин
			Последняя межледниковая эпоха	Рисс—вюрм	Эем			Сангамон
		Средний	Московская стадия Днепровская ледниковая эпоха	Рисс	Заале	?	Нарбада	Иллинойс Ярмут
			Предпоследняя межледниковая эпоха	Миндель—рисс	Гольштин			
		Нижний	Лихвинская ледниковая эпоха	Миндель	Эльстер	Чжоукоудянь 1	Болдер-конгломерат	Канзас
				Гюнц—миндель	Кромер			Афтон

ответствуют в. плиоцену. Это расчлененне применяется и в настоящей сводке, хотя оно и не является общепринятым. Таким образом, в современной геологической и палеонтологической литературе имеется различное понимание границы третичного и четвертичного периодов.

Четвертичный (или антропогеновый) период обычно подразделяется на два отдела: плейстоцен и голоцен. Однако при перенесении виллафранкского яруса в четвертичный период, он включается некоторыми авторами (Громов, 1955, 1957) в третий, нижний отдел четвертичного периода—эоплейстоцен, с верхним и нижним ярусами. Более дробное деление плейстоцена обычно проводилось главным образом по ледниковым отложениям. Несмотря на большое разнообразие взглядов на число оледенений в этом периоде (вплоть до полного их отрицания), крупное разделение плейстоцена на три подотдела до последнего времени принималось довольно единогласно. После XVIII сессии Межд. геологич. конгресса большинство зарубежных исследователей придерживается четырехчленного деления плейстоцена, с включением виллафранкского яруса в плейстоцен в качестве его древнейшего, четвертого подотдела. В тех случаях, когда виллафранкский ярус относится к эоплейстоцену (см. выше), к последнему иногда присоединяют и нижний плейстоцен (В. И. Громов и др., 1958), вследствие чего принимается двучленное деление плейстоцена, а эоплейстоцена — трехчленное.

Кроме спорных вопросов, связанных с отсутствием общепринятой стратиграфической схемы, возникают большие затруднения при синхронизации ископаемых фаун отдаленных районов (Европы, Китая и Индии, Восточного и Западного полушарий и т. д.). Это создает ряд разногласий. Так, ярус татрот Индии некоторые ставят в ср. плиоцен, чжоукоудянь Китая — в ср. плейстоцен и т. п.

В табл. 1 и 2 дано принятое в настоящей сводке расчленение кайнозойских отложений СССР и наиболее распространенная синхронизация их с отложениями других областей.

ФАУНЫ ЗЕМНОГО ШАРА[1]

Прежде чем перейти к характеристике ископаемых фаун млекопитающих, следует оговориться, что термины «ископаемая фауна» или «фаунистический комплекс» какой-либо эпохи не отражают в полной мере действительного состава фауны этого времени, количественного и качественного соотношения ее компонентов. Объясняется это наличием разного рода выборочности при захоронении. Почти каждое местонахождение остатков ископаемых млекопитающих представляет собой ориктоценоз (Ефремов, 1950, стр. 118), более или менее значительно отличающийся от имевшегося когда-то биоценоза. Применяемые в дальнейшем термины «фаунистический комплекс» и «ископаемая фауна» надо принимать с указанной оговоркой.

Примитивные млекопитающие существовали уже в верхнем триасе (стр. 34). Древнейшие достоверные находки их известны из рэтского яруса Англии и Швейцарии, где встречены остатки триконодонтов и симметродонтов (работы W. Kühne, 1945, 1949, 1958; F. Parrington, 1941, 1947; K. Kermack a. F. Mussett, $1958_{1,2}$). Из среднеюрских отложений становятся известными, кроме указанных групп, первые тритуберкуляты, или эупантотерии. К эпохе верхней юры относятся находки в Англии триконодонтов, тритуберкулят, симметродонтов и самые ранние находки многобугорчатых, которые, несомненно, существовали уже раньше. Фауна С. Америки этого возраста включает все те же отряды и семейства, что и европейская, но другие роды. Наиболее богатым местонахождением здесь является костеносная линза Комо-Блеф в Вайоминге. В Африке известно одно верхнеюрское местонахождение с незначительными остатками Trituberculata (род *Brancatherulum*).

Нижнемеловые млекопитающие известны очень слабо. К нижнему мелу относится находка в Китае первого плацентарного млекопитающего — насекомоядного *Endotherium* (M. Chow, 1953). Кроме того, из нижнего мела известны из разных мест триконодонты и симметродонты; к верхнему мелу эти группы, как и тритуберкуляты, видимо, вымерли.

Верхнемеловая фауна известна из отложений формации лансе в штате Вайоминг. Здесь встречены остатки многобугорчатых, насекомоядных и сумчатых; к этому времени несомненно произошло выделение высших групп млекопитающих — сумчатых (Metatheria) и плацентарных (Eutheria). В Монголии в отложениях, относимых американскими палеонтологами к в. мелу, также найдены остатки насекомоядных и многобугорчатых. Однако в русской литературе высказывается сомнение в определении мелового возраста этой фауны и предполагается ее палеоценовый возраст (Ефремов, 1954; Новожилов, 1954).

Нижнепалеоценовая фауна млекопитающих известна в настоящее время только для С. Америки, где она отличается значительным богатством. К н. палеоцену возникают новые отряды плацентарных. Здесь встречены остатки не только существовавших уже в в. мелу насекомоядных, сумчатых и многобугорчатых, но и примитивных креодонтов (арктоционид), а также еще сходных по строению с последними кондилярт — предков всех копытных. Найдены здесь и остатки представителей отр. Taeniodonta. Фауна происходит из формации пуэрко Новой Мексики и Вайоминга. Еще богаче и разнообразнее верхнепалеоценовая фауна. Во многом она сходна с нижнепалеоценовой: представлены те же отряды и семей-

[1] Автор — И. А. Дуброво.

ства, но частью — новые роды. Имеются и значительные отличия — насекомоядные становятся разнообразнее. В середине палеоцена появляются первые пантодонты и приматы, развивается своеобразное семейство примитивных креодонтов — Mesonychidae. Уже в середине палеоцена появляются представители семейства Miacidae — примитивных настоящих хищных, предков всех более поздних групп. Фауна этого времени богато представлена в местонахождениях штатов Нью-Мексико, Вайоминг, Монтана и Юта («драконовая» и торрехонская формации).

Известная верхнепалеоценовая фауна млекопитающих включает все существовавшие ранее отряды, однако представители их обычно более высоко развиты и часто отличаются более крупными размерами. В составе этой фауны нет еще ни одного современного семейства. Фауна млекопитающих в. палеоцена известна уже не только для С. Америки, но и для З. Европы, Азии, Ю. Америки. Появившиеся в н. палеоцене отряды развиваются дальше, число входящих в них семейств увеличивается. Среди Carnivora появляются первые Oxyaenidae, специализованное семейство креодонтов. Впервые встречаются здесь представители отрядов диноцерат, неполнозубых, нотоунгулят и др. К в. палеоцену вымирают некоторые кондилярты и креодонты, а к концу его — почти все многобугорчатые. Богатые находки верхнепалеоценовых млекопитающих в С. Америке известны из формации торрехон в бассейне Сан Хуан (San Juan) в Нью-Мексике, Кларк Форк (Clark Fork) в Вайоминге; в Монтане известно богатое местонахождение палеоценовых млекопитающих — Форт Юнион (Fort Union). Очень близка по составу к верхнепалеоценовой фауне С. Америки фауна того же возраста З. Европы, что указывает на связь между обоими материками. Однако часть отрядов из палеоцена С. Америки здесь отсутствует; иной также родовой состав фауны. Основные находки в Европе происходят из Франции [Серней (Cernay) около Реймса] и Англии. В Азии верхнепалеоценовое местонахождение известно в Монголии—Хашиату (=Гашато). Здесь собраны остатки многобугорчатых, насекомоядных, креодонтов, кондилярт и нотоунгулят. Здесь же найден древнейший представитель Duplicidentata — подотряда грызунов. Верхнепалеоценовая фауна Ю. Америки включает шесть отрядов, два из которых, Litopterna и Pyrotheria (или близкие к ним), появляются в это время впервые; они никогда не выходили за пределы этого материка. Наиболее многочислен по количеству семейств типичный южноамериканский отряд нотоунгулят. Менее разнообразны кондилярты, неполнозубые и сумчатые. Фауна происходит из слоев рио чико (Rio Chico) в Патагонии и из пернамбуку в Бразилии.

Значительные изменения в составе млекопитающих происходят на рубеже эоцена. Нижнеэоценовая фауна содержит еще все палеоценовые отряды, но, кроме того, и ряд новых. Появляются парнопалые (сем. Dichobunidae и Choeropotamidae), вероятно, близкие к корню всей группы; первые непарнопалые (бронтотерии, лошадиные, тапирообразные и носорогообразные из сем. Hyrachyidae) и др. В это время исчезают многие архаические формы: последние представители наиболее примитивных креодонтов — арктоционид, некоторые насекомоядные, последние многобугорчатые, а в Америке — также — пантодонты, которые еще продолжают существовать в Азии. Нижнеэоценовая фауна известна на всех материках, кроме Африки и Австралии. Особенно полно представлена она, как и фауна более ранних эпох, в С. Америке (формация вэзеч). Крупнейшие американские местонахождения н. эоцена находятся в долине Бигхорн (Bighorn) и бассейне р. Вайнд (Wind) в штатах Вайоминг и Колорадо. В Европе известны значительно более бедные местонахождения в Лондонском бассейне, на севере Франции — Медон (Meudon), Эперней (Epernay) и в Бельгии. Нижнеэоценовые фауны Европы и С. Америки очень близки: они включают не только одни и те же семейства, но часто даже роды. Однако известная фауна Европы значительно беднее — здесь совсем отсутствуют неполнозубые, тениодонты, диноцераты, дермоптеры, многобугорчатые; другие отряды представлены меньшим числом семейств. Исключение представляют только непарнопалые, среди которых в Европе встречены сем. Lophiodontidae и Palaeotheriidae, отсутствующие в С. Америке. Нижнеэоценовая фауна Азии известна главным образом по новейшим советским исследованиям в Монголии в местонахождениях Наран-Булак и Улан-Булак. Фауна эта включает насекомоядных, диноцерат, хищных и пантодонтов. Пантодонты представлены архаичным семейством Archaeolambdidae, известным только в Монголии. Палеотерии в Азии найдены в отложениях, относящихся к н. или ср. эоцену. В н. эоцене Ю. Америки продолжают существовать те же отряды, что и в палеоцене, и появляется новый — Astrapotheria. Сумчатые и нотоунгуляты становятся разнообразнее. Фауна известна из Каса Майор (Casa Mayor) в Патагонии.

В конце н. эоцена прерывается связь между Евразией и С. Америкой и между С. и Ю. Аме-

рикой; в дальнейшем одни и те же отряды развиваются различными путями[1].

К ср. эоцену окончательно вымирают многобугорчатые. Нотоунгуляты сохраняются только в Ю. Америке. К концу ср. эоцена вымирают Tillodontia. В то же время многие отряды млекопитающих в ср. эоцене становятся богаче и разнообразнее: среди парно- и непарнопалых появляются новые семейства, в их числе — первые аминодонтиды и бегающие носороги (сем. Hyracodontidae). Из отложений этого же возраста происходят древнейшие известные остатки рукокрылых, сиреновых и китообразных. В Америке местонахождения среднеэоценовой фауны (формация бриджер) известны в штатах Вайоминг, Колорадо [нижние слои Герфано (Huerfano)] и в других пунктах. В Европе местонахождения среднеэоценовой фауны обычно очень бедны находками. Наиболее известно — Эгеркинген (Egerkingen) в Швейцарии, но есть также местонахождения в Англии, Франции и Италии. В ср. эоцене Европы богаче, чем в С. Америке, представлены парнопалые (в частности, многочисленны антракотерии и аноплотерии, отсутствующие в Америке) и приматы; отсюда известны первые рукокрылые, а также настоящие носороги (Rhinocerotidae). Напротив, в Европе в это время нет лошадиных, место которых занимают палеотерии, нет тапиров, броитотериев, аминодонтид и бегающих носорогов (Hyracodontidae), обильных в Америке. Из ср. эоцена Европы в отличие от С. Америки неизвестны насекомоядные. Среднеэоценовая фауна Азии известна крайне слабо. В Ю. Америке продолжает развиваться своеобразная эоценовая фауна, представленная главным образом нотоунгулятами, а также литоптернами, сумчатыми и др. Фауна эта известна из Мустерс (Musters) в Патагонии. К ср. эоцену относится фауна млекопитающих Африки — из Мокаттама (Mokattam) в Египте и из Нигерии. Представлена она водными животными — древнейшими примитивными Sirenia и Cetacea.

В в. эоцене опять возобновляется связь и происходит фаунистический обмен между Евразией и С. Америкой, в результате чего фауна их приобретает большее сходство; с Ю. Америкой связь остается прерванной до плиоцена.

Верхнеэоценовая фауна характеризуется расцветом и значительным разнообразием копытных. Так, среди парнопалых появляются первые представители Camelidae, Entelodontidae и других семейств, а в конце эоцена — примитивные жвачные (сем. Hypertragulidae, Amphimerycidae и Tragulidae). Среди непарнопалых — первые халикотерии. Это же время знаменуется первым появлением такого богатого впоследствии отряда, как хоботные[1]. Широко распространены и разнообразны в это время бегающие носороги (Hyracodontidae); остатки различных бронтотериев также найдены в большом количестве в С. Америке и Ц. Азии. В в. эоцене богато представлены грызуны, многие из которых появляются впервые (Leporidae и др.). Из хищников богаты и разнообразны наиболее высокоразвитые креодонты (сем. Hyaenodontidae) и примитивная группа настоящих хищных — Miacidae; впервые появляются высокоорганизованные формы этого подотряда — сем. Canidae, Felidae и, может быть, Viverridae. Появившиеся еще в ср. эоцене китообразные представлены уже четырьмя семействами, в числе которых имеются настоящие зубатые киты. К концу эоцена вымирают последние кондилиартры, тениодонты и диноцераты. Приматы в в. эоцене менее разнообразны, чем в среднем. Из насекомоядных к концу эоцена вымирают Mixodectidae, из хищных — почти все Miacidae и т. д. Осиовные местонахождения верхнеэоценовой фауны млекопитающих в С. Америке (формации уинта и дюшен) находятся в бассейне р. Уинта на северо-востоке штата Юта, в штате Вайоминг и Калифорнии; в Китае (внутренняя Монголия — Шара-Мурун, Ирдын-Маига и др.) и Бирме. Очень скудные остатки млекопитающих этого возраста известны также из СССР (Казахстан, Дальний Восток). В Европе наиболее богатые верхнеэоценовые местонахождения известны во Франции — гипсы Моимартра и фосфориты Керси (частично относятся к н. олигоцену). Верхнеэоценовые фауны Азии и С. Америки имеют много сходного. Общим является наличие настоящих носорогов, известных в Европе (подсем. Caenopinae) уже со ср. эоцена, и халикотериев, широкое распространение аминодонтов, гиракодонтид, бронтотериев, присутствие последних диноцерат и общих форм грызунов. Однако имеются и отличия: в верхнеэоценовой фауне Азии в большом количестве имеются антракотерии, встречаются пантодонты, сиреновые, среди хищных — последние Oxyaenidae; здесь нет кондилиартр, тениодонтов, китообразных и т. д. Развитие непарно- и парнопалых идет на обоих материках несколько различно. Так, в Азии нет лошадиных, дихобунид и т. д.

[1] По-видимому, иногда происходило временное соединение С и Ю. Америки через Антильские острова, которое значительного влияния на фауну Ю. Америки не оказало.

[1] См. сноску на стр. 258.

Возможно, что часть существующих в в. эоцене Азии групп пришла сюда из С. Америки (бронтотерии, аминодонты, некоторые хищные). Фауна в. эоцена Европы также имеет значительное сходство с фауной в. эоцена Азии и С. Америки (в частности, очень близки некоторые формы хищных), однако значительнее различия в этих фаунах. Так, в Европе в это время нет ни пантодонтов, ни диноцерат, ни тениодонтов, ни кондилярtр, отсутствуют также энтелодонтиды и аминодонты, сомнительно наличие халикотериев. С Азией роднит Европу богатство формами антракотериев.

К концу эоцена вымирают некоторые семейства креодонтов (Oxyaenidae и Mesonychidae), непарнопалых (Lophiodontidae), приматов (Adapidae) и других отрядов.

Верхнеэоценовая фауна известна также из Ю. Америки и Африки. В Ю. Америке она включает те же отряды, что и нижнеэоценовая. Особенно разнообразны нотоунгуляты. В в. эоцене Африки (Египет, Фаюм) [1] впервые появляются примитивные хоботные, неизвестные в это время на других материках. Кроме того, отсюда известны представители двух отрядов морских млекопитающих — сиреновых (дюгони и др.) и китообразных.

С начала олигоцена характер фауны значительно меняется: уже отсутствует большая часть палеоценовых и многие эоценовые отряды; вымирают к этому времени последние тениодонты, кондилярtры (кроме Ю. Америки) и диноцераты. В конце эоцена или в начале олигоцена появляются новые отряды — Hyracoidea и Embrithopoda, последний из которых представлен вообще только одним верхнеэоценовым или нижнеолигоценовым семейством. Кроме крупных изменений, происходят изменения также внутри отрядов: вымирают одни семейства и появляются другие. Особенно много новых семейств известно с н. олигоцена среди парнопалых — Suidae в Европе, Cervidae в Азии, Protoceratidae в С. Америке и др. В это время широко распространены антракотерии, которые с н. олигоцена известны также в С. Америке и Африке. Из хищных к олигоцену вымирают все креодонты, кроме Hyaenodontidae, а фиссипедии становятся в н. олигоцене значительно разнообразнее — появляется сем. Mustelidae, ареал Canidae и Felidae расширяется; из грызунов вымирают Protoptychidae, появляются новые семейства (Castoridae и др.).

Фауна н. олигоцена известна на всех материках, кроме Австралии. Наиболее богато представлена она в Европе. В н. олигоцене продолжается обмен фауной между Евразией и С. Америкой, что обусловливает некоторые сходные их черты. Так, за исключением рукокрылых и морских млекопитающих (сиреновых и китообразных), известных только в Европе, все остальные отряды являются общими. Сходство это, однако, идет значительно дальше. Так, хищные представлены в С. Америке и Европе одними и теми же семействами; общие семейства креодонтов и фиссипедий встречаются также в С. Америке и Азии. Как в Азии, так и в С. Америке встречены в н. олигоцене Leporidae. За исключением лошадиных, известных только в С. Америке, и, возможно, в Азии, непарнопалые представлены в этих двух областях одними и теми же семействами. Общими копытными для всего северного полушария являются Rhinocerotidae, Chalicotheriidae, Brontotheriidae, Entelodontidae и Anthracotheriidae, а среди насекомоядных — Erinaceidae. Однако имеется и ряд отличий в фаунах этих областей — только в С. Америке есть неполиозубые и Castoridae, в Азии сохраняются последние пантодонты, но нет кошачьих и т. д. Копытные, особенно парнопалые, являются группой, наиболее богато представленной в н. олигоцене Северного полушария, но развитие их идет всюду различными путями. Так, среди парнопалых в С. Америке появляются Leptochoeridae и Protoceratidae, а в Азии встречены первые Cervidae, но нет тапиров и палеотериев. В Европе отсутствуют бегающие носороги Hyracodontidae, но есть тапиры и сохранились последние палеотерии; среди парнопалых здесь появляются первые Tayassuidae и Suidae.

Фауна Ю. Америки продолжает развиваться самостоятельно. Она представлена теми же отрядами, что и верхнеэоценовая. Наиболее многочисленными и разнообразными продолжают оставаться нотоунгуляты, среди которых появляется четыре новых семейства; существовавшее в палеоцене и эоцене сем. Isotemnidae вымирает к концу н. олигоцена.

Очень своеобразна также фауна н. олигоцена Африки—появляются Hyracoidea и Embrithopoda; хоботные представлены уже не только меритерием, но и примитивными Gomphotheriidae. В это время здесь жили также пришедшие из Европы антракотерии и гиенодонты. Первые приматы в Африке найдены также в нижнеолигоценовых отложениях в Фаюме (некоторыми относятся к верхнему эоцену). Здесь установлены древнейшие человекообразные обезьяны — Hylobatidae и Pongidae (*Propliopithecus* и *Parapithecus*). Фауна

[1] Некоторыми исследователями нижние горизонты Фаюма принимаются за ср. эоцен.

этого возраста происходит из верхних слоев Фаюма в Египте[1].

Наиболее крупные и богатые местонахождения нижнеолигоценового возраста находятся в Европе — верхние горизонты фосфоритов Керси, Роизон (Ronzon), Лобзан (Lobsann) и др. во Франции, слои гемпстед (Hempsted) в Англии. В Азии фауна этого возраста известна из Монголии — верхний горизонт местонахождений Эргиль-Обо (=Ардын-Обо) и Улан-Гочу, а также из Китая (Уртын-Обо). В С. Америке остатки нижнеолигоценовых млекопитающих происходят из слоев чадронской формации в штатах Вайоминг, Небраска, Колорадо и других районах. Южноамериканская фауна этого возраста известна из Патагонии.

На границе н. и ср. олигоцена в составе фауны не происходит почти никаких крупных изменений. Из отрядов к этому времени вымирают только Embrithopoda и Pyrotheria, включавшие каждый по одному эндемичному семейству. Из парнопалых к концу н. олигоцена вымирают Amphimerycidae, Xiphodontidae и Cebochoeridae; из приматов — Apatemyidae и Anagalidae. Новые отряды (возможно, за исключением Pholidota) не возникают.

Фауна всех материков, в том числе и разделенных морским бассейном Европы и Азии, развивается в ср. и в. олигоцене более или менее самостоятельно. Среди части отрядов (рукокрылые, сумчатые) в течение ср. и в. олигоцена существуют одни и те же семейства. Однако в других отрядах состав семейств меняется. Так, семейство примитивных насекомоядных Leptictidae вымирает к концу ср. олигоцена, а в в. олигоцене появляются Dimylidae; с этого же времени известны новые семейства неполнозубых в Ю. Америке. Значительные изменения на границе ср. и в. олигоцена происходят в отряде грызунов. В ср. олигоцене еще продолжают существовать все нижнеолигоценовые семейства этого отряда, но к в. олигоцену вымирают североамериканские Eutypomyidae, а также европейские Pseudosciuridae и Theridomyidae. В в. олигоцене возникает несколько новых семейств грызунов. Среди парнопалых к концу ср. олигоцена вымирают архаические формы (Dichobunidae, Anoplotheriidae и Choeropotamidae). Среди непарнопалых в олигоцене особенно богаты и разнообразны настоящие носороги. Аминодонты в ср. олигоцене известны еще на всем Северном полушарии, а в верхнем — встречаются только в Ю. Азии. Бегающие носороги (Hyracodontidae), вымирающие к концу олигоцена, известны в ср. олигоцене С. Америки и Азии. Бронтотерии в ср. олигоцене сохраняются только в Азии, а примитивные тапирообразные — в Азии и С. Америке; к верхнему олигоцену они вообще вымирают. К этому времени вымирают также последние пантодонты, а в Европе и С. Америке — Hyaenodontidae, продолжающие существовать в Ю. Азии и Африке. В олигоцене Ю. Америки очень богаты и разнообразны нотоунгуляты.

Местонахождения среднеолигоценовых млекопитающих в Северном полушарии довольно богаты и многочисленны. В Европе (стампийский ярус) они известны во Франции (Фер-Алеп, Авейрон и др.), в Германии (Флоугейм, Вайнгейм). Главные азиатские местонахождения ср. олигоцена находятся в Монголии (формация хзанда-гол — Ло, Татал-Гол), в Китае (Ордос) и СССР (нндрикотерневая фауна Казахстана). Североамерикапские местонахождения этого возраста (орелская формация) известны в штатах Дакота, Небраска, Вайоминг и др. районах (нижние слои серии уайт-ривер). Верхнеолигоценовые местонахождения в большом числе известны в Европе: во Франции [песчаники Беанс (Beance), Миллок (la Milloque) и др.], Германии (бассейн Майнца) и в Италии [Кадибона (Cadibona)]. Есть они также в Азии (Казахстан). В С. Америке к в. олигоцену относятся верхние слои серии уайт-ривер. В Ю. Америке фауна этого возраста встречена в Колуе Уапи (Colhue Huapi) в Патагонии.

В миоцене происходит широкое распространение открытых ландшафтов — лесостепи и степи. В связи с этим уже в н. миоцене появляются первые полорогие, достигшие в дальнейшем бурного расцвета. В миоцене же быструю эволюцию в направлении приспособления к быстрому бегу и питанию жесткими травами проделывают лошадиные. Напротив, сокращается число животных влажных лесов и болотистых пространств — вымирают семейства энтелодонтов и аминодонтов.

Начиная с миоцена новых отрядов млекопитающих больше не возникает. Если и есть отряды, известные лишь с в. миоцена (Tubulidentata) или даже с плейстоцена (Monotremata), то нет сомнения, что это объясняется только неполнотой знаний. В миоцене происходит возникновение и вымирание ряда семейств и подсемейств. С нижнего миоцена известны первые мегатерии и муравьеды из неполнозубых, первые ушастые тюлени (Otariidae) из ластоногих и еноты из хищных; в это же время появляются первые полорогие и, возможно, жирафы из парнопалых, многие семейства китообразных, в том числе — дель-

[1] Некоторыми авторами считается верхнеэоценовой.

фины; из хоботных — первые динотерии. Возникновение семейств и подсемейств продолжается и в ср. миоцене, когда появляются первые настоящие тюлени, медведи и т. д. Наконец, из в. миоцена впервые известны настоящие олени (Cervinae), гиеновые и моржи. Уже к началу миоцена вымирают последние бегающие носороги (Hyracodontidae) и наиболее примитивные из настоящих носорогов (Caenopinae); едва заходят в н. миоцен последние гигантские носороги (Indricotheriidae) и аминодонты (Amynodontidae). В это время еще существуют немногие примитивные хищные (Hyaenodontidae из Creodonta), некоторые древние группы грызунов (Ischyromyidae, Eomyidae) и парнопалых (Entelodontidae, Cainotheriidae, Agriochoeridae и др.). В С. Америке и Европе в миоцене вымирают сумчатые (последний род *Paratherium*), только в плейстоцене появляющиеся снова в С. Америке (вероятно, из Ю. Америки).

В течение миоцена существует связь Евразии с С. Америкой, показателем чего является значительное сходство их фаун млекопитающих: встречаются не только одни и те же семейства, но иногда и общие роды. Однако в миоцене С. Америки имеется ряд таких эндемичных групп, как сем. Antilocapridae, некоторые подсемейства оленей (Dromomerycinae) и верблюдов (Alticamelinae), разнообразные ореодонты. Но и в Евразии существуют в миоцене группы, достигающие С. Америки только значительно позже: так, хоботные проникают туда лишь в среднем миоцене, а полорогие — в плейстоцене. Некоторые миоценовые группы восточного полушария вообще не проникают в западное, как, например, свиньи (Suidae), жирафы и человекообразные обезьяны сем. Pongidae, которому суждено было стать впоследствии родоначальной группой для человека. Фаунистический обмен, хотя и ограниченный, продолжается между С. Америкой и Евразией в течение всего миоцена. Из С. Америки мигрируют в Восточное полушарие в нижнем миоцене анхитерии, в верхнем — гиппарион и др.; в С. Америке в среднем миоцене появляются пришедшие из Евразии хоботные Mastodontidae, а в в. миоцене — Gomphotheriidae.

Нижнемиоценовые находки в Африке свидетельствуют о своеобразном самостоятельном развитии здесь некоторых групп млекопитающих: здесь найден древнейший представитель подсем. Anancinae из хоботных (*Protanancus*), ряд эндемичных родов грызунов; в этих же отложениях найден вероятный предок жираф (*Climacoceras*), значительное число свинообразных, в том числе — древнейший представитель рода *Sus*. Большого расцвета достигают Hyracoidea и приматы — как Lemuroidea, так и Anthropoidea, особенно — формы, близкие к гиббонам. Человекообразные обезьяны, даманы, а частично и хоботные, по-видимому, позже расселились из Африки в Евразию.

Ю. Америка в течение всего миоцена не была соединена с другими материками. Там продолжают существовать и богато представлены характерные южноамериканские группы: нотоунгуляты, литоптерны, астрапотерии, сумчатые и неполнозубые; довольно многочисленны грызуны и китообразные; до верхнего миоцена удерживаются кондилиартры. Только в нижнем миоцене здесь жили представители сем. Necrolestidae, возможно, относящегося к насекомоядным — отряду, отсутствующему в Ю. Америке в другие эпохи. С миоцена известны на этом материке обезьяны (сем. Cebidae).

Из Австралии в миоцене известны древнейшие здесь наземные млекопитающие — сумчатые (разрозненные остатки); найдены также остатки китообразных в Австралии и Н. Зеландии.

Местонахождения нижне- и среднемиоценовой фауны млекопитающих известны во Франции (Монтабюзар, верхние горизонты орлеанских песков, Сансан, Грив-Сент-Альбан), Германии (бассейн Майнца, Штейнгейм и др.), Италии и Бельгии. В СССР местонахождения этого возраста имеются в Казахстане и на Кавказе. В Азии (кроме Казахстана) они немногочисленны в Белуджистане (Бугти) [1], Монголии (Ло) и Китае (Тунг-Гур). Довольно много нижне- и среднемиоценовых местонахождений известно в С. Америке — в штатах Небраска, Орегон, Ю. Дакота, Флорида, Колорадо и др. В Ю. Америке бедные фауной местонахождения этого возраста известны в Патагонии (богаче других Санта-Круц); в Африке нижнемиоценовая фауна найдена в окрестностях озер Виктория и Рудольфа и в Египте, среднемиоценовая — неизвестна.

В верхнем миоцене, точнее — в среднем сармате [2], на сообщающихся материках Европы, Азии, Африки и С. Америки происходит заметная смена родового состава млекопитающих, и широко распространяется довольно однородная, так называемая «гиппарионовая»

[1] Некоторыми исследователями относятся к верхнему олигоцену.

[2] В последние годы некоторые исследователи предлагают понизить время появления гиппарионовой фауны до н. сармата (Л. Габуния, 1955) или даже до верхов н. миоцена (В. Лавров, 1953).

фауна, продолжающая существовать в верхнем сармате, мэотисе и в нижнем, а с некоторыми изменениями и в среднем плиоцене. В составе гиппарионовой фауны очень многочислен гиппарион, который заменил собой ранне- и среднемиоценового анхитерия, а в Америке также меригиппуса; везде встречаются саблезубые тигры рода *Machairodus*. Возникают и широко распространяются многочисленные роды полорогих (из которых чаще других встречаются *Gazella* и *Tragocerus*), жираф и настоящих оленей (Cervinae); многочисленны носороги, особенно роды *Chilotherium* и *Aceratherium*. Из хоботных в восточном полушарии появляются роды *Tetralophodon, Anancus* и др., распространены свиньи (*Listriodon, Sus* и *Microstonyx*). В это же время в Евразии возникают новые хищники — гиены (*Ictitherium, Crocuta*), различные медведи (*Agriotherium, Indarctos, Ursus*), распространяются человекообразные обезьяны (*Pliopithecus, Dryopithecus*), многочисленные обезьяны Индии и т. д. Почти все перечисленные группы и роды (кроме гиппариона, некоторых хищников и хоботных) не встречаются в С. Америке, где, однако, продолжают в это время существовать отсутствующие в Восточном полушарии ореодонты (сем. Merycoidodontidae), многочисленные роды верблюдов и оленей (подсем. Dromomerycinae), а также жвачные Antilocapridae. С верхнего плиоцена в Евразии известны первые гиппопотамы. В конце среднего плиоцена в Евразию проникают верблюды (род *Paracamelus*). В составе гиппарионовой фауны Евразии известны страусы.

Общий облик гиппарионовой фауны на значительных пространствах степной, но нужно предполагать также наличие участков леса и даже болотистых пространств (тапиры, мастодонты, хилотерии). Более облесенной была, вероятно, Ю. Азия с многочисленными человекообразными обезьянами и различными видами свиней. Гиппарионовая фауна известна из большого числа местонахождений, иногда содержащих многочисленные остатки млекопитающих. В Зап. Европе наиболее известны: в Греции — Пикерми и о-в Самос, во Франции — Леберон и Руссильон (ср. плиоцен), в Германии — Эппельсгейм, в Испании — Валлес-Пенедес и Теруель.

В СССР разнообразная фауна этого возраста найдена во многих местах Молдавии и Украины, в Крыму, на Кавказе и в Казахстане. Особенно обильны мэотические находки. Местонахождения фауны исследованы в Иране (Марага), в Сиваликских холмах Индии — нижние (чинжи) и средние (нагри, док-патан) горизонты, в Монголии (Алтан-Тээли, Бэгэр-Нур и др.) и Китае (провинции Шэньси, Шаньси, Ганьсу и др.). В С. Америке (область Великих Равнин) местонахождения гиппарионовой фауны многочисленны и содержат иногда обильные остатки. В Африке сармато-понтическая фауна найдена в Берберии (Маскара); вообще же в Африке благодаря большей стабильности климата гиппарионовая фауна живет дольше, чем в других местах; ее характерные элементы (гипарионы, мастодонты, динотерии, многочисленные антилопы, махайроды) встречаются здесь в нижнем, а некоторые из них — даже и в ср. плейстоцене. Плиоценовые фауны Африки малоизвестны.

Ю. Америка в плиоцене снова соединяется с Северной; начинается миграция в Ю. Америку северных форм, в связи с чем разнообразие типичных южноамериканских животных уменьшается: неизвестны более астрапотерии, более чем в два раза уменьшается число родов нотоунгулят по сравнению с миоценом. В это же время вымирают почти все литоптерны — в верхнем плиоцене известен только один род *Windhausenia*. Продолжают существовать олигоценовые и миоценовые семейства неполнозубых (известно также новое — Myrmecophagidae) и три нижнетретичных семейства сумчатых — Borhyaenidae, Didelphidae и Caenolestidae, первое из которых к концу плиоцена вымирает.

Из плиоцена Австралии (о-в Тасмания) известны первые на этом материке находки наземных млекопитающих — род *Wynyardia* из сем. Phalangeridae (сумчатые). В нижнеплиоценовых отложениях Австралии найдены также китообразные — один или два рода из сем. Physeteridae.

В течение плиоцена в Северном полушарии происходило постепенное изменение климата в сторону иссушения и похолодания. В связи с этим изменялась и фауна, приспособляясь к новым условиям. Верхнеплиоценовая фауна[1] в родовом отношении довольно сильно отличается от нижне- и среднеплиоценовой. В это время, в так называемый виллафранкский или калабрийский век, на всех материках, кроме Ю. Америки и Австралии, впервые появляются настоящие лошади (род *Equus*, подроды *Allohippus* и *Plesippus*); в Восточном полушарии — первые слоны (роды *Protelephas, Archidiskodon* и *Palaeoloxodon*), эласмотерии, быки (роды *Leptobos, Bos, Bison* и др.) и бараны (*Ovis*); в Европе появляются гигант-

[1] О различном понимании возраста фауны, указываемой здесь под этим термином, см. на стр. 39.

ские олени (*Megaloceros*) и крупный бобр (*Trogontherium*). Из носорогов в это время распространен *Dicerorhinus etruscus*. Хорошим показателем этой эпохи может служить корнезубая полевка *Mimomys* — грызун, известный, начиная с этого времени, в Европе и С. Америке. К в. плиоцену можно отнести, очевидно, и появление на земле человека, возникшего в Восточном полушарии (точное место неизвестно) [1]. Все перечисленные роды, так же как многие другие, известны из Евразии, некоторые — и из Африки; в С. Америку, а частично — и в Африку они переселились позже или не проникли вообще. В виллафранкскую эпоху в Европе еще доживают остатки гиппарионовой фауны (гиппарионы, махайроды, мастодонты), быстро вытесняемые элементами новой фауны, расцвет которой наступил позже. В Америке, и особенно в Африке, третичные реликты сохраняются дольше. Широкое распространение однопалых лошадей, частая встречаемость (в Европе и Азии) верблюдов и существование вместе с ними страусов говорят об иссушении климата и значительном развитии степей в в. плиоцене, по крайней мере в голарктической области.

В Европе богатые местонахождения виллафранкской фауны известны из Италии (Валь д'Арно), Франции (Сенез, Купе), Англии (так называемые краги), Голландии (Тегелен), Венгрии (Кишланг) и др. В СССР — в Приазовье, на Кавказе и в Молдавии (Малуштени, Берешти). В Азии к той же эпохе относятся местонахождения Нихэвань в Китае, верхние отложения Сиваликских холмов в Индии (татрот, пинджор) и др.; в С. Америке — местонахождения бланкских отложений, в Африке — в северных, восточных и южных областях (кагуерский ярус).

Фауна четвертичного периода в разных районах Евразии несколько различна, так как в плейстоцене была хорошо выражена климатическая и ландшафтная зональность. Однако общий характер фауны довольно постоянен.

К началу четвертичного периода не вымирает ни один из существовавших в плиоцене отрядов и продолжают существовать многие семейства. В течение этого периода почти не возникает больше новых семейств и подсемейств, и изменения элементов фауны носят преимущественно родовой или даже только видовой характер. В плейстоцене появляются новые роды: *Mammuthus, Coelodonta, Camelus, Rangifer, Spelaearctos* и др.; подрод *Equus* и ряд новых видов.

Начавшееся в конце третичного периода похолодание продолжается в плейстоцене. Изменение фауны идет довольно быстро, и к концу ср. плейстоцена в Евразии широкое распространение приобретает холодолюбивая фауна, включающая такие формы, как мамонт — *Mammuthus primigenius,* сменивший обычного в ср. плейстоцене *M. trogontherii,* волосатый носорог — *Coelodonta antiquitatis,* короткорогая форма *Bison priscus.* В плейстоцене широко распространены в Ср. Европе северные олени, остатки которых обнаружены в Крыму, Италии и Испании; встречаются овцебыки и лемминги; песец и заяц-беляк доходят на юг до Крыма; в Крым и Закавказье проникает также мамонт, в З. Европе спускающийся на юг до Италии включительно. К концу плейстоцена почти полностью вымирают слоны и носороги, очень сильно сокращаются области распространения арктических родов (овцебыки, копытные лемминги, песцы и др.). В плейстоцене вымирают эласмотерии, а к его концу — все пещерные хищники и ряд других родов и видов млекопитающих.

Плейстоценовая фауна С. Америки, являясь во многом сходной с фауной этого времени Евразии, имеет и существенные отличия. Так, здесь встречаются эндемичные семейства грызунов, сумчатые (опоссум), пекари, антилокаприны, а также приматы сем. Cebidae, не найденные нигде, кроме Америки; встречаются неполнозубые, которые в Восточном полушарии неизвестны вообще. Число неполнозубых в плейстоцене С. Америки увеличивается за счет иммиграции из Ю. Америки. Разнообразны в плейстоцене С. Америки хоботные; Gomphotheriidae продолжают существовать здесь до ср. плейстоцена, а Mastodontidae встречаются еще в в. плейстоцене, между тем как везде они к этому времени уже вымирают. Разнообразны слоновые. Ряд семейств, широко распространенных в Евразии, в плейстоцене С. Америки отсутствует (носороги, эласмотерии и др.). К концу плейстоцена в С. Америке вымирают лошади и верблюды, в Восточном полушарии дожившие (дикие формы) до настоящего времени. Человек переселился в Америку только в самом конце плейстоцена.

Фауна Ю. Америки еще продолжает сохранять некоторые специфические черты: существуют последние нотоунгуляты и литоптерны, довольно многочисленны неполнозубые. Однако в плейстоцене известен здесь также ряд новых форм, проникших с севера: тапиры, пекари, ламы, разные хоботные (из Gompho-

[1] Древнейшее указание на существование человека — каменные орудия дошелльского типа, найденные в отложениях виллафранкского возраста в В. Африке (Уганда).

theriidae и Elephantidae), лошади, представители разных семейств хищных и т. д. К концу плейстоцена многие из них в Ю. Америке вымирают.

Плейстоценовая и даже современная фауна Африки во многом похожа на третичную фауну Евразии. Так, здесь дольше продолжают существовать жирафы, многие антилопы, приматы, хоботные и другие группы млекопитающих. Это объясняется отсутствием здесь в четвертичное время резкого похолодания, затронувшего Северное полушарие и выразившегося в Африке только некоторым понижением температуры и повышением влажности.

Фауна Австралии, очень слабо известная из плиоцена, в плейстоцене уже довольно богата — разнообразны сумчатые и однопроходные; по-видимому, в самом конце плейстоцена сюда проник человек, а также собака и некоторые Muridae из грызунов; как и в плиоцене, здесь известны водные млекопитающие. Фауна Австралии крайне своеобразна, так как однопроходные и все встреченные здесь семейства сумчатых эндемичны.

Местонахождения плейстоценовых фаун известны на всех материках — как с единичными находками, так и с большими скоплениями костей. Богатые нижнеплейстоценовые местонахождения имеются в Германии (Мауер, Мосбах, Зюссенборн, Иокгрим), Англии (Форест-Бед), Венгрии (Пюшпёкфюрдё, Гомбасег), СССР (юг Украины, С. Кавказ), Китае (Чжоукоудянь), Индии (Сиваликские холмы, верхние горизонты) и во многих других местах. Среднеплейстоценовая фауна найдена в Германии (Таубах, Эрингсдорф[1], Штейнгейм), СССР (Поволжье, З. Сибирь и др.). Значительные местонахождения этого времени, а особенно в. плейстоцена, связаны со стоянками человека древнего каменного века. Таковы, например, гроты Гримальди в Италии и Обсерватории в Монако, грот Котанше и стоянка Солютре во Франции, многочисленные стоянки Германии, Польши, СССР, Китая (Ордос) и многих других стран. Большие скопления костей встречаются также, помимо участия в их образовании человека, — особенно часто в пещерах, в результате жизни и деятельности хищных птиц и зверей (пещерного медведя, пещерной гиены, сов, филинов и др.).

Плейстоценовые местонахождения многочисленны в С. Америке (Ранчо ла Бреа, Мак Киттрик, Хэй Спринг и др.). В Ю. Америке находки фауны этого возраста известны в Бразилии, Боливии, Аргентине. Остатки плейстоценовых млекопитающих в значительном количестве найдены также в Африке (Алжир, Танганьика, Олдовей, Омо и др.).

---

[1] Таубах и Эрингсдорф многими относятся уже к в. плейстоцену (к рисс-вюрму).

ФАУНЫ СССР[1]

Историю фауны наземных[2] млекопитающих СССР еще нельзя восстановить полностью, можно указать лишь некоторые этапы ее развития. Более древние и раннечетвертичные фауны изучены слабее, позднетретичные и позднечетвертичные несколько лучше.

Приводимый ниже краткий обзор фаун ископаемых млекопитающих СССР дается по основным местонахождениям.

К числу более древних фаун ископаемых млекопитающих в Советском Союзе можно отнести фауну г. Артема в Приморском крае на Дальнем Востоке из третичных угленосных отложений (Трофимов, 1953). В составе этой фауны, датируемой в. эоценом или н. олигоценом, известны аминодонты (*Procadurcodon carbonis* V. Gromova, 1960), бронтотерии (*Rhinotitan orientalis* Janovskaja, 1957), носороги (*Eotrigonias borissiaki* Beliajeva, 1959), мелкие хищные, а также черепахи.

Судя по находкам (хотя еще скудным) в Карагандинской обл. Казахстана остатков эоценового бронтотерия — *Epimanteoceras praecursor* Janovskaja (Яновская, 1953) и по найденным остаткам млекопитающих, пока не определенным, в эоценовых отложениях С. Призайсанья (Лавров, Бажанов, 1959), можно полагать, что в ближайшем будущем эоценовая фауна млекопитающих Казахстана получит более полное освещение. Находка бедра какого-то представителя халикотериид в морских эоценовых отложениях Ю. Грузии (Габуния, 1957) заставляет ожидать здесь и в дальнейшем эоценовых находок.

Олигоценовая фауна млекопитающих, известная преимущественно из Казахстана, изучена все еще недостаточно для всестороннего суждения об этом этапе в истории фаун млекопитающих. Если не считать отпечатка пятипалого следа какого-то примитивного хищника из окрестностей Джульфы (Кавказ), по данным В. В. Богачева, 1938, то может быть некоторое представление о нижнеолигоценовом[1] комплексе дают новые находки в С. Призайсанье (горы Киин-Кериш и Чакельмес); в их числе указываются бронтотерии, халикотерии, разные виды схизотериев, тапирообразные (близкие к *Ergilia*?), гиракодонтиды, разные носороги, в том числе гигантские, энтелодонтиды, антракотериниды и мелкие жвачные (Лавров, Бажанов, 1959).

Лучше известна среднеолигоценовая фауна Тургайской впадины Ц. Казахстана. Общее представление о ней основывается на так называемой «тургайской» или «индрикотериевой» фауне, известной из ряда местонахождений северного побережья оз. Челкар-Тениза и прилегающих к нему районов. В этом фаунистическом комплексе имеются разнообразные копытные. Из непарнопалых — халикотерии (*Schizotherium turgaicum* Borissiak), тапирообразные (*Colodon orientalis* Borissiak, *Ergilia kazachstanica* V. Gromova), примитивные носорогообразные — гиракодонтиды (*Prothyracodon turgaiensis* Beliajeva, *Parahyracodon kazachstanensis* Beliajeva), носороги — гигантские (*Indricotherium transouralicum* M. Pavlow) и небольшие [*Allacerops turgaica* (Borissiak)]. Группа парнопалых представлена свинообразными — энтелодоном (*Entelodon diconodon* Trofimov) и антракотериями (*Hemimeryx turgaicus* Borissiak), а также некоторыми

[1] Автор — Е. И. Беляева.

[2] В настоящем обзоре водные млекопитающие исключаются.

[1] В. К. Василенко (1957) датирует эти отложения ср. олигоценом.

мелкими трагулидами. В тургайской фауне известны также различные грызуны, из которых особенно характерны цилиндродонтиды (*Pseudotsaganomys turgaicus* Vinogradov et Gambarjan, *Ardynomys? kazachstanicus* Vinogradov et Gambarjan); кроме них, имеются представители беличьих [*Prosciurus* sp. (cf. *lohiculus* Matthew et Granger)], бобровых (*Palaeocastor* aff. *nebrascensis* Leidy) и хомяков (*Cricetops affinis* Argyropulo). Из хищных описаны представители креодонтов (*Hyaenodon aymardi* Filhol, *Tschelkaria rostrata* V. Gromova). Помимо млекопитающих в этой фауне известны птицы (*Agnopterus turgaiensis* Tugarinov) и различные черепахи — сухопутные (Testudinidae) и водные (Trionychidae). Тургайская фауна, по-видимому, была широко распространена в Ц. Казахстане, поскольку представители указанных групп найдены также в открытых в последние годы новых местонахождениях восточной и северо-западной окраин Тургайской впадины (Мынеске-Суек, Шинтуз-Сай и др.), а также в С. Призайсанье (Ашутас и др.) и в Ю.-В. Казахстане[1] (Бажанов, Костенко, 1958; Лавров, Бажанов, 1959).

Фауна верхнего олигоцена, тесно связанная со среднеолигоценовой, известна главным образом по двум крупным местонахождениям Казахстана, фаунистические комплексы которых несколько различны. Фауна одного из них, так называемая «асказансорская» (Ц. Казахстан, Асказан-Сор на западной окраине Бет-Пак-Далы), как и предыдущая среднеолигоценовая, характеризуется разнообразными копытными. В этом комплексе имеются крупные, ранее неизвестные халикотерии *Phyllotillon betpakdalensis* (Flerow) и новые подсемейства носорогов (Teleoceratinae, Diceratheriinae). В группе парнопалых наряду с антракотериями (*Hemimeryx turgaicus* Borissiak; gen.?) появляются свиньи (*Conohyus betpakdalensis* Trofimov); мелкие парнопалые представлены, по-видимому, тем же сем. Tragulidae. Хищные «асказансорской» фауны мало известны; имеются представители подсем. Amphicyoninae и Machairodontinae, а также какие-то мелкие формы. Почти ничего не известно о грызунах (найден только обломок резца). Черепахи представлены речной формой *Clemmys kazachstanica* Khoz.

[1] Находка остатков свинообразных, тапироидов, креодонтов вместе с черепахами и крокодилами в Илийской долине Ю.-В. Казахстана ранее датировалась н. олигоценом (Шлыгин, Казанли, Лавров, 1952; Бажанов, 1955).

Второй фаунистический верхнеолигоценовый[1] комплекс известен по «аральской» фауне Агыспе на северном побережье Аральского моря в Казахстане. В нем доминируют копытные и грызуны. Среди первых преобладают носороги — гигантские [*Paraceratherium prohorovi* (Borissiak)] и разнообразные менее крупные (*Aceratherium aralense* Borissiak, *Protaceratherium* (?) sp., *Aprotodon borissiaki* Beliajeva, *Allacerops* sp.). Халикотерии в этом комплексе неизвестны. Из парнопалых имеются древние олени рода *Amphitragulus*, а из хищников — представители сем. Felidae. Грызуны в аральском комплексе довольно разнообразны. Из них значительная роль принадлежит сем. Cricetidae, представленному эндемичными формами *Aralomys gigas* Arg., *Schaubeumys*[2] *aralensis* Arg., *Sch. woodi* Arg., *Eumysodon spurius* Arg., *E. orlovi* Arg. Кроме того, имеются *Agispelagus simplex* Arg. из сем. Leporidae, мелкие бобры (*Palaeocastor, Steneofiber*) и тушканчики (*Protalactaga* (?) *borissiaki* Arg.). Насекомоядные представлены одним видом — *Palaeoscaptor acridens* Matthew et Granger. Помимо млекопитающих, в аральском комплексе известны птицы (*Anas oligocaena* Tugar.) и черепахи (*Chelonia aralis* Khoz., *Testudo aralensis* Khoz.).

Верхнеолигоценовый комплекс млекопитающих, по-видимому, как и среднеолигоценовый, был широко распространен в Казахстане, судя по недавним находкам отдельных его элементов (носороги, халикотерии, антракотерии и др.) в Ц. Казахстане.

Для познания олигоценовых фаун СССР важны новые данные по млекопитающим Кавказа. Открытое в Грузии местонахождение у селения Бенара (Ахалцихский район) знакомит впервые с олигоценовой кавказской фауной наземных млекопитающих (Габуния, 1951, 1955). Состав этого комплекса, датируемого предположительно верхним олигоценом, полностью еще не известен. В нем имеются грызуны (*Tsaganomys* sp.), халикотерии (*Schizotherium chučuae* Gabunia), носороги — гигантский (*Benaratherium callistrati* Gabunia) и небольшой (*Allacerops*), бронтотерии (*Brontotheriidae*), антракотерии (*Anthracotherium* sp.), мелкие парнопалые из сем. Tragulidae (*Lophiomeryx benarensis* Gab., *? Prodremotherium* sp., *? Miomeryx* sp.?) и из хищных — *Hyaenodon* aff. *aymardi* Filh.

[1] Некоторыми исследователями относится к низам нижнего миоцена.

[2] По новым данным род *Schaubeumys Ardynomys.*

В бенарской фауне имеются и черепахи (Emyidae).

История миоценовых фаун СССР тоже освещена не с одинаковой полнотой для всех ее этапов. Позднемиоценовые фауны известны лучше раннемиоценовых, и миоценовые фаунистические комплексы Европейской части Советского Союза более изучены, чем Азиатской.

Некоторое представление о нижнемиоценовой фауне СССР дает «джиланчикская» фауна среднего течения р. Джиланчика Ц. Казахстана. В этот комплекс входят разнообразные носороги (*Aceratherium depereti* Borissiak, *Brachypotherium aurelianense* var. *gailiti* Borissiak), мастодонты [*Gomphotherium atavus* (Borissiak), *Serridentinus inopinatus* Borissiak et Beljaeva] и из парнопалых — ? *Merycopotamus* sp. и, по новым данным (Бажанов, 1951), *Palaeochoerus* sp. и *Bothriodon* sp. Помимо млекопитающих, в этом комплексе известны черепахи (*Testudo turgaica* Rjab.). Ареал распространения «джиланчикской» фауны еще не установлен, но, по-видимому, он был довольно широким.

Новые местонахождения, датируемые в. олигоценом или н. миоценом, открытые в последние годы в северо-восточной части Тургайской впадины, недостаточно еще изучены. В списке предварительных определений (Лавров и Бажанов, 1951) остатков позвоночных из этих местонахождений значатся: лофиодонтиды (?) [1], носороги (*Aceratherium depereti* (?), *Brachypotherium aurelianense* var. *gailiti* Borissiak), эквиды [*Miohippus* и *Parahippus* [2](?)], мелкие парнопалые сем. Tragulidae (*Prodremotherium*), грызуны (*Palaeocastor* sp.) и черепахи (Testudinidae).

Из находок последнего времени следует упомянуть о нижней челюсти энтолодонтида и шейном позвонке гигантского носорога, близкого к аральскому парацератерию, датируемых н. миоценом и найденных в Джунгарском Алатау около ст. Сары-Озек Туркестано-Сибирской ж. д. (Бажанов, Костенко, 1958).

О фауне среднего миоцена СССР можно судить по чокракской фауне С. Кавказа около станицы Беломечетской. В ее составе имеются мастодонты (*Platybelodon danovi* Borissiak, *P. jamandzalgensis* Beliajeva et Gabunia), носороги (*Dicerorhinus caucasicus* Borissiak), лошадиные (*Anchitherium aurelianense* Cuvier, *Paranchitherium karpinskii* Borissiak) и крупные халикотерии. Из парнопалых известны полорогие (*Paratragocerus caucasicus* Sokolov, *Eotragus* (?) *martinianus* Lartet, *Hypsodontus miocenicus* Sokolov), олени (*Dicrocerus aff. grangeri* Colbert, *D. aff. elegans* Lartet, *Paradicrocerus flerovi* Gabunia) и свиньи (*Kubanochoerus robustus* Gabunia). Хищники этой фауны мало изучены; известно лишь, что в ней имеются представители сем. Hyaenidae — *Crocuta abessalomi* Gabunia, Canidae (Amphicyoninae) и Mustelidae (*Plesiogulo* sp.). Из грызунов пока известен только древний хомячок (*Palaeocricetus caucasicus* Argyropulo) и из Tubulidentata — трубкозуб (*Orycteropus* sp.).

Наличие в беломечетской фауне анхитерия, а также находки остатков этой формы в Казахстане (Тургайская впадина, В. Казахстан) и на Украине позволяют предполагать широкое распространение в Европейской и Азиатской частях СССР анхитериевого комплекса, хорошо известного для З. Европы. В настоящее время его состав в основном определяется беломечетской фауной. В анхитериевом комплексе р. Джиланчика в Ц. Казахстане, кроме анхитерия, имеются олени из группы *Dicrocerus*, мастодонты, носороги, халикотерии, хищные, грызуны, а также и черепахи (Беляева, 1954). Имеется указание на выделение в Казахстане мунтжакового[1] фаунистического комплекса среднемиоценового возраста, в состав которого входят стефаноцемасы, анхитерии, газели, хищники, пищухи и др. (Бажанов, 1955). Следует отметить, что среднемиоценовая фауна Казахстана еще мало известна.

Верхнемиоценовая фауна СССР характеризуется «гиппарионовым» комплексом, широко распространенным в Восточном полушарии (см. стр. 48). Гиппарионовая фауна в СССР известна со ср. сармата до н. плиоцена, с наибольшим расцветом ее в верхнем сармате — мэотисе [2]. Главнейшие местонахождения этой фауны известны на Украине, в Молдавии, в Крыму и на Кавказе, а также в В. и С. Казахстане и Киргизии; в последнее время гиппарионовая фауна открыта в В. Сибири, долина р. Чикой (Иваньев, Флоренсов, 1958). В этом комплексе, как и в более ранних, пре-

[1] По данным В. И. Громовой (1960) не лофиодонт, а *Protapirus* ? sp.

[2] Указание на роды *Miohippus* и *Parahippus* сомнительно.

[1] При наличии общераспространенного названия «анхитериевая» фауна нецелесообразно введение нового названия — «мунтжаковый» комплекс для фауны с анхитерием и т. д.

[2] О нижнесарматской фауне почти ничего не известно, кроме отдельных находок (носороги, олени и др.) на Украине.

обладают копытные. Из непарнопалых, кроме гиппариона (несколько видов), известны различные носороги (*Aceratherium zernovi* Borissiak, *A. incisivum* Kaup, *Dicerorhinus orientalis* Schlosser, *D. schleiermacheri* Kaup, *Diceros pachygnathus* Wagner, *Chilotherium schlosseri* Weber и др.), а также еще недостаточно изученные халикотерии (*Metaschizotherium*). Наиболее разнообразны парнопалые: олени (*Cervavitus variabilis* Alex., *C. orlovi* Flerow и др.), жирафы [*Palaeotragus expectans* (Borissiak), *P. borissiaki* Alex., *P. roueni* Gaudry, *Samotherium eminens* (Alex.), *Helladotherium duvernoyi* Gaudry и др.], полорогие (*Tragocerus leskevitchi* Borissiak, *T. valenciensis* Gaudry, *T. frolovi* Pavl., *T. amaltheus* Gaudry, *T. parvidens* Schl., *T. rugosifrons* Schl., *Protragelaphus skouzesi* Weith., *Palaeoryx majori* Schl., *P. stutzeli* Schl., *Criotherium argaloides* F. Maj., *Tragoreas* sp., *Gazella brevicornis* Wagn., *G. deperdita* Gerv., *G. capricornis* Roth et Wagn. и др.) и свиньи (*Listriodon* sp., *Microstonyx major* Gervais). Хоботные представлены мастодонтами (*Tetralophodon longirostris* Kaup, *Choerolophodon pentelici* Gaudry и др.) и дейнотериями (*Deinotherium giganteum* Kaup). Хищники гиппарионовой фауны лучше изучены, чем в палеогеновых и раннемиоценовых фаунах. Из них известны: Hyaenidae (*Ictitherium robustum* Gervais, *I. hipparionum* Gerv., *I. tauricum* Borissiak, *I. sarmaticum* Pavl., *Lycyaena parva* Chom., *L. choeretis* Gaudry, *Crocuta eximia* Roth. et Wagn., *C. crocuta*, *Hyaena eldarica* Bogat.), Felidae (*Pseudaelurus intrepidens* Leidy, *Machairodus aphanistus* Kaup, *M. cultridens* Cuv., *M. parvulus* Chom., *M. schlosseri* Weith., *Felis attica* Wagn.), Mustelidae (*Mustela leporhina* Chom., *M. palaeattica* Weith., *Promephites maeotica* Alex. и др.), Canidae (*Simocyon primigenius* Wagn.). Из грызунов установлены — зайцы (*Lepus laskarevi* Chom.), пищухи (*Ochotona eximia* Chom.), дикобразы (*Hystrix bessarabica* Rjab.). В этой фауне имеются также трубкозубы (*Orycteropus gaudryi* F. Major.) и обезьяны (*Udabnopithecus garedziensis* Bur.-Abr. et Gabash., *Mesopithecus pentelici* Wagn. и т. д.).

Состав гиппарионовой фауны различных районов Советского Союза несколько отличается между собой в родовом и видовом отношениях, что объясняется различием физико-географических условий (см. стр. 48).

Плиоценовые фауны известны в СССР преимущественно на юго-западе его, в Приазовье, на Кавказе и в Казахстане. По сравнению с миоценовыми фаунами их состав несколько изменен. Из нижнего плиоцена юга Европейской части СССР имеются лишь отдельные находки (мастодонты и др.). Лучше известна фауна ср. плиоцена по так называемой «руссильонской» фауне Молдавии. И в этом комплексе копытные наиболее разнообразны. Из непарнопалых имеются гиппарион, носороги (*Rhinoceros leptorhinus* Cuv., *R. longirostris* Krokos[1]); из парнопалых — *Propotamochoerus provincialis* Gerv., *Paracamelus* (*Neoparacamelus*) sp., *Cervus ramosus* Cr. et Job., *C. (Rusa) moldavicus* Janov., *Gazella* и др. Хоботные представлены мастодонтом *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.). Довольно разнообразны хищники, из которых в среднеплиоценовой фауне имеются: Canidae (*Vulpes vulpes* L.), Mustelidae (*Mustela* sp.), Hyaenidae (*Hyaena bessarabica* Chom.), Felidae (*Machairodus cultridens* Gaudry, *Lynx brevirostris* Cr. et Joh.). Из грызунов известны — Ochotonidae (*Prolagus, Ochotona*), Leporidae (*Lepus*), Sciuridae (*Sciurus*), Castoridae (*Castor praefiber* Dep.), Spalacidae (*Spalax*), Muridae (*Mus*), Hystricidae (*Hystrix*). Кроме того, в этой фауне имеются птицы (*Aegipius melitensis* Lyd.) и черепахи.

Плиоценовая фауна известна также из окрестностей г. Ставрополя на С. Кавказе (Косякинский карьер). В этом комплексе присутствуют (Верещагин, 1954) — насекомоядные (*Sorex, Talpa, Desmana*), зайцы (*Lepus*), пищухи (*Ochotona*), бобры (*Amblycastor caucasicus* Arg.), хомяки (*Cricetus*) и мыши (*Mus*). Хищные представлены медведями (*Ursus, Indarctos, Hyaenarctos*), лисами, кошками, псовыми (Canidae). Более разнообразны и здесь копытные. В фауне имеются гиппарион, тапир, носороги (*Dicerorhinus orientalis, Aceratherium*)[2] и из парнопалых — *Propotamochoerus provincialis* Gerv., *Sus* sp., *Procapreolus* sp., *Pliocervus* sp., *Pseudalces* sp., Giraffidae и *Gazella* sp. Из хоботных присутствует тот же мастодонт (*Anancus arvernensis* Cr. et Job.) и дейнотерий (*Deinotherium* sp.). Кроме млекопитающих в этом комплексе имеются черепахи. Возраст фауны Косякинского карьера точно не установлен; скорее всего — средний плиоцен.

Фауна верхнего плиоцена[3] лучше всего известна из некоторых местонахождений Кавказа, Приазовья и Украины. Для «хапровской» фауны Приазовья (Ростов-на-Дону — Таганрог) из хоботных характерны мастодонт

[1] Родовые названия носорогов требуют проверки.

[2] Указание на присутствие рода *Chilotherium* сомнительно.

[3] По В. И. Громову (1958) — н. эоплейстоцен.

Anancus arvernensis и ранние слоны *Protelephas planifrons* (Falc.), *Archidiskodon meridionalis* (Nesti), которые здесь появляются впервые. Не менее характерным элементом является древнейшая однопалая лошадь *Equus stenonis*, наряду с которой еще присутствует гиппарион. Из непарнопалых в этой фауне, кроме того, имеются какие-то носороги и эласмотерий (*Elasmotherium* sp.). Парнопалые представлены верблюдами, разнообразными оленями (*Polycladus, Rusa, Axis*) и антилопами. Из хищных еще присутствуют саблезубые кошки (*Machairodus*), а из грызунов впервые появляются крупные бобры рода *Trogontherium*. Ареал распространения этого комплекса пока не установлен, но, по-видимому, он охватывал значительную площадь, судя по отдельным находкам его элементов в различных районах СССР и, в частности, в Ю.-В. Казахстане, где найден овернский мастодонт, лошадь Стенона, верблюд, олени, пищухи и др. (Бажанов, 1955), а также и в С.-В. Киргизии (Бажанов, Костенко, 1958).

Большого внимания заслуживает средне(?)- или верхне(?)плиоценовая (датировка спорна) фауна одесских «катакомб» (сложно разветвленные пещеры карстового происхождения в известняке г. Одессы) с довольно разнообразным составом степного и полупустынного характера. В этой фауне известны разные грызуны — пищухи (*Ochotona gigas* Arg. et Pid., *O. eximia* Chom.), зайцы (*Lepus laskarevi* Chom.), хомячки (*Cricetulus migratorius* и др.), бобры (*Trogontherium, Steneofiber* и др.). Из хищных имеются — *Canis* sp., *Ursus* sp., *Parameles ferus* Rost., *Martes* sp?, *Mustela* sp?, *Hyaena* sp., *Felis* sp. и др. Плохо известны хоботные, представленные мастодонтом *Anancus arvernensis* Cr. et Job; из парнопалых обильны верблюды (*Paracamelus alexejevi* Havesson), имеются мелкие антилопы (*Gazella* sp.). Для этой фауны очень характерно отсутствие лошадиных и носорогов. Помимо млекопитающих, в одесском комплексе имеются разнообразные птицы (*Struthio chersonensis* Brandt, *Grizaja odessana* Zubareva и др.).

В истории плейстоценовых фаун можно также выделить несколько фаунистических комплексов, характеризующих основные этапы развития фауны этого времени (Громов, 1948, 1950), наиболее изученные для европейской территории СССР, но выявленные в последнее время в В. Сибири (Алексеев, 1958; Вангенгейм, 1957) и в Казахстане (Бажанов, 1955; Бажанов, Костенко, 1958). Среди них «таманский», известный по фауне с Таманского п-ова, относится к самому началу плейстоцена или, по В. И. Громову (1958), к верхнему разделу эоплейстоцена (см. стр. 41). По новейшим работам (Верещагин, 1951, 1955, 1957, 1959) для него характерны [1]: *Archidiskodon meridionalis* (Nesti), *Mammuthus trogontherii* (Pohlig), *Palaeoloxodon antiquus* (Falc.), лошадь зюссенборнского типа (*Equus* cf. *süssenbornensis* Wüst), еще сохраняющая некоторые черты лошади Стенона; из носорогов — кавказский эласмотерий (*Elasmotherium caucasicum* Boriss.), этрусский носорог (*Dicerorhinus etruscus* Falc.). Из парнопалых имеются: свинья (*Sus tamanensis* Ver.), олени (*Eucladoceras* sp., *Megaloceros* sp. и др.), своеобразный лось (*Tamanalces caucasicus* Ver.), верблюды рода *Paracamelus*, антилопы (*Taurotragus*(?), *Tragelaphus* sp., *Gazella* sp.), зубр (*Bison* sp.). Хищные представлены псовыми (*Canis tamanensis* Ver.) и крупной кошкой (*Panthera* sp.), а грызуны — крупными бобрами (*Castor tamanensis* Ver., *Trogontherium cuvieri* Fischer). Ареал этого комплекса в СССР точно не установлен.

Следующий, более молодой нижнеплейстоценовый [2], «тираспольский» комплекс известен по фауне тираспольского гравия (Молдавия). Для него характерны хоботные типа слона Вюста, короткорогие бизоны типа *Bison schoetensacki* Freud., широколобые лоси (*Alces latifrons* Dawk.) и примитивные большерогие олени (*Megaloceros dawkinsi*), а также лошадь мосбахского типа (*Equus* cf. *mosbachensis* Reich.) и др. Тираспольский комплекс, по-видимому, охватывал значительную территорию СССР, судя по находкам отдельных его элементов в различных районах Советского Союза. Так, *Bison schoetensacki* Freud. и слон вюста найдены около г. Таганрога, слон *Palaeoloxodon antiquus* и эласмотерий — в Казахстане на р. Иртыше, широколобый лось (*Alces latifrons* Dawk.) — на р. Ишиме, носорог *Dicerorhinus mercki* — в Н. Поволжье и в В. Сибири и т. д.

Тираспольский комплекс сменяется «хазарским», иногда называемым «волжской фауной», установленным по фауне млекопитающих Н. Поволжья. Ареал этой фауны охватывал Европу и Азию «между 45—60° с. ш., доходя на восток до Забайкалья, а на западе — до Британских о-вов и Франции» (Громова, 1932). Типичными формами для него в В. Европе считаются слон трогонтерий

[1] Родовые названия этого списка в ряде случаев изменены соответственно систематике, принятой в настоящей сводке. Состав слонов таманского местонахождения требует дальнейшей ревизии.

[2] По В. И. Громову (1958) — в. эоплейстоцен.

[*Mammuthus trogontherii* (Pohlig)], верблюд Кноблоха (*Camelus knoblochi* Poljakov), большерогий олень [*Megaloceros giganteus germaniae* (Pohlig)], длиннорогий бизон (*Bison priscus longicornis* Gromova), сайга (*Saiga tatarica* L.), хазарская лошадь (*Equus caballus chasaricus* Gromova) и др. Хазарский комплекс датируется ср. плейстоценом [1].

Наиболее молодую фауну плейстоцена представляет «верхнепалеолитический» верхнеплейстоценовый [2] комплекс с мамонтом [*Mammuthus primigenius* (Blum.), волосатым носорогом (*Coelodonta antiquitatis* Blum.)], северным оленем (*Rangifer tarandus* L.) и др. В нем имеются арктические формы (*Alopex lagopus, Lemmus obensis, Ovibos moschatus*), некоторые степные (*Saiga tatarica, Citellus rufescens, Allactaga*) и лесные (*Castor fiber, Desmana moschata*). Этот комплекс, датируемый поздним плейстоценом, был широко распространен на европейской и азиатской территориях СССР и хорошо известен по фауне из его палеолитических стоянок. Наиболее богатые из них по фауне: в Сибири — Афонтова гора, Енисейские стоянки, Мальта и др., в Европейской части Советского Союза — воронежские, днепровские, крымские и др. Выделяемый «позднемустьерский» комплекс с быками, слоном трогонтерием, пещерными медведем и гиеной рассматривается как переходный от хазарского к верхнепалеолитическому, с обедненной хазарской фауной и, по-видимому, относится к концу ср. плейстоцена.

Особого внимания заслуживает верхнеплейстоценовая «бинагадинская» фауна Апшеронского п-ова из окрестностей г. Баку. В бинагадинской фауне преобладают копытные (Бурчак-Абрамович и Джафаров, 1955) — бинагадинский носорог (*Rhinoceros binagadensis* Dzaf.) [1], лошадь (*Equus aff. caballus* L.), осел (*Equus aff. hidruntinus* Reg.), апшеронская свинья (*Sus apscheronicus* Burch.-Abram. et Dzaf.), сайга (*Saiga binagadensis* Alekperova), бык (*Bos mastanzadei* Burch.-Abram.), крупный баран (*Ovis* cf. *ammon* L.), большерогий и благородный олени (*Megaloceros* sp., *Cervus elaphus binagadensis* Alek.). Из хищников известны *Canis sp., C. lupus apcheronicus* Ver., степные лисицы (*Vulpes vulpes alpherakyi* Sat., *V. corsac* L.) пещерная гиена (*Crocuta spelaea* Goldf.), бинагадинский медведь (*Ursus arctos binagadensis* Ver.), перевязка (*Vormela peregusna* Güld.), пещерный лев (*Felis spelaea* Goldf.), гепард [*Acinonyx jubatus* (Schreb.)], барсук (*Meles meles minor* Sat.) и кошки (*Felis ocreata* Gmel.). В этой фауне очень разнообразны грызуны: имеются различные мыши, хомяки, песчанки, тушканчики, сони, полевки, дикобраз, зайцы и т. д. Кроме млекопитающих, в бинагадинской фауне известно много птиц (74 рода, 100 видов) и насекомых.

Из других местонахождений наиболее богаты: Новосибирские о-ва, Уральские и Алтайские пещеры и др.

Постепенное изменение верхнепалеолитического комплекса, а именно: вымирание ряда форм и изменение ареала других, ведет к образованию современной или голоценовой фауны, в которой вначале еще сохраняются некоторые реликтовые формы, как *Bison priscus deminutus, Felis spelaea* и др.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. К., 1915. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса (1916), стр. 1—450. — 1930. Верхнесарматская фауна млекопитающих Эльдара. Тр. Геол. музея АН СССР, т. VII, стр. 167—204. См. также: Andrussow N. I., 1906.

Бажанов В. С., 1951. О возрасте миоценовых фаун млекопитающих Казахстана. Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., вып. 10, стр. 39—46. — 1955. Обзор истории фауны наземных позвоночных Казахстана. АН Каз. ССР, Ин-т зоол. Мат-лы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 1, стр. 5—13. Бажанов В. С. и Костенко Н. Н., 1958. Схема стратиграфии третичных отложений юго-востока Казахстана и севера Киргизии в свете палеонтологических данных. АН Каз. ССР, Ин-т Зоол. Мат-лы по истории фауны и флоры Казахстана, т. II, стр. 5—15. Беляева Е. И., 1937. Материалы к характеристике верхнетретичной фауны млекопитающих Северо-Западной Монголии. Тр. Монг. ком-та, № 33, вып. 9, стр. 1—54. Богачев В. В., 1938. Палеонтологические заметки. Список ископаемых млекопитающих, найденных в третичных и послетретичных отложениях Закавказья. Тр. Азерб. фил. АН, геол. сер., т. IX (39), стр. 90—93. Борисяк А. А., 1914, 1915. Севастопольская фауна млекопитающих. Тр. Геол. ком-та, нов. сер., вып. 87, стр. 1—150; вып. 137, стр. 1—47. Борисяк А. А. и Беляева Е. И., 1948. Местонахождения третичных наземных млекопитающих на территории СССР. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XV, вып. 3, стр. 5—114 (приведена основная литература до 1948 г.). Бурчак-Абрамович Н. И., 1951. К истории фауны наземных позвоночных Азербайджана. В кн. «Животный мир Азербайджана». Бурчак-Абрамович Н. И. и Джафаров Р. Д., 1955. Бинагадинское местонахождение верхнечетвертичной фауны и флоры на Апшеронском полуострове. АН Азерб. ССР. Тр. Ест.-Ист. музея им. Зардаби, стр. 89—145.

Вангенгейм Э. А., 1957. О фауне млекопитающих из четвертичных отложений района нижнего тече-

[1] По В. И. Громову и др. (1958) — н. плейстоцен.

[2] По В. И. Громову и др. (1958) — н. — в. плейстоцен.

[1] По всей вероятности, относится к роду *Dicerorhinus*.

ния Алдана. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 3, стр. 72—74. Верещагин Н. К., 1954. К истории фауны позвоночных и развития ландшафтов Ставрополья в неогене. Мат-лы по изучению Ставропольского края, вып. 6, стр. 169—176. — 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 9—74. — 1959. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. АН СССР, стр. 1—703.

Габуния Л. К., 1951. Об остатках млекопитающих из третичных отложений Ахалцихского лигнитоносного района. Сообщ. АН Груз. ССР, т. XII, № 3, стр. 139—141. — 1953. Олигоценовая фауна млекопитающих Грузии. «Природа», № 4, стр. 109—111. — 1955. Олигоценовая фауна наземных позвоночных Бенары (юг Грузии). II Научн. сессия, сектор палеобиол. АН Груз. ССР, стр. 27—29. — 1955. Сопоставление схемы параллелизации верхнетретичных континентальных отложений Европы с унифицированной шкалой неогена. Тез. докл. совещ. по разр. униф. страт. шк. АН Азерб. ССР, стр. 103—104. Геккер Р. Ф. и др., 1947. Развитие жизни на земле. Альбом наглядных пособий. Москва. Текст, стр. 1—46; альбом, табл. 1—59. Громов В. И. (Громау В. И.), 1930. Фауна Бердыскай Палеолітычнай стоянкі. Працы Арх. ком. Белар. АН, т. 2, стр. 7—29. — 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. Тр. Геол. ин-та, вып. 64, геол. сер., № 13, стр. 1—521. — 1950. Краткий очерк истории четвертичной фауны СССР. Мат-лы по четв. периоду, вып. 2, стр. 37—49. — 1957. Стратиграфическая схема четвертичных отложений СССР и ее сопоставление с зарубежными схемами. Тезисы докл. совещ. 1957 г. по изуч. четв. периода, стр. 1—5. Громов В. И., Краснов И. И., Никифорова К. В., 1958. Основные принципы стратиграфического подразделения четвертичной системы и ее нижняя граница. Изв. АН СССР, сер. геол., № 5, стр. 3—12. Громов В. И. и Мирчинк Г. Ф., 1936. Четвертичный период и его фауна. В кн. «Животный мир», т. I, стр. 79—123. Громова Вера, 1929. Об остатках млекопитающих каменного века из Закавказья. Ежег. Зоол. музея, т. XXX, стр. 427—446. — 1932. Новые мат-лы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих Восточной Европы и Северной Азии вообще. Комиссия по изуч. четв. периода, т. II, стр. 69—184. — 1948. К истории фауны млекопитающих Кавказа. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, стр. 517—537. — 1950. Определитель млекопитающих по костям скелета. Вып. 1. Крупные кости конечностей. Тр. Комиссии четв. периода АН, т. IX, текст, стр. 1—934; атлас, табл. 1—105. — 1960. Вып. II. Крупные кости заплюсны. Тр. Комиссии четв. периода АН, т. XVI, стр. 3—115. См. также Gromova Vera, 1932. Громова Вера и Громов В. И., 1937. Материалы к изучению палеолитической фауны Крыма в связи с некоторыми вопросами четвертичной стратиграфии. Тр. Сов. секции INQUA, вып. 1, стр. 52—96.

Ефремов И. А., 1950. Тафономия и геологическая летопись. Тр. Палеонт. ин-та, т. XXIV, стр. 3—177. — 1954. Палеонтологические исследования в Монгольской Народной Республике. Сб. работ по палеонт. МНР. АН СССР, стр. 1—32.

Касьяненко В. Г., 1947. Аппарат движения и опоры лошади. Киев. Касьяненко В. Г. и др., 1952, 1954. О приспособительных изменениях в суставах конечностей млекопитающих. Тр. Зоол. ин-та АН УССР, т IX, т. XI. — 1956. Закономерности приспособительных преобразований суставов конечностей млекопитающих. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 3, стр. 321—344. Климов А. Ф., 1950. Анатомия домашних животных, ч. 1. Москва, стр. 1—560.

Лавров В. В., 1959. Континентальный палеоген и неоген Арало-Сибирских равнин. АН Каз. ССР, сер. 3, стр. 3—229. Лазуков Г. И., 1954. Основные этапы развития фауны, флоры и человека в четвертичном периоде. Изд. МГУ, стр. 1—43.

Мензбир М. А., 1934. Очерк по истории фауны Европейской части СССР, стр. 1—223.

Никифорова К. В. и Алексеева Л. И., 1959. О границе третичной и четвертичной систем по данным фаун млекопитающих. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 32, стр. 7—21. Новожилов Н. И., 1954. Местонахождения млекопитающих нижнего эоцена и верхнего палеоцена Монголии. Сб. работ по палеон. МНР. АН СССР, стр. 33—46. См. также: Nordmann A., 1859.

Огнев С. И., 1928—1950. Звери Восточной Европы и Северной Азии, тт. 1—7. Москва—Ленинград. Орлов Ю. А., 1939. Фауна Павлодара. «Природа», № 4, стр. 64—67. — 1952. Работы советских палеонтологов в Центральной Азии. «Природа», № 6. См. также Orlov J., 1936.

Павлова М., 1910. Каталог коллекций геологического кабинета Моск. ун-та, вып. 1, отд. II. Млекопитающие. Стр. 1—284. — 1922. Очерк исторического развития изучения третичных и послетретичных ископаемых млекопитающих, найденных в России. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, т. XXXI, стр. 117—148. — 1925. Ископаемые млекопитающие из Тираспольского гравия Херсонской губ. Мем. геол. отд. об-ва люб. ест., антр. и этногр., вып. 3, стр. 5—74. См. также Pavlow M., 1913, 1914$_1$, 1914$_2$, Підоплічка І. Г., 1938. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР. АН УССР, Ин-т зоології та біології, вып. 1. — 1950. История фауны степей. В кн. «Животный мир», т. III, стр. 492—521. — 1951, 1954. О ледниковом периоде. Вып. 2, стр. 3—262; вып. 3, стр. 3—218. АН УССР. — 1956. Материалы к познанию фаун прошлого. УССР, вып. 2, стр. 1—189. АН УССР (укр.; русск. резюме).

Рождественский А. К., 1954. Местонахождения верхнетретичных млекопитающих на западе Монгольской Народной Республики. Сб. работ по палеонтологии Монгольской Народной Республики. АН СССР, стр. 48—53. Рощин А. Д., 1954. Верхнепліоценова фауна півдня України. Одеський держ. педагог. ін-т ім. К. Д. Ушинського, т. XIV, стр. 33—84. Рябинин А. Н., 1929. Тараклийская фауна млекопитающих I. Carnivora, Rodentia, Subungulata. Тр. Геол. муз. АН СССР, т. V, стр. 75—134.

Серебровский П. В., 1936. Очерк третичной истории наземной фауны СССР. В кн. «Животный мир СССР», т. I, стр. 11—78, АН СССР. См. также Sinzow I., 1900.

Третьяков Д. К., 1941. Третичная фауна одесских катакомб. Сов. наука, № 1, стр. 94—106. Трофимов Б. А., 1953. Древнетретичные млекопитающие на Дальнем Востоке СССР. «Природа», № 12, стр. 111—112.

Флёров К. К., Трофимов Б. А., Яновская Н. М., 1955. История фауны млекопитающих в четвертичном периоде. Изд. МГУ, стр. 1—39.

Хоменко И. П., 1913. Мэотическая фауна с. Тараклии Бендерского уезда Бессарабской губ. Ежегодн. по геол. и минер. России, т. XV, вып. 4—6, стр. 107—143. — 1913. Материалы по палеонтологии третичных и послетретичных млекопитающих Северного Кавказа. Тр. Ставр. об-ва изуч. Северо-Кавк. края (1914), т. III, вып. 1, стр. 1—39. — 1914. Мэотическая фауна с. Тараклии Бендерского уезда. Fissipedia, Rodentia, Rhinocerinae, Equinae, Suidae, Proboscidea. Тр. Бессараб. об-ва естеств., т. V, стр. 1—55.

Черский И. Д., 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Новосибирской экспедицией 1885—1886 гг. Зап. Ак. Наук. Т. LXV, прилож. № 1, стр. 1—706.

Эбэрзин А. Г., 1955. Схема стратиграфии неогена юга СССР. Тез. докл. совещ. по разр. униф. страт. шкалы. АН Азерб. ССР, стр. 15—16.

Яншин А. Л., 1953. Геология северного Приаралья. Моск. об-во исп. прир., стр. 3—734.

Abel O., 1914. Die vorzeitlichen Säugetiere, Jena, SS. 1—309. — 1927. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, SS. 1—713. Ameghino F., 1889. Contribucion al conocimiento de los mammiferos fósiles de la Republica Argentina. Acta Acad. Nac. Cienc., Córdoba, vol. 6, pp. 1—1028. Anderson Ch., 1933. The fossil Mammals of Australia. Proc. Linn. Soc., New. South Wales, vol. 58, pp. 9—25. Andrews C., 1906. A descriptive catalogue of the tertiary vertebrata of the Fayum, Egypt. Brit. Mus., London, pp. 1—324. Andrews R., 1932. The new conquest of Central Asia: a narrative of the Central asiatic Expedition in Mongolia and China, 1921-1930. New York, pp. 1—78. Andrussow N., 1906. Südrussische Neogenablagerungen 3-er Teil. Sarmatische Stufe. Зап. СПб Минерал. об-ва, ч. 42, стр. 337—354. Arambourg C., 1948. Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. Mus. Nat. Hist., t. I, fasc. III, pt. 2, pp. 231—558. — 1951. La succession des faunes Mammalogiques en Afrique du Nord au cours du Tertiaire et du Quaternaire. C. R. Somm. Seances, Soc. Biogéographique, n° 241, pp. 49—56. Arendsen de Wolff-Exalto E., 1951. On differences in the lower jam of animalivorous and herbivorous Mammals. Nederlandse Akad. von Wettenschappen, vol. LIV, No. 3 and 4, Ser. C (Biol., Med.).

Бакалов Р. (Bakalov), 1953. Hipparion'ова фауна при с. Калиманци и Кромидово ок. Сандански. Изв. Геол. ин-та Българа. Акад. наук, кн. автора, стр. 89—125. Blainville H. M. D., 1839—1864. Ostéographia des mammifères. T. 1—4, Paris. Bohlin B., 1937_1. Eine Tertiäre Saügetier-Fauna aus Tsaidam. Sino-Swedish. Exp. VI, I. Pal. sin., ser. C, vol. XIV, fasc. I, pp. I-III. — 1937_2. Oberoligozäne Säugetiere aus dem Shargaltein-Tal (Western Kansu). Pal. sinica, N. S. C, Nr. 3, SS. 1—259. Boule M., 1906. Les grottes de Grimaldi, géologie et paléontologie. Monaco, pp. 1—363. Boule M. et Thevenin A., 1920. Mammifères fossiles de Tarija. Paris, pp. 1—255.

Camp C. L. and Vanderhoof V., 1940. Bibliography of fossil vertebrates, 1928—1933. Geol. Soc. Amer., Special Papers, No. 27. Camp C., Welles S., Morton Green, 1949, 1953. Bibliography of fossil Vertebrates, 1939—1943, 1944—1948. Mem. Geol. Soc. Am., No. 37, 57. Ciric A., 1957. Die Pikermi-Fauna aus der Umgebung von Titov Veles. Bull. Mus. Hist. Nat. du Pays Serbe. Ser. A, Nr. 8. pp. 1—82. Colbert E., 1935. Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. Trans. of the Amer. Philos. Soc., new ser., Philadelphia, vol. 26, pp. X—401. — 1938. Fossil Mammals from Burma in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat Hist., vol. 74, pp. 255-436. — 1939. Carnivora of the Tung-Gur formation of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 76, pp. 47—81. Cooper C., 1934. The extinct. Rhinoceroses of Baluchistan. Phill. Trans. Roy. Soc. London, vol. 223, pp. 569—616. Crusafont Pairo M. 1950. La cuestion del llamado Meotico. Espanol. Mus. cindad, Sabadell, 1—2, pp. 3—10. Crusafont Pairo M. y Villalta Comella J. F., 1954. Eusayo de siutesis sobre el Mioceno de la Meseta castellana. Bol. Rc. Soc. Esp. H., t. homenaje a E. Hernández-Pacheco, pp. 215—227. Cuvier G., 1834—1836. Recherches sur les ossements fossiles, Ed. 4, Paris.

Depéret Ch., 1887. Recherches sur la succession des Faunes de Vertébrés miocènes. Arch. Mus. d'Hist. Nat., Lyon, vol. IV, pp. 45—313. Dietrich W., 1942. Ältestquartäre Säugetiere aus der Südlichen Seregenti, Deutsch. Ostafrica. Palaeontogr., Bd. XCIV, Abt. A, Lief. 3—6, SS. 43—133.

Ellenberger-Baum, bearb. Zietzschmann O., Ackerknecht E., Gray H., 1943. Handbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin. SS. 1—1155.

Falconer H., 1868. Palaeontological memoires and notes. London, vol. I, pp. 1—590; vol. II, pp. 1—675. Falconer H. a. Caulley, 1846—1849. Fauna antiqua sivalensis, Pls. I—XCII, A-R. Filhol H., 1876—1877. Recherches sur les phosphorites du Quercy: étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. Ann. Sci. Géol., vol. 7, pp. 1—220; vol. 8, pp. 1—340. — 1881. Etude des mämmifères fossiles de Sansan. Ann. Sci. géol., vol. XXI, pp. 1—319. Flint R. and other, 1949. Pleistocene research. Bull. Geol. Soc. Am., vol. 60, No. 9, pp. 1303—1525. Freudenberg W., 1916. Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa. Geol. a. Paläont. Abh., Bd. XVI.

Gaudry A., 1862—1867. Animaux Fossiles et Géologie de l'Attique. Paris, Text. pp. 1—474; Atlas. — 1873. Animaux vertèbres fossiles du Mont Leberon. Paris, pp. 1—180. — 1876—1880. Matériaux pour l'histoire des temps quaternaires. Fasc. 1-2, pp. 1—82. Gazin C., 1941. The Mammalian Faunas of the Paleocene of Central Utah, with Note of the Geology. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 91, pp. 1—53. Grassé P. (direct.) et les autres, 1955. Mammifères. Traité de Zoologie, t. XVIII, fasc. I, 2; pp. 1—1167; 1—2300. Paris. Gregory W. K., 1910. The orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXVII, pp. 1—524. — 1934. A half century of trituberculi the Cope-Osborn theory of dental evolution. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. LXXIII, No. 4, pp. 1—317. — 1951. Evolution emerging, vol. I, II. New York, pp. 1—736; 1—1013. Gromova Vera, 1932. Die Säugetierfauna der mittel-paläolitischen Station bei Ilskaja im nordlichen Kaukasus. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. I, стр. 305—345.

Hay O., 1912. The pleistocene Mammals of Jawa. Jawa geol. Surv., vol. XXIII (1914), pp. 102—499.—1923—1927. The pleistocene of North America and its vertebrated animals. Pub. Carnegie Inst. Washington, No. 322, 322A, 322B, pp. 1—1230. — 1929—1930. Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. Carn. Inst. of Washington, No. 390, vol. I—II. Hooijer D., 1956. The lower boundary of the Pleistocene in Java and the age of Pithecanthropus. Quaternaria, III, pp. 5-10. — 1957. The correlation of Fossil Mammalian Faunas and the plio-pleistocene boundary in Java. Proceed. Koninkl. Nederl. Ak. Wetenschappen, vol. 60, No. I, pp. 1—10. Amsterdam. — 1958. An early pleistocene Mammalian Fauna from Bethleem. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., vol. 3, No. 8, pp. 267—292. Hopwood A., 1929. A Rewiev of the Fossil Mammals of Central Africa. Amer. Journ. Sci., 5 ser., vol. 17, pp. 101—180. Hoopwood A. T. and Hollifield J. P., 1954. An annotated bibliography of the Fossil Mammals of Africa. Fossil Mammals of Africa. No. 8, Brit. Mus. Nat. Hist., London.

Jepsen G., 1940. Palaeocene Faunas of the Polecat Bench Formation, Park country, Wyoming. Pt. I. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. 83, No. 2, pp. 217—340.

Koenigswald G. H. R., 1933. Beiträg zur Kenntnis der fossilen Wirbeltiere Javas. Dienst Mijn. Ned-Indie, Wet. Meded, Bd. I, Nr. I, SS. 1—178. Klaauw van der C., 1948, 1951, 1952. Size and position of the

functional components of the Skull. Arch. néerland. de Zool., t. IX, livr. 1—4. Kowalevsky W., 1876. Monographie der Gattung Anthracotherium Cuvier und Versuch einer natürlichen Klassification der fossilen Hufthiere. Palaeontogr., Bd. XXII, SS. 131—346. Kowalski K., 1959. Katalog ssaków pleistocenu Polski. Polska Ak. Nauk. Inst. zool., pp. 1—267 (польск., русск. резюме). Kurten B., 1952. The Chinese Hipparion fauna. Societas Sciantiarum Fennica. Commeni. Biologicae, vol. XIII, 4, pp. 1—82.

Lavocat R., 1951. Révision de la faune des Mammifères oligocénes d'Auvergne et du Velay. Paris, pp. 1—153. Leuchs K., 1949. Zur Pikermifauna von Ilhan vei Ankara Anatolien. Sitzb. Öst. Ak. Wiss. math-nat. Kl., Abt. I, Bd. 158. Hf. 9—10, SS. 656—661. Lewis E., 1937. A new Siwalik correlation. Amer. Journ. Sc., vol. XXXIII, No. 195.

Major C. J. F., 1888. Sur un gisement d'ossements fossiles dans l'ile de Samos, contemporains de l'age de Pikermi. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 107. Matthew W., 1901. Fossil Mammals of the Tertiary of Northeastern Colorado. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. I, pt. VII, pp. 353—346. — 1909. The Carnivora and Insectivora of the Bridger basin, middle Eocene. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. IX, pt. VI, pp. 289—567. — 1924. Third contribution to the snake Creek Fauna. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. L, pp. 59—210. — 1927. The Evolution of the Mammals in Eocene. Proc. Zool. Soc. London, pp. 947—985. — 1929. Critical observations upon Siwalik Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LVI, pp. 437—560. — 1937. Paleocene Faunas of the San Juan Basin. New Mexico. Trans. Amer. Phil. Soc., new. ser., 30, pp. 1—510. — 1939. Climate and Evolution. Ann. New York Acad. Sc., Ed. II. — 1943. Relationships of the orders of Mammals. Journ. of Mamm., vol. 24, VIII. No. 3, pp. 304—311. Matthew W. and Granger W., 1915—1918. A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. I-V. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 34, pp. 1—103; 311—361; 429—483; vol. 38, pp. 565—657. — 1923. The Fauna of the Ardyn Obo Formation. Am. Mus. Nov., No. 98, pp. 1—5. — 1926. Two new Perissodactyls from the Arschanto eocene of Mongolia. Am. Mus. Nov., No. 208, pp. 1—5. Mecquenem R. de, 1924—1925. Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. Ann. Paléont., vol. XIII, pp. 135—160; vol. XIV, pp. 1—64. Melender B. 1952. El primer cursillo internacional de Paleontologia y Estratigraphia del Mioceno del Vallés—Penedés. Inst. «Lucas Mallada» inv. geol., No. 16, pp. 373—377. Miller G., 1912. Catalogue of the Mammals of Western Europe. London.

Nordmann A., 1859. Palaeontologie Südrusslands, III. Helsingfors.

Orlov J., 1936. Fundort der Hipparion-Fauna am Irtysch in der Stadt Pavlodar (W. Sibirien). Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. V, стр. 155—169. Osborn H., 1907. Evolution of mammalian molar teeth. New York, pp. 1—250. — 1921. The Age of Mammalas in Europe, Asia and North America. New York, pp. 1—635. Ozansoy F., 1957. Position stratigraphique des formations continentales du Tertiaire de l'Eurasie au point de vue de la chronologie Nord-Americain. Bull. Miner. Res. a. Explor. Inst. of Turkey, n° 49, pp. 11—28. — 1957. Faunas de Mammifères du Tertiaire de Turquie et leur révision stratigraphique. Bull. Miner. Res. a. Explor. Inst. of Turkey, n° 49, pp. 29—48.

Papp A. und Thenius E., 1949. Uber die Grundlagen der Gliederung des Jungtertiärs und Quartärs in Niederösterreich. Sitz.-Ber. Öst. Ak. Wiss, math.-naturw., Abt. I, Bd. 158, Hf. 9—10, SS. 764—787. — 1959. Handbuch der stratigraphischen Geologie, Bd. III, Tertiär. T. I. Regionale Stratigraphie, SS. 1—411; T. II. Wirbeltierfaunen, SS. 1—328. Stuttgart. Pavlow M., 1913, 1914_1 (1915). Mammifères tertiaires de la nouvelle Russie. Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, vol. XVII, fasc. 3, pp. 1—68; fasc. 4, pp. 1—52. — 1914_2. Aperçu sur la nouvelle faune des mammifères tertiaires de la Russie méridionale. Ann. Geol. Miner. Russie, vol. XVI, n° 7—8, pp. 181—190. Pei W., 1934. On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. Pal. Sinica, vol. VIII, Fasc. I, pp. 1—216. — 1940. The Upper Cave Fauna of Choukoutien. Pal. Sin. New. Ser. C., No. 10, pp. 1—84. — 1957. The Zoogeographical Division of Quaternary Mammalian Faunas in China. Vert. Palas., vol. I, No. I, pp. 9—24. Peterson O., 1906. The Miocene Beds of Western Nebraska and Eastern Wyoming and their Vertebrate Faunae. Ann. Carneg. Mus., vol. 4, No. 1, pp. 21—72. — 1919. Report upon the Material discovered in the upper eocene of the Uinta Basin by Earl Douglas in the Jears 1908—1909, and by O. A. Peterson in 1912. Ann. Carneg. Mus. vol. XII, No. 2—4, pp. 127—138. Pilgrim G., 1910. Notices of New Mammalian Genera and species from the Tertiaries of India. Rec. Geol. Surv., India, vol. XL, pp. 1—69. — 1912. The vertebrate Fauna of the Gay serie in the Bugti Hills and the Punjab. Pal. Indica, new ser., vol. IV, No. 2, pp. 1—83. — 1913. Correlation of the Siwaliks with Mammal horizons of Europe. Rec. Geol. Surv. Ind., vol. XLIII, pp. 264—326. — 1938. Are the Equidae reliable for the correlation of the Siwaliks, with the Coenozoic Stages of North America? Records of Geol. Survey of India, pt. 4, pp. 437—482. Piveteau J. et les autres, 1957—1960. Traité de Paléontologie, t. VII (1,2), VIII. Paris.

Reynolds S., 1902—1939. A Monograph of the British Pleistocene Mammalia. Palaeontogr. Soc., London. Romer A., 1947. Vertebrate paleontology. Chicago, pp. 1—687.

Schaeffer B., 1947. Notes on the origin and function of the artiodactyl tarsus. Am. Mus. Nov., No. 1356.— 1948. The origin of a Mammalian ordinal Character. Evolution, vol. II, No. 2, pp. 164—175. Schlosser M., 1887—1890. Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäichen Tertiärs. Beitr. Pal. Geol. Österr.-Ung., Bd. 6—8, SS. 1—227; 1—162; 1—107. — 1903. Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. Abh. K. Bayerischen Akad. Wiss. Math.-Phys. Kl. Bd. 22 (1903—1906), I Abt., SS. 1—221. München. — 1911. Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum (Ägypten). Beitr. z. Paläont. u. geol. Österreich-Ungarns u. d. Orients, Bd. XXIV, SS. 51—167. Schmaltz R., 1924. Atlas der Anatomie des Pferdes. Bd. 1—2. Berlin. Scott W., 1937. A history of land Mammals in the Western Hemisphere. Revised edition, New York., pp. XIV+786. — 1942. The later Cenozoic Mammalian Faunas of South America. Proc. 8-th Amer. Sci. Cong., 4, pp. 333—357. — 1945. The Mammalia of the Duchesne River oligocene. Trans. Amer. Philos. Soc., Philadelphia, new ser., vol. 28, pt. 5. Scott W., Jepsen G. and Wood A., 1936, 1937, 1940, 1941. The Mammalian Fauna of the White River oligocene. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. 28; pt. I, pp. 1—153; pt. 2, pp. 155—269; pt. 3, pp. 271—362; pt. 4, pp. 363—746; pt. 5, pp. 748—980. Scott W. a Osborn H. F., 1877. Preliminary Report on the Vertebrate Fossils of the Uinta Formation, collected by the Princeton Expedition of 1886. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. XXIV. Simpson G., 1935_1. The tiffany fauna, upper palaeocene. Am. Mus. Nov., No. 795, pp. 1—19; No. 816, pp. 1—30; No. 817, pp. 1—28. — 1935_2. Descriptions of the oldest known South American mammals from the Rio Chico formation. Am. Mus. Nov., No. 793, pp. 1—25 — 1936. Additions to the Puerco fauna, lower paleocene. Am.

Mus. Nov., No. 849, pp. I—II. — 1937$_1$. The Fort Union of the Grazy Mountain field, Montana, and its Mammalian Faunas. Bull. U. S. Nat. Mus., No. 169, pp. 1—X, 1—287. — 1937$_2$. The Beginning of the Age of Mammals. Biol. Rev., 12, pp. 1—47. — 1937$_3$. Notes on the Clark Fork, upper paleocene fauna. Am. Mus. Nov., No. 954, pp. 1—24. — 1940. Review of the Mammal-bearing teriary of South America. Proc. Am. Phil. Sc., vol. 83, No. 5, pp. 649—709. — 1941. The eocene of Patagonia. Am. Mus. Nov., No. 1120, pp. 1—15. — 1942. Early Cenozoic Mammals of South America. Proc. 8-th Amer. Sci. Congr., 4, pp. 303—332. — 1947. Holarctic Mammalian Faunas and continental relatioships during the cenozoic. Bull. Geol. Soc. Am., No. 58, pp. 613—688. — 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Nat. Hist., vol. 85, pp. XVI+350.* — 1953. The major Features of Evolution, N. Y., pp. 1—434. — 1954. Tendances actuelles de la systematique des mammifères. Mammalia, t. XVIII, No. 4, pp. 337—357. — 1959. Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. Evolution, vol. 13, No. 3, pp. 405—414. Sinzow I., 1900. Geologische und paleontologische Beobachtungen in Süd-Russland. Зап. Новорос. ун-та, т. 79, стр. 347—412. Stehlin H., 1903—1916. Die Säugertiere des schweizerischen Eocaens; Kritischer Catalogue der Materialen. Abh. Schweitzpal. Gessellschaft. Bd. 30, SS. 1—153; Bd. 31, SS. 155—455; Bd. 32, SS. 447—595; Bd. 33. SS. 597—690; Bd. 35, pp. 691—837; Bd. 36, SS. 839—1164; Bd. 38, SS. 1165—1298; Bd. 41, SS. 1297—1552. Stock C., 1930. Rancho La Brea. A record of pleistocene Life in California. Pub. Los-Angeles Mus, No. I, pp. 1—82.

Takai F., 1939. Eocene Mammals found the Hösen Coalfield, Tyôsen. Journ. of the Faculty of Sc. Univ. Tokyo, Sect. II, Geology, miner., geogr., vol. V, pt. 6, pp. 199—217. Teilhard de Chardin P., 1914, 1915. Les carnassiers des Phosphorites de Quercy. Ann. de Paléontologie, t. IX, pp. 103—195. — 1916—1922. Les mammiferes de l'èocéne inférieur français et leurs gisements. Ann. Paléont., Paris, t. X, pp. 171—176; t. XI, pp. 1—116. — 1926. Description de Mammifères tertiaires de Chine et de Mongolie. Ann. Paléont., t. XV, pp. 3—51. Teilhard de Chardin P. et Piveteau J., 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine) Ann. de Paléont., t. 19, pp. 3—134. Teilhard de Chardin P. et Trassaert M., 1937. The Pliocene Camelidae, Giraffidae and Cervidae of South Eastern Shansi. Pal. Sin.; new ser., C, No. I, pp. 1—56. Teilhard de Chardin P. and Young C. C., 1931. Fossils mammals from the late Cenozoic of northern China. Pal. Sin., Ser. C., vol. IX, pt. I, pp. 1—88. Teilhard de ChardinP. and Leroy P., 1942. Chinese fossil mammals. A complete bibliography. Inst. de Gêo-Biologie; Peking pp. 1—142. Trouessart E. 1897—1899. Catalogus mammalian tam viventium quam fossilium. Parts 1—6 and suppl.

Viret J., 1929. Les faunes de Mammifères de l'Oligocéne de la Limagne bourbonnaise. Ann. Univ. de Lyon, nov. ser. I, pt. 47, I. — 1954. Le loess a banc durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa Faune de Mammifères villafranchiens. Nouv. Arch. Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, fasc. IV, pp. 5—200.

Weber M., 1928. Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematic der recenten und fossilen Mammalia. Zweite Auflage; Jena, Bd. 1, 2, SS. XXIV+898. Wood H. E. and others, 1941. Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 52, No. I, pp. 1—48.

Young C., 1937. On a miocene Mammalian Fauna from Shantung. Bull. Geol. Soc. China, vol. XVII, pp. 209—238. — 1948. Notes on the pontian Mammalian Fauna from eastern Kansu. Nat. Pek. Univ. 50-th Anniv. Papers, Geol. ser., pp. 53—56. — 1950. The pliopleistocene boundari in China. Report of the 8-th session Great Britain, 1948, pt. IX, pp. 115—125. — 1951. Main vertebrate horizons in China, their geological and geographical distribution, faunistic character and correlation. Report of the 8-th session Great Britain, 1948, pt. XI, pp. 66—73. Young C. and Bien M. N., 1939. New horizons of tertiary mammals in Southern China. Pr. six. pacif. sc. congres, pp. 531—534.

Zdansky O., 1930. Die alttertiären Säugetiere Chinas nebst stratigraphischen Bemerkungen. Pal. Sinica, Ser. C., Bd, VI, fasc. 2, SS. 8—87. Zittel K., 1925. Textbook of palaeontology. Vol. III, Mammalia, pp. 1—316.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

КЛАСС MAMMALIA

Подкласс Prototheria. Прототерии, или первозвери[1]

Характеристика. Размножение происходит путем откладывания яиц. Молочные железы выделяют молоко не через соски, а из многочисленных мелких отверстий, объединенных в участки — «млечные поля». Иногда (ехидна) развивается временная брюшная кожная сумка для вынашивания яиц. Вытянутая, заостренная или расширенная, морда одета роговым клювом. Иногда (утконос) хвост покрыт роговыми чешуями. Лобные кости сильно укорочены, слезные отсутствуют. В отличие от других млекопитающих имеются рудименты предсошника (*praevomer*), предлобных (*praefrontalia*) и залобных костей (*postfrontalia*). Задние (хоанальные) носовые отверстия отодвинуты далеко назад разросшимися нёбными пластинками нёбных костей, не имеющими в заднем отделе мелких отверстий. Барабанная кость свободна (не сращена с каменистой), полукольцевидная; барабанная полость снизу открыта. Скуловая дуга образована длинным скуловым отростком верхнечелюстной кости, доходящим до суставной впадины для нижней челюсти, и скуловым отростком чешуйчатой кости; скуловая кость у взрослых отсутствует; у молодого утконоса имеется очень маленькая скуловая косточка, прилегающая к скуловой дуге сверху. Основание скулового отростка чешуйчатой кости пронизано широким височным каналом (для затылочной артерии)[2]. Угловой отросток нижней челюсти не загнут внутрь. У взрослых зубы отсутствуют; иногда (утконос) в юности имеются рудиментарные резцы, клыки и коренные — пять в верхней и пять — в нижней челюсти, низкие, широкие, с многочисленными, неправильно расположенными, бугорками; позже они заменяются роговыми пластинками[1]. Эпифизы на телах позвонков имеются только в хвостовом отделе. Ребра присоединяются к позвонкам только посредством головки (бугорка нет). Тело атланта очень поздно прирастает к телу второго позвонка. Ость лопатки отсутствует или рудиментарна. Между ключицей и грудиной находится межключица; лопатка соединена с грудиной двумя коракоидными элементами: коракоидом и эпикоракоидом. К лонному сращению таза впереди прилежат две длинные палочковидные, направленные вперед, косточки («сумчатые»). Конечности короткие, направлены от туловища более или менее в стороны, плечо и бедро расположены в поперечной (по отношению к туловищу) плоскости, почти горизонтально. Пятипалые, стопоходящие. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием. Ладьевидная и полулунная кости запястья сращены, центральной нет. Бедренная кость не имеет третьего вертела. На верхнем конце малой берцовой — направленный вверх отросток, иногда очень длинный (утконос). Третьи фаланги когтевидные, очень крупные. Прямая кишка и протоки мочеполовых продуктов открываются в общую полость — клоаку. (Рис. 12.) Один отряд Monotremata (однопроходные) с двумя семействами

[1] Автор — В. И. Громова.

[2] Рудимент зачешуйчатого отверстия рептилий.

[1] У ехидны в зародышевом состоянии имеется непарный так называемый «яичный зуб», позже исчезающий и служащий, видимо, для разбивания яичной скорлупы.

и тремя родами: *Echidna* Cuvier, 1798 (=*Tachyglossus* Illiger, 1811) — ехидна; *Proechidna* Gervais, 1877 (=*Zaglossus* Gill, 1877) — проехидна и *Ornithorhynchus* Blumenbach, 1800 — утконос. Плейстоцен и современный период, Австралия и прилежащие острова.

Положение в системе, биология. Однопроходные — наиболее примитивные из млекопитающих. О примитивности их говорят признаки, сближающие их с рептилиями и в то же время отсутствующие у других подклассов млекопитающих: откладывание яиц; присутствие клоаки и общего выходного отверстия для отбросов кишечника и мочеполовых продуктов; присутствие рудиментов чешуйчатого покрова, *praevomer, praefrontalia* и *postfrontalia,* височного отверстия, межключицы, эпикоракоида, «яичного» зуба; отсутствие эпифизов на большей части позвонков, постановка конечностей в стороны от туловища и некоторые особенности строения кровеносной системы.

В то же время однопроходные, несомненно, относятся к млекопитающим, о чем свидетельствуют некоторые черты, встречающиеся только у животных этого класса: волосяной покров, млечные железы, состав нижней челюсти из одной кости (*dentale*), причленяющейся непосредственно к чешуйчатой кости, наличие (утконос) хотя и рудиментарных и позже исчезающих резцов, клыков и сложных коренных зубов, два затылочных мыщелка, эпифизы на костях конечностей, по три фаланги на втором—пятом пальцах всех конечностей, наличие брюшной сумки (сближает с сумчатыми) и др.

Все эти признаки говорят о том, что первозвери произошли от общего ствола с другими млекопитающими, так что класс Mammalia монофилетичен; но отхождение этого подкласса от общего ствола произошло очень давно, вероятно, еще в начале мезозоя или конце палеозоя, так как меловые сумчатые и эутерии уже утратили многие из архаичных признаков, сохранившиеся у первозверей. История их неизвестна, так как остатков древнее плейстоцена не найдено. Кермак и Мюссет (1958, 1959) считают вероятным близость к предкам однопроходных верхнетриасового Morganucodon (из Docodonta) [1]. Архаичные признаки однопроходных затемняются особенностями высокой специализации, свойственными однопроходным в связи с их своеобразной биологией. Необычная для млекопитающих пища (моллюски, термиты) имела следствием редукцию зубной системы. У всех родов имеются приспособления к рытью — огромные, длинные когти, верхний отросток малой берцовой (для прикрепления мускулов), удлиненное назад твердое нёбо и др. В связи с водным образом жизни и питанием преимущественно моллюсками, у утконоса развиты на ногах плавательные перепонки, длинный хвост, широкий утиный клюв и т. д., а у ехидны, поедающей термитов, длинный червеобразный язык, очень тонкая нижняя челюсть без восходящей ветви, длинный тонкий клювовидный передний отдел морды с маленьким отверстием на конце. Значительно специализован головной мозг ехидны — с довольно большими, снабженными извилинами полушариями; у утконоса головной мозг архаичный.

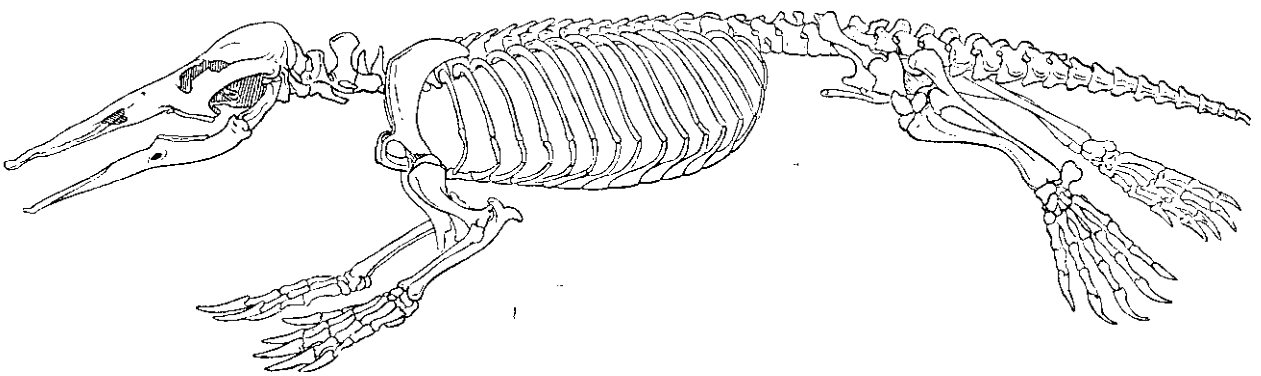


Рис. 12. *Ornithorhynchus anatinus* Shaw, ×ok. 1/3 (Cuvier, 1856)

[1] Docodonta выделяются названными авторами в особый подкласс.

Bemelen J. van, 1901. Der Schädelbau der Monotremen. In Semon R. Zoologische Forschungen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. III: Monotremen und Marsupialier. Denkschr. Med. Naturw. Ges. Jena. Bd. 6. SS. 729—798.

Cabrera A., 1919. Genera mammalium. I, Monotremata. Marsupialia. Madrid, Mus. Nac. Cienc. Nat., pp. 1—177. Grassè P., 1955. Ordre des Monotrèmes. In: Traitè de Zoologie. Systematique, biologie; t. XVII, fasc. I, pp. 47—92. (Приведена большая литература.) Green H., 1937. The development and morphology of the teeth of *Ornithorhynchus*. Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, Biol., vol. 228, pp. 367—420 Gregory W., 1947. The Monotremes and the palimpsest theory. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 188, pp. 1—52.

Howell A., 1937. Morphogenesis of the shoulder architecture. Pt. V. Monotremata. Quart. Rev. Biol., vol. 12, pp. 191—205.

Simpson G., 1929. The dentition of Ornithorhynchus as evidence of its affinities. Amer. Mus. Nov., No. 390, pp. 1—15.

Watson D., 1916. The Monotreme skull: a Contribution to Mammalian Morphogenesis. Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser., B, Biol., vol. 207. Weber M., 1928. Die Säugetiere. Bd. II. Jena. SS. 22—45. Wood Jones, 1923—1925. The Mammals of South Australia. Pt. I. The Monotremes and the carnivorous Marsupials. Britich Science Guild (South Australian Branch). Adelaide. Handbooks of the Flora and Fauna of Australia. Pt. 3, 1—458.

Подкласс Allotheria. Аллотерии[1]

Характеристика. Мозговая полость очень маленькая. Лицевой отдел черепа короткий. Нижняя челюсть короткая, массивная; большей частью, с низким венечным отростком, без углового; массетерная ямка крупная; передний отдел впереди заднего переднекоренного большей частью сильно понижен. $I\frac{3}{1}$ C $P\frac{1-5}{1-4}M\frac{2}{2}$. Вторая пара верхних резцов (I^2) увеличена, направлена вниз; вторая пара нижних (I_2) — очень крупные, длинные, направлены вперед и несколько вверх (сходны с резцами грызунов), остальные отсутствуют. Клыков нет. Верхние переднекоренные округлые или удлиненные, с небольшим числом бугорков, без режущего лезвия, P^4 иногда усложнен и подобен заднекоренным. Из нижних переднекоренных последний (P_4), кроме Taeniolabididae, сильно удлинен, очень высокий, с продольным режущим срединным лезвием, зубчатым на вершине, и с вертикально бороздчатыми боковыми сторонами; передние переднекоренные значительно меньше, иногда также со срединным режущим лезвием, продолжающим лезвие P_4, или иногда, кроме рудиментарного P_3, отсутствуют. Заднекоренные, по два наверху и внизу, длинные, с двумятремя продольными рядами бугорков, разделенными продольными бороздами; бугорки имеют различную, иногда более или менее ясную поперечно-полулунную форму. Постkраниальный скелет почти неизвестен. (Рис. 13—15.) В. юра — н. эоцен. Европа, С. Америка, Ц. Азия. Один отр. Multituberculata (многобугорчатые) с тремя семействами: Plagiaulacidae, Ptilodontidae, Taeniolabididae.

Положение в системе, биология. Своеобразное, не повторяющееся у других млекопитающих[1], строение заднекоренных зубов многобугорчатых свойственно им с са-

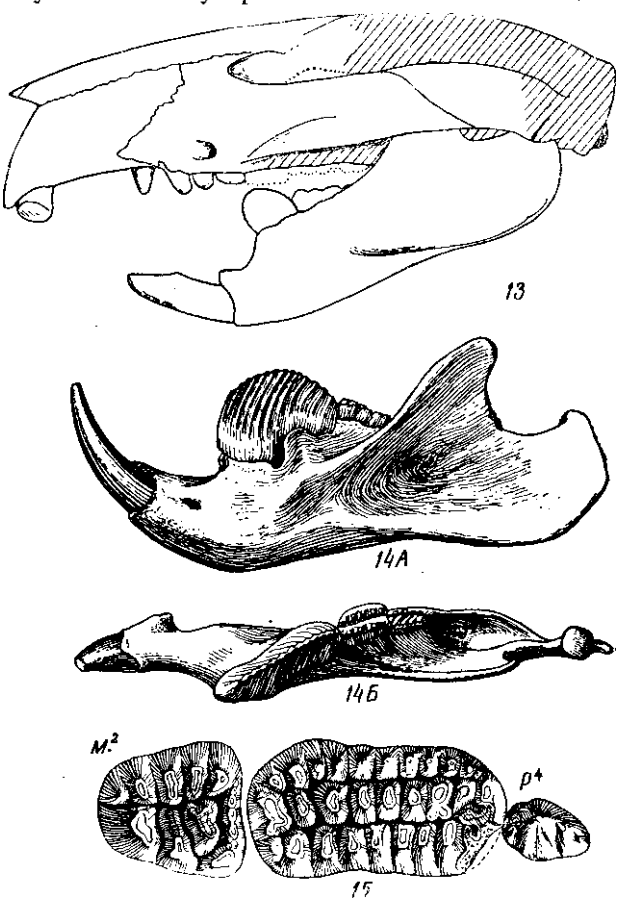


Рис. 13—15. Multituberculata

Рис. 13 — *Djadochtatherium matthewi* Simpson. Череп, × 1,5. В. мел Монголии (Simpson, 1925). Рис. 14 — *Ptilodus montanus* Doug l. Нижняя челюсть с P_4—M_3, × 2,25. *А* — сбоку; *Б* — сверху. Палеоцен С. Америки (Simpson, 1937). Рис. 15 — *Taeniolabis taõensis* (Cope). P^4—M^2, × 0,5. Палеоцен С. Америки (Matthew, 1937)

[1] Автор — В. И. Громова.

[1] Задние переднекоренные аналогичного строения встречаются у некоторых травоядных сумчатых (*Hypsiprymnodon* и др.).

мого первого их появления, в то время, когда уже существовали представители подкласса пантотериев, зубы которых очень близки к зубам примитивных представителей более прогрессивных групп — метатериев и эутериев (стр. 68 и 71). Изучение остатков их черепа также приводит к заключению, что они не могли быть предками какого-либо другого подкласса млекопитающих. Все это заставляет выделить их в особый подкласс, отхождение которого от других должно быть имело место в глубокой древности — в начале мезозоя или конце палеозоя.

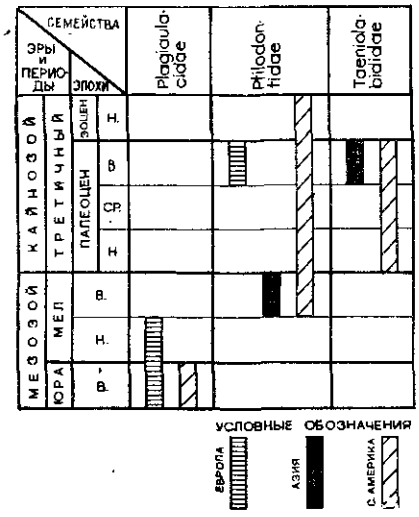


Рис. 16. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Multituberculata

Многобугорчатые — большая, богато расчлененная группа, просуществовавшая без существенных изменений огромный промежуток времени — от в. юры до н. эоцена, т. е. до эпохи, когда уже дифференцировались многие отряды и даже некоторые семейства настоящих млекопитающих, существующие до сих пор. Это показывает, что многобугорчатые были хорошо приспособлены к определенной жизненной обстановке. По-видимому, они были растительноядными животными; их длинные резцы служили для прокалывания и прогрызания твердых плодов, большой задний нижний переднекоренной — для разрезания оболочек более мягких и размельчения крупных плодов, а многобугорчатые заднекоренные — для их раздавливания. В аллотериях можно видеть экологических аналогов грызунов, появившихся позже (в в. палеоцене) и, возможно, их вытеснивших. Геологическое и географическое распространение дано на рис. 16.

ЛИТЕРАТУРА

Granger W. and Simpson G., 1929. A revision of the tertiary Multituberculata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 56, pp. 601—676.

Matthew W., 1937. Paleocene faunas of the San Juan Basin, New Mexico. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. XXX, pp. 1—510.

Simpson G., 1933. The «plagiaulacoid» type of Mammalian dentition. Journ. Mamm., vol. 14, No. 2, pp. 97—107. — 1935_1. The first Mammals. Quart. Rev. Biol., vol. X, No. 2, pp. 154—180. — 1935_2. The Tiffany Fauna, upper Paleocene. Amer. Mus. Nov., No. 795, pp. 1—19. — 1936. Addition to the Puerco Fauna, lower Paleocene. Amer. Mus. Nov., No. 849, pp. 2—11. — 1937_1. The Fort Union of the Grazy Mountain Field, Montana and its Mammalian Faunas. U. S. Nat. Mus., Bull. 169, pp. 1—287. — 1937_2. Skull structure of the Multituberculata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXXIII, art. VIII, pp. 727—763.

ФОРМЫ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО ПОЛОЖЕНИЯ В СИСТЕМЕ

СЕМЕЙСТВО MICROLEPTIDAE SIMPSON, 1928

Очень мелкие (длина зуба около 2 *мм*). Коронка коренных зубов чашевидно-вогнутая, удлиненная, с бугорками по краям (число их разное). Известны только изолированные коренные зубы. Три рода. В. триас Англии и Германии.

Microleptidae принадлежат к древнейшим из известных млекопитающих. Зубы имеют некоторое сходство только с рудиментарными зубами утконоса (стр. 62) и с зубами многобугорчатых. Не доказана принадлежность к классу млекопитающих; некоторые (Romer, 1947) относят их к рептилиям (подкл. Synapsida, отр. Ictidosauria).

Подкласс Triconodonta. Триконодонты[1]

Характеристика. Нижняя челюсть длинная, тонкая, ее половины не сращены. У древних имеется второе, добавочное сочленение по типу рептилий. Венечный отросток высокий, массивный, углового нет. Массетерная ямка глубокая, крыловидный гребешок (для крыловидной мышцы) слабее, чем у Allotheria, суставные мыщелки на уровне или ниже, чем коренные зубы, выпуклые спереди назад. Исходная зубная формула $I_4C_1P_4M_5$ *.

[1] Автор — В. И. Громова.

* По W. Kühne, P+M, резко неразличимых, 7—14.

Зубы, кроме заднекоренных, сменяются. Резцы маленькие, клыки большие, острые. Переднекоренные одинаковы с заднекоренными или упрощены — в виде высокого, выше, чем у заднекоренных, конуса, у многих слегка загнутого назад, с небольшим зубцом позади. Верхние и нижние заднекоренные одинаковы: с тремя конусами, расположенными по прямой вдоль оси челюсти; передний и задний несколько ниже среднего или одной с ним высоты; верхние окружены воротничком со всех

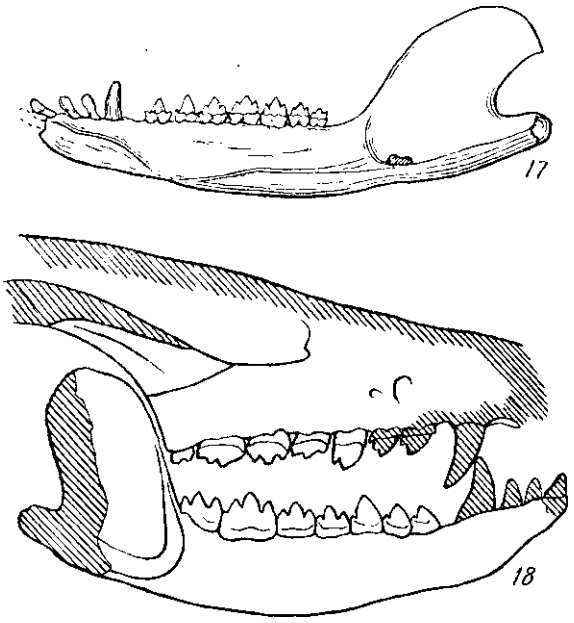


Рис. 17—18. Triconodonta

Рис. 17—*Phascolotherium bucklandi* Brod. Нижняя челюсть, × 2 Ср. юра С. Америки (Simpson, 1935). Рис. 18 - *Priacodon ferox* Marsh. Череп. × 2. В. юра С. Америки (Simpson, 1935)

сторон, нижние—только внутри; иногда воротничок вырастает впереди и позади в добавочные зубчики. Известны зубы, фрагменты черепа и нижние челюсти. (Рис. 17—18.) Один отр. Triconodonta с десятью-двенадцатью родами в. триас — н. мел; З. Европа и С. Америка.

Положение в системе, биология. Триконодонты отличаются от всех млекопитающих строением коренных зубов; с ними имеют в этом отношении сходство только некоторые ластоногие (стр. 231), у которых, однако, такое строение зубов — результат вторичного упрощения, наступившего после перехода наземных предков в воду и на более мягкую пищу (рыба). Это изменение произошло уже в третичном периоде, т. е. значительно позже исчезновения триконодонтов. Неизвестны также животные с зубами, промежуточными по строению между зубами триконодонтов и метатерий или эутерий, исходный тип зубов которых уже сложился в юрскую эпоху, одновременно с триконодонтами. Таким образом, Triconodonta — древняя, обособленная ветвь млекопитающих, по-видимому, вымершая, не оставившая потомков, что дает право выделить эту группу в особый подкласс, пока еще очень слабо охарактеризованный. О его глубокой древности свидетельствует чрезвычайно архаичный головной

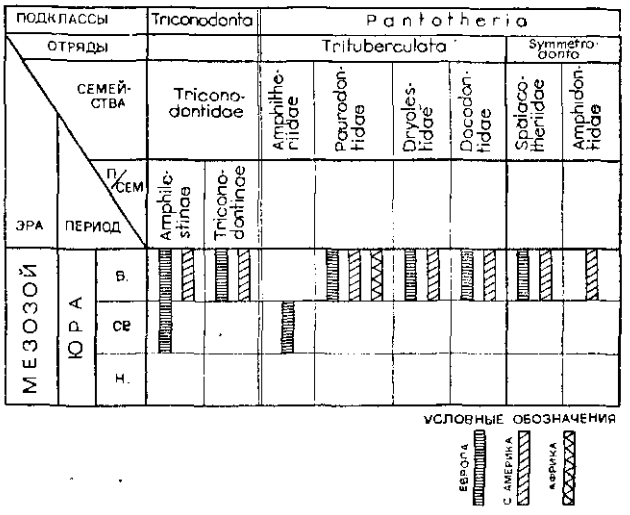


Рис. 19. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Triconodonta, Symmetrodonta и Trituberculata. Оба подкласса должны быть обозначены также в самых верхах триаса

мозг — с очень большими обонятельными долями и узкими, гладкими полушариями большого мозга. Характерно, что у позднетриасовых форм (из Ю. Англий), наряду с типичным для млекопитающих сочленением челюстей (dentale-squamosum), еще имеется рудиментарное второе сочленение по типу пресмыкающихся (articulare-quadratum); у юрских триконодонтов последнее исчезает.

Триконодонты появляются в позднем триасе (Англия, Швейцария, ? Германия), достигают расцвета в юре; последние редкие находки еще встречаются в нижнем мелу. Роды объединяют в два или три (W. Kühne) семейства.

Триконодонты были мелкими животными ясно выраженного хищного типа. Об этом свидетельствуют большие, острые клыки, а также сильное развитие мышц, смыкающих челюсти: височной (мощный венечный отросток), вертикальной порции массетера (глубокая массетерная ямка, лежащая прямо под скуловой дугой) и вертикально направленной крыловидной мышцы (сильный гребень для нее на внутренней поверхности углового от-

дела). Верхние и нижние заднекоренные чередовались таким образом, что средний конус зубов одной челюсти помещался между двумя зубами другой. При смыкании челюстей режущие зубы вплотную проходили один возле других (верхние снаружи), что представляло собой превосходный аппарат для разрезания мяса, сухожилий и пр.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 19.

ЛИТЕРАТУРА

Bohlin B., 1945. The Jurassic Mammals and the origin of the Mammalian molar teeth. Bull. geol. Inst. Upsala, vol. XXXI, pp. 363—388.

Kermack K. and Mussett F., 1958_1. The jaw articulation of the Docodonta and the Classification of Mesozoic Mammals. Proc. Roy. Soc., B, vol. 148, pp. 204—215. — 1958_2. The jaw articulation in Mesozoic Mammals. XV-th Congr. Zool., Sect. V (1958), p. 8. Kühne W., 1943. On a Triconodont tooth of a new pattern from a Fissure-filling in South Glamorgan. Proc. Zool. Soc. London, t. 119, pp. 345—350. — 1958. Rhaetische Triconodonten aus Glamorgan, ihre Stellung zwischen den Klassen Reptilia und Mammalia. Paläont. Zeitschr., Bd. 32, Nr. 3—4, SS. 197—235.

Parrington F., 1941. On two Mammalian Teeth from the lower Rhaetic of Somerset. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser., II, t. 8. — 1947. On a collection of Rhaetic Mammalian Teeth. Proc. Zool. Soc. London, 116, pp. 707—728. Patterson B., 1956. Early Cretaceous Mammals and the evolution of Mammalian molar teeth. Fieldiana, Geol., t. 13, No. I.

Simpson G., 1925. Mesozoic Mammalia. I. American Triconodonts. Amer. Journ. Sc., vol. X., pp. 146—358. — 1933. Paleobiologie of Jurassic Mammals. Palaeobiologica, Bd. V, pp. 128—157. — 1935. The first Mammals. Quart. Rev. Biology, vol. X, No. 2, pp. 154—180. — 1936. Studies of the earliest Mammalian dentition. Dental Cosmos, VIII—IX, pp. 1—24. — 1937. A new Jurassic Mammals. Amer. Mus. Nov., No. 943, pp. 1—6.

Watson D., 1942. On permian and Triassic Tetrapods. Geol. Mag., vol. LXXIX, No. 2, pp. 81—116.

Подкласс Pantotheria. Пантотерии[1]

Характеристика. Строение нижней челюсти сходно с таковым триконодонтов (стр. 64); суставные мыщелки на уровне или ниже коренных зубов, менее выпуклые спереди назад; угловой отросток есть, не загнут внутрь. Резцы маленькие или одна пара их слегка увеличена; клыки большие, острые или уменьшенные, резцевидные; иногда отсутствуют. Переднекоренные — как у Triconodonta; заднекоренные в числе $\frac{7-8}{4-8}$, в виде треугольников с режущими боковыми сторонами; вершины треугольников обращены: наверху — внутрь, внизу — наружу; заднекоренные верхней и нижней челюсти чередуются, взаимно вклиниваясь вершинами треугольников между заднекоренными противолежащей челюсти. На нижних иногда имеется небольшой пониженный талонид. Известны нижние челюсти с зубами и частично верхние зубы. Два отряда: Symmetrodonta и Trituberculata (-Eupantotheria Kerm. et Muss.). В. триас — ср. мел.

Положение в системе. Биология. Пантотерии по строению зубов отличаются от других мезозойских млекопитающих — аллотериев и триконодонтов (стр. 63, 64). В отличие от первых и сходно со вторыми они были хищниками — их нижняя челюсть также свидетельствует о сильном развитии мышц, смыкающих пасть; в большинстве случаев они имели хорошо развитые клыки и режущие заднекоренные. Однако способ разрезания пищи у пантотериев и триконодонтов различный: у последних режущие лезвия верхних и нижних заднекоренных были направлены продольно по отношению к оси челюсти, у пантотериев — вкось к последней или даже, в некоторых случаях, почти перпендикулярно. Этим достигалась более широкая общая площадь размельчения пищи. Второе отличие от триконодонтов — то, что в подклассе, а именно в отряде тритуберкулят, намечается переход ко всеядному способу питания: наряду с режущей функцией заднекоренных имеет место и давящая, или дробящая, так как позади тригонида нижних заднекоренных развивается небольшой талонид, в который при смыкании челюстей упирается протокон верхних. Соответственно этому в названном отряде имеется тенденция к уменьшению клыков и увеличению одной из пар резцов (как бы переход к насекомоядным), и суставный валик нижней челюсти не имеет так ярко выраженного типа валика хищников. Напротив, отряд симметродонтов включает типичных хищников с исключительно режущей функцией заднекоренных.

Пантотерии не были потомками триконодонтов, но возникли от общего с ними ствола млекопитающих очень рано — в начале мезозоя или в конце палеозоя. Первые пантотерии (из отр. Symmetrodonta) известны из верхнего триаса (Англия). У них, как и у древнейших триконодонтов, еще имеется архаическое рудиментарное сочленение челюстей — articulare—quadratum (Kermack a. Mussett, 1958), позже исчезающее. Очень вероятно, что подкласс пантотериев, а именно — его отряд три-

[1] Автор — В. И. Громова.

туберкулята, был предковым для всех более прогрессивных групп млекопитающих — для метатериев и эутериев. Коренные зубы тритуберкулят содержат в зачатке основные элементы, которые можно проследить с дополнениями и видоизменениями, в зубах более прогрессивных групп млекопитающих (подробно см. ниже).

Пантотерии, в лице симметродонтов, дожили до ср. мела.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 19.

ЛИТЕРАТУРА

Bohlin B., 1945. The Jurassic Mammals and the origin of the Mammalian molar teeth. Bull. geol. Inst. Upsala, vol. XXXI, pp. 363—388.

Kermack K. and Mussett F., 1958_1. The jaw articulation of the Docodonta and the Classification of Mesozoic Mammals. Proceed. Roy. Soc., B, vol. 148, pp. 204—215. — 1958_2. The jaw articulation in Mesozoic Mammals. XV-th Congr. Zool., Sect. V (1958), p. 8.

Kühne W., 1950. A Symmetrodont tooth from the Rhaeto-Lias. Nature, No. 166, pp. 696—697.

Parrington F., 1941. On two Mammalian Teeth, from the lower Rhaetic of Somerset. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. II, t. 8. — 1947. On a collection of Rhaetic Mammalian Teeth. Proceed. Zool. Soc. London, 116, pp. 707—728.

Patterson B., 1956. Early Cretaceous Mammals and the evolution of Mammalian molar teeth. Fieldiana, Geol., t. 13, No. I.

Simpson G., 1933. Paleobiologie of Jurassic Mammals. Palaeobiologica, Bd. V, pp. 128—157. — 1935. The first Mammals. Quart. Rev. Biology, vol. X, No. 2. pp. 154—180. — 1936. Studies of the earliest Mammalian Dentition. Dental Cosmos, VIII—IX, pp. 1—24.

Watson D., 1942. On permian and Triassic Tetrapods. Geol. Mag., vol. LXXIX, No. 2, pp. 81—116.

ОТРЯД SYMMETRODONTA. СИММЕТРОДОНТЫ

Заднекоренные в виде симметричных треугольников, длинные: их длина равна ширине или больше нее. На верхних заднекоренных имеется высокий внутренний конус (протокон) и небольшие конусы по режущим сторонам треугольника (возможно, гомологи прото- и метаконуля); на нижних — один высокий наружный конус (протоконид) и два более низких внутренних (пара- и метаконид). Талонид отсутствует. (Рис. 20, 21.) Два семейства с шестью родами. В. триас — ср. мел; Европа и С. Америка.

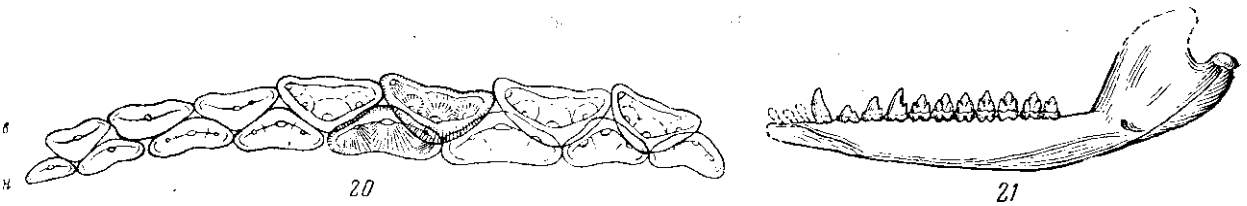


Рис. 20—21. Symmetrodonta

Рис. 20—схема смыкания коренных зубов; верхние (*в*)—*Eurylambda*, нижние (*н*)—*Amphidon*. В. юра С. Америки (Gregory, 1934). Увеличено
Рис. 21—*Spalacotherium tricuspidens* Owen. Нижняя челюсть изнутри, × 3. Ср. юра Европы (Simpson, 1935). Увеличено.

ОТРЯД TRITUBERCULATA (EUPANTOTHERIA). ТРИТУБЕРКУЛЯТЫ

Заднекоренные в виде асимметричных треугольников, большей частью короткие: их ширина больше длины. На верхних заднекоренных имеется внутренний конус (протокон), срединный — центральный или наружный (амфикон) и зачаточные пара- и метастиль, прото- и метаконуль; передний и задний края режущие. Нижние заднекоренные позади остробугорчатого тригонида имеют большей частью короткий пониженный талонид без зубцов и впадины. В редких случаях (*Docodon*) верхние заднекоренные квадратные, тупобугорчатые, нижние — с длинным, чашевидным, снабженным зубцами талонидом. (Рис. 22—25.) Четыре семейства с большим числом родов. Одно из них, Docodontidae, включающее недавно открытый род *Morganucodon*, выделяется некоторыми авторами (Kermack a. Mussett, 1958a) в особый отряд или даже подкласс Eotheria на основании присутствия второго, архаичного челюстного сустава. В. триас, ср. и в. юра, Европа; в. юра, С. Америка.

В сводке Симпсона (1945) отряд носит название Pantotheria, одинаковое с названием более старым именем Trituberculata (Zittel et Osborn); возможно название Eupantotheria

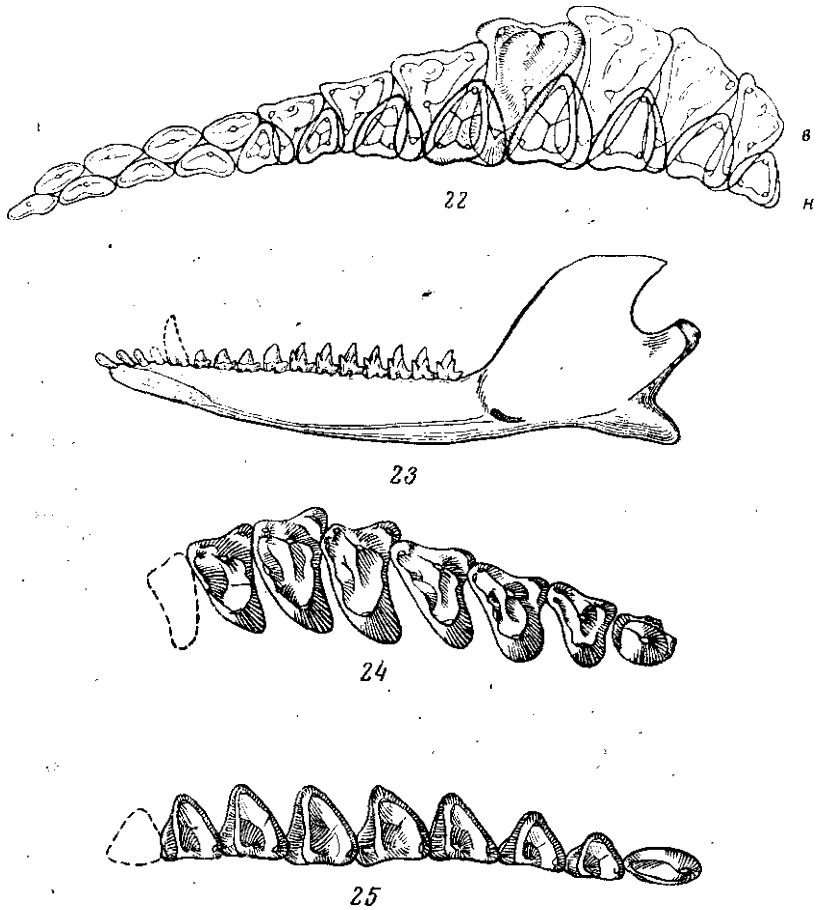


Рис. 22—25. Trituberculata

Рис. 22—схема смыкания коренных зубов; верхние (*в*) *Melanodon* S i m p s o n; в. юра Европы; нижние (*н*)—*Phascolestes* O w e n, в. юра С. Америки (Gregory, 1934). Рис. 23—*Amphitherium prevosti* B l a i n v i l l e. Нижняя челюсть, × 2. В. юра Англии (Simpson, 1935) Рис. 24—*Melanodon oweni*. Верхние коренные зубы, × 6 (Simpson, 1935). Рис. 25—*Laolestes eminens*, × 6. Нижние коренные (Simpson, 1935)

подкласса (по Симпсону, инфракласса). Во избежание недоразумений здесь он назван дано из таких же соображений Kermack a. Mussett (1958).

Подкласс Metatheria. Метатерии[1]

Характеристика. Рождают живых, не вполне сформировавшихся, детенышей, донашиваемых большей частью самкой в постоянной кожной брюшной сумке. Молоко выделяется через соски. Роговые клювовидные образования на морде и чешуя на туловище и хвосте отсутствуют. Обонятельные луковицы и обонятельные центры большого мозга крупные, полушария его очень маленькие (не покрывают среднего мозга), гладкие, мозжечок также небольшой и гладкий. Лобные кости длинные, слёзные — имеются, с длинным лицевым отделом. Рудиментов *praefrontalia* и *postfrontalia* нет. Костное нёбо в заднем отделе с одной парой больших, удлиненных отверстий, а часто и со второй задней парой более мелких, заходит назад немногим далее уровня зубных рядов. Степень развития барабанной кости и замкнутой барабанной полости различны; замыкается она преимущественно разрастанием алисфеноидной кости. Скуловая дуга образована преимущественно скуловой

[1] Автор — В. И. Громова.

костью, которая позади достигает суставной впадины для нижней челюсти; скуловой отросток верхнечелюстной кости короткий. Височный канал в основании скулового отростка чешуйчатой кости маленький или отсутствует. Угловой отросток нижней челюсти почти всегда сильно загнут внутрь. Эпифизы имеются на всех позвонках; ребра причленяются головкой к телу позвонка и бугорком — к его поперечному отростку. Имеется лопаточная ость, разделяющая поверхность лопатки на надостную и заостную ямки. Межключицы нет; коракоидный элемент один, прирастающий к лопатке в форме ее отростка и не достигающий грудины. К длинному лонному сращению таза впереди примыкают направленные вперед «сумчатые» косточки. Конечности расположены под туловищем, бедро и плечо — в сагиттальной плоскости, наклонно: плечо отклонено нижним концом назад, бедро — вперед. Большей частью пятипалые, от стопо- до пальцеходящих. Плечевая кость чаще со внутренним надмыщелковым отверстием. Свободной центральной кости в запястье нет; ладьевидная и полулунная раздельны или сращены. Бедренная кость почти всегда без третьего вертела. На малой берцовой иногда имеется небольшой, направленный вверх, отросток. В стопе почти всегда длиннее всех четвертый палец. Второй и третий часто до третьих фаланг объединены общим кожным покровом (синдактилия). Зубы всегда есть. Число резцов иногда достигает $\frac{5}{4}$, верхних почти всегда больше, чем нижних; у растительноядных внутренние сильно увеличены, нижние направлены вперед, остальные рудиментарны, иногда исчезают. Наибольшее число коренных зубов $\frac{8}{8}$, предположительно $P\frac{4}{4}M\frac{4}{4}$*; сменяется только один $pd\frac{4}{4}$. Коренные зубы у хищных с острыми бугорками, верхние — треугольные, трех-, четырехбугорчатые, нижние — с тригонидом и низким талонидом; у травоядных те и другие четырехугольные и четырехбугорчатые, с тупыми бугорками, никогда не несут многочисленных бугорков, расположенных правильными продольными рядами; у некоторых (Caenolestidae) $P\frac{4}{4}$ очень крупные, длинные, с режущим продольным лезвием и вертикально бороздчатыми сторонами коронки**. Плацента почти всегда отсутствует; редко имеется неотпадающая. Клоаки нет или она рудиментарна. В. мел — ныне. Один отр. Marsupialia (сумчатые).

Положение в системе, история развития. Подкласс Metatheria включает один отряд Marsupialia — сумчатые, с пятью или шестью надсемействами[1] и многочисленными семействами и родами. В настоящее время представители сем. Didelphidae (опоссумы) населяют Ю. Америку, лишь некоторые виды *Didelphis* распространились и по С. Америке; остальные группы обитают только в Австралии и на прилежащих островах. Однако на заре истории млекопитающих распространение сумчатых было гораздо обширнее и разобщенные теперь участки их обитания были, по-видимому, частями обширного общего ареала. Представители Didelphidae от верхнего мела вплоть до миоцена обильно населяли С. Америку, а разрозненные остатки разных сумчатых встречаются от палеоцена до миоцена в З. Европе. В Ю. Америке развитие разных групп сумчатых продолжалось непрерывно от палеоцена (для Didelphidae — от в. мела) до настоящего времени; в Австралии они известны только с миоцена.

Marsupialia, известные с в. мела, наряду с многобугорчатыми, однопроходными и юрскими триконодонтами принадлежат к древнейшим млекопитающим и на протяжении своей долгой истории сохранили некоторые примитивные черты: очень примитивно построенный головной мозг, в некоторых случаях — рудименты височного канала и клоаки, неприрастающий зубовидный отросток второго шейного позвонка, рудименты крестцовых ребер, отсутствие или слабое развитие плаценты, рождение не вполне развитых детенышей и др., а также сближающие их с однопроходными — наличие верхнего отростка малой берцовой кости, сумки и «сумчатых» косточек. При этом многие особенности строения сближают их с настоящими зверями Eutheria, однако очень древнее расхождение их стволов несомненно. Об этом свидетельствуют как указанные примитивные черты сумчатых, отсутствующие у эутерий, так и некоторые другие признаки, свойственные только первым и приобретенные ими в результате самостоятельного, независимого от настоящих млекопитающих, длительного процесса развития. Таковы, например, сосудистые отверстия в заднем отделе нёбных костей, загнутый внутрь угловой отросток нижней челюсти, большое исходное число резцов и коренных зубов, частая синдактилия.

* У *Myrmecobius* всех коренных $\frac{8}{9}$; гомология зубов сумчатых с молочными, передне- и заднекоренными *Eutheria* толкуется различно.

** Сходны с задними P некоторых многобугорчатых.

[1] Некоторыми учеными они группируются в три подотряда: Polyprotodontia, Caenolestoidea и Diprotodontia.

преимущественное развитие четвертого пальца (у Eutheria — третьего или третьего и четвертого). Поскольку представители эутерий известны с н. мела (близкие к насекомоядным, стр. 75), расхождение обоих стволов должно было иметь место еще древнее, хотя и позже, чем от общего ствола ответвились прототерии (стр. 62). Возможно их независимое происхождение в в. юре от пантотернев.

частью пятипалые, стопоходящие, без синдактилии, брюшная сумка недоразвита или отсутствует. Этот примитивный тип сохранился мало измененным до сих пор. В линии развития хищных размеры животных увеличились, ноги стали длинными, пальцеходящими, и утеряли боковые пальцы, зубы приобрели режущий характер (никогда не развивая, однако, пары настоящих плотоядных зубов,

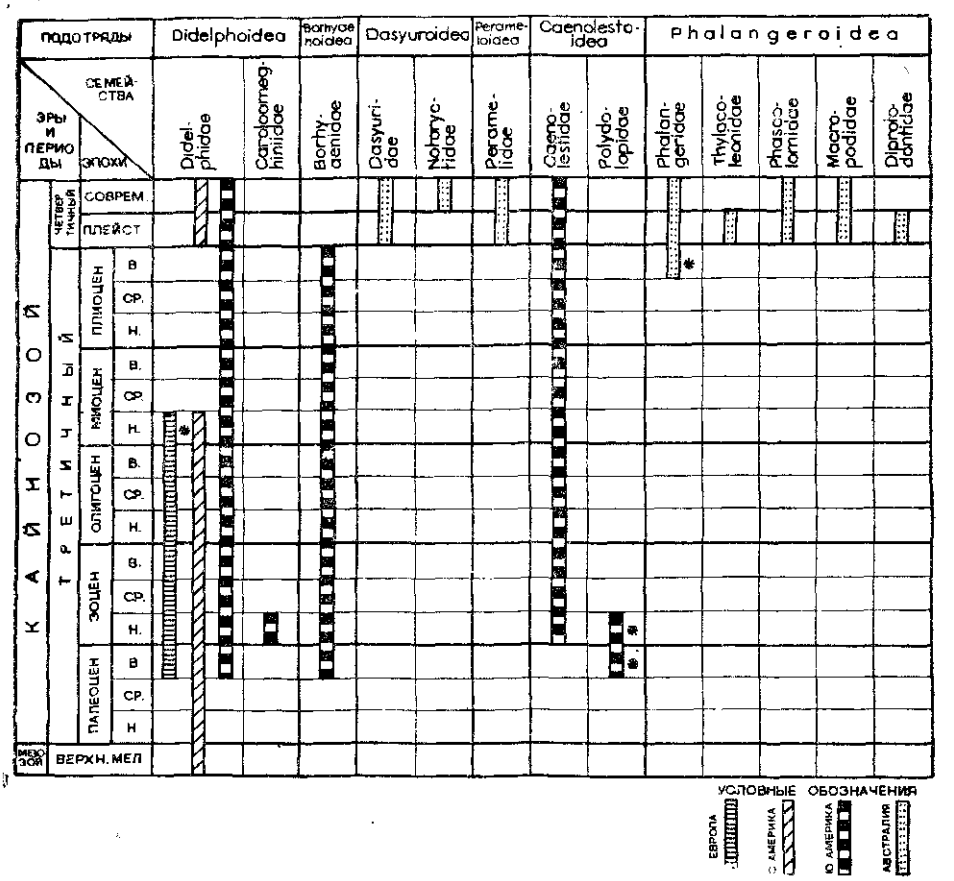


Рис. 26. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Marsupialia
Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

В процессе длительной независимой от эутерий эволюции метатерии образовали различные биологические типы, конвергентные эутериям, хотя в деталях строения всегда резко от них отличающиеся. Наиболее примитивны из них Didelphidae и частично Dasyuridae — мелкие древесные или наземные насекомоядные или всеядные животные, с многочисленными резцами, хорошо выраженными клыками, с просто построенными переднекоренными и остро- или тупобугорчатыми заднекоренными, из которых верхние — трех- или четырехугольные, а нижние — с тригонидом и низким талонидом. Конечности их большей

характерных для хищных эутерий); форма черепа их иногда очень сходна с таковой настоящих хищных, например, у сумчатого волка (*Thylacinus*). Травоядные сумчатые также сделались крупными, приобрели длинные грызущие направленные вперед резцы, иногда только пару нижних, иногда также пару верхних; остальные резцы сильно уменьшаются или исчезают; их коренные зубы стали широкими, тупобугорчатыми, как у свиней, двухгребенчатыми, как у тапиров, или лунчатыми, как у жвачных; иногда они приобретают высокую коронку. В некоторых группах травоядных развиваются очень крупные задние

переднекоренные с коронкой в форме срединного продольного лезвия и с бороздчатыми боковыми сторонами[1] — для срезания ветвей или разрезания твердых плодов. Их ноги, особенно в нижних отделах, удлиняются, первый палец нередко исчезает, второй, третий и пятый делаются тонкими и короткими, причем второй и третий соединяются кожным покровом в функционально один палец; иногда конечности становятся функционально однопалыми, с опорой на один четвертый палец. Указанные приспособления травоядных достигают высокого развития в сем. Macropodidae, у прыгающих представителей которого при этом задние конечности значительно длиннее передних и одни служат для передвижения.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 26.

ЛИТЕРАТУРА

Anderson Ch., 1933. The fossil Mammals of Australia. Proc. Linn. Soc. New South Wales, vol. 58, pp. IX—XXV.

Bensley B., 1903. On the evolution of the Australian Marsupialia. Trans. Linn. Soc., London, ser. 2, vol. IX, pp 83—217. Bolk L., 1917. Die Beziehung zwischen Reptilien, Beutler und Placentaliergebiss. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., Bd. 20.

Cabrera A., 1919. Genera mammalium. I. Monotremata. Marsupialia. Madrid, Mus. Nac. Cienc. Nat. pp. 1—177.

Dependorf H., 1898. Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. In: Semon R. Zool. Forschungsreisen in Australien. Denkschr. d. med. naturwiss. Gesellsch. Jena, Bd. 6, SS. 243—402. Draseke J., 1939. Zur vergleichenden Anatomie der Marsupialier. Anat. Anz., Bd. 87, SS. 390—397.

Grassé P., 1955. Ordre des Marsupiaux. In: Traité de Zoologie, t. XVII, fasc. I, pp. 93—175. Paris. (Приведена большая литература). Gregory W., 1910. The orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 27, pp. 1—524.

Lydekker R., 1894. A Handbook to the Marsupialia and Monotremata. London. — 1899. The dental formula of the Marsupial and placental Carnivora. Proc. Zool. Soc. London, pp. 922—928.

Osgood W., 1921. A monographic study of the American Marsupial, *Gaenolestes*. Publ. Field. Mus. Nat. Hist., zool. ser., vol. XIV, pp. 1—156. Owen R., 1841, 1849, 1873, 1874, 1877. On the osteology of the Marsupialia. Trans. Zool. Soc. London.

Simpson G., 1935_1. Description of the oldest known South American Mammals, from the Rio Chico formation. Amer. Mus. Nov., No. 793, pp. 1—25. — 1935_2. The Tiffany Fauna, upper Paleocene. I. Multituberculata, Marsupialia, Insectivora, and ? Chiroptera. Amer. Mus. Nov., No. 795, pp. 1—20. — 1937. The Fort Union of the Grazy Mountain Field, Montana and its Mammalian Faunas. U. S. Nat. Mus. Bull. 169, pp. 1—287. — 1939. The development of Marsupials in South America. Physic, vol. XIV, pp. 373—398. — 1941. The Affinites of the Borhyaenidae. Amer. Mus. Nov., No. 1118, pp. 1—6. Stirton R., 1957. Tertiary Marsupials from Victoria, Australia. Mem. Nat. Victoria, Melbourn, pp. 121—134.

Wood H., 1924. The position of the «sparassodonts» with notes on the relationships and history of the Marsupialia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 51, pp. 77—101. Wood Jones, 1923-1925. The Mammals of South Australia. Pt. I. The Monotremes and the carnivorous Marsupials. British Science Guild (South Australian Branch). Adelaide. Handbooks of the Flora and Fauna of Australia, pt. 3, pp. 1—458.

Подкласс Eutheria (Placentalia). Эутерии, настоящие звери, плацентарные[2]

Характеристика. Бо́льшая часть признаков совпадает с признаками Metatheria. Отличия следующие: эутерии рождают вполне сформировавшихся (хотя еще не вполне выросших и лишь частично способных к самостоятельному питанию) детенышей; брюшная сумка отсутствует. Соотношение между величиной обонятельных центров, мозжечка и полушарий большого мозга различно; в истории развития группы большой мозг прогрессивно увеличивается и его кора делается более складчатой. Нёбные кости в заднем отделе почти всегда сплошные, без отверстий. Барабанная полость, кроме наиболее архаичных форм, замкнута; она замыкается преимущественно разрастанием барабанной кости или самостоятельной косточки (*os bullae*), иногда с участием других прилежащих костей черепа. Скуловая кость разной величины, в редких случаях отсутствует. Височного канала в основании скулового отростка чешуйчатой кости у взрослых нет. Угловой отдел нижней *челюсти не загнут сколько-нибудь заметно* внутрь. «Сумчатые» косточки впереди лонного сращения таза отсутствуют. Конечности от пяти- до однопалых, от стопо- до копытоходящих. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием или без него, элементы запястья свободны или сращены; бедренная кость имеет или не имеет третьего вертела. В стопе и кисти почти всегда длиннее других третий палец или третий и четвертый в равной мере. Синдактилия, за очень немногими исключениями, отсутствует. Число резцов не

[1] Сходны с задними переднекоренными Multituberculata (стр. 63).

[2] Автор — В. И. Громова.

превышает $\frac{3}{3}$, первоначально число верхних и нижних одинаково [1]. Число коренных зубов почти никогда не превышает $P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$; в большинстве случаев сменяются все переднекоренные, чаще других не сменяется pd_1[1]. Строение зубов очень различно; исходный тип коренных — треугольный, трехбугорчатый; на верхних — с вершиной, обращенной внутрь, на нижних — с вершиной, обращенной наружу. Коренные никогда не бывают сходны с коренными Allotheria или Triconodonta (стр. 63 и 64) [2]. Плацента почти всегда имеется, аллантоидная (у современных). Клоаки нет. В. мелиоцен. 27 отрядов.

Положение в системе, систематика. Eutheria представляют собой высшую, наиболее прогрессивную группу класса: они имеют наиболее высоко развитый головной мозг, постепенное усовершенствование которого прослеживается в разных отрядах на протяжении их истории, и наиболее совершенный способ выращивания потомства (аллантоидная плацента, вскармливание молоком). За долгое время существования плацентарные млекопитающие достигли большого разнообразия и их систематика отличается сложностью. Начиная с Линнея (1766) [3], ученые стремятся выделить среди Eutheria крупные систематические единицы, которые охватывали бы группы отрядов, более близкие между собой, чем с другими отрядами. Таких крупных подразделений было предложено несколько; естественно, что с развитием знаний об ископаемых млекопитающих менялись и эти группировки. В настоящее время совокупность знаний, освещенная филогенетическим пониманием смысла систематики, приводит к делению всех плацентарных млекопитающих на четыре группы, так называемые когорты (Симпсон, 1945), которые носят отпечаток очень глубокого, самого древнего расхождения ствола Eutheria; эти группы намечались уже Линнеем, в сходной форме принимались Мэтью; Симпсон (1945) внес в них некоторые изменения и принимает следующие группы: 1) Unguiculata, или когтные, включающие отряды: Insectivora, Dermoptera, Chiroptera, Primates, Edentata, Pholidota; 2) Glires, с отр. Rodentia (некоторыми разбивается на два отр. — Lagomorpha, или Duplicidentata, и Simplicidentata; в настоящей сводке они рассматриваются как подотр. Rodentia); 3) Mutica, с отр. Cetacea и 4) Ferungulata, или хищнокопытные, включающие хищных (Carnivora), ластоногих (Pinnipedia), парно- и непарнопалых (Artiodactyla и Perissodactyla) и отряды, родственные последним и в той или иной мере сходные с ними (Condylarthra, Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Tubulidentata, Pantodonta, Dinocerata, Pyrotheria, Proboscidea, Embritopoda, Hyracoidea, Sirenia, Desmostylia). Неясно положение двух небольших отрядов — Trillodontia и Taeniodonta, а также самого древнего рода *Endotherium* из н. мела Китая (стр. 42). Дать характеристики четырех когорт очень затруднительно, так как длительная эволюция разных отрядов затушевала общие признаки, лежавшие в основе первоначального расхождения на стволы, а древнейшие члены разных когорт, там, где они известны, почти неотличимы друг от друга; это особенно относится к первой и четвертой группам. В настоящей сводке описание эутерий ведется непосредственно по отрядам.

ОТРЯД INSECTIVORA. НАСЕКОМОЯДНЫЕ [4]

Характеристика. Лицевой отдел черепа разной длины; длина его $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ длины мозгового или редко равна ей. Стреловидного и затылочного гребней чаще нет или они слабые. Барабанная кость почти всегда кольцевидная; замкнутых слуховых пузырей почти никогда нет и барабанная полость снизу открыта [5]; костных слуховых каналов почти всегда нет [5]. Передний конец черепа часто вытянут в узкую трубку. Глазница позади почти всегда без костной дуги и заглазничных отростков. Скуловые дуги почти всегда тонкие, не выступающие в стороны, иногда отсутствуют. Нижняя челюсть большей частью тонкая, слабая, с длинным, вытянутым назад, расположенным ниже уровня зубного ряда, угловым отростком, очень высоким венечным и высоко поднятым суставным; суставный валик полуцилиндрический, обе половины не сращены или сращены лишь в самом переднем отделе. Резцы часто уменьшены в числе, верхние расположены в продольном или косом ряду; по

[1] При резко выраженной специализации некоторых пар резцов, число их большей частью уменьшается и указанное соотношение может нарушаться.

[2] Исключение — отряд Pinnipedia, сходство коренных которых с коренными Triconodonta — результат вторичного упрощения (стр. 231).

[3] В XII издании Systema Naturae.

[4] Автор — В. И. Громова.

[5] Кроме сем. Talpidae.

одной паре верхних и нижних часто увеличены. Клыки большей частью маленькие, резцевидные или премоляровидные, иногда с двумя корнями. Переднекоренные простые, конусовидные, P^4_4 в разной степени моляризованы. Заднекоренные (рис. 27) остробугорчатые и с режущими гребнями; верхние — треугольные, с обращенной внутрь вершиной, с тремя-четырьмя (редко — с двумя) бугорками, соединенными в V-образную фигуру, или четырехугольные, с четырьмя-пятью бугорками и иногда с более или менее выраженным W-образным рисунком в наружном отделе; нижние — с высоким V-образным тригонидом и низким талонидом или с W-образным рисунком и с тригонидом и талонидом почти одной высоты. Конечности короткие, как правило, пятипалые; стопо- или полупальцеходящие. Лопатка часто с большим акромиальным отростком, коракоидный — маленький. Ключица почти всегда имеется. Плечевая кость почти всегда с внутренним надмыщелковым отверстием. Локтевая кость свободна, немногим тоньше или не тоньше лучевой. Ладьевидная и полулунная кости запястья раздельны или слиты, центральная почти всегда свободна. Обе половины таза часто не сращены или симфиз их очень короткий, далеко отодвинут назад. Бедренная кость большей частью с третьим вертелом; малая берцовая почти всегда на большом протяжении сращена в нижнем отделе с большой. Астрагал часто с задним отверстием, с почти плоским, слабо скошенным блоком, наружный и внутренний гребни которого почти одной высоты; внизу сужен в косо направленную шейку; выпуклая головка сочленяется только или преимущественно с ладьевидной костью. Ладьевидная и кубовидная кости стопы раздельны. Последние фаланги узкие, когтевидные, большей частью не расщепленные. Большие пальцы не противопоставляются. В. мел — ныне. Есть предположение о находке в в. юре или н. мелу (Чжоу Минчен, 1953), но отнесение к отряду насекомоядных не доказано.

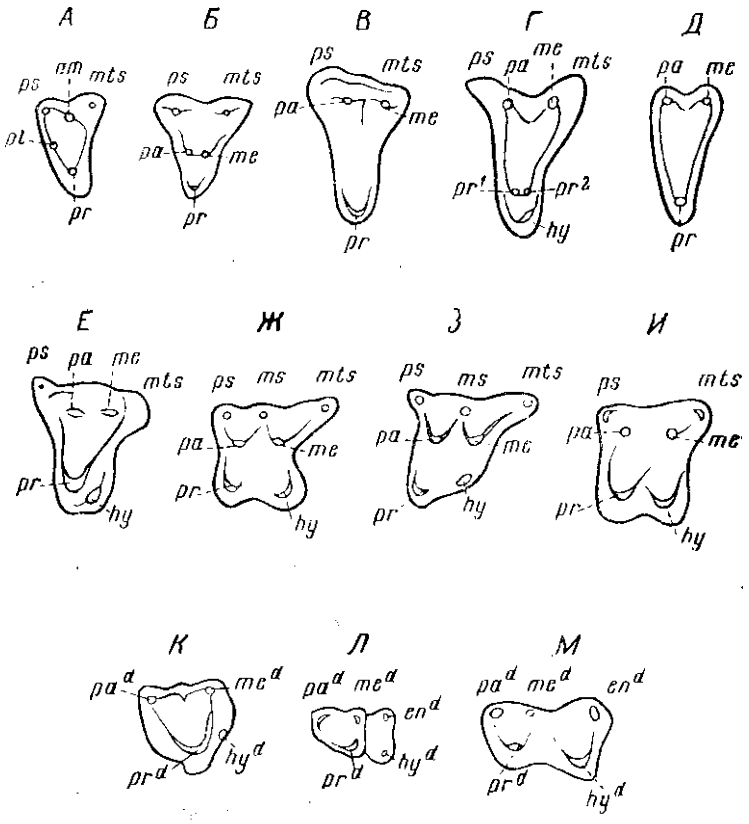


Рис. 27. Строение заднекоренных зубов Trituberculata и Insectivora разных типов. Схемы

А—И — левые верхние, *К—М* — левые нижние. *А* — Trituberculata, *Б* — *Deltatheridium praetrituberculare*; *В* — *Zalambdalestes lechei*; *Г* — *Potamogale velox*; *Д* — *Chrysochloris aurea*; *Е* — *Ictops acutidens*; *Ж* — *Crocidura russula*; *З* — *Talpa europaea*; *И* — *Erinaceus europaeus*; *К* — *Microgale dobsoni*; *Л* — *Crocidura russula*; *М* — *Desmana moschata*. Составлено по Lemke (1952—1953) и др. Обозначения, как на рис. 8

Положение в системе, систематика. Насекомоядные — древнейшая группа Eutheria — ее первое появление относится к верхнему мелу. Возможно, что она дала начало многим или даже всем позднейшим отрядам плацентарных. Насекомоядные характеризуются, с одной стороны, сохранением древних, архаичных признаков (низкое развитие головного мозга с маленькими, почти гладкими полушариями, кольцевидная барабанная кость, не образующая слуховых пузырей, пятипалые стопоходящие конечности, свободная центральная кость запястья, заднее отверстие на астрагале, внутреннее надмыщелковое отверстие на плечевой кости и т. д.), с другой — особенностями высокой специализации (увеличенные резцы, рудиментарные скуловые дуги, иногда — резко выраженные приспособления к рытью и пр.). Особенно сильно специализованы поздние члены группы. Поздние представители сильно дивергировали друг от друга, однако и более древние группы разнообразны; некоторые представители утра-

тили различные древние признаки, изменив их в том или ином направлении; при этом некоторые формы уже рано пошли по пути более поздних специализованных групп и должны быть систематически объединены с ними. Нет ни одного из приведенных выше в характеристике отряда и существенных в систематике млекопитающих признаков, который был бы общим всем его представителям. Все это делает систематику отряда очень затруднительной, и, возможно, что некоторые относимые к нему роды или их группы будут выделены в самостоятельные отряды или перемещены в другие, как это уже случилось, например, с сем. Tupaiidae и с родом *Anagale* (которые многими исследователями перемещены в отряд приматов), а также с сем. Macroscelidae, выделенным Батлером (P. Butler, 1956) в отр. Macroscelidae, объединенный им в один надотряд (Archonta) с Primates и Dermoptera.

Сложность и разнородность состава отр. Insectivora делает очень трудным его расчленение. Было предложено несколько способов деления на подотряды, но нет уверенности в их естественном, генетическом характере. Учитывая эту трудность, некоторые авторы (Simpson, 1945), минуя подотряды, делят группу прямо на надсемейства. Сабан (R. Saban, 1954) и Батлер (P. Butler, 1956) предложили новое деление на подотряды и надсемейства. Ввиду разнообразия взглядов, сложности вопроса и невозможности выяснить его на фактическом материале, здесь дается непосредственное деление отряда на семейства, минуя промежуточные категории. В отряде насчитывается 18 семейств: Deltatheridiidae, Palaeoryctidae, Solenodontidae, Tenrecidae, Potamogalidae, Chrysochloridae, Zalambdolestidae, Leptictidae, Erinaceidae, Metacodontidae, Dimylidae, Macroscelididae, Nyctitheriidae, Soricidae, Talpidae, Nesophontidae, Pantolestidae, Mixodectidae. Некоторые исследователи (J. Hough, 1956) выделяют из Solenodontidae особое сем. Apternodontidae. Не вполне ясна принадлежность к отряду семейств: Picrodontidae, Apheliscidae и Necrolestidae; спорно положение Apatemyidae Matthew, 1909, чаще причисляемого к приматам. Сем. Endotheriidae с одним родом *Endotherium* Chow, 1953, может быть отнесено к отряду лишь условно (стр. 72).

Строение коренных зубов. Коренные зубы насекомоядных представляют особый интерес, так как менее специализованные из них, различно видоизменяясь и усложняясь, легли в основу строения зубов всех более поздних групп млекопитающих. Кроме того, их строение имеет большое значение для систематики отряда.

Не все согласны между собой в толковании гомологии элементов зубов насекомоядных. Здесь даются обозначения, употребляемые Осборном, Грегори, Мэтью и Симпсоном; иначе толкуют элементы зубов Лехе (1897, 1902, 1907), Лемке (1953—1954) и некоторые другие. Вследствие важности предмета и трудности для понимания, поясним изложение схемами (рис. 27). Исходный верхний заднекоренной пантотериев (рис. 27, *А*), предков насекомоядных, имел один наружный конус — амфикон или эокон, и один внутренний — протокон; на соединяющих их гребешках могли находиться маленькие промежуточные бугорки — прото- и метаконуль. При возникновении насекомоядных развитие заднекоренных пошло разными путями. В одних случаях (в сем. Deltatheridiidae), основные наружные конусы — пара- и метакон, едва начав разделяться один от другого, далеко отодвинулись от наружного края коронки к ее центру (рис. 27, *Б*), в других случаях, у Zalambdalestidae они шире раздвинулись, но остались близко к наружному краю зуба. Этот последний тип иногда сохраняется без усложнения до настоящего времени (у *Chrysochloris*, рис. 27, *Д*). Большей частью, однако, наступает усложнение. Иногда протокон разделяется на два маленьких конуса (рис. 27, *Г*), часто позади и внутри от протокона, на внутреннем воротничке, вырастает гипокон (рис. 27, *Г*, *Е*). При этом конусы различным образом соединяются гребешками, которые, как и у предков пантотериев, продолжают нести режущую функцию. Все эти типы зубов треугольные, короткие и широкие. У более поздних и более специализованных форм из них развиваются длинные, часто четырехугольные зубы (рис. 27, *Ж*, *З*, *И*). При этом прото- и гипокон нередко занимают положение на продольной оси зуба и далеко отодвигаются друг от друга, так что зуб принимает очертание близкое к квадратному; шире расставлены также и наружные конусы — пара- и метакон; иногда они остаются раздельными — у ежей (рис. 27, *И*), иногда — соединяются гребешками с наружными стилями — пара-, метастилем и возникающим у них мезостилем — у кротов и землероек (рис. 27, *Ж*, *З*). В этих случаях наружная часть коронки имеет форму буквы W. Видоизменением такой формы является разделение мезостиля на два конуса, так что W оказывается посередине прерванным (у выхухолей).

Проще и однообразнее устроены нижние коренные зубы. Различия у них касаются

большего или меньшего развития талонида и зубцов на нем (гипо- и энтоконида), большей или меньшей связанности их при помощи гребешков и относительной высоты талонида (рис. 27, *К*, *Л*, *М*). Естественно, что при большем усложнении и удлинении верхних коренных, особенно — их внутреннего отдела, удлиняется и усложняется и талонид нижних, принимающий на себя при смыкании челюстей внутренний отдел верхних.

История развития и биология. По современным сведениям древнейшие насекомоядные (в то же время и древнейшие плацентарные млекопитающие вообще) относятся к в. мелу. Есть предположение о принадлежности к насекомоядным рода *Endotherium* (Shikama, 1947) из верхнеюрских или нижнемеловых отложений Китая, провинция Ляоси (Minchen M. Chow, 1953), но описанных оттуда коренных зубов не достаточно, чтобы с уверенностью причислять его к этому отряду. Нижние коренные зубы эндотерия мало отличаются от тех же зубов наиболее развитых тритуберкулят, например рода *Docodon*; возможно, что к этой группе он и относится.

Меловые насекомоядные известны всего из двух районов: из штата Вайоминг, формация лэнс, и из Монголии, формация джадохта. Относительно последнего местонахождения в недавнее время советские ученые высказали сомнения в меловом возрасте находок, предполагая, что они относятся к палеоцену (Новожилов, 1954, стр. 44—45; Ефремов, 1954, стр. 28).

По новейшим данным (Simpson, 1951), американские меловые насекомоядные относятся к нескольким, неясным пока родам; более других обоснован род *Gypsonictops* Simpson, 1927, известный по верхним зубам, и род *Euangelistes* Simpson, 1929, известный по нижним; возможно, что это одна и та же форма; положение ее внутри отряда неясно [1]. Находки остатков млекопитающих в Монголии (формации джадохта) позволили выделить четыре рода, три из которых сходны и отнесены к сем. Deltatheridiidae и один, отличающийся, выделен в сем. Zalambdalestidae. Несомненно, что предка всех этих форм нужно искать среди Trituberculata (подкласс Pantotheria), зубы которых отличаются от зубов древнейших насекомоядных лишь еще совсем не разделенным на прото- и метакон наружным конусом (амфиконом) и более простым, а часто и более коротким талонидом нижних коренных; ближе всего к пантотериям представители сем. Deltatheridiidae. Таким образом, исходные насекомоядные выделились из пантотериев; когда и каким путем произошло это выделение неизвестно, так как в наших знаниях об истории обеих этих групп имеется почти полный пробел на протяжении от в. юры до ср. мела включительно. Единственный намек на связь между ними за это время — род *Endotherium* Shikama, 1947, сама принадлежность которого к тому или другому из этих отрядов неясна. Роже (1954) предположительно ставит в основание принимаемых им трех подотрядов насекомоядных три разных семейства тритуберкулят, однако, ввиду отмеченного выше большого пробела в знаниях, такая связь пока не убедительна.

Уже в палеоцене наблюдается богатый расцвет насекомоядных — наряду с продолжающими существовать в С. Америке членами сем. Deltatheridiidae возникает целый пучок ветвей с многочисленными родами: Palaeoryctidae, Lepticitidae, Nyctitheriidae, Pantolestidae, Mixodectidae, возможно, также Picrodontidae и Apheliscidae; некоторые из них очень своеобразны и не вполне укладываются по признакам в общий тип насекомоядных. Все эти группы, кроме Leptictidae, доживших до ср. олигоцена, не переживают ср. эоцена; можно думать, однако, что некоторые из них дали начало более поздним, широко распространенным группам: Leptictidae — сем. ежовых (Erinaceidae), Nictitheriidae — сем. землеройковых (Soricidae). Происхождение кротовых (Talpidae), американских Solenodontidae, доживших (род *Solenodon*) до настоящего времени, а также африканских групп, неизвестных раньше плейстоцена или даже современного периода — тенреков (Tenrecidae), златокротов (Chrysochloridae) и хоботковых прыгунчиков (Macroscellidae) — не выяснено.

Почти все насекомоядные — мелкие животные; их острые, режущие и дробящие зубки хорошо приспособлены к размельчению насекомых и их личинок; можно думать, что и вымершие формы, как и современные, употребляли, кроме того, в пищу червей, моллюсков, иногда также лягушек, мелких млекопитающих и птиц; плоды, как и сейчас, составляли лишь ничтожную примесь к их пище. Характерный почти для всех насекомоядных длинный, трубкообразно вытянутый рострум — также одно из приспособлений для выкапывания из земли червей и личинок. Древнейшие насекомоядные были, вероятно, в некотором роде обобщенным типом млекопитающих, что и позволило им (или очень близким к ним формам) стать исходными для большинства раз-

[1] В сводке Симпсона, 1945 г., *Gypsonictops* был помещен в семейство Leptictidae; *Euangelistes* был отнесен к сумчатым.

личных позднейших групп плацентарных. Напротив, среди позднейших, и особенно современных насекомоядных, имеются высоко специализованные формы. Прыгающие Macroscellidae имеют довольно длинный хоботок и сильно удлиненные задние конечности, особенно голень и плюсну. Ведущие подземный образ жизни кроты лишены глаз, и их передние ноги сильно изменены по сравнению с другими млекопитающими в направлении приспособления к рытью земли (рис. 7 *А, Б*) — они направлены в стороны, повернуты ладонью назад, плечевая кость сильно расширена и имеет дополнительную фасетку для ключицы, *olecranon* локтевой кости сильно удлинен, в запястье имеется особая соколковая кость (только у кротов), последние фаланги очень крупные, расщепленные на конце и т. д. Приспособления к рытью, хотя и не в такой резкой форме, имеются и у некоторых других насекомоядных (Chrysochloridae и др.). Плавающие *Potamogale* и выхухоль снабжены длинным уплощенным хвостом и плавательными перепонками между пальцами и т. д. Может быть, именно специализация к узкой жизненной нише, часто в сочетании с укромным образом жизни (подземным, водным), при том нередко ночным, сохранила многих насекомоядных от вымирания и вытеснения более прогрессивными их потомками.

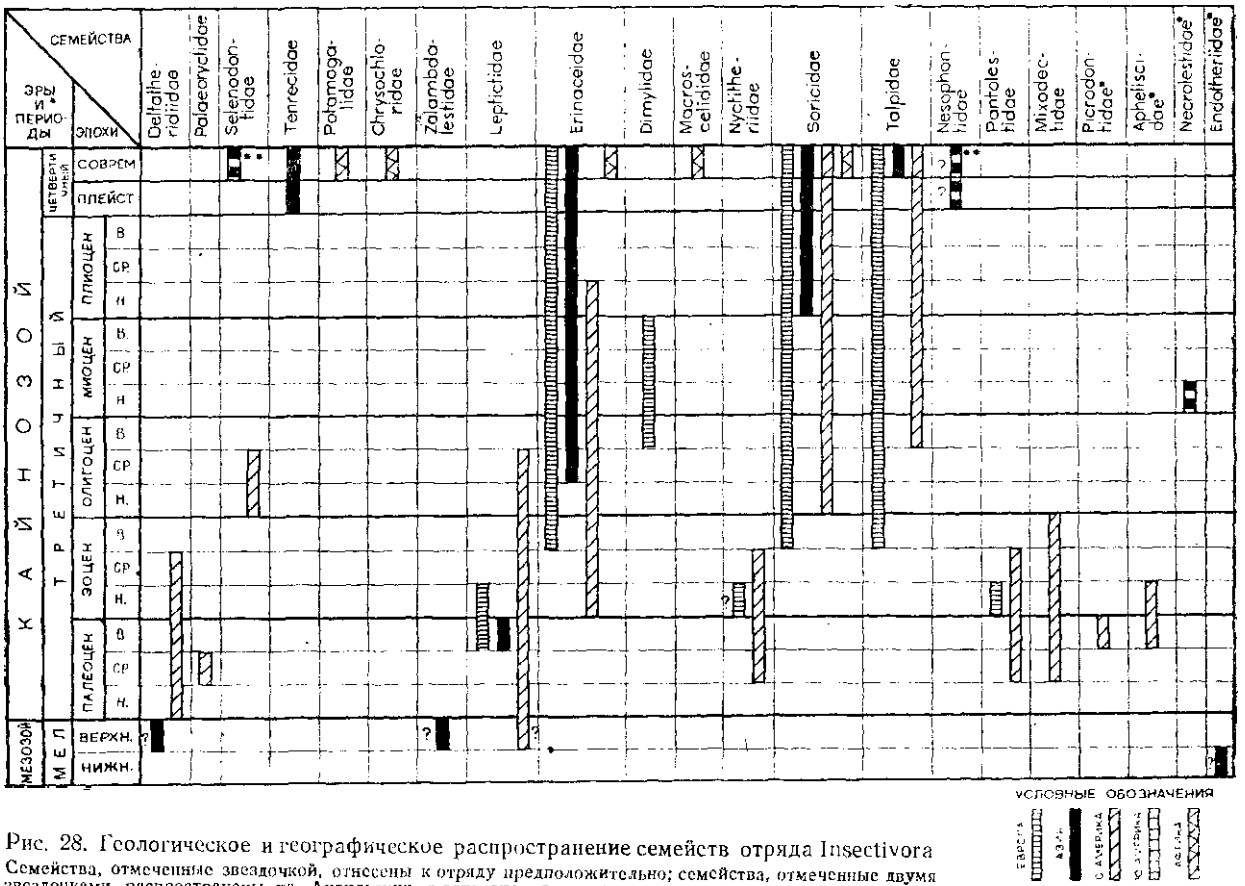


Рис. 28. Геологическое и географическое распространение семейств отряда Insectivora

Семейства, отмеченные звездочкой, отнесены к отряду предположительно; семейства, отмеченные двумя звездочками, распространены на Антильских о-вах; знак вопроса слева от колонки означает сомнительность геологического возраста, справа—неуверенность в принадлежности к данному семейству

Из современных насекомоядных менее других специализованы мадагаскарские тенреки (большое число родов) и ежи (если не считать их защитного покрова и игл).

Стратиграфическое значение. Несмотря на важность для понимания филогении млекопитающих отр. Insectivora, как древнейшей группы эутерий, давшей многие позднейшие их отряды, стратиграфическое значение их невелико. Малые размеры и хрупкость черепа препятствуют, как правило, сохранению их остатков. В СССР они чаще встречаются лишь в отложениях плейстоцена, третичные остатки единичны. Геологическое и географическое распределение семейств дано на рис. 28.

СЕМЕЙСТВО DELTATHERIDIIDAE GREGORY ET SIMPSON, 1926

Лицевой отдел черепа короткий, стреловидный гребень имеется, невысокий. Скуловые дуги (предположительно) цельные, тонкие. $I\frac{?}{?}$ $C\frac{1}{1}P\frac{4-3}{3}M\frac{3}{3}$. Клыки крупные, с одним корнем, сплющенные, заостренные, типа клыков хищных. Диастемы C—P^1 и P^1—P^2 отсутствуют или маленькие. Переднекоренные, иногда кроме P^4, простые, не моляризованы, в форме

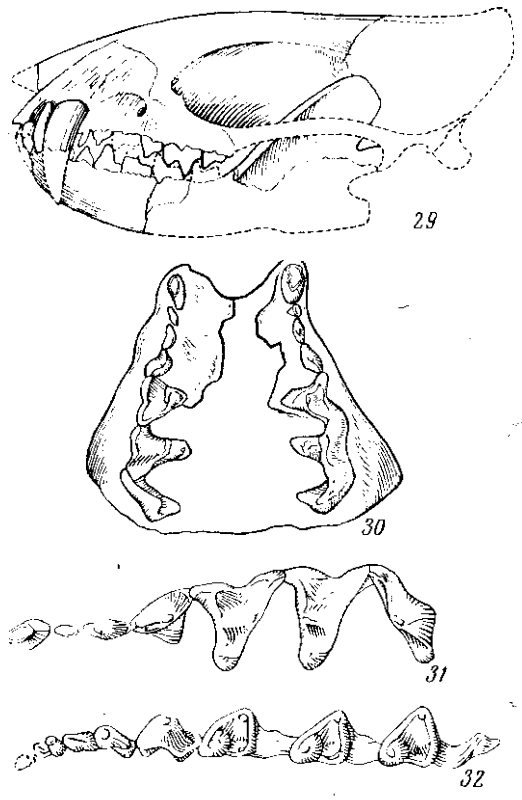


Рис. 29—32. *Deltatheridium praetrituberculare* Gregory et Simpson. В. мел Монголии

Рис. 29—череп с нижней челюстью, × 1,5. Рис. 30 - верхние коренные зубы, × 2. Рис. 31—ряд верхних коренных зубов, × 6. Рис. 32—ряд нижних коренных зубов, × 6 (Gregory and Simpson, 1926)

сплющенного конуса с задней пяткой; P^4 с внутренним выступом, иногда слабо моляризован. M^1 и M^2 треугольные, в ширину немногим больше, чем в длину, с наружной поверхностью, желобовидно вогнутой посередине, и с угловидно выступающими вперед и назад парастилем и метастилем; амфикон едва разделен на вершине на пара- и метакон, расположен в середине зуба, далеко от наружного края; протокон низкий, гипокон и промежуточные конули отсутствуют. M^3 значительно короче, чем M^1 и M^2, направлен вкось к оси челюсти. Нижние заднекоренные с высоким тригонидом и низким талонидом; талонид равной длины с тригонидом и значительно уже его, чашевидной формы, с зубцами энто- и гипоконида. На M_3 талонид удлинен. В. мел (?) Азии и н. палеоцен — ср. эоцен С. Америки; есть предположение о находке в юре или н. мелу Китая (Чжоу Минчен, 1953).

Deltatheridium Gregory et Simpson, 1926. Тип рода — *D. pretrituberculare* Gr. et Simp. 1926; в. мел (формация джадохта), Монголия, Шабарак-Усу[1]. Лицевой отдел черепа широкий. Нижняя челюсть средней массивности. Верхние зубы в сплошном ряду. P^1 отсутствует, P^3 короче, чем P^4, P^4 с очень маленьким внутренним выступом. (Рис. 29—32.) Два вида. В. мел (?) (формация джадохта), Монголия.

Deltatheroides Gregory et Simpson, 1926. Тип рода — *D. cretacicus* Gr. et Simp., 1926; в. мел (?) — формация джадохта, Монголия, Шабарак-Усу. Близок к *Deltatheridium,* отличается присутствием P^1, двумя корнями P^2 и тем, что P^3 почти одинаковой длины с P^4; P^4 с более сильным внутренним выступом (более моляризован). Один вид. В. мел (?) — формация джадохта, — Монголия, Шабарак-Усу.

Hyotheridium Gregory et Simpson, 1926. Тип рода — *H. dobsoni* Gr. et Simp., 1926; в. мел (формация джадохта), Монголия, Шабарак-Усу. Сходен с *Deltatheridium;* отличия: более узкий лицевой отдел и более тонкая нижняя челюсть; между C_1^1—P_2^2 и P_2^2—P_3^3 небольшие диастемы. Зубы почти неизвестны. Один вид. В. мел (?) (формация джадохта), Монголия.

Кроме того: *Puercolestes* Reynolds, 1936, и *Gelastops* Simpson, 1935 (палеоцен С. Америки); *Didelphodus* Cope, 1882, и *Phenacops* Matthew, 1909 (эоцен С. Америки).

СЕМЕЙСТВО ZALAMBDALESTIDAE GREGORY ET SIMPSON, 1926

Лицевой отдел черепа длинный, длина его примерно равна длине мозгового, узкий, вытянут трубкообразно; стреловидный гребень имеется, слабый; затылочный высокий; скуловые дуги тонкие, широко раскинуты в стороны. $I\frac{3?}{3?}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$. Нижние резцы направлены вперед; I_2^2 увеличены[2]; верхние направ-

[1] О сомнениях относительно мелового возраста см. стр. 42

[2] Нижние резцы некоторыми принимаются за I_1.

лены вниз. Верхний клык очень маленький, с двумя корнями; нижний резцевидный. Передние премоляры очень маленькие. Между C—P^2, а иногда и между P^2—P^3 большие диастемы. P_1^1 отсутствуют. P^2 с одним корнем,

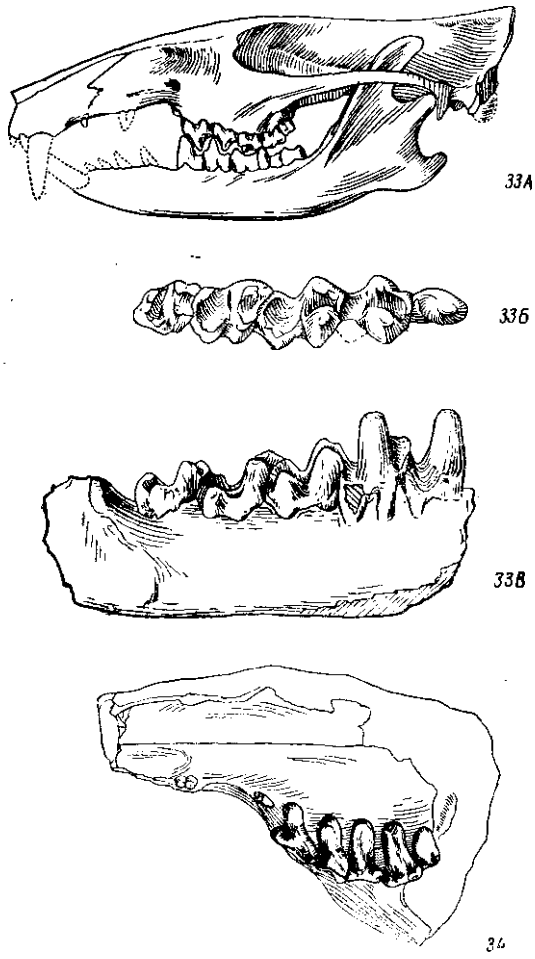


Рис. 33—34. *Zalambdalestes* Gregory et Simpson. В. мел Монголии

Рис. 33—*Z. lechei* Gregory et Simpson. *А*—череп с нижней челюстью, × 1⅓ (Gregory et Simpson, 1928); *Б*—P_3—M_3 сверху. *В*—P_3—M_3 сбоку, × 2 (Gregory et Simpson, 1926). Рис. 34—*Z. grangeri* Gregory et Simpson. Ряд верхних зубов, × 2,25 (Greg. et Simp.)

P_1^3 и P_2^4 значительно моляризованы, но с неразделенным амфиконом. M^1 и M^2 треугольные, короткие, в ширину вдвое больше, чем в длину; наружная поверхность слабо вогнута посередине, пара- и метастиль выступают слабо. Паракон и метакон глубоко раздельны, сдвинуты к наружному краю жевательной поверхности; протокон низкий, гипокона и промежуточных бугорков нет. M^3 сокращен в размерах, не скошен к оси челюсти. P_4 моляризован. Нижние моляры с высоким тригонидом и низким талонидом; талонид равной длины с тригонидом и несколько шире его; на M_3 не удлинен. Параконид уменьшен в размерах. Один род. В. мел (?) (формация джадохта), Монголия.

Zalambdalestes Gregory et Simpson, 1926. Тип рода *Z. lechei* Gr. et Simp., 1926; в. мел (?) (формация джадохта), Монголия, Шабарак-Усу. (Рис. 33, 34.) Два-три вида.

СЕМЕЙСТВО LEPTICTIDAE GILL, 1872

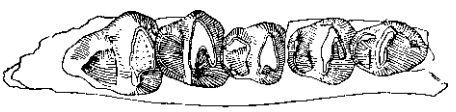
Лицевой отдел черепа длинный; иногда имеется стреловидный гребень. Скуловые дуги цельные, тонкие. Слуховые пузыри неполные, снизу открытые, костного слухового канала нет. $I\frac{3-2}{3-2}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$. I_1^1 у многих отсутствуют, P увеличены, направлены вперед. Клыки разной величины. Коренные зубы с высокими, острыми зубцами; P_4^4 почти всегда моляризованы, верхние — с двумя наружными и двумя внутренними бугорками. Верхние заднекоренные в ширину больше, чем в длину, треугольные, с V-образным рисунком, образованным пара- и метаконом, расположенными близко к наружному краю коронки, и протоконом, соединенным гребешками с пара- и метастилем; часто с зачаточным гипоконом и иногда с зачаточными прото- и метаконулем. Нижние заднекоренные с высоким трехзубчатым тригонидом и низким талонидом. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием. Бедренная кость с небольшим третьим вертелом, большая и малая берцовые кости иногда у древних представителей раздельны. В. мел — ср. олигоцен.

Pseudictops Matthew, Granger et Simpson, 1929[1]. Тип рода — *P. lophiodon* Matt., Grang., Simp., 1929; в. палеоцен, Монголия, Хашиату (Гашато). Клыки средней величины. P^3 и P^4 сходны с заднекоренными. P^3—M^3 треугольные, широкие и короткие; протокон соединен с пара- и метаконом гребешками, гипокон отсутствует. На нижних заднекоренных коронки высокие; тригонид широкий и короткий — ширина почти вдвое больше длины; метаконид немногим ниже протоконида, расположен почти прямо против него; параконид почти такой же высоты, как метаконид; все три зубца соединены высокими гребешками. Талонид значительно ниже и несколько уже тригонида, по длине на M_1 и M_2 равен тригониду, на M_3 больше него. Гипо- и энтоконид хорошо развиты; на M_3, кроме того, более высокий гипоконулид. (Рис. 35—36.)

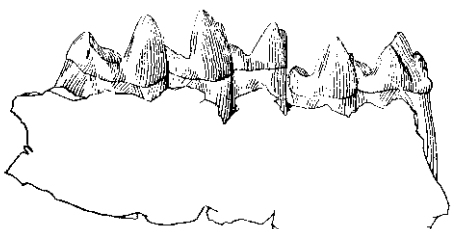
[1] Некоторыми авторами относится к сем. Leptictidae с вопросом.

Два вида. В. палеоцен и н. эоцен Монголии (Хашиату, Наран-Булак).

Кроме того, известны из С. Америки: *Prodiacodon* Matthew, 1929 (ср. палеоцен); *Acmeodon* Matthew et Granger, 1921 (ср. палеоцен); *Emperodon* Simpson, 1935 (ср. палеоцен); *Myrmecoboides* Gidley, 1915 (ср. палеоцен); *Diacodon* Cope, 1875 (в. палеоцен — н. эоцен); *Parictops* Granger, 1910 (н. эоцен); *Protictops* Peterson, 1934 (в. эоцен); *Ictors* Leidy, 1868 (н. — ср. олигоцен) и *Leptictis* Leidy, 1868 (ср. олигоцен). Известны из Европы: *Adapisoorex*



36А



35

36Б

Рис. 35—36. *Pseudictops lophiodon* Matthew, Granger, Simpson. В. палеоцен Монголии (Matthew, Granger, Simpson, 1929)

Рис. 35—верхние коренные зубы, × 2,2. Рис. 36—P_3—M_3, × 2,2 *А*—сверху; *Б*—сбоку

Lemoine, 1833 (в. палеоцен — н. эоцен). Род *Gypsonictops* Simpson, 1927, отнесенный Симпсоном в сводке 1945 г. к Leptictidae, в более поздней работе (1951) тем же автором из него изъят и занимает в отряде неопределенное положение.

СЕМЕЙСТВО ERINACEIDAE BONAPARTE, 1838
ЕЖОВЫЕ

Лицевой отдел черепа от короткого ($^1/_2$ длины мозгового) до длинного, почти равного мозговому. Имеется затылочный, а иногда и слабый стреловидный гребень. Скуловые дуги цельные, тонкие, более или менее раздвинутые в стороны. Барабанная кость кольцевидная, не сращена с черепом, слуховые пузыри неполные, снизу открытые, образованы выростами клиновидных и других костей; костного слухового канала нет. Слёзные кости в лицевой части очень короткие. $I\frac{3}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{4-3}{4-2}M\frac{3-2}{3-2}$. I^1_2 увеличены[1], без задних выростов в основании. С — довольно большие или маленькие, премоляровидные; часто с раздвоенным корнем. P^4 четырехугольный, с одним наружным и двумя внутренними бугорками. Верхние заднекоренные, кроме M^3, большей частью почти квадратные: длина их немногим меньше или немногим больше ширины; 4-угольные, с конусовидными пара- и метаконом, конусовидными или полулунными прото- и гипоконом и иногда небольшими прото- и метаконулем; пара- и метастиль имеются, мезостиль не выражен, W-образный рисунок в наружной части неясный. M^3 — двух-трехбугорчатый, иногда очень короткий или отсутствует. Нижние заднекоренные иногда, кроме M_3, с W-образным рисунком, образованным тригонидом и V-образным талонидом, немногим более низким, чем тригонид; реже W-образный рисунок не выражен и талонид значительно ниже тригонида. Кости передней конечности не расширены; плечевая кость со внутренним надмыщелковым отверстием или без него. В запястье свободная центральная кость отсутствует, ладьевидная и полулунная сращены. Обе половины таза сросшиеся в коротком симфизе. Бедренная кость с длинным гребневидным третьим вертелом, спускающимся примерно до середины кости. Третьи фаланги нерасщепленные. Большая и малая берцовые кости в нижней половине сращены. Н. эоцен — ныне. Два подсемейства: Echinosoricinae и Erinaceinae. Принадлежность к подсемейству рода *Scenopagus* Mc Kenna et Simpson, 1959 (ср. эоцен С. Америки) неясна.

ПОДСЕМЕЙСТВО ECHINOSORICINAE CABRERA, 1925

Череп узкий и длинный, особенно в лицевой части: ширина в скулах около $^1/_2$ длины черепа, длина лицевого отдела немногим меньше длины мозгового. Скуловая дуга направлена горизонтально. Основная клиновидная кость не имеет внизу впадины. Отверстия в заднем отделе костного нёба очень маленькие. Нижних резцов три; клыки большие или маленькие, резцевидные. Верхние переднекоренные в полном числе, нижние также или в числе трех. P^3 с двумя-тремя корнями, большой или маленький. M^3 треугольный, с тремя корнями, с пара-, мета- и протоконом, иногда с гипоконом; у некоторых немногим короче, чем M^2. Протоконид P_4 не выше чем на M_1, параконид значительно ниже протоконида. M_3 немногим короче, чем M_2; его талонид почти такой же длины, как тригонид. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием. Н. эоцен — ныне.

[1] Нижний увеличенный резец некоторыми принимается за I_1.

Tupaiodon Matthew et Granger, 1924. Тип рода—*T. morrisi* Matt. et Grang.; ср. (?) олигоцен (формация хзанда-гол), Монголия, Ло. Клык (верхний) маленький, двукорневой, $P^{1,2}$ простые, с одним зубцом; P^3 длинный, немногим короче P^4, с одним наружным и одним внутренним бугорком; P^4 трехбугорчатый, с очень высоким, острым параконом, прото- и гипоконом и сильно вытянутым назад метастилем. M^1 и M^2 четырехугольные и четырехбугорчатые, укороченные—в длину несколько меньше, чем в ширину; M^3

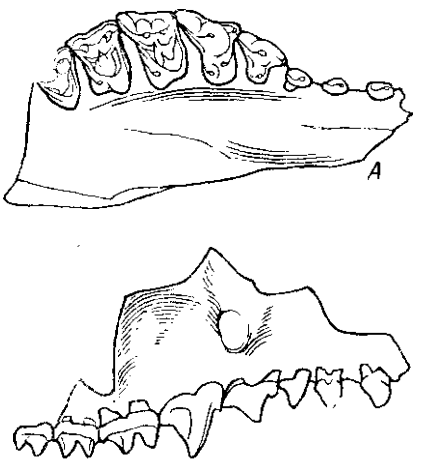


Рис. 37. *Tupaiodon morrisi* Matthew et Granger
Верхние коренные зубы, × ок. 4. *А*—снизу, *Б*—сбоку. Ср. олигоцен Монголии (Matthew et Granger, 1924)

длинный, треугольный, с тремя основными бугорками и двумя промежуточными (прото- и метаконулы), лишь немногим меньше, чем M^2. На M_1 и M_2 талонид ниже тригонида, глубоко чашевидный, с зубцами по краю. M_3 длинный, почти не уступает по длине M_2, с длинным талонидом. (Рис. 37.) Два вида. Ср. (?) олигоцен Монголии. Известен только из одного местонахождения[1].

Кроме того, известны из Америки: *Entomolestes* Matthew, 1909 (н. эоцен); *Proterixoides* Stock, 1935 (в. эоцен); *Metacodon* Clark, 1936; *Ankylodon* Patterson et Mc Grew, 1937 и *Proterix* Matthew 1903 (н.—ср. олигоцен); *Brachyerix* Matthew, 1933 (в. миоцен); *Metechinus* Matthew, 1929 (н. миоцен—н. плиоцен) и *Meterix* Hall, 1929. Из Европы: *Neurogymnurus* Filhol, 1877 (в. эоцен); *Lantanotherium* Filhol, 1888 (ср. миоцен); *Galerix* Pomel, 1848, и *Pseudogalerix* Gaillard, 1929 (в. миоцен). Четыре современных рода из Ю. и В. Азии. Положение *Metacodon* и *Meterix* в системе неясно. Butler (1947) выделяет их в особое сем. Metacodontidae.

[1] В сводке Симпсона (1945) *Tupaiodon* отнесен к подсем. Erinaceinae, но большой, двухбугорчатый P^3 и длинный трехбугорчатый M^3 говорят о принадлежности его к Echinosoricinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО ERINACEINAE GILL, 1872

Череп шире и короче, чем у Echinosoricinae, особенно в лицевом отделе: ширина в скулах значительно больше $^1/_2$ длины черепа, длина лицевого отдела значительно меньше длины мозгового. Основная клиновидная кость внизу почти всегда (кроме *Amphechinus* и *Gymnurechinus*) с глубокой впадиной. Отверстия в заднем отделе костного нёба почти всегда большие. Скуловая дуга скошена, назад повышается. Нижних резцов два; клыки почти всегда маленькие, резцевидные. P^1 отсутствует, нижних переднекоренных два. P^3 почти всегда с одним корнем, очень маленький, раза в три короче, чем P^4. M^3 узкоовальный, поставлен поперечно или косо, раза в два короче, чем M^2, большей частью с двумя корнями и двумя бугорками — пара- и протоконом; иногда отсутствует (у *Dimylechinus*). Протоконид P_4 выше, чем на M_1, параконид лишь немногим ниже протоконида. M_3 очень короткий, раза в два короче, чем M_2, с очень коротким талонидом или без него; иногда M_3 нет (у *Dimylechinus*). Плечевая кость без внутреннего надмыщелкового отверстия. Олигоцен — ныне.

Palaeoscaptor Matthew et Granger, 1924[1]. Тип рода — *P. acridens* Matt. et Grang., 1924; ср. (?) олигоцен (формация

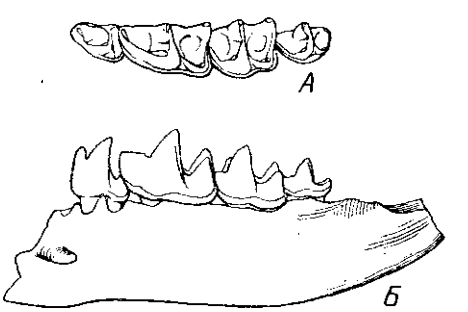


Рис. 38. *Palaeoscaptor acridens* Matthew et Granger
Нижние коренные зубы, × 4. *А*—сверху, *Б*—сбоку. Ср. олигоцен Монголии (Matthew and Granger, 1924)

хзанда-гол) Монголии, Ло. I_2 сильно увеличен, направлен дугообразно вперед и вверх (как у грызунов); I_3 очень маленький. Нижний клык небольшой, с одним корнем, иногда

[1] Известны только нижние зубы.

раздвоенным; P_4 с небольшим метаконидом, с высоким, острозубчатым тригонидом и очень коротким, низким талонидом. Величина заднекоренных убывает спереди назад; M_3 с очень коротким талонидом. (Рис. 38.) Два вида. Ср. (?) олигоцен Монголии (Ло, Татал-Гол) и Китая (Ордос, Кансу). Есть непроверенное указание на находку в самом нижнем миоцене побережья Аральского моря (Беляева, 1948, стр. 43).

Erinaceus Linnaeus, 1758. Обыкновенный еж. Тип рода — *E. europaeus* L., 1758;

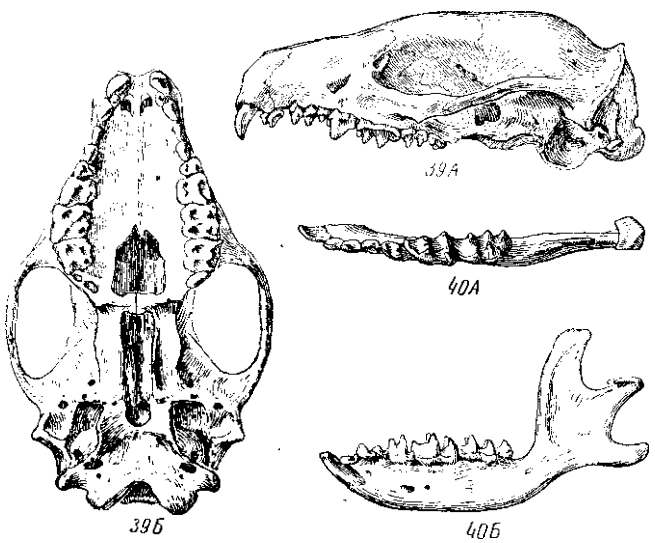


Рис. 39, 40. *Erinaceus europaeus* L. Современный, ×1
Рис. 39—череп. *А*—сбоку, *Б*—снизу. Рис. 40—нижняя челюсть. *А*—сверху, *Б*—сбоку

современный, Швеция. Крыловидные ямки глубокие. Верхняя линия профиля вздута в лобной области. Засуставный отросток короче заслухового. Слуховые пузыри умеренной величины, сравнительно широко расставлены друг от друга. Барабанные отростки основной клиновидной кости в форме наклонных пластинок, прикрывающих барабанную полость только изнутри. Основная затылочная кость в форме трапеции. P^4 с высоким, острым параконом, без сильно вытянутого назад метастиля. M^1 и M^2 почти квадратные; M^3 двухбугорчатый и с двумя корнями, скошен к направлению зубного ряда, в ширину вдвое больше, чем в длину. Ряды коренных зубов почти параллельны. I_2 увеличены умеренно; на P_4 отсутствует метаконид, талонид низкий, укороченный, но длиннее, чем у *Palaeoscaptor*; соотношение в размерах нижних М, как у *Palaeoscaptor*; M_3 без талонида. (Рис. 39, 40.) Несколько видов. Миоцен — ныне в Европе, от плейстоцена — в Азии. В СССР — мэотис Молдавии (Гребеники), ср. или в. плиоцен Одессы («катакомбы»), в. плейстоцен Закавказья (Бинагады), Крыма, Ю. Урала и Поволжья (Жигули).

Hemiechinus Fitzinger, 1866. Ушастый еж. Тип рода — *Erinaceus platyotis* Sundevall, 1841; современный. Бо́льшая часть признаков как в диагнозе *Erinaceus*, от которого отличается несколько меньшими размерами, менее выпуклой верхней линией профиля, более длинным засуставным отростком, почти равным по длине заслуховому, более крупными и более сближенными слуховыми пузырями, более узким лицевым отделом черепа и менее расходящимися в стороны скуловыми дугами. Барабанные отростки основной клиновидной кости загибаются в нижней части наружу, частично закрывая барабанную полость. Основная затылочная кость — в форме усеченного треугольника. Несколько видов. Современный в Европейской части СССР, в Азии и С. Африке. В СССР предположительно из ср. плейстоцена Узбекистана (Аман-Кутан).

Кроме того: *Tetracus* Aymard, 1850, *Amphechinus* Aymard, 1849 (=*Palaeoerinaceus* Filhol, 1879), *Dimylechinus* Hurzeler, 1944 и *Mioechinus* Butler, 1948 (олигоцен—миоцен Европы); *Parvericius* Koerner, 1940* (в. миоцен С. Америки); *Gymnurechinus* Butler, 1956 (миоцен Африки) и два современных рода из Африки и Ю. Азии.

СЕМЕЙСТВО SORICIDAE GRAY, 1821. ЗЕМЛЕРОЙКОВЫЕ

Размеры меньше, чем у других насекомоядных. Лицевой отдел черепа длинный: его длина $\frac{2}{3}$ и больше длины мозгового; узкий, на конце заостренный. Стреловидный и затылочный гребни имеются. Скуловых дуг нет (отсутствуют скуловые кости). Слуховая область черепа как у Erinaceidae. Слёзные кости не выходят на лицевую поверхность. В отличие от представителей других семейств, мыщелки нижней челюсти и впадины для них на черепе разделены на внутренний и наружный отделы. $I\frac{3-2}{3-1}C\frac{1-0}{1-0}P\frac{4-1}{4-1}M\frac{3}{3}$. $I_{1,3}$ часто отсутствуют, I^1 и I^2 сильно увеличены**; верхний с дополнительной задней лопастью в основании, крючкообразно загнут вниз, нижний направлен вперед; его длинные корни заходят под

* К подсем. Erinaceinae отнесен предположительно.
** Нижний из них некоторыми принимается за I_1. Обозначения резцов, клыков и переднекоренных у разных авторов различны.

соседние зубы. Клыки маленькие, резцевидные; переднекоренные большей частью уменьшены в числе и, кроме P_4^4, очень маленькие; P_4^4 в большей или меньшей степени моляризованы. M^1 и M^2 у более поздних почти квадратные, с W-образным рисунком в наружной части, образованным полулунными пара- и метаконом, соединенными с пара-, мезо- и метастилем, и с протоконом во внутреннем отделе; гипокон недоразвит, очень низкий; у более ранних M^1 и M^2 короче, пара- и метакон в форме бугорков, гипокон отсутствует. M_1 и M_2 — как у Erinaceidae, с W-образным рисунком; талонид значительно ниже тригонида, M_3^3 значительно укорочены и упрощены. Кости передней конечности не расширены; плечевая кость со внутренним надмыщелковым отверстием. Обе половины таза не сращены. Бедренная кость с коротким, высоко расположенным третьим вертелом. Большая и малая берцовые в нижнем отделе сращены до половины длины. Третьи фаланги нерасщепленные. В. эоцен — ныне. Три подсемейства: Soricinae, Crocidurinae и Scutisoricinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО SORICINAE MURRAY, 1866

Верхушки зубов бурые или красные [1]. Талонид M_3 V-образный (с двумя зубцами). В. эоцен — ныне.

Sorex Linnaeus, 1758. Бурозубка. Тип рода — *S. araneus* L., 1758. $I\frac{3}{1}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3-1}M\frac{3}{3}$. Нижний резец один, с тремя лопастями по режущему краю. Нижний клык имеется. Верхних переднекоренных три. Несколько видов. В СССР — плейстоцен Украины (Тернопольская обл.) и Крыма (пещеры). В. эоцен — ныне З. Европы; н. олигоцен — ныне С. Америки.

Neomys Kaup, 1829. Водяная землеройка, кутора. Тип рода — *Sorex fodiens* Schreber, 1877; современный, Германия. $I\frac{3}{1}C\frac{1}{1}P\frac{2}{1}M\frac{3}{3}$. Нижний резец один, с одной небольшой лопастью по режущему краю. Нижний клык имеется. Верхних переднекоренных два. (Рис. 41, 42.) Несколько видов. В. миоцен — ныне Европы и Азии. В СССР — в плейстоцене Украины.

Blarina Gray, 1838. Тип рода — *B. simplicidens* Cope, 1899; плейстоцен, С. Америка. $I\frac{3}{2}C\frac{1}{0}P\frac{3}{2}M\frac{3}{3}$. Нижних резцов два; I_2 с двумя-тремя лопастями по режущему краю; нижнего клыка нет. Верхних переднекоренных три. В СССР указана в н. плейстоцене Украины, Тернопольская обл. (Синявино). В. плиоцен — ныне в С. Америке.

Кроме того: *Saturninia* Stehlin, 1940 (в. эоцен Европы); *Necrosorex* Filhol, 1889 (н. олигоцен Европы); *Domnina* Cope, 1873 (н.—ср. олигоцен С. Америки); *Heterosorex* Gaillard, 1915 (ср. миоцен Европы); *Mystipterus* Hall, 1930 (н. плиоцен С. Америки); *Microsorex* Baird, 1877 (плейстоцен и ныне С. Америки); *Blarinella* Thomas, 1911 (н. плиоцен и ныне Азии); *Notiosorex* Baird, 1877 (плейстоцен и ныне С. Америки) и два современных рода.

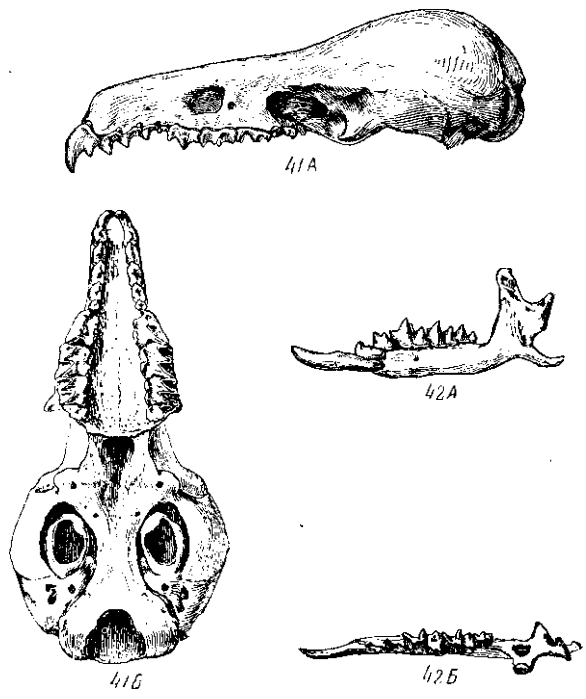


Рис. 41, 42. *Neomys fodiens* (Schreber), Современный, ×2,5

Рис. 41—череп. *А*—сбоку, *Б*—снизу. Рис. 42—нижняя челюсть. *А*—сбоку, *Б*—сверху

ПОДСЕМЕЙСТВО CROCIDURINAE MILNE-EDWARDS, 1868—1874. БЕЛОЗУБКИ

Верхушки зубов белые. Талонид M_3 однобугорчатый. В. миоцен — ныне.

Crocidura Wagler, 1832. Тип рода — *Sorex leucodon* Hermann, 1780; современный, Германия. $I\frac{3}{1}C\frac{1}{1}P\frac{1}{1}M\frac{3}{3}$. Нижний резец один, без лопастей на режущем крае, нижний клык имеется. Несколько видов. В СССР в ср. плиоцене Кавказа (Косякинский карьер), в ср. плейстоцене Апшеронского п-ова (Бина-

[1] У ископаемых иногда выцветают.

гады) и Поволжья (Жигули). В. миоцен — ныне Европы и Азии, современная — в Африке.

Кроме того: *Limnoecus* Stirton, 1930 (в. миоцен С. Америки); *Anurosorex* Milne-Edwards, 1870 (н. плиоцен и ныне Азии), *Suncus* Ehrenberg, 1832 (плиоцен Европы, ныне, кроме Америки) и девять современных родов.

СЕМЕЙСТВО TALPIDAE GRAY, 1825. КРОТОВЫЕ

Лицевой отдел черепа длинный: его длина больше $\frac{2}{3}$ длины мозгового, иногда почти равна ему; узкий, на конце более или менее притупленный. Стреловидный и затылочный гребни отсутствуют. Скуловые дуги цельные, очень тонкие, приближены к черепу. Слуховые пузыри цельные, слабовздутые; образованы выростами костей основания черепа и разрастанием барабанной кости, костный слуховой канал есть или отсутствует. $I\frac{3-2}{3-1}C\frac{1-0}{1-0}P\frac{4-3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Все резцы небольшие или I^1 очень крупный, крючкообразно загнутый вниз, без задней лопасти в основании. Клыки развиты в разной степени. P^4 небольшой, почти не моляризован. Верхние и нижние заднекоренные по общему типу строения как у Soricidae, но верхние в очертании треугольные или трапециевидные; их V-образные половины иногда не соединены в W; M^3 менее редуцированы. Кости передней конечности почти всегда[1] укорочены и расширены, иногда очень сильно[2]; лопатка в отличие от представителей других семейств очень узкая и длинная. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием и сильными гребнями для мышц — сгибателей. Обе половины таза не сращены (иногда соединены окостеневшей связкой). Бедренная кость, как у Soricidae. Третьи фаланги расщеплены сагиттальной щелью. В. эоцен — ныне. Пять подсемейств: Uropsilinae, Desmaninae, Talpinae, Scalopinae, Condylurinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО TALPINAE MURRAY, 1866

Длина лицевого отдела немногим больше $\frac{2}{3}$ длины мозгового. Барабанная кость срощена с черепом, имеется костный слуховой канал. Основная клиновидная кость губчатая, крыловидные вздуты, крыловидной ямки нет. I^1 большей частью не увеличены. Верхние клыки большие, заостренные, нижние — маленькие, резцевидные, иногда отсутствуют. P^4 большей частью клыкообразный. На верхних заднекоренных V-образные фигуры соединены в W, гипокон ясно не выражен. Передние конечности в плечевом отделе направлены в сторону от тела, горизонтально; кисть повернута тыльной стороной вперед. Все кости передней конечности расширены и видоизменены сильнее, чем у представителей Desmaninae; ключица в ширину больше, чем в длину; плечевая кость сочленяется с лопаткой и ключицей; в кисти имеется большая дополнительная *соколковая* кость. (Рис. 7, *ƒ*.) В. эоцен — ныне.

Talpa Linnaeus, 1758. Кроты. Тип рода — *T. europaea* L., 1758; современный, Швеция. Зубная формула полная. Слуховые пузыри почти плоские, костный слуховой канал короткий. Резцы примерно одинаковой величины (I^1 не увеличен). Нижние клыки крупнее резцов. P^4 выше других переднекоренных. (Рис. 43, 44.) Несколько видов. В СССР — ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер) и

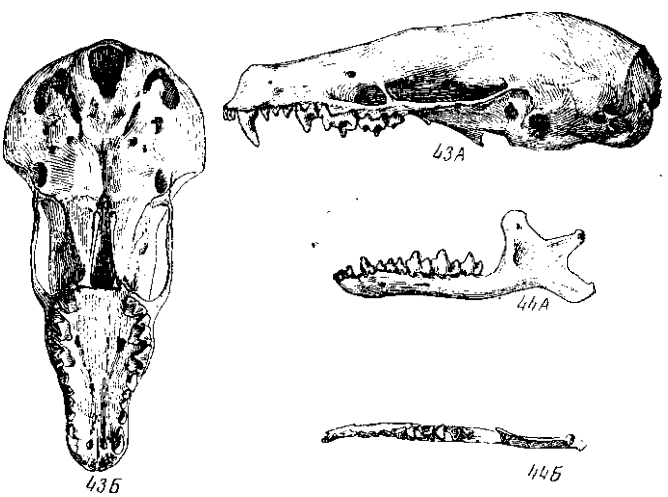


Рис. 43, 44. *Talpa europaea* L. Современный, ×1,5
Рис. 43—череп. *А*—сбоку, *Б*—снизу. Рис. 44—нижняя челюсть. *А*—сбоку, *Б*—сверху

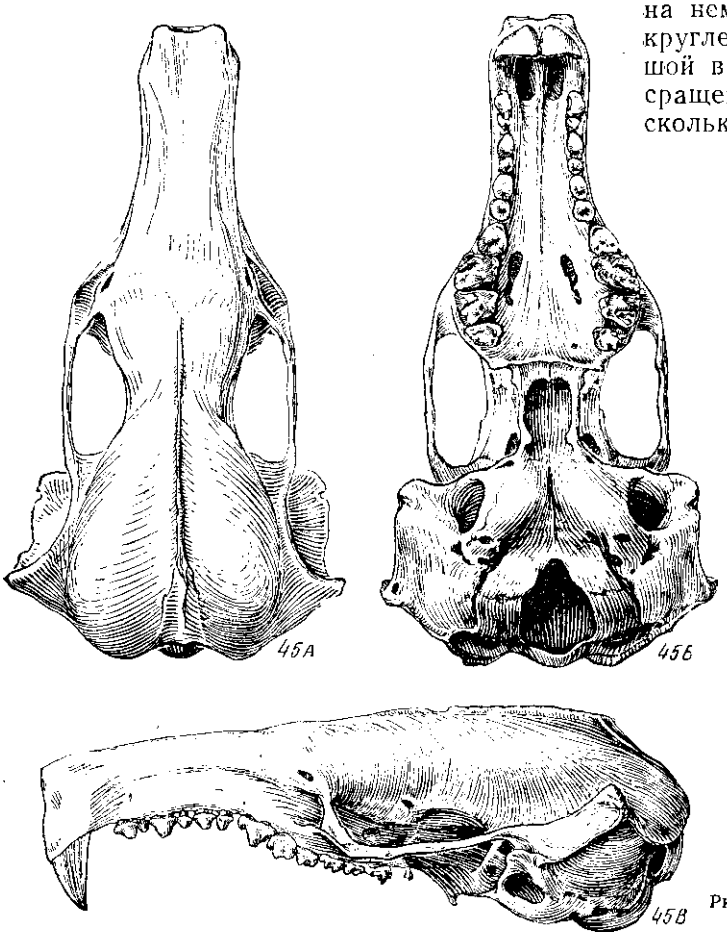
Одесской обл., плейстоцен Украины (Тернопольская обл.) и З. Сибири (Целиноградская обл., Селим-Джевар, точный возраст неизвестен), в. плейстоцен Сибири и Ю. Урала (верхнепалеолитические стоянки). Миоцен — ныне З. Европы, С. Америки, Азии.

Кроме того, известны из Европы: *Amphidozotherium* Filhol, 1876 (в. эоцен); *Geotrypus* Pomel, 1848 (ср. олигоцен); *Proscapanus* Gaillard, 1899 (миоцен) и три современных рода.

[1] Кроме представителей подсем. Uropsilinae.

[2] Все кости передней конечности, в связи с приспособлением к рытью, резко изменены в строении по сравнению с костями других млекопитающих.

Длина лицевого отдела немногим меньше мозгового. Барабанная кость свободна, костного слухового канала нет. Основная клиновидная кость плотная, крыловидные не вздуты. Имеется глубокая крыловидная ямка. I^1 сильно увеличены, крючкообразно загнуты вниз.



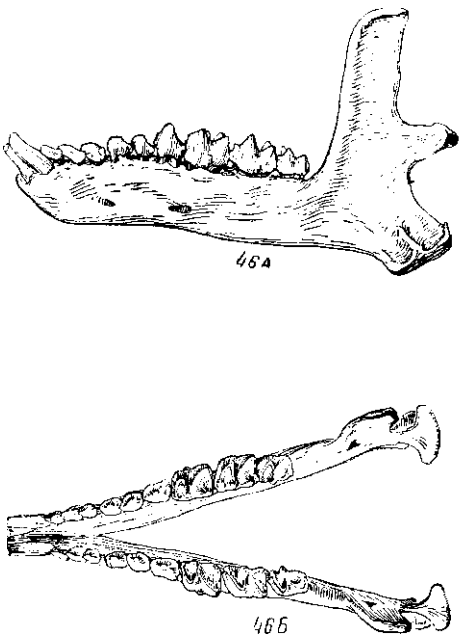


Рис. 45, 46. *Desmana moschata* (L.)
Современный, ×1,5
Рис. 45—череп, *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку. Рис. 46—нижняя челюсть. *А*—сбоку, *Б*—сверху

Все клыки небольшие, резцевидные. На верхних заднекоренных V-образные фигуры раздельны (мезостиль двойной); имеется небольшой гипокон и добавочный бугорок впереди гипокона (протоконуль?). Положение передних конечностей нормально. Кости передней конечности расширены и видоизменены умеренно; ключица сочленяется наверху только с лопаткой; соколковой кости в кисти нет. В. миоцен — ныне.

Desmana Güldenstaedt, 1877 (*Myogale* Brandt, 1836). Выхухоль. Тип рода — *Castor moschatus* L., 1758; современный, СССР. Зубная формула полная. Лицевой отдел черепа на конце притуплен, на уровне I^1 слегка расширен. Гипокон верхних М крупнее, чем передний бугорок (протоконуль?). Клыки и переднекоренные широкие: их ширина немногим меньше высоты; P^4 спереди закруглен. На передней стороне нижних М большой воротничок. Большая и малая берцовые сращены до половины. (Рис. 45, 46.) Несколько видов. В СССР — в. плиоцен и плейстоцен Украины; ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер); в. плейстоцен низовьев Урала и Дона, н. миоцен — ныне З. Европы; современный в Азии.

Кроме того: *Mygalea* Schreuder, 1940 (миоцен Европы); *Mygalinia* Schreuder, 1940 (плиоцен Европы); *Desmagale* Kretzoi, 1953 (в. плиоцен Венгрии); *Galemys* Kaup, 1829 (ныне).

ЛИТЕРАТУРА

Строганов С. У., 1948. Систематика кротовых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 2, стр. 285—405. — 1957. Звери Сибири. Насекомоядные. Зап. Сиб. фил. АН СССР, стр. 1—267.

Трофимов Б. А., 1952. О роде *Pseudictops* — своеобразном насекомоядном из нижнетретичных отложений Монголии. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XL, стр. 7—12. — 1960. Насекомоядные рода *Paleoscaptor* из

олигоцена Азии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. LXXVII, стр. 35—40.

Butler P., 1948. On the evolution of the Skull and teeth in the Erinaceidae. Proc. Zool. Soc. London, vol. 118, pt. 2, pp. 446—500. — 1956_1. The Skull of Ictops and the classification of the Insectivora. Proc. Zool. Soc. London, vol. 126, pt. 3, pp. 453—481. — 1956_2. Erinaceidae from the miocene of East Africa. Fossil Mammals of Africa, No. II, Brit. Mus. (Nat. Hist.), pp. 1—75.

Cabrera A., 1925. Genera Mammalium. II. Insectivora. Galeopithecia. Madrid, Mus. nac. Cienc. Nat., vol. I, pp. 1—232. Chow Minchen, 1953. Remarks on the two mesozoic Mammals from the Northeastern Provinces. Acta Palaeont. Sin., No. 3, pp. 150—156 (кит.; англ. резюме). Clark W., 1953. The brain of Insectivora. Proc. Zool. Soc. London, pp. 975—1013.

Dobson G., 1882—1883. A monograph of the Insectivora Systematic and Anatomical. Pt. I, II, London, pp. 1—172.

Friant M., 1934_1. Le tupe primitif des molaires chez les Insectivores (Erinacéidés). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, sér. 6, t. II, pp. 125—144. — 1934_2. L'évolution comparée des molaires supérieures chez les Primates et les Insectivores primitifs. C. R. Ac. Sci., Paris, t. 193, pp. 1622—1624. — 1934_3. Repartition géographique et classification (d'après les caractères dentaires) des Erinacéidés fossiles et actuels. Bull. Soc. Zool. Fr., t. 59, pp. 508—516.

Gill. T., 1883. On the Classification of the Insectivorous mammals. Bull. Philos. Soc. Washington, vol. V. Grassé P., 1955. Ordre des Insectivores. In: Grassé P. (Direct.). Traité de Zoologie, t. XVII, pp. 1574—1712. (Приведена большая литература). Gregory W., 1910. The orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 27, pp. 1—254. Gregory W. and Simpson G., 1926. Gretaceous Mammals Skulls from Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 225, pp. 1—20.

Hough J., 1956. New Insectivore from the Oligocene Wyoming. Journ. Pal., vol. 30, pp. 521—541.

Leche W., 1897. Zur Morphologie des Zahnsystems der Insectivoren. Teil. I u. II. Anat. Anz., Bd. XIII. — 1902, 1907. Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. II Teil. Philogenie. Bibl. Zool., Hf. 37. Die Familie der Erinaceidae, Hf. 49. Die Familie der Centetidae. Lemke K., 1953—1954. Morphologie und Homologie des Kaureliefs der Backenzähne der Insectivoren. *Wissensch. Zeitschr. d. Univers. Greifswald. Jg. III*, Math.-Naturw., Nr. I, SS. 18—60.

Matthew W., 1909. The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. IX, pt. VI, pp. 201—567. — 1937. Paleocene Faunas of the San Juan, New Mexico. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. XXX, pp. 1—510.

Matthew W. and Granger W., 1924. New Insectivores and Ruminants from the tertiary of Mongolia, with remarks of the correlation. Amer. Mus. Nov., No. 105, pp. 1—7. Matthew W., Granger W. and Simpson G., 1929. Additions to the Fauna of the Gashato formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 376, pp. 1—12.

Saban R. 1954. Phylogenie des Insectivores. Bull. du Mus. d'Hist. Nat., Paris, 2 ser., t. XXVI, n° 3, pp. 419—432. — 1958. Insectivora. In: Piveteau J. (Direct.). Traite de Paléontologie, t. VI, vol. 2, Paris, pp. 822—909. (Приведена большая литература.) Scott W. and Jepsen G., 1936. The Mammalian Fauna of the White River oligocene, Pt. I. Insectivora and Carnivora. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. XXVIII, pt. I, pp. 1—153. Shikama T., 1947. *Teilhardosaurus* and *Endotherium*, new jurassic Reptilia and Mammalia from the Husin Coal-Field, South Manchuria. Proc. Japan Acad., vol. XXIII, No. 7, pp. 76—84. Schreuder A., 1940. A revision of the fossil Water-Moles (Desmaninae). Arch. Néerland. Zoologie, t. IV, livr. 2—3, pp. 1—333. Seemann J., 1938. Die Insectenfresser, Fledermäuse und Nager aus der obermiozänen Braunkohle von Viehausen bei Regensburg. Palaeontorg., Bd. 89, Abt. A, SS. 1—53. Simpson G., 1928_1. Further Notes on *Mongolian cretaceous Mammals. Amer. Mus. Nov., No. 309*, pp. 1—14. — 1928_2. Affinites of the Mongolian cretaceous Insectivores. Am. Mus. Nov., No. 330, pp. 2—11. — 1935. The Tiffany Fauna, upper paleocene. I. Multituberculata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera. Amer. Mus. Nov., No. 795, pp. 1—20. — 1937. The Fort Union of the Grazy Mountain Field, Montana, and its Mammalian Faunas. U. S. Mus. Bull. 169, pp. 1—287. — 1951. American cretaceous Insectivores. Amer. Mus. Nov., No. 1541, pp. 1—19. Stehlin H., 1940. Zur Stammesgeschichte der Soriciden. Ecl. Geol. Helv., Bd. 33, Nr. 2, SS. 298—306. Sulimski A., 1959. Pliocene Insectivores from Weze. Acta pal. Polon., vol. IV, No. 2, pp. 120—173.

Thenius E., 1949. Zur Revision der Insectivoren des Steirischen Tertiärs. Sitz-Ber. Österr. Ak. Wiss. Wien, Abt. I, Bd. 158.

Viret J., 1938, 1940. Étude sur quelques Erinaceidés fossiles Tr. Lab. Geol. Univ. Lyon, t. 34, mem. 28, t. 39.

Winge H., 1917. Review of the interrelationships of the Insectivora. Vidensk. medd. fra Dansk Naturhistorisk *Forenning, vol.* 68. Woodword M., 1896. Contributions to the Study of Mammalian Dentitions. Pt. II. On the teeth of certain Insectivora. Poc. Zool. Soc. London.

Yabe H. and Shikama T. 1938. A new Jurassic Mammalia from South Manchuria. Proc. Imp. Acad. Tokyo, vol. XIV. No. 9, pp. 353—357.

ОТРЯД DERMOPTERA. ДЕРМОПТЕРЫ, ИЛИ ШЕРСТОКРЫЛЫ[1]

Характеристика. Лицевой отдел черепа короткий и широкий. Стреловидный и затылочный гребни отсутствуют. Барабанная кость образует небольшой слуховой пузырь, не сросшийся с каменистой; костный слуховой канал имеется. Позади глазницы длинные верхний и нижний заглазничные отростки, не *вполне замыкающиеся в костную дугу.* Задний край нёба против заднего края M^3 утолщен в форме валика. Нижняя челюсть с низкой восходящей ветвью и очень коротким венечным отростком, с хорошо развитым широким угловым; обе ее половины сращены, в симфизной части сильно расширены. $I\frac{2}{3}C\frac{1}{1}P\frac{2}{2}M\frac{3}{3}$. В отличие от других млекопитающих *резцы с гребенчатым, глубоко надрезанным* режущим краем, нижние лопатовидно расширенные; клыки низкие, премоляровидные; $I\frac{3}{3}$

[1] Автор — В. И. Громова.

и С с двумя корнями. Отсутствуют I^1, $P^{1,2*}_{1,2}$. P^4_4 моляризованы. Заднекоренные зубы остробугорчатые; верхние — с тремя наружными и двумя внутренними зубцами, нижние — с обратным расположением. Хвост длинный. Конечности, приспособленные к планирующему полету, пятипалые. В отличие от других млекопитающих лопатка с раздвоенным клювовидным отростком. Ключица большая. Лучевая кость сильно удлинена; от локтевой кости у взрослых сохраняется только верхний конец. В запястье ладьевидная и полулунная кости сращены, свободной центральной нет. Бедренная кость с третьим вертелом, малая берцовая цельная, очень тонкая, не сочленяется с пяточной. Пятые пальцы в кисти и стопе самые длинные, первые — самые короткие, не противопоставляются. Третьи фаланги и когти очень длинные, острые. Два семейства: Plagiomenidae Matthew, 1918, из в. палеоцена — н. эоцена С. Америки и Galeopithecidae Gray, 1821 (=Cynocephalidae Simpson, 1945) с одним родом *Cynocephalus* Bodaërt, 1768 (=*Galaeopithecus* Pallas, 1780), современный, из Ю. Азии и прилежащих островов.

Строение, положение в системе. Хорошо изучен только современный род *Cynocephalus* — древесное животное тропических лесов Ю. Азии, питающееся листьями и плодами и способное перелетать на довольно значительные расстояния при помощи кожной перепонки (патагия), натянутой между передними и задними конечностями, шеей и хвостом. Строение скелета высоко специализовано к образу жизни. Сильно удлиненные предплечье, голень, наружные пальцы и хвост служат поддержкой широкой летательной перепонки, дополнительная ветвь клювовидного отростка лопатки является местом прикрепления особого мускула, напрягающего перепонку. Пальцы способны широко раздвигаться, расширяя натянутую между ними перепонку. Длинные когти служат для подвешивания к ветвям деревьев. Своеобразные гребенчатые резцы, возможно, употребляются для чистки шерсти. Наряду с признаками высокой специализации имеются и архаические, указывающие на древнее происхождение группы: большие полушария мозга, хотя и несут несколько борозд, но очень маленькие; обонятельные доли, напротив, очень большие; барабанные кости не срастаются с каменистыми. Очень трудно для понимания сочетание остробугорчатых зубов насекомоядного типа с растительным пищевым режимом.

История развития Dermoptera почти неизвестна. Эта группа, представленная в настоящее время всего одним родом, в прошлом известна лишь по очень скудным остаткам палеоценового времени, указывающим на более широкое в прошлом географическое распространение. Скудные сведения не позволяют точно выяснить родственные связи. Имеется ряд общих черт строения с летучими мышами: большая ключица, удлиненное предплечье, сращенные кости запястья, редуцированные локтевая и малая берцовая, очень короткий симфиз таза, длинный хвост и т. д. Однако эти признаки — результат параллельного приспособления к полету. Гораздо больше различий; особенно это относится к зубной системе (ср. диагноз Chiroptera); кроме того, у рукокрылых, в отличие от дермоптер, на передних конечностях очень длинные и тонкие пальцы, лишенные (кроме первого и иногда второго) третьих фаланг и когтей. Очень различно также строение головного мозга и нижней челюсти и т. д. Также мало общего у шерстокрылов с приматами, с которыми их иногда сближают (ср. диагноз Primates); применяемое к ним название «летучие лемуры» неправильно. Скорее всего, дермоптеры произошли от древних, вероятно, мезозойских насекомоядных, близких к предкам летучих мышей, и представляют собой самостоятельную, высоко специализованную ветвь плацентарных. Их коренные зубы сохранили общие черты с зубами древнейших Insectivora; еще ближе к последним зубы палеогеновых шерстокрылов. Геологическое и географическое распространение дано на рис. 50.

* *Передние зубы толкуются различно, некоторые* принимают формулу $I\frac{2}{2}$, $C\frac{0}{1}$, $P\frac{3}{3}$, $M\frac{3}{3}$.

ОТРЯД CHIROPTERA. РУКОКРЫЛЫЕ ИЛИ ЛЕТУЧИЕ МЫШИ[1]

Лицевой отдел черепа, как правило, широкий и короткий: его длина почти всегда не превышает $^1/_2$ длины мозгового отдела и равна или меньше ширины у передних краев глазниц. Затылочный гребень отсутствует; стреловидный имеется (низкий) или его нет. Барабанная кость кольцевидная; костные слуховые пузыри образованы энтотимпанальной костью и почти всегда не вздуты, или их нет совсем. Межчелюстные кости очень укорочены и в отличие от других млекопитающих почти всегда не имеют нёбного отростка и не схо-

[1] Автор — В. И. Громова.

дятся передними концами; иногда отсутствуют. Обонятельные раковины сокращены в числе и в размерах. Верхние заглазничные отростки длинные или их нет; заглазничная дуга имеется очень редко; нижних заглазничных отростков нет. Скуловые дуги очень тонкие или отсутствуют. Нижняя челюсть со сросшимися в симфизе половинами, большим угловым отростком; венечный разной величины. $I\frac{2-0}{3-0}C\frac{1}{1}P\frac{3-1}{3-2}M\frac{3-1}{3-1}$. Всегда отсутствуют I^3 и P^2_2 (у некоторых — P^1_1). Резцы маленькие, иногда их нет, клыки большие, острые, с большим базальным воротничком. Переднекоренные, кроме P^4_4, простые, однозубчатые; P^4_4 более или менее моляризованы. Заднекоренные двух типов: или верхние и нижние упрощенные, с двумя продольными гребнями, или верхние с W-образным гребнем в наружном отделе и с одним-двумя бугорками во внутреннем, нижние W-образные. В отличие от других млекопитающих шейный отдел позвоночника позади второго позвонка изогнут выпуклостью вниз (голова направлена перпендикулярно к туловищу); передние конечности приспособлены к полету. Ключица всегда есть, большая. Лопатка с сильно вытянутым задневерхним углом и очень длинным коракоидиым отростком. Плечевая и кости предплечья очень длинные и тонкие; плечевая без внутреннего надмыщелкового отверстия, у многих с двойным сочленением с лопаткой; локтевая прервана посередине; ее нижняя часть всегда, а верхняя — иередко сращены с лучевой. Кости первого ряда запястья (иногда кроме трехгранной) и центральная сращены в одну кость. Первый палец короткий, с когтем (не включен в летательную перепонку) остальные, поддерживающие перепонку, длиниые, тонкне, без третьих фаланг и когтей (иногда кроме второго). В отличие от большинства млекопитающих вертлужные впадины перемещены на верхние края тазовых костей и конечности направлены в стороны от тела; лонный симфиз очень короткий или отсутствует. Бедренная кость без третьего вертела, верхний конец малой берцовой почти всегда отсутствует. Стопа пятипалая; пальцы короткие, почти одинаковой длины, с когтями; на втором и пятом пальцах первые фаланги

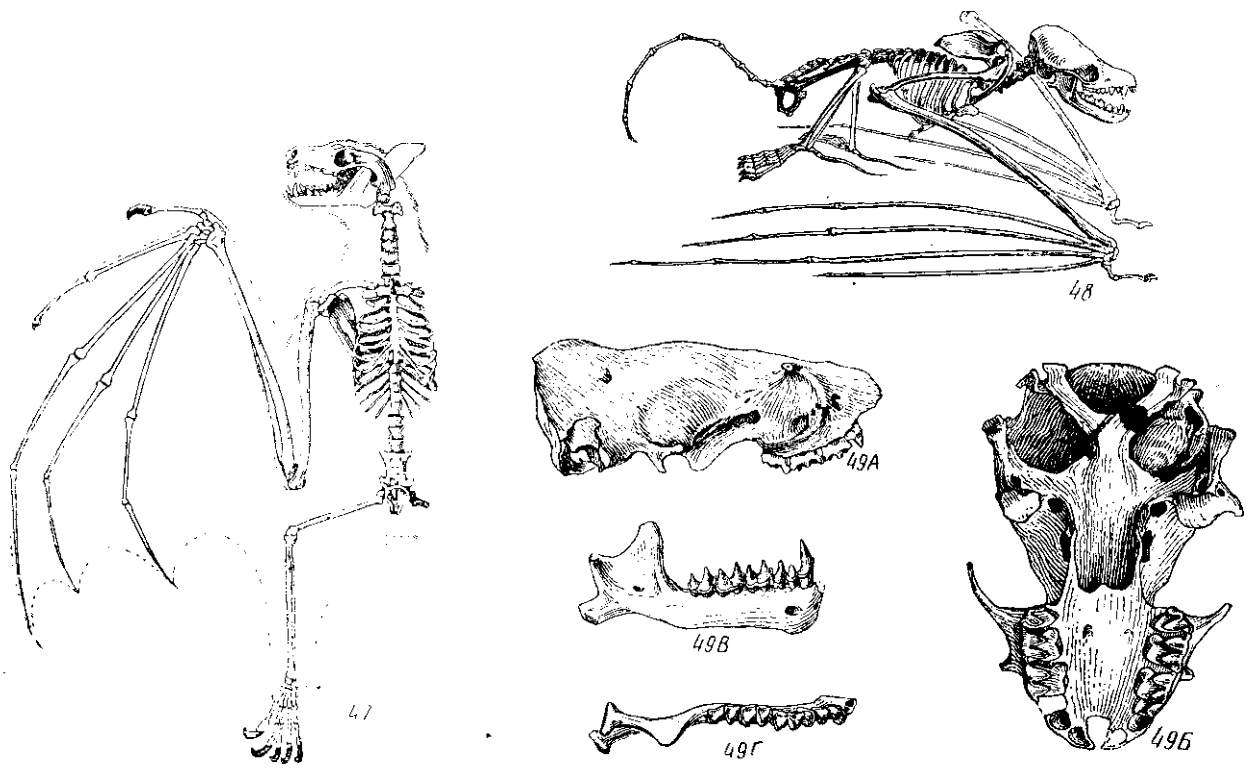


Рис. 47—49. Chiroptera

Рис. 47—*Pteropus edulis* Geoffroy. Скелет. Современный (Weber, 1928, 1). Рис. 48—*Myotis myotis* Bechst. Скелет. Современный (Grassé, 1955, по Blainville). Рис. 49—*Nyctinomys stehlini*. Череп. *А*—сбоку, *Б*—снизу. *В, Г*—*N. stehlini*. Нижняя челюсть. *В*—сбоку, *Г*—сверху (Revilliod, 1919)

иногда сращены со вторыми. От пяточной кости отходит назад длинная костная (или хрящевая) шпора, поддерживающая летательную перепонку. Хвост большей частью длинный. (Рис. 47—49.) Ср. эоцен — ныне. Два подотряда: Megachiroptera и Microchiroptera. тельно, заднюю (фаланги свободны) и хвост, иногда до его конца. В связи с этим задние конечности повернуты в тазобедренном суставе так, что направлены в стороны от тела, а не вперед, под туловище, как у других млекопитающих; хвост длинный. Это вызывает не-

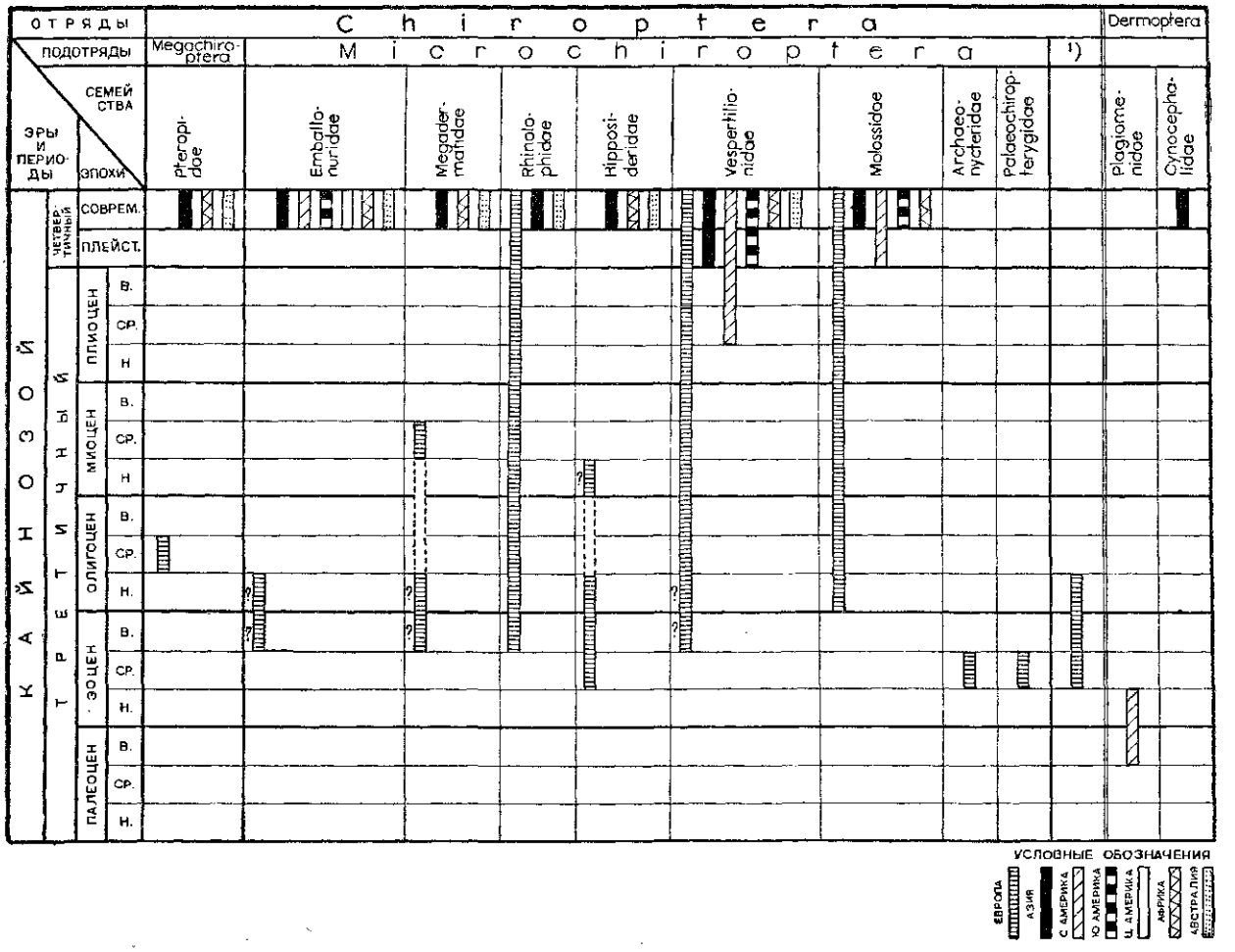


Рис. 50. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Dermoptera и Chiroptera

Знак вопроса слева от колонки означает сомнительность геологического возраста; звездочка означает неуточненность положения семейства в отряде

Строение, положение в системе. Рукокрылые — наиболее приспособленная к полету группа млекопитающих, что отразилось на строении всего их тела, в частности, скелета. Большие кожистые крылья, размах которых превышает в несколько раз длину тела, потребовали длинных лучей каркаса, к которому они прикреплены, что вызвало значительное удлинение костей передней конечности, особенно пальцев. Летательная перепонка охватывает переднюю конечность (кроме первого пальца) до фаланг включи- обычное положение вертлужной впадины таза. В связи с таким изменением конечностей, животное с большим трудом и лишь медленно может передвигаться на плоскости. Длинные когти задних ног служат для подвешивания к ветвям деревьев и другим твердым предметам; в таком положении животное проводит время, когда не летает в поисках пищи. При полете туловище летучих мышей держится вертикально; поскольку голова должна быть при этом направлена вперед для ориентировки, а у Microchiroptera — и для

ловли налету насекомых, шея приобрела своеобразное, единственное среди млекопитающих, искривление. С работой крыльев связана мощная ключица, прочно соединенная с акромиальным отростком лопатки и грудиной, а при высшей специализации — дополнительное сочленение плечевой части с лопаткой, при помощи фасетки на внутренней стороне большого бугорка (некоторая аналогия этому имеется у крота, стр. 30 и рис. 7). Грудная клетка сильно расширена и многие внутренние органы изменены в форме и положении.

Несмотря на черты высокой специализации, летучие мыши сохранили некоторые архаические особенности, а также признаки, сближающие их с насекомоядными. Полушария головного мозга, хотя довольно большие, имеют мало извилин, слуховой аппарат у некоторых примитивный, а сохранившиеся у Microchiroptera W-образные коренные зубы сильно напоминают зубы кротов и землероек. Этот тип строения, очевидно, был для Chiroptera исходным.

История развития. Летучие мыши известны со ср. эоцена; в в. эоцене они уже разнообразны и высоко специализованы. Произошли они, вероятно, еще в мелу от каких-то примитивных маленьких древесных насекомоядных. На первых стадиях приспособления они приобрели парашютную складку кожи для планирующего перелета на близкие расстояния, какая имеется у некоторых грызунов и у шерстокрыла; позже она превратилась в настоящие крылья. Уже очень рано рукокрылые разделились на две ветви. Одна ветвь — Megachiroptera — перешла на питание плодами. Ее представители сохранили больше примитивных особенностей: длинную морду, сравнительно хорошо развитую межчелюстную кость, слабо развитый слуховой аппарат. Поскольку крылья служат им только для перелета с дерева на дерево с целью поисков плодов, их приспособление к полету менее выражено, чем в другой ветви: отсутствует двойное сочленение плечевого сустава, второй палец кисти еще сохраняет коготь, позвоночник изогнут слабее и т. д. Коренные зубы стали плодоядными — утеряли острые зубцы и режущие W-образные гребни, заменившиеся гребнями продольными, иногда с тупыми бугорками; меньшая обремененность височной мышцы сказалась в исчезновении стреловидного гребня. Другая ветвь — Microchiroptera — включает животных, питающихся насекомыми, которых они ловят налету; эти настоящие летучие мыши бо́льшую часть времени проводят в полете, и приспособления к нему достигли у них высшей степени развития. У них высоко развит слуховой аппарат—очень крупный лабиринт внутреннего уха, имеются слуховые пузыри, костный слуховой канал и нередко большая ушная раковина; коренные зубы сохранили насекомоядный тип строения. Резкое закрывание рта при ловле добычи потребовало развития височного мускула, а следовательно, и стреловидного гребня.

Летучие мыши в настоящее время очень богатая, широко разветвленная группа. Megachiroptera распространены в тропической и субтропической зонах Старого Света и связаны с плодовыми деревьями. Microchiroptera живут на всех материках, включая Австралию; более обильны в теплых зонах. Некоторые из них частично перешли на питание плодами или даже кровью теплокровных животных (сем. Desmodontidae); соответственно изменен их зубной аппарат.

Систематика и диагностика микрохироптер отличаются большой сложностью. Мелкие, тонкие и хрупкие кости, а также приуроченность находок почти исключительно к пещерным отложениям, являются причиной редкости находок рукокрылых и слабого знакомства с их эволюцией. Геологическое и географическое распространение дано на рис. 50.

ПОДОТРЯД MEGACHIROPTERA. ЛЕТУЧИЕ СОБАКИ ИЛИ КАЛОНГИ

Размеры крупные: длина туловища до 30 *см*, размах крыльев до 1,5 *м*. Длина лицевого отдела черепа около $^1/_2$ длины мозгового, иногда больше. Стреловидный гребень едва выражен или отсутствует. Костные слуховые пузыри почти всегда отсутствуют, костного слухового канала почти никогда нет. Глазницы большие; верхние заглазничные отростки длинные, с отверстием в основании. Костное нёбо значительно заходит назад за край зубного ряда. Угловой отросток нижней челюсти короткий и широкий или его нет. Коренные зубы разделены промежутками; верхние и нижние заднекоренные почти всегда с двумя продольными гребнями, из которых наружный выше и острее. Большой бугорок плечевой части низкий, не сочленяется с лопаткой. Второй палец передней конечности большей частью с когтем. (Рис. 47.) Одно сем. Pteropidae Gray, 1821, с одним ископаемым родом *Archaeopteropus* Meschinelli, 1902 (олигоцен Италии), 21 современным родом из Ю.-В. Азии, Австралии, Африки и прилежащих островов.

ПОДОТРЯД MICROCHIROPTERA. НАСТОЯЩИЕ ЛЕТУЧИЕ МЫШИ

Размеры большей частью меньше, чем у Megachiroptera. Длина лицевого отдела черепа около $^1/_3$ длины мозгового. Стреловидный гребень хорошо выражен. Имеются небольшие костные слуховые пузыри, почти всегда плоские, и короткий слуховой канал. Глазницы маленькие, верхние заглазничные отростки маленькие или отсутствуют. Костное нёбо не заходит или немного заходит назад, за уровень *заднего края* M^3. *Угловой отросток нижней* челюсти длинный, узкий. Коренные зубы в сплошном ряду; верхние заднекоренные большей частью с W-образным наружным гребнем и с бугорками прото- и гипокона внутри; нижние — W-образные, с более высоким тригонидом и более низким талонидом; иногда они равной высоты. Большой бугорок плечевой кости большей частью высокий, сочленяется с лопаткой (плечевой сустав двойной). Второй палец передней конечности без когтя. (Рис. 48, 49.) 16 семейств с большим числом ископаемых и современных родов. В СССР — в н. плейстоцене Украины (Тернопольская обл.), и в плейстоцене З. Закавказья (Ахштырская пещера), Крыма, Украины, *Поволжья (Жигули) и Алтая (пещеры)*; точных определений нет. Ср. эоцен — ср. миоцен З. Европы, н. плиоцен—плейстоцен С. Америки; ныне почти повсеместно.

ЛИТЕРАТУРА

Кузякин А. П., 1950. Летучие мыши. Изд-во «Советская Наука». М., стр. 1—443.

Dechaseaux C., 1958. Chiroptera. In: Piveteau J. (Direct), Traité de Paléontologie, t. VI, pt. II, Paris, pp. 917—944.

Grassé P., 1955. Ordre des Dermopteres. In: Grassé P. (Direct.). Traité de Zoologie, t. XVII, fasc. II, Paris, pp. 1713—1728. — 1955. Ordre des Chiropteres. In: Grassé P. (Direct.). Traité de Zoologie, pt. XVII, fasc. II, Paris, pp. 1730—1844. (Приведена обширная литература).

Revilliod P., 1917, 1919, 1921, 1922. Contribution a l'étude des Chiropteres des terrains tertiaires. Pt. I—III, Mem. Soc. Paleont. Suisse; vol. XLII, XLIV, XLV.

Viret J., 1951. Catalogue critique de la faune des Mammifères miocenes de la Grive-Saint-Alban (Isere). Pt. V: Chiropteres, Carnivores, Edentates, Pholidotes. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, fasc. III. — 1955. Chiropteres fossiles. In: Grassé P. (Direct). Traité de Zoologie. Pt. XVII, fasc. II, Paris, pp. 1845—1853.

ОТРЯД PRIMATES. ПРИМАТЫ[1]

Характеристика. Череп увеличен в мозговой части и сокращен в лицевой. Мозговая коробка округлена, нередко принимает яйцевидную или близкую к шаровидной форму; лобная, теменная и затылочная кости расширены. Следы шва между лобными почти всегда рано исчезают. Лицевые кости, особенно носовые, верхне- и нижнечелюстные сокращены, преимущественно в длину. Стреловидный, а часто и поперечный затылочный гребни хорошо выражены только у некоторых более крупных форм, преимущественно у самцов. Скуловые дуги обычно тонкие, иногда массивные. Слуховые пузыри развиты у лемуроподобных, тарзиеподобных и слабее у широконосых обезьян, костный слуховой канал вполне развит лишь у узконосых. Глазницы сближены с тенденцией к перемещению на лицевую сторону черепа; они замкнуты снаружи в результате срастания скулового отростка лобной кости (верхнего заглазничного) с лобноосновным отростком скуловой кости (нижним заглазничным). У более высокоорганизованных форм к этому присоединяется образование костной перегородки, отделяющей полость глазницы от височной ямки; лишь узкая сфеномаксиллярная («нижнеглазничная») щель соединяет эти две полости. У высших форм носовые кости нередко рано срастаются между собой по средней линии, принимая форму небольшой узкой пластинки или треугольника. Венечный отросток нижней челюсти хорошо развит, большей частью треугольной формы; угловой — в виде тупого широкого выроста, хорошо дифференцирован лишь у лемуроподобных. Зубная формула упрощенная: верхних и нижних резцов обычно по два, иногда по одному или их нет. I_1 почти всегда отсутствует. Клыки большей частью хорошо развиты, иногда отсутствуют; нижние могут принимать форму и положение резцов, тогда примыкающий к ним P_2 становится клыкообразным. Переднекоренные большей частью двубугорчатые, с наружным и внутренним бугорками; P_4 может быть моляризован. Верхние заднекоренные в основе трехбугорчатые — с параконом, метаконом и протоконом. У основания коронки имеется воротничок (*cingulum*), выраженный в разной мере; он может дать начало гипокону в задневнутреннем углу коронки. Протокон у многих обезьян и у всех гоминид соединен валиками эмали с двумя наружными главными бугорками; кроме того, между ними могут возникать дополнительные бугорки или острия (стили). Верхние задне-

[1] Автор — М. А. Гремяцкий.

коренные, а во многих случаях и переднекоренные, имеют три корня: два снаружи и один внутри. Нижние заднекоренные в основе с тригонидом и талонидом; большей частью несут четыре бугорка на четырех углах прямоугольной коронки; на тригониде почти у всех исчез параконид, сохранились прото- и метаконид; на талониде — гипо- и энтоконид и между ними, на заднем краю зуба, гипоконулид. На внутренней стороне последнего иногда (у дриопитеков, горилл и некоторых других высших приматов) возникает «шестой бугорок» (*«tuberculum sextum»*). Из воротничка могут развиваться шипообразные выросты (стилиды). Нижние заднекоренные имеют два корня. Ключица всегда хорошо развита. Блок плечевой кости имеет бороздку средней глубины, внутреннее надмыщелковое отверстие во многих случаях есть. Локтевая и лучевая кости всегда хорошо развиты и способны к вращению вокруг продольной оси. В запястье обычно сохраняется полный комплект элементов, лишь у немногих центральная в эмбриональном периоде сливается с радиальной. В кисти и стопе сохраняются все пять лучей, из которых у обезьян наибольшего развития достигает третий, у лемуроподобных — четвертый. Большой (первый) палец кисти обычно отстает от прочих по длине, но обладает высокой подвижностью и у многих форм способен к противопоставлению остальным; у немногих он сильно уменьшен. Бедренная кость часто с третьим вертелом. Кости голени (кроме *Tarsius*) раздельны, их взаимная подвижность довольно ограничена. Астрагал, обладающий задним отверстием лишь в виде редких вариаций, с суженной шейкой и выпуклой головкой, сочленяющейся только с ладьевидной костью. У прыгающих форм (из лемуроподобных и долгопятоподобных) пяточная и ладьевидная заплюсны сильно удлинены. Большой палец стопы обычно сохраняет подвижность и нередко противопоставляемость; третьи фаланги почти всегда ногтевидные. Н. палеоген—ныне. Три подотряда: Lemuroidea, Tarsioidea и Anthropoidea. В пределах СССР найдены остатки представителей лишь последнего подотряда.

История изучения ископаемых приматов начинается с находки Ж. Кювье в 1822 г. в верхнеэоценовых отложениях под Парижем адаписа (*Adapis parisiensis*), отнесенного великим натуралистом к копытным и сближенного им с группой «толстокожих» (Pachyderma). Подобным же образом оценены были палеонтологами середины прошлого века некоторые другие находки ископаемых лемуров и тарзиевых. Лейди (Leidy) описал в 1869 г. фрагменты лемура нотарктуса (*Notharctus*) и причислил его к тем же Pachyderma. Так же действовал Марш (Marsh) относительно некоторых ископаемых тарзиевых в 1872 г. Последние 30 лет прошлого столетия палеонтологи спорили относительно принадлежности к хищным или насекомоядным ряда форм, причисляемых теперь к приматам. Причиной таких разногласий была не только скудость находимых остатков, но и переходные черты в строении зубов, на основании которых ставился первоначальный диагноз. Ведь даже некоторые современные приматы, как руконожка (*Daubentonia madagascariensis*), выдающимися зоологами были первоначально причислены к другим отрядам млекопитающих.

Чрезвычайно обострившийся интерес к филогении приматов, которым отмечены успехи эволюционного учения в XX в., направил внимание ряда первоклассных палеонтологов к пересмотру старых фактических материалов и сопоставлению их с вновь открытыми ископаемыми формами. В результате тщательных работ целой плеяды блестящих исследователей, среди которых находим имена Грегори, Джепсена, Лехе, Мэтью, Ле-Гро-Кларка, Штелина, Шлоссера, Винге, Уортмена, Симпсона, О. Хилла, Абеля и др., выросла богатая формами современная систематика ископаемых приматов, многие из которых теперь, перестав блуждать между разными отрядами млекопитающих, стали прочными звеньями филогенетических цепей, связавших раннетретичную фауну с высшими представителями современных млекопитающих. В этой огромной работе больше всего труда и остроумия было потрачено на изучение, с одной стороны, древнейших форм приматов — палеоценовых и эоценовых лемуров и долгопятов, с другой — на близкие к человеку формы — плиоценовые и ранне- и среднеплейстоценовые.

Строение, приспособления. Древнейшие приматы датируются серединой палеоцена и, будучи в общем весьма примитивными формами, по некоторым признакам строения зубов являются специализованными в такой мере, что в них нельзя видеть непосредственных предков современных приматов. Таковы в особенности Plesiadapidae, Apatemyidae и Carpolestidae. Отделившись от своих плацентарных предков, вероятно, весьма близких к древнейшим насекомоядным, они успели специализоваться лишь в очень немногих направлениях, сохранив основные генерализованные черты. Эта тенденция к избежанию общей специализации строения и удержанию многих первичных признаков явно выступает

и в других группах приматов, вплоть до их высших современных представителей. Это отчетливо сказывается в строении дистальных отделов конечностей с их пятилучевым типом и сохранением полного набора коротких мышц, движущих пальцы. Подвижные, хватательные, наделенные высокой чувствительностью конечности сыграли немалую роль в обеспечении возможности разностороннего приспособления к меняющимся условиям среды. В соединении с быстро прогрессировавшим мозгом, особенно за счет развития больших полушарий, с усовершенствованием органов зрения, слуха и осязания, приматы получили возможность стать наиболее совершенными древесными животными среди млекопитающих. Именно адаптация к древесному образу жизни, точнее — к жизни на деревьях в условиях тропических и субтропических лесов, и создала важнейшие особенности морфологии и биологии приматов. Лазая по деревьям, приматы обхватывают ветки цепкими кистями и стопами, используя обычно при этом противопоставляющийся большой палец. Нога или рука тогда действует, как щипцы, одна ветвь которых представлена большим пальцем, а другая — четырьмя остальными. В некоторых случаях (у немногих обезьян) четыре пальца конечности цепляются как крючок, за ветви, тогда как большой палец, будучи сильно укороченным, в цепляньe не участвует. Если одна из конечностей, передняя или задняя, утрачивает, таким образом, хватательную способность, то другая, во всяком случае, ее сохраняет. Так, у человека большой палец ноги не способен к самостоятельным движениям, и нога утратила хватательную способность. Зато рука развила ее в высшей степени. Руки у некоторых американских обезьян (да и у некоторых африканских) утратили противопоставляемость большого пальца, который у них сильно редуцирован. Зато хватательная способность сохранена у них на задних конечностях. С этим связано особое строение конечных фаланг. С тыльной стороны они одеты плоскими ногтями, с ладонной — несут на себе выпуклые осязательные подушечки, кожа которых покрыта особыми «папиллярными узорами», образец чего можно видеть на пальцах человека. Хватательная способность конечностей, помимо ее значения для передвижения, обеспечивает также регулярное поступление в головной мозг этих животных мощного потока осязательных раздражений, притекающих от конечностей («кинестетические раздражения»). Эти раздражения являются основой для работы центральных анализаторов головного мозга, которые у приматов развиты сильнее, чем у других млекопитающих.

Большая подвижность, свойственная почти всем древесным млекопитающим, является одной из характерных черт приматов (приматы с ночным образом жизни такой подвижности лишены). Она сопровождается большим разнообразием функций конечностей, особенно передних (полифункциональность). В отличие от наземных млекопитающих, у которых обонятельные ощущения и соответствующие аппараты играют ведущую роль в поведении, у приматов эта роль переходит к другим органам чувств — глазам и ушам. Первые обнаруживают ряд адаптивных изменений, направленных на достижение большей остроты и точности зрения. В связи с необходимостью точной ориентировки при прыжках с ветки на ветку, развивается стереоскопическое зрение, причем зрительные оси обоих глаз становятся параллельно; это достигается перемещением глаз вперед, на лицевую сторону черепа, что в значительной мере осуществляется уже у многих лемуров; глаза их, кроме того, сильно сближаются. У большинства приматов размер глазного яблока увеличивается. У обезьян развивается также способность к цветному зрению и соответственно этому изменяется строение сетчатой оболочки. Тонкие движения глазного яблока, происходящие при аккомодации и бинокулярном восприятии зрительных образов, осуществляются согласованной работой шести пар «глазных мышц», со вспомогательным связочным аппаратом, находящим себе место и надежную защиту в окончательно обособленной глазнице; она нацело отделена костной перегородкой от височной впадины. Это отделение завершено у обезьян и человека и еще в неполной мере имеет место у долгопятов.

Вместе с преобразованием зрительного органа шел процесс регрессивных изменений органа обоняния. Относительный объем обонятельного мозга уменьшился; число носовых раковин сократилось до пяти у лемуров и до трех у обезьян; уменьшилось межглазничное пространство, а обе носовые кости срослись, превратившись у большинства в узкие пластинки с заостренными концами. Все это связано с сокращением лицевого отдела черепа, чему содействует уменьшение роли ринария (пространство между носовыми отверстиями и ртом) в качестве органа осязания: уменьшение поверхности его специализованной кожи и сокращение числа и величины вибрисс. Специализация и прогрессивное развитие органов чувств шло одновременно с развитием полушарий большого мозга. Полушария вы-

растают настолько, что уже у низших приматов их затылочные доли надвигаются на мозжечок, который у обезьян нацело скрывается под ними. При увеличении полушария покрываются извилинами и бороздами корового вещества, образующими характерную для приматов картину. У самых мелких форм как из лемуров, так и из обезьян, кора полушарий почти гладкая. Лишь на медиальной поверхности непременно присутствует шпорная борозда (*sulcus calcarinus*), да на боковой стороне выражена или только намечена борозда Сильвиева (*sulcus lateralis*). Чем больше мозг, тем сильнее он изборожден. Общий ход эволюции приматов вел к возрастанию размеров тела. Вместе с тем росла масса мозга; еще важнее изменение соотношения его частей, равно как и клеточной архитектуры слоев коры; это привело к большей сложности, разнообразию и эффективности мозговых функций; так, в корковом веществе человекообразных обезьян и человека увеличилась относительная протяженность прогрессивных, т. е. более сложных полей, с возрастанием числа нейронов и усложнением их дендритов.

Увеличение размеров тела и мозга сопровождалось удлинением периода онтогенетического (пренатального и постнатального) развития, более продолжительным детством и стало быть долгим периодом «обучения», в течение которого молодые животные в игре приобретают первоначальный опыт. Это в свою очередь связано с уменьшением числа одновременно рождаемых детенышей, которое у большинства приматов сведено к одному. Поэтому для них типично наличие лишь одной пары млечных желез, грудных по своему положению. К этому, однако, необходимо прибавить, что сверхкомплектные млечные железы нередко встречаются у всех приматов, включительно до человека. У низших присутствие их можно считать типичным. Они бывают расположены или позади от главной пары (т. е. на животе или в паховой области), или иногда впереди, т. е. у подмышечной впадины. Только у руконожек паховая пара желез заменяет собой грудную. Связь между развивающимся в материнском теле плодом и самой матерью, осуществляемая у плацентарных млекопитающих путем образования плаценты, у приматов бывает двух типов. Лемуроподобные обладают строением зародышевых оболочек, характерным для низших млекопитающих (диффузная неотпадающая плацента), у представителей двух других подотрядов плацента сходна с человеческой и обеспечивает эффективный обмен веществ между матерью и плодом (дискоидальная и отпадающая).

Условия обитания, распространение. Все или почти все особенности строения приматов в известной степени связаны с древесным существованием. С этим связана и их стадность, развитая в разной мере.

Все современные приматы в основном обитатели тропической зоны земного шара. Единственным исключением надо считать человека, но для него возможность существования в разных климатах определилась не его природной адаптацией, а созданием искусственной среды. Возникновение же человека есть все основания приурочивать к тропическим условиям — у человека есть ряд приспособлений, обеспечивающих его от перегревания, и почти нет защитных средств от чрезмерного охлаждения тела.

В тропических областях Восточного и Западного полушарий приматы обитают преимущественно в лесах, где сосредоточены их главные массы. В местностях же со слабой растительностью, а также в пустынях приматы или очень редки, или вовсе не встречаются. Однако далеко не все тропические лесные зоны населены приматами. Так, их нет ни в Австралии, ни на Новой Гвинее, ни на многочисленных островах тропического пояса Восточного и Западного полушарий. Однако на восток они заходят несколько дальше линии Уоллеса, так как живут на Целебесе и на Филиппинах. Во внетропические зоны проникли лишь немногие приматы: макаки — в Японию, на Тибет; один вид их обитает на Гибралтарской скале, причем мнения расходятся относительно того, является ли он здесь коренным обитателем или переселился сюда из С. Африки при помощи человека.

Мадагаскар — место, где сосредоточено подавляющее большинство современных лемуров (обезьян здесь нет и никогда не было). В четвертичных отложениях этого острова найдены многочисленные остатки субфосильной лемуровой фауны. Другие (немногие) современные лемуры живут рассеянно в тропической Африке и юго-восточном углу Азии с прилегающими островами. Там же обитают и немногие современные виды долгопятоподобных, относимых к единственному роду (*Tarsius*).

История развития. Геологическая древность приматов не уступает древности других основных групп млекопитающих. В минувшие геологические эпохи отряд имел и более широкое распространение. Древнейшие представители его, жившие в течение ср. палеоцена в С. Америке, относятся к четырем

семействам, занимающим во многих отношениях промежуточное положение между подотрядами лемуроподобных и долгопятоподобных. Это семейства: Plesiadapidae, Apatemyidae, Carpolestidae и Anaptomorphidae. Наиболее ранними приматами Европы тоже являются представители Plesiadapidae, известные из в. палеоцена Франции (*Chiromyoides* и др.).

В палеоцене Азии пока не открыто представителей приматов. Из верхнего эоцена Бирмы известна находка амфипитека, обладающего уже некоторыми признаками обезьяны. Это до некоторой степени подтверждает предположение Симпсона (Simpson, 1945), что Азия могла быть важнейшим центром распространения древних приматов, а может быть, и их прародиной. Две другие верхнеэоценовые (а возможно, нижнеолигоценовые) формы, обнаруженные в долине Хуанхэ, слишком фрагментарны, чтобы можно было с уверенностью признать их принадлежность к приматам.

В эоцене З. Европы и С. Америки к названным выше семействам прибавляются еще другие. Из них адапиды (Adapidae) становятся на протяжении эоцена очень многочисленными. Некоторые Apatemyidae продолжают существовать даже в олигоцене Америки, после чего в С. Америке вымирают. В Ю. Америке в олигоцене Патагонии появляются представители широконосых обезьян; эти обезьяны существуют там до настоящего времени. В Европе низшие приматы не переживают эоцена, и вместо них в нижнем олигоцене появляются представители узконосых обезьян. Из миоцена и плиоцена Европы известен ряд узконосых обезьян как мартышкообразных, так и человекообразных. Из первых сравнительно широко распространенными были макаки и мезопитеки; из вторых, представленных бо́льшим числом форм, дриопитеки, плиопитеки и ореопитеки.

В С. Африке приматы известны с олигоцена. Это уже обезьяны и притом с некоторыми чертами примитивных человекообразных. Раскопки последних лет в восточной части Экваториальной Африки дали ряд интересных находок, проливающих свет на филогенетические связи крупных групп высших приматов. Таковы находки проконсула, мегантропа, лимнопитека, ксенопитека и в 1959 г. зиньянтропа (*Zinjanthropus*). Это все, кроме последней — четвертичной, — миоценовые формы. В более поздних отложениях третичного времени на территории Африки найдены довольно многочисленные представители тех крупных подразделений узконосых обезьян, которые и теперь живут на этом материке. Важную роль в филогении человека играют плейстоценовые (хотя окончательно их геологическая датировка не установлена) австралопитеки. Известны многочисленные находки миоценовых и плиоценовых обезьян, преимущественно человекообразных, в Азии (из Сиваликских холмов Индии, Китая, Индо-Китая и других мест).

Приматы, вероятно, отделились от общего ствола Eutheria еще в дотретичное время. На это указывает, во-первых, сохранение ими большого числа (и притом весьма важных) генерализованных черт строения, что привело к отсутствию резкой общей специализации, и, во-вторых, тот факт, что уже древнейшие известные их формы обнаруживают признаки разностороннего приспособления и узкой специализации в строении зубов, неизбежно предполагающей длительный пройденный ими путь эволюционного развития. Поэтому понятно, что наиболее примитивные из современных приматов обнаруживают большое сходство с такими низкоорганизованными млекопитающими, как насекомоядные, в особенности тупайи. Иногда считают, что на близкую родственную связь приматов с тупайями указывает открытие в Монголии ископаемой тупайи *Anagale* [1]. Но нужно принять во внимание, что эта форма найдена в олигоцене, приматы же известны значительно раньше. Очевидно, можно предполагать, что тупайи и древнейшие приматы имели общих верхнемеловых предков. От них отделились в первую очередь те семейства, которые представлены в среднем палеоцене С. Америки. Из них Carpolestidae не выжили дольше палеоцена и не проникли в Европу; Plesiadapidae известны в Америке до нижнего эоцена включительно; в Европе они встречаются и в среднем эоцене; Apatemyidae оказались наиболее долговечными, распались на восемь родов и продолжали существовать (в Америке) еще в начале олигоцена.

Главный ствол лемуров был представлен в эоцене некролемурами из сем. Anaptomorphidae (Hürzeler, 1948), от которых и произошли представители лемурид и руконожки. Из лориевых возникли самостоятельно группы с внутренним надмыщелковым отверстием (у большинства широконосых) или без него (у большинства узконосых) от предков, пока ближе неизвестных. Тарзиоидный ствол, существовавший уже в палеоцене в виде *Paramomys* и близких форм (сем. Anaptomorphidae), выделил из себя в это время ветвь, давшую начало общеобезьяньим предкам. Уже в эоцене Бирмы найден амфипитек, представляющий основные признаки широконосых обезьян и

[1] Сем. тупай и род *Anagale* нередко относят к отряду приматов (Simpson, 1945). (*Прим. ред.*)

свидетельствующий (Гремяцкий, 1955) о единстве происхождения обезьян Восточного и Западного полушарий. Другая ветвь тарзиевых дала многочисленные виды анаптоморфов, процветавших в эоцене, но потом вымерших; этот подотряд дожил до современной эпохи лишь в форме «живого ископаемого» — долгопята (*Tarsius*).

детельствованы палеонтологическими находками и позволяют проследить сравнительно быструю эволюцию мозга, усовершенствование двуногого передвижения, преобразование челюстно-зубного аппарата и некоторые другие изменения[1]. Эти изменения были в тесной связи с развитием производительных сил возникавшего человеческого общества, а также

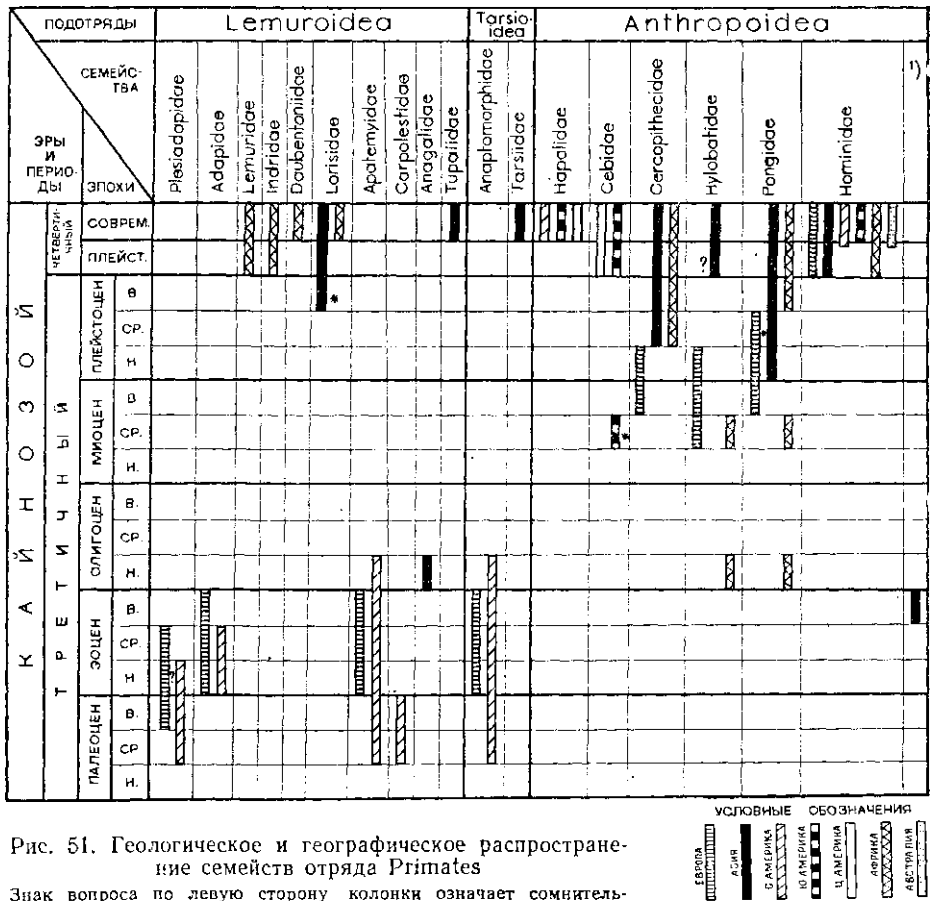


Рис. 51. Геологическое и географическое распространение семейств отряда Primates

Знак вопроса по левую сторону колонки означает сомнительность геологического возраста. Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи. Положение рода Amphipithecus в пределах подотряда не выяснено

Ископаемые непосредственные предки сем. Hominidae пока неизвестны. Предполагается, что в плиоцене они были представлены формами типа дарвинова дриопитека, более полное и наглядное представление о морфологии которого дают южноафриканские австралопитеки. Они подтверждают мнение Энгельса, что приобретение вертикального положения и освобождение верхних конечностей было «решающим шагом» очеловечения, т. е. основной биологической предпосылкой, открывшей возможность изготовления и использования орудий труда. Ступени морфологической эволюции от древнейших гоминид (типа *Pithecanthropus robustus*) до современных форм засви-

с развитием членораздельной речи. Фактор труда как ведущий в процессе эволюции человека заменил собой роль отбора, господствующего в эволюции органического мира.

Попытка Вуд-Джонса (1916) вывести человека из ствола тарзиевых, независимо от обезьян, несмотря на изумительное упорство автора, никем не поддерживается и может считаться окончательно ликвидированной после многочисленных палеоантропологических открытий последних десятилетий.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 51.

[1] М. А. Гремяцкий «Анатомия для биологов», 1950.

ПОДОТРЯД LEMUROIDEA. ЛЕМУРОПОДОБНЫЕ

Размеры небольшие или средние (до величины крупной собаки). Череп сжатый в высотном направлении. Мозговая коробка яйцевидная, расширенная к затылку, не несет высоких гребней. Лицевая часть находится впереди мозговой, большей частью короткая. Перехват позади глазниц резкий. Глазницы крупные, обращены косо вперед и наружу, сплошной костной перегородки позади них нет. Слуховые пузыри большие, образованы каменистой костью, не расчленены; костный слуховой канал имеется только в семействе лориевых, короткий, образован выростом слухового пузыря. Слезная кость большая, выходит на лицевую поверхность; наружное отверстие слезного канала большей частью вне глазницы. Крылоклиновидная кость большая, входит в состав боковой стенки черепа, где соприкасается с теменной. Чешуя височной кости мала; сочленовная ямка для нижней челюсти неглубокая, засуставный бугорок имеется. Большое затылочное отверстие лежит на границе основания и затылочной области черепа и обращено вниз и назад. Носовые кости длиннее, чем у других приматов, вперед суживаются. Носовое отверстие ограничено с боков межчелюстными, сверху носовыми костями и обращено вперед. Межчелюстная кость очень мала. Костное нёбо позади достигает заднекоренных, иногда заходя за их пределы (*Loris, Adapis, Necrolemur*[1]). Нижняя челюсть с узкой и длинной горизонтальной ветвью, широкой и низкой восходящей. Венечный и угловой отростки хорошо выражены, сочленовный — на уровне жевательной поверхности заднекоренных. Обе половины нижней челюсти обычно не срастаются. $I\frac{3-2}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{4-3}{4-3}M\frac{3}{3}$; иногда сокращено число I, C и некоторых P. Верхние резцы небольшие, средние разделены значительным промежутком. Нижние резцы вместе с клыком направлены почти вперед (слабо выражено у ископаемых). Верхние клыки крупные, саблеобразные или конические, иногда сильно удлиненные (у *Megaladapis*). Верхние P двубугорчатые; P^2 удлинен и сжат с боков, P^4 иногда моляризован. Верхние M трехбугорчатые, с хорошо развитой пяткой, образующей иногда гипокон (у лориевых и у *Necrolemur*), P_2 однобугорковый, клыкообразный, P_4 часто с талоидом. Нижние M без параконида; на M_1 и M_2 талонид одинаковой высоты с тригонидом, на M_3 — ниже его. Конечности пятипалые, передние длиннее задних или близки к ним по длине. Лопатка удлиненно-треугольная, с гребнем средней высоты; клювовидный отросток серпообразно изогнут. Ключица крупная, слабо изогнута в средней части и больше — у наружного края. Плечевая кость равна по длине локтевой и короче бедренной, с прямым диафизом и выступающим наружным гребнем межбугорковой бороздки. Внутреннее надмыщелковое отверстие есть (кроме *Perodicticus*). В запястье центральная кость свободна. Пястные прямые, передние фаланги изогнуты вогнутостью к ладони. Подвздошная кость относительно узкая, сочленяется с первым-вторым крестцовыми позвонками; лонный симфиз короткий. Бедренная кость длинная, с третьим вертелом; большая берцовая сжата с боков; внутренний мыщелок шире наружного и ниже него. Астрагал имеет седловидную верхнюю суставную поверхность, уплощенную нижнюю и выпуклую переднюю. У некоторых форм в связи с прыганием силь-

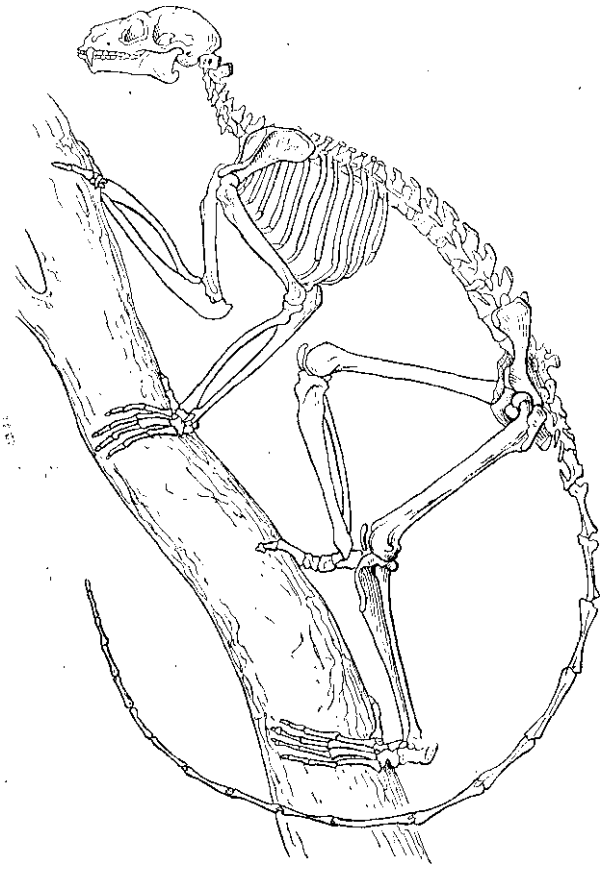


Рис. 52. *Lemur catta* L. Современный
Скелет, × ок. 1/4. (Gregory, 1951)

[1] По данным работы Hürpzeler (1948), принадлежит к Lemuroidea.

но удлинены пяточная и ладьевидная кости заплюсны. Третьи фаланги ногтевидные, исключая второй палец задней конечности, снабженный когтем. (Рис. 52.) Ср. палеоцен — н. олигоцен, С. Америка; в. палеоцен — в. эоцен, З. Европа; в. миоцен — ныне Азия; плейстоцен — ныне, Мадагаскар. Восемь семейств[1]; Plesiadapidae Trouessart, 1897 (палеоцен — эоцен, Европа, С. Америка); Adapidae Trouessart, 1879 (эоцен, Европа и С. Америка); Lemuridae Gray, 1821 (плейстоцен—ныне, Мадагаскар); Indriidae Burnett, 1828 (плейстоцен — ныне, Мадагаскар); Daubentoniidae Gray, 1870 (ныне, Мадагаскар); Lorisidae Gray, 1821 (плиоцен — ныне, Азия; ныне, Африка); Apatemyidae Matthew, 1909 (ср. палеоцен — н. олигоцен, С. Америка; в. эоцен, Европа); Carpolestidae Simpson, 1935 (ср. — в. палеоцен, С. Америка)[2].

ПОДОТРЯД TARSIOIDEA. ДОЛГОПЯТОПОДОБНЫЕ

Размеры небольшие. Мозговая коробка округленная, без гребней. Лицевая часть лежит впереди мозговой, короткая, тонкостенная. Перехват позади глазниц не очень сильный. Глазницы очень большие, обращены вперед, отделены от височной впадины почти полной костной перегородкой. В отличие от большей части других приматов межглазничное пространство настолько сужено, что продырявленная пластинка решетчатой кости имеет лишь по одному отверстию с каждой стороны для обонятельного нерва. Слуховые пузыри большие, образованы энтотимпанальной костью при участии каменистой части височной кости; они расчленены на более вздутую передневнутреннюю часть и более плоскую заднена-ружную; костный слуховой канал очень короткий. Слезная кость небольшая, наружное отверстие слезного канала вне глазницы. Носовые кости укорочены, носовое отверстие треугольной формы направлено вперед; с боков и снизу ограничено межчелюстными костями, сверху — носовыми. Крылоклиновидная кость небольшая, входит в состав боковой стенки черепа и заглазничной перегородки. Чешуя височной кости невысокая, сочленовная ямка неглубока; засуставный отросток у ископаемых форм хорошо выражен. Большое затылочное отверстие расположено на основании черепа. Межчелюстная кость мала. Костное нёбо простирается назад до заднего края последних заднекоренных. Нижняя челюсть с тонкой горизонтальной ветвью; восходящая ветвь невысока; венечный и сочленовный отростки примерно одной высоты. Угловой отросток намечен. Обе половины челюсти рано срастаются в симфизе. $I\frac{2}{2-1}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$; иногда имеются отступления от формулы. Верхние внутренние резцы крупнее наружных, сближены. Резцы, клыки и переднекоренные заостренно-конические. Верхние M трехбугорчатые, без пятки и гипокона. P_2, P_3 и P_4 с одним заостренным бугорком. Нижние M трехбугорчатые, с параконидом и хорошо развитым талонидом. Конечности пятипалые, задние длиннее передних. Лопатка удлинена и сужена. Акромион сплющенный; клювовидный отросток серпообразный. Ключица небольшая, S-образно изогнутая. Плечевая кость сравнительно массивна и коротка, с внутренним надмыщелковым отверстием. Пястные кости прямые, тонкие. В запястье есть центральная кость, иногда две. Третьи фаланги расширены. Подвздошная кость сужена, сочленяется с тремя крестцовыми позвонками; лонный симфиз короткий. Бедренная кость длинная, имеет третий вертел. В отличие от других приматов обе берцовые кости в нижней половине сращены. Астрагал с удлиненной шейкой и полушаровидной суставной фасеткой на головке. Пяточная и ладьевидная заплюсны резко удлинены. Из пальцев в передней конечности самый длинный средний, в задней — четвертый. Третьи фаланги второго и третьего пальцев задней конечности суженные, на остальных — широкие, ногтевидные. Два семейства: 1) Anaptomorphidae Cope, 1883 (=Tetoniidae Abel, 1831). Ср. палеоцен — н. олигоцен, С. Африка; эоцен, Европа. 2) Tarssiidae Gill, 1872. Ныне, Ю. Азия.

ПОДОТРЯД ANTHROPOIDEA. ЧЕЛОВЕКОПОДОБНЫЕ

Размеры у подавляющего большинства средние или крупные. Мозговой отдел увеличен, у некоторых более крупных форм со стреловидным и поперечным затылочным гребнями. Лицевая часть обычно укороченная, расположена более или менее под мозговой. Перехват позади глазницы обычно четкий. Глазницы средние или крупные, обращены вперед, отделены от височных впадин сплошной костной перегородкой. Слуховые пузыри у мно-

[1] Многие авторы относят сюда же два семейства: Anagalidae Simpson, 1931 (н. олигоцен, Монголия) и Tupaiidae Mivart, 1868 (ныне, Азия), относимые автором настоящего раздела к насекомоядным. (*Прим. ред.*)

[2] Два последние семейства занимают промежуточное положение между Lemuroidea и Tarsioidea, но все же скорее относятся к линии Lemuroidea.

гих отсутствуют или небольшие, уплощенные, образованы за счет каменистой части височной кости, не расчленены; костный слуховой канал имеется, образован барабанной костью, иногда с участием чешуи височной кости. Слезная кость небольшая, находится целиком внутри глазницы; наружное отверстие слезного канала там же, на границе слезной и верхнечелюстной костей. Крылоклиновидная кость хорошо развита, представляет большое крыло клиновидной кости и участвует в образовании переднего отдела боковой стенки черепа. Чешуя височной кости большая, сочленовная ямка уплощенная, засуставный отросток всегда есть. Большое затылочное отверстие находится на границе основания черепа и затылочной поверхности, его плоскость более или менее сильно обращена назад (кроме некоторых гоминид). Носовые кости почти всегда укорочены, рано срастаются, носовое отверстие обращено вперед и слегка вверх, окружено снизу межчелюстными, сверху — носовыми костями. Межчелюстная кость невелика, у некоторых срастается с верхнечелюстной. Костное нёбо позади простирается до заднего края последних коренных зубов, иногда — значительно дальше. Нижняя челюсть со средне развитой, иногда массивной горизонтальной ветвью и широкой восходящей; угол ее округлен, у некоторых из широконосых образует подобие углового отростка; венечный заострен, сочленовный расширен в боковом направлении. Половины нижней челюсти сращены в симфизе; в отличие от других приматов, на задней стороне симфиза находится более или менее глубокая ямка. $I\frac{2}{2}C\frac{1}{1}P\frac{3-2}{3-2}M\frac{3-2}{3-2}$. Резцы с долотовидными коронками, у многих средние шире боковых; средние сближены. Клыки большей частью крупные, нередко удлинены (особенно у самцов), сопровождаются диастемой, на верхней челюсти впереди них, на нижней — позади. Переднекоренных у широконосых обезьян по три, у узконосых и человека — по два, большей частью двубугорчатых. P_2 нередко увеличен в длину. Верхние заднекоренные четырехбугорчатые M^3 иногда (у широконосых) трехбугорчатый (без гипокона), иногда (у Hapalidae) оба верхних М без гипокона. Четыре бугорка соединены попарно поперечными (у Cercopithecidae) или косыми (у широконосых, Pongidae и Hominidae) гребнями. Нижние заднекоренные четырех-, пятибугорчатые. Конечности пятипалые, иногда задние короче передних (у Hominidae соотношение обратное). Лопатка (кроме высших обезьян и человека) узкая, с большими отростками акромиальным и клювовидным. Ключица хорошо развита, S-образно изогнутая. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием (у большинства широконосых) или без него (у большинства узконосых).

Пястные кости приблизительно цилиндрической формы с расширенными головками. Базальные и средние фаланги большей частью сжаты дорзовентрально, часто изогнуты продольно вогнутостью к ладони. Третьи фаланги укороченные, прямые, ногтевидные. В запястье центральная кость свободна или (у шимпанзе, гориллы и человека) срастается с ладьевидной. Гороховидная кость более удлиненная, чем у других приматов. Таз с длинными подвздошными костями (у Pongidae в верхней части расширенными) и укороченным лонным симфизом; подвздошная кость сочленяется с тремя-пятью крестцовыми позвонками. В отличие от представителей других подотрядов, часто (у обезьян с седалищными мозолями) на седалищных буграх крупные шероховатые площадки. Бедренная кость без третьего вертела. Астрагал с выпуклой суставной поверхностью для большой берцовой и с боковой фасеткой для малой берцовой кости. Пяточная с хорошо развитым бугром. Большой палец стопы укорочен, противопоставляется. Третьи фаланги большей частью широкие, ногтевидные. В. эоцен (Бирма) — ныне. Шесть семейств, объединяемых в две группы: широко- и узконосых. Широконосые (Ц. и Ю. Америка) — Hapalidae Wagner, 1840 (игрунковые) и Cebidae Swainson, 1835 (капуциновые) и узконосые (Восточное полушарие) — Cercopithecidae Gray, 1821 (мартышковые), Hylobatidae Weber, 1904 (гиббоновые), Pongidae Elliot, 1913 (крупные человекообразные-антропоморфные) и Hominidae Gray, 1825 (люди). Неясно положение в пределах подотряда рода *Amphipithecus* Colbert, 1937, из в. эоцена Бирмы, еще объединяющего в себе признаки широконосых и узконосых обезьян.

СЕМЕЙСТВО CERCOPITHECIDAE GRAY, 1821. МАРТЫШКООБРАЗНЫЕ

Размеры средние или крупные. Череп с мозговой коробкой умеренной величины и с лицевым отделом, выступающим вперед (у форм с крупными зубами) или укороченным. Стреловидный и затылочный гребни у некоторых умеренно развиты. Надглазничные валики выражены не всегда. Заглазничный перехват значительный. Большое затылочное отверстие на задней стороне черепа; его плоскость под углом около 45° к горизонтальной. Сосцевидные отростки у некоторых (например, у макаков) ясны; шиловидные — не окостеневают.

Глазницы овальные, иногда несколько угловатые в верхней половине, у большинства очень сильно сближены, так что продырявленная пластинка решетчатой кости имеет только одно отверстие для обонятельного нерва с каждой стороны (сходство с Tarsioidea). Носовые кости чаще узкие, разной длины, сращенные, книзу нередко расширенные; носовое отверстие книзу сужено, снизу и с боков ограничено межчелюстной костью; его нижний край переходит в поверхность межчелюстной кости постепенно; передняя носовая ость[1] не выражена. Ямки над клыками и латерально от них у многих глубокие. Нижняя челюсть довольно массивная, без подбородочного выступа; у многих развита «обезьянья пластинка»[2]. Зубная дуга в форме вытянутого эллипса, зубы сравнительно крупные; с расходящимися корнями; передние нижние P удлинены (спереди назад). Эмаль зубов гладкая: воротничок частично выражен. Клыки крупные. M^{1-3} и $M_{1,2}$ с четырьмя бугорками, соединенными попарно высокими поперечными (нескошенными) валиками; M_3, кроме рода Cercopithecus, с пятью бугорками (имеется гипоконулид). M_3^3 большей частью крупнее остальных. Позвоночник дугообразный; число грудно-поясничных позвонков 19—20, крестцовых большей частью три, хвостовых 3—22. Грудина узкая и длинная, состоит из ряда сегментов; грудная клетка большей частью сжата с боков. Конечности более или менее стопоходящие, передние равны или короче задних. Способность к взаимному вращению костей предплечья ограничена. В запястье центральная кость свободна; трапецийная с первой пястной сочленяется седловидным суставом (противопоставление); первый палец большой (кроме р. *Colobus*). Таз узкий с длинным лонным симфизом, внутренняя поверхность подвздошной кости плоская или слегка выпуклая. Бугры седалищных костей с плоскими площадками (для седалищных мозолей). Олигоцен — ныне. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО CERCOPITHECINAE BLANFORD, 1888. МАРТЫШКОВЫЕ

Череп удлиненный с относительно вытянутой лицевой частью; мозговая коробка средняя или крупная, яйцевидная, со средневыраженным или резким рельефом. Височные линии достигают у крупных форм (павианы и др.)середины черепа, но лишь редко образуют сагиттальный гребень. Глазницы сильно сближены. Носовые кости длинные, в задней части резко сужены; их передний край доходит до уровня нижнего края глазниц или спускается ниже него, особенно сильно у павианов. Носовое отверстие более или менее треугольной формы с направленной вниз вершиной; его верхний край не доходит до уровня глазниц. Скуловые кости средней величины, обращены вперед и в сторону, под углом в 30—45° к фронтальной плоскости; клыковые ямки у многих сильно выражены, иногда превращаются в глубокие впадины, идущие вдоль лицевого отдела черепа. Нижняя челюсть разных пропорций; угловой отросток отсутствует. Зубы крупные. Резцы направлены косо (кроме павианов, у которых нижние отвесны); наружные заметно смещены назад относительно внутренних. Клыки саблевидные. Коронка M прямоугольная; бугорки на M^1 и M^2 одной высоты. Конечности не очень высокие, массивнее, чем у Colobinae. Хвост большей частью короткий (длинный у рода *Cercopithecus*). Первый палец в кисти всегда хорошо развит, у многих обычно отставлен. Ср. плиоцен — ныне.

Macaca Lacepede, 1799 (*Macacus* Desmarest, 1820, =*Rhesus* Lesson, 1840). Тип рода — *Simia sinicus* L., 1758; соврем., С. Африка. Длина тела до 60—70 *см* (без хвоста).

Лицевой отдел черепа несколько больше мозгового, морда слегка вытянута. По переднему краю лобных костей проходит костный валик, выступающий над глазницами и носом. Позади ушного отверстия имеется сосцевидный отросток. Глазницы сближены: межглазничное пространство около 7—8 *мм*. Височные линии выражены слабо. Плоскость большого затылочного отверстия наклонена к горизонту под углом, близким к 40°. Наружные пластинки крыловидных отростков основной кости много больше внутренних и имеют почти четырехугольную форму. На месте нижневисочного гребня находится лишь незначительная шероховатость. Верхнечелюстная кость вытянута вперед; заклыковая ямка хорошо развита, но лишена резких очертаний; воздушных пазух нет; задний край сошника почти прямолинейный. Лицевая поверхность скуловой кости значительна, но ее глазничная часть сокращена. Носовые кости слегка вогнуты продольно и имеют треугольные очертания, так что охватывающие их отростки верхней челюсти почти сходятся у верхнего конца. Из верхних резцов внутренние крупнее наружных и соприкасаются с ними. Верхний клык у сам-

[1] Острый шип (*spina nasalis anterior*) на середине нижнего костного края носового отверстия; кзади он переходит в носовую перегородку.

[2] См. диагноз Pongidae.

цов достигает крупных размеров, имея впереди себя заметную диастему. Верхние P двубугорчатые; нередко снабжены тремя корнями (иногда 1—2); их коронки сжаты в переднезаднем направлении; наружный бугорок с двумя корнями, прогрессивно увеличиваются по направлению назад. Конечности сравнительно короткие, передние приблизительно равны задним. В запястье имеется свободная центральная кость; пальцы передней конеч-

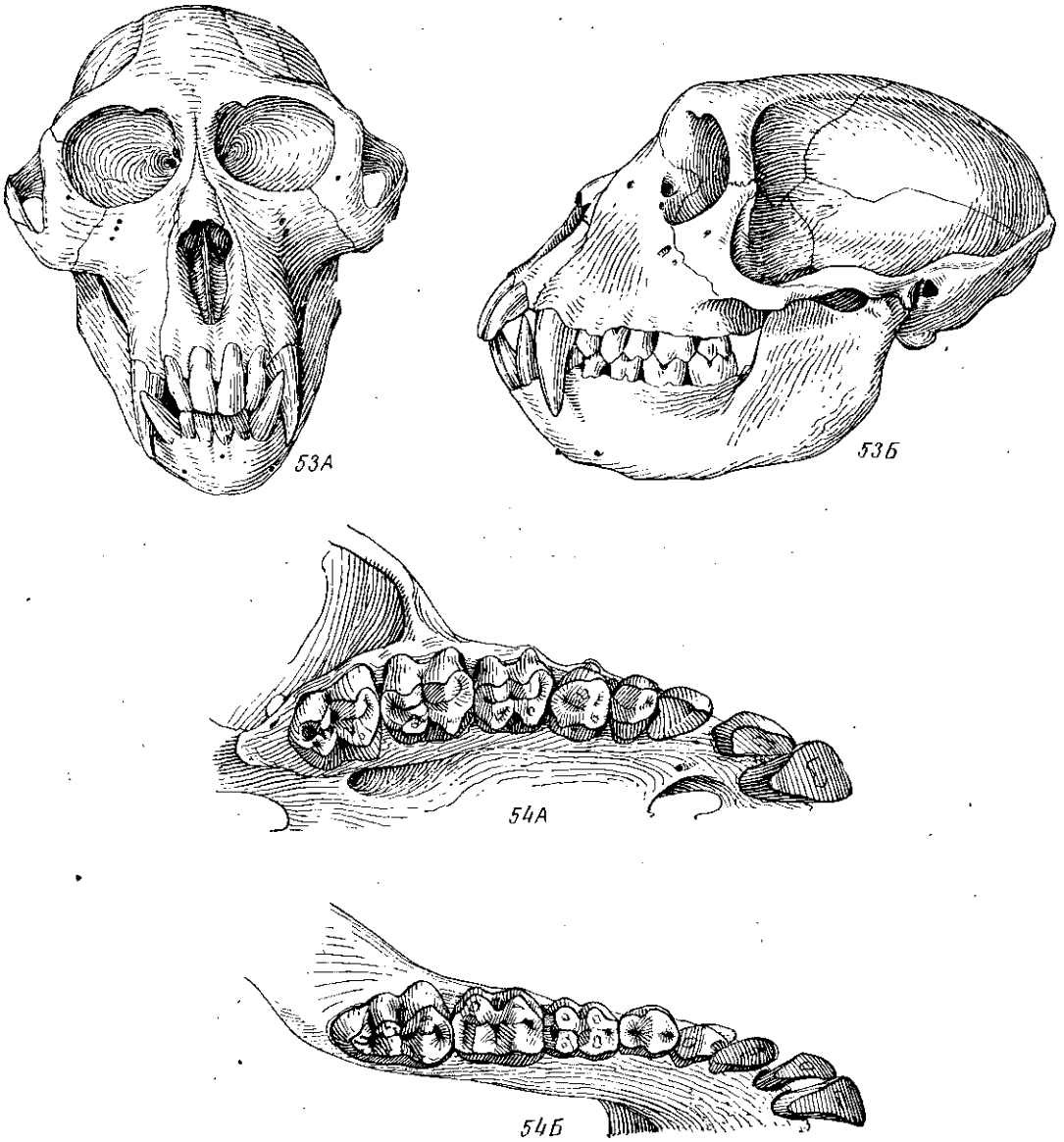


Рис. 53, 54. *Macaca mulata* S h a w. Современный
Рис. 53—череп, × 3/4. *А*—спереди, *Б*—сбоку (Hartmann, 1933). Рис. 54—коренные зубы, × 1,5 *А*—верхние и *Б*—нижние

крупнее внутреннего. Верхние M с тремя корнями; M^2 крупнее других, M^1 и M^3 обычно одинакового размера, иногда M^3 несколько меньше. Нижний клык одинакового размера с верхним. Передний нижний P клыкообразной формы, его наружный бугорок резко превышает внутренний. Все нижние коренные

ности с удлиненными пястными костями. Хвост большей частью из 15—17 позвонков, укорочен за счет сокращения их тел; у *M. inuus* — хвостовых позвонков два-три. (Рис. 53, 54). В СССР — в. миоцен или н. плиоцен Одесской обл. (Петроверовка, Новопетровка). Ср. плиоцен Индии; н. плейстоцен Ю. Африки; ныне

Европа (Гибралтар), С. Африка, Ю. Азия, Япония.

Кроме того: *Lybipithecus* Stromer, 1913 (ср. плиоцен Египта); *Simopithecus* Andrews, 1916 (в. плиоцен или н. плейстоцен В. Африки); *Parapapio* Jones, 1937 (плейстоцен Ю. Африки); *Dinopithecus* Broom, 1936 (плейстоцен Ю. Африки); *Papio* Erxleben, 1777, (=*Cynocephalus* Cuvier et Geoffroy, 1795) (н. плейстоцен Индии; плейстоцен — ныне Африка); *Cercopithecus* Brünnich, 1772 (ср. плиоцен Индии; ныне Африка) и семь современных родов преимущественно в Африке, некоторые из них встречены там и в плейстоцене.

ПОДСЕМЕЙСТВО COLOBINAE ELLIOT, 1913. ТОНКОТЕЛЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ

Череп округлый с относительно укороченной лицевой частью; мозговая коробка большая, слегка сжатая с боков, гладкая или с нерезко выраженным рельефом. Височные линии, поднимаясь на ней, не достигают середины черепа. Глазницы широко (для приматов) расставлены. Носовые кости у большинства сильно укорочены; их передненижний край достигает середины высоты глазниц, иногда спускается до их нижнего края. Носовое отверстие овальное или узко-эллиптическое; верхним краем доходит до уровня глазниц или возвышается над ним. Скуловые кости крупные, обращенные вперед; клыковые ямки без резких очертаний. Нижняя челюсть с более укороченной и более высокой горизонтальной ветвью, чем у Cercopithecinae, с широкой и высокой восходящей. Угловой отросток у некоторых слегка намечен. Зубы средней величины (кроме крупных клыков). Резцы направлены вертикально; наружные расположены слегка позади внутренних. Клыки с острым задним ребром и округлой передней поверхностью. Коронка M трапециевидная. Конечности длинные, тонкие. Хвост длинный. Первый палец в кисти слегка или сильно редуцирован. В. миоцен — ныне.

Mesopithecus Wagner, 1839. Мезопитек. Тип рода — *M. pentelici* Wagn., 1839; в. миоцен или н. плиоцен, Греция, Пикерми. Длина черепа 89—106 *мм*. Мозговая коробка с небольшим рельефом и низко расположенной лобной частью, почти не поднимающейся позади слегка выступающих надглазничных дужек. Позадиглазничное сужение выражено нерезко. Височные линии проходят невысоко и слабо выступают. Сосцевидные отростки слабо намечены; межглазничное пространство около 8 *мм*; глазницы направлены косо вперед и наружу; их верхние края утолщены; носовое отверстие вытянуто в длину; его нижний край очень близок к переднему концу межчелюстной, а верхний оканчивается выше уровня нижнего края глазниц. Клыковые ямки выражены слабо. Нижняя челюсть относительно массивна, с довольно заметным рельефом на боковой стороне горизонтальной ветви; выступающего углового отростка нет. Передний край горизонтальной ветви наклонен примерно под углом в 45°. Сочленовный отросток низкий, полулунная вырезка неглубокая; венечный отросток высокий и заостренный. Зубной ряд имеет удлиненно-эллиптическую форму, сплошной (без диастем). Передние резцы расширены к режущему краю и заметно суживаются к корню. Верхние резцы с лингвальной стороны вогнуты. Клыки невелики; верхний достигает 9 *мм* в длину, нижний — 7 *мм*; оба выпуклы на передней стороне; задний край верхнего клыка острый, нижнего — заметно вогнутый. Общая длина заклыковых зубов около 30 *мм*, из которых более 20 *мм* приходится на заднекоренные; ширина и длина отдельных заклыковых зубов увеличиваются от первого из них до M^2 и вновь уменьшаются у M^3. Воротничок слабо выражен только на двух последних M. P^3 однобугорчатый; по заднему краю бугорка проходит острый валик, делящий коронку на меньшую переднюю и значительно бо́льшую заднюю части. M_2 с рудиментарным параконидом, M_3 с небольшим гипоконулидом, лежащим ближе к гипокониду, чем к энтокониду. (Рис. 55, 57.) В СССР — в. миоцен южной Украины, р. Кучурган, Гроссулово, Гребеники. В. миоцен — н. плиоцен Греции, Чехословакии, Ирана.

Кроме того: *Dolichopithecus* Depéret, 1889 (плиоцен Франции); *Presbytis* Eschscholtz, 1821 (=*Semnopithecus* Cuvier, 1825) (н. плейстоцен Индии; современный Ю. Азии); *Colobus* Illiger, 1811 (современный, из Африки) и четыре современных рода из Ю.-В. Азии.

ИСКОПАЕМЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО ПОЛОЖЕНИЯ В СИСТЕМЕ

Adelopithecus Gremiatskij, 1960. Тип рода — *A. hypsilophus* Grem., 1960; неоген, Одесса. I_2, C_1, P_2, M_3. Резцы небольшие, сидят несколько наклонно, примерно под углом в 30° к вертикальной плоскости. Обе ячейки резцов достигают в мезио-дистальном направлении 8—9 *мм*. Клыки тоже небольшие, по высоте лишь незначительно превосходящие со-

седние с ними премоляры (на 2—3 *мм*). У клыка корень не производит впечатления массивности; на задней стороне коронки клыка выступает невысокий воротничок. P_3 с крупным буккальным и слабо выраженным лингвальным бугорками. На P_4 задний бугорок выражен много яснее. Моляры увеличиваются в размерах по направлению спереди назад:

СЕМЕЙСТВО PONGIDAE ELLIOT, 1913. ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫЕ (АНТРОПОМОРФЫ)

Размеры крупные. Череп у взрослых с большой мозговой коробкой (300—700 *см*³) и выступающим вперед лицевым отделом; у многих со стреловидным и затылочным гребнями. Имеются надглазничные валики или хотя бы

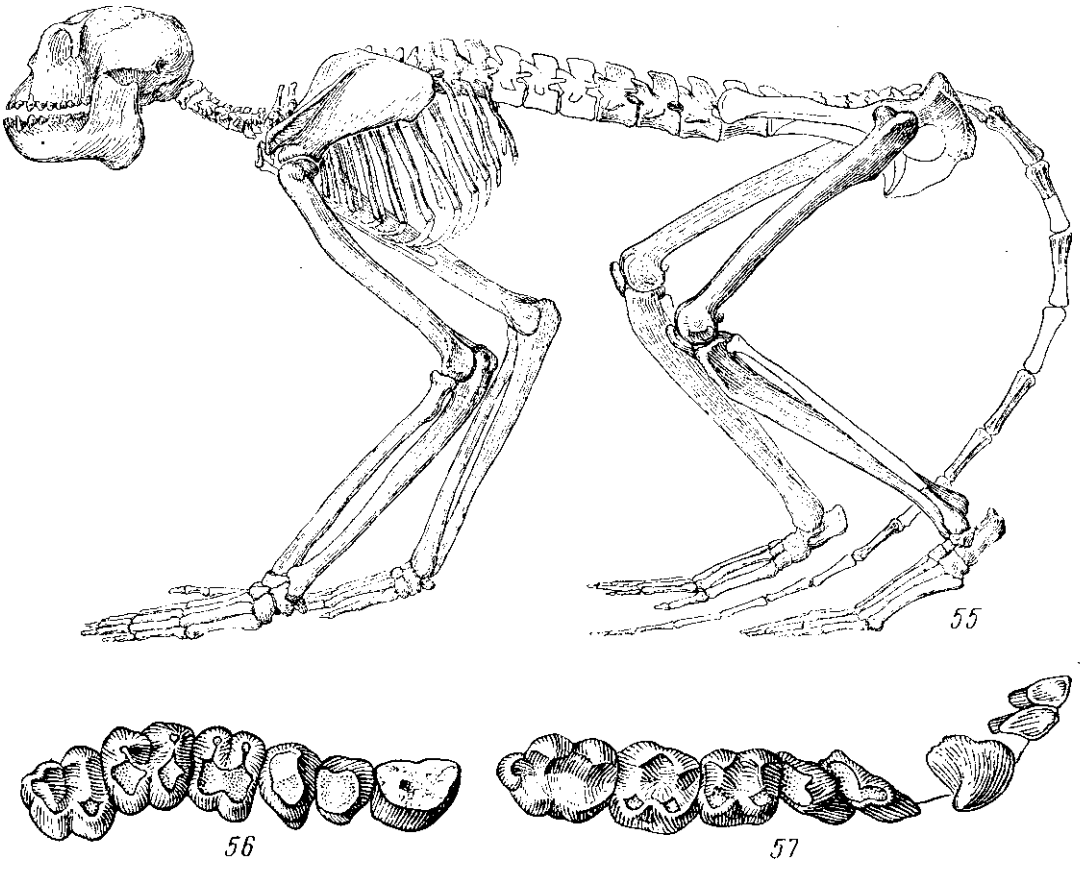


Рис. 55, 57. *Mesopithecus pentelici* Wagner

Рис. 55—скелет, × ок. 1/4. Рис. 56—верхние коренные зубы, × 1,5. Рис. 57—нижние коренные зубы, × 1,5 (Gaudry, 1862—1867)

лингвальные бугорки выше буккальных. На M_1 и M_2 форма коронок почти прямоугольная. Тригониды едва превосходят по ширине талониды. Первые два моляра несут по четыре бугорка, на M_3 — пять бугорков, гипоконулид здесь ясно выражен и занимает более буккальное положение. Строение коронок ясно билофодонтное. Бугорки высокие и заостренные на вершинах. Поперечные валики большей частью хорошо выражены. Остальные признаки неизвестны. Один вид из одного местонахождения.

Род ближе всего к подсем. Colobinae сем. Cercopithecidae.

утолщенный верхний край глазниц. Заглазничный перехват вполне ясный. Большое затылочное отверстие обращено более вниз, чем назад; его задний край выше переднего. Сосцевидные отростки слабо или очень слабо выражены, шиловидные не окостеневают. Глазницы овальные или четырехугольные в очертании, разделены узким промежутком; продырявленная пластинка решетчатой кости с многими мелкими отверстиями. Носовые кости узкие, сросшиеся, более или менее укороченные, несколько расширяются к переднему концу. Носовое отверстие треугольной формы, его нижний край без резкой границы перехо-

дит в поверхность межчелюстной области. Ямки над и за клыками имеются. Нижняя челюсть большей частью массивная, без подбородочного выступа, с рано зарастающим симфизом; его нижний край продолжается назад в виде «обезьяньей пластинки», соединяющей нижние края горизонтальных ветвей на некотором расстоянии. Зубная дуга в форме половины эллипса. Коренные зубы с расходящимися или параллельными корнями и невысокой коронкой. Эмаль у многих морщинистая, особенно у молодых. Воротничок более или менее выражен. Передняя половина заднекорениых несколько шире задней. Верхние М с четырьмя бугорками (имеется гипокон) более или менее ромбической формы, с невысокими косыми валиками. Нижние М с пятью бугорками, соединенными валиками, слегка понижающимися в средней части. Ямка между медиальным краем коронки и передним валиком (*fossa anterior*) ясно выражена. M_3 большей частью крупнее других, иногда — меньше. Нередки дополнительные бугорки. Позвоночник с намечающейся кривизной выпуклостью вперед в поясничной области; число грудопоясничных позвонков 19—20, крестцовых четыре-шесть, хвостовых не более пяти. Грудина широкая, цельная, грудная клетка расширенная, особенно в задней части, где ее поперечный диаметр больше переднезаднего. Конечности в основе стопоходящие, передние длиннее задних. Кости предплечья свободно вращаются друг относительно друга (на 170—180°). В запястье центральная кость свободна, кроме африканских антропоидов; сочленение трапецийной с первой пястной — как у Cercopithecidae. Первый палец более или менее укорочен. Таз широкий, с коротким лонным симфизом, внутренняя поверхность подвздошной кости вогнутая. Бугры седалищных костей без площадок. Н. миоцен — ныне. Пять подсемейств: Parapithecinae Schlosser, 1911, с одним родом; Ponginae Allen, 1925, с четырьмя родами; Australopithecinae Gregory et Helmann, 1939, с восемью родами; Dryopithecinae Gregory et Helmann, 1939, с девятью родами; Gigantopithecinae Gremiatskij.

ПОДСЕМЕЙСТВО GIGANTOPITHECINAE GREMIATSKIJ, 1960. ГИГАНТОПИТЕКОВЫЕ

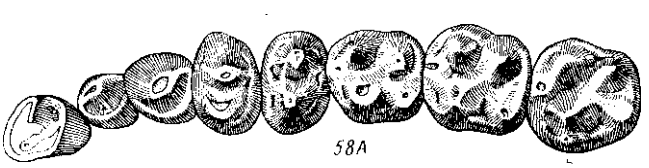
Gigantopithecus Koenigswald, 1935. Тип рода — *G. blacki* Koenigs., 1935; н. плейстоцен, Китай. Размеры очень крупные (в два раза больше, чем у человека). Нижняя челюсть очень массивна: высота в области симфиза 67 *мм*, толщина у P_3 35 *мм*; I_2, C_1, P_2 M_3. На внутренней стороне горизонтальной ветви — неглубокая ямка и слабо выраженная «обезьянья пластинка» («Simian shelf»). Зубной ряд слабо подковообразный, его половины расходятся назад под углом около 25°. Резцы — как у ископаемого орангутанга, но без морщинистости. Клыки слабо выступают над уровнем соседних зубов, тоньше, чем премоляры, конические, с тупой вершиной. Между С и P_3 — небольшая диастема. P_3 и P_4 с двумя бугорками, P_4 сжат в переднезаднем (мезио-дистальном) направлении и имеет неправильно квадратную форму. Моляры с пятью бугорками, гипоконулид на M_1 и M_2 очень слабый. Тригонид немного шире талонида; на тригониде выше других бугорков протоконид, на талониде — энтоконид. Стирание моляров сильнее на буккальной стороне (по типу *Australopithecus*, см. Robinson, 1956). Остальные признаки неизвестны. Один или два вида. Н. плейстоцен Китая.

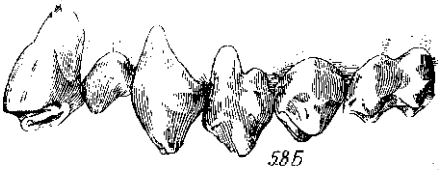
ПОДСЕМЕЙСТВО AUSTRALOPITHECINAE GREGORY ET HELMANN, 1939. АВСТРАЛОПИТЕКОВЫЕ

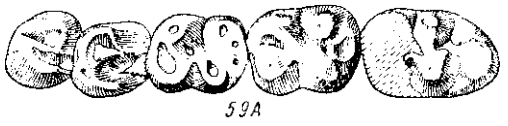
Вместимость черепа 450—700 *см*^{3}. Рельеф черепа средний или сильный; глазницы большие, скуловые дуги мощные. Горизонтальная ветвь нижней челюсти мощная и короткая, восходящая — значительно тоньше, узкая и высокая. Резцы и клыки сравнительно с коренными невелики, клыки почти не выступают над уровнем соседних зубов, диастем нет или они слегка намечены. Наружные резцы несколько позади средних, клыки — несколько позади наружных резцов. Длина зубов нижней челюсти возрастает в следующем порядке: I_2, I_3, С, P_4, P_3, M_1, M_2, M_3; особенно резкое увеличение при переходе от клыка к четвертому переднекоренному и от третьего переднекоренного к первому заднекоренному. P_3 с двумя бугорками. В. миоцен — плейстоцен.

Oreopithecus Gervais, 1872. Ореопитек. Тип рода — *O. bambolii* Gerv., 1872; в. миоцен, Италия (Тоскана). Известны по находке 1958 г. не только по обломкам челюстей с зубами, но и по большей части скелета. Верхняя челюсть массивна, клыковые ямки выражены. Горизонтальная ветвь нижней челюсти утолщена, особенно в области заднекоренных. M_3 не виден при рассматривании челюсти сбоку. Поверхность ветви равномерно выпукла в обоих направлениях. Верхний внутренний резец с заметным воротничком на внутренней стороне и выпуклой передней поверхностью. Наружный резец уже и уплощеннее внутреннего. Верхний клык слегка выше P^3. P^3 и P^4 с двумя бугорками. Коронки верх-

них М почти квадратной формы. Внутренние бугорки несколько смещены назад по отношению к наружным. Паракон соединен с метаконом валиком; от протокона к метакону проходит валик, отграничивающий переднюю часть зуба от гипокона. Имеется ясный или намеченный метаконуль; к нему или к его месту проходит от гипокона невысокий валик. Коронки верхних М окружены воротничком, особенно ясным снаружи. Из нижних резцов наружные имеют более выпуклую переднюю поверхность, чем внутренние; клык массивнее резцов, но почти не возвышается над соседними зубами. Оба нижних Р с двумя корнями и с двумя бугорками. Внутренние бугорки M_1 и M_2 несколько смещены назад по отношению к наружным. На переднем крае M_1 имеется небольшой параконид, отсутствующий на M_2 и M_3. Позади метаконида — мезостилид. M_3 значительно длиннее предыдущих. На середине заднего края M_3 имеется гипоконулид. Мета- и гипоконид связаны невысоким валиком. (Рис. 58, 59). В СССР — в. миоцен Молдавии (Калфа). В. миоцен Италии.


58А


58Б


59А

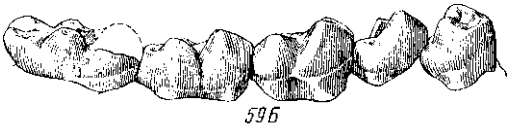

59Б

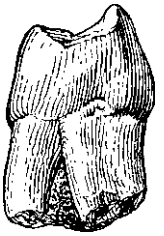
Рис. 58, 59. *Oreopithecus bambolii* Gervais, ×1,5

Рис. 58— верхние коренные зубы. *А*—снизу, *Б*—сбоку. Рис. 59—нижние коренные зубы. *А*—сверху, *Б*—сбоку (Hurzeler, 1948—1949)

Udabnopithecus Burchak-Abramovich et Gabashvili, 1945. Удабнопитек. Тип рода — *U. garedziensis* Burch. et Gab., 1945; в. миоцен (в. сармат), Грузинская ССР (Ю.-В. Кахетия, Гареджи). Известны только P^4 и M^1 в небольшом обломке верхней челюсти. P^4 с продолговато-овальной коронкой (длина 6,9 *мм*, ширина 10,1 *мм*), внутренняя стенка которой длиннее наружной; наружный бугорок значительно выше и острее внутреннего. Бугорки пирамидальной формы с изогнутыми ребрами. Небольшой валик, связывающий бугорки, делит жевательную поверхность на две площадки: меньшую переднюю и бо́льшую заднюю. Воротничок хорошо выражен на наружной стороне коронки и едва намечен на внутренней. Три корня: два более тонких наружных и массивный округлый внутренний. Форма коронки M^1 ромбическая, близкая к квадрату; наружный и внутренний края жевательной поверхности со срединной долинкой, разделяющей соседние гребни. Задний край коронки более выпуклый, чем передний. Протокон соединен гребнями с пара- и метаконом, гипокон отделен бороздкой от остальных бугорков. Внутренние бугорки слегка смещены назад относительно наружных; последние заметно выше и сильнее заострены. Протокон крупнее других бугорков, занимает наибольшую площадь по жевательной поверх-

60А

61А


60Б

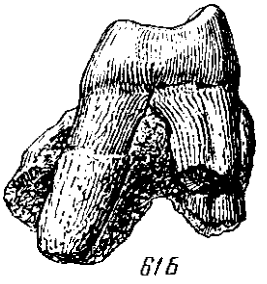

61Б

Рис. 60, 61. *Udabnopithecus garedzianus* Burchak et Gabashvili, ×2

Рис. 60—P^4 правый. *А*—с жевательной поверхности; *Б*—спереди. Рис. 61—M^1 правый. *А*—с жевательной поверхности, *Б*—спереди (по слепку с оригинала из музея Грузии)

ности; второе место занимает паракон, гипокон — наименьший. Передняя ямка треугольная, глубокая, задияя — в форме сагиттальной бороздки, передний конец которой не выходит за пределы гипокона. Слабый воротничок имеется только на наружной стороне. Корней четыре; наружная пара меньшего диаметра, чем внутренняя. (Рис. 60, 61.) Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Australopithecus* Dart, 1925; *Plesianthropus* Broom, 1938; *Paranthropus* Broom, 1938; *Telanthropus* Broom, 1947 и *Meganthropus* Weinert, 1939 (в. плиоцен—плейстоцен Ю. Африки); *Zinjanthropus* Leaky, 1959 (н. плейстоцен В. Африки).

СЕМЕЙСТВО HOMINIDAE GRAY, 1825. ЛЮДИ

Размеры крупные. Череп с объемистой мозговой коробкой (750—1700 *см*^{3}) и сравнительно менее развитым лицевым отделом, расположенным книзу от мозгового. Стенки последнего толсты или очень толсты; наружная поверхность мозговой коробки сравнительно гладкая, без сагиттального гребня, со слаборазвитым затылочным гребнем или без него. Надглазничный валик выражен сильно, средне или совсем не выражен. Заглазничный перехват более или менее заметный. Большое затылочное отверстие на основании черепа обращено вниз. Сосцевидные отростки средние или крупные, шиловидные; окостеневают. Сочленовная ямка неглубокая, позади нее сочленовный отросток есть. Глазницы в форме прямоугольника с закругленными углами, с шириной большей высоты; они не слишком сближены; продырявленная пластинка, как у Pongidae. Носовые кости средней ширины, к переднему концу постепенно расширяются, сходятся одна с другой под двугранным углом, шов между ними обычно сохраняется на всю жизнь. Межчелюстная кость рано срастается с верхнечелюстной на передней стороне черепа и часто образует заметный шов на нёбной поверхности. Носовое отверстие грушевидной формы, обращено вперед, ограничено сверху носовыми костями, с боков и снизу межчелюстными, граница между носовой полостью и наружной поверхностью альвеолярного отростка более или менее резко выражена, нередко образуя острый край. Середина этого края вытянута вперед в форме острого шипа — передней носовой ости (*spina nasalis anterior*), которая служит для прикрепления хрящевой части носовой перегородки. Ямки над и за клыками у современного вида есть, у ископаемых отсутствуют [1]. В отличие от большинства представителей других семейств челюстной аппарат не выступает вперед (ортогнатизм) или выступает слабо (прогнатизм). Нижняя челюсть средней толщины или массивная (у ископаемых); иногда (у современного вида) с выступающим подбородком. Симфиз срастает рано; на его задней стороне имеется ямка, над и под которой могут находиться более или менее выраженные невысокие ости. «Обезьяньей пластинки» нет (см. диагноз Pongidae). Зубная дуга подковообразная или аркообразная; диастем нет (кроме *Pithecantropus robustus*). Эмаль зубов гладкая, на едва прорезавшихся М несколько морщинистая. Воротничок выражен слабо (кроме молочных зубов). Передняя и задняя половины заднекоренных обычно одинаковой ширины; иногда на верхних М передняя несколько шире. Верхние М с четырьмя бугорками; коронка M^1 широкоромбическая, иногда с добавочным бугорком (Карабелли) на внутренней стороне протокона, коронка M^2 широкоромбическая, нередко с плохо выраженным гипоконом, M^3 нередко с признаками редукции: со сближенными или сросшимися корнями, неправильной формы коронкой и неопределенным числом бугорков. Нижние М с пятью или четырьмя бугорками (может исчезать гипоконулид), с почти кубической коронкой с продольной срединной бороздой на жевательной поверхности.

В отличие от Pongidae скелет более приспособлен к поддержке тела в вертикальном положении. Позвоночник обладает заметными изгибами, направленными в поясничном отделе вперед, а в грудном и крестцовом — назад. Грудно-поясничных позвонков 17 (12+5); крестцовых в норме пять, хвостовых четыре-пять. Грудина широкая, плоская. Грудная клетка широкая, более или менее бочкообразная, ее поперечный диаметр больше сагиттального. Нижние конечности стопоходящие, длиннее и массивнее верхних. Кости предплечья свободно вращаются друг относительно друга (лучевая описывает около локтевой дугу до 320°). Центральная кость запястья сращена с ладьевидной. Первый палец кисти массивен, удлинен и обладает значительной и разнообразной подвижностью. Таз широкий, с коротким лонным симфизом и с вогнутостью подвздошной кости, обращенной кверху и медиально; половая дифференцировка таза резко выражена. Бугры седалищных костей ограничены снизу округлой поверхностью. Седалищная ость удлинена. Бедренная кость самая крупная в скелете; в виде индивидуальной вариации встречается третий вертел и подвертельная ямка. Большеберцовая кость очень

[1] За исключением штейнгеймского человека.

массивна. Плюсневой отдел стопы и особенно фаланги пальцев укорочены по сравнению с представителями других семейств; большой палец крупнее, массивнее и менее подвижен; он прилегает к остальным и нередко длиннее их. Н. плейстоцен — ныне.

Примечание. Так как эволюционное развитие этого семейства отличалось качественным своеобразием, нигде больше в органическом мире не повторявшимся, и происходило под действием труда как ведущего фактора, применять к формам, входящим в состав этого семейства, обычные таксономические категории зоологии и палеонтологии (род, подрод, вид и т. д.) можно лишь условно. Три рода.

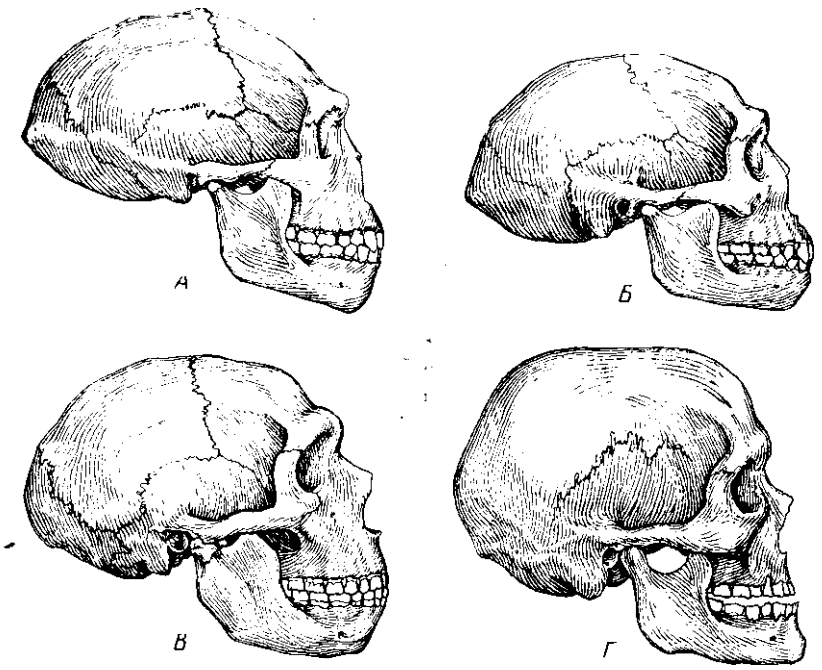


Рис. 62. Hominidae

Черепа, × ок. 1/5. *А—Pithecanthropus erectus* Dubois; *Б—Sinanthropus pekinensis* Black; *В—Homo neandertalensis* Schwalbe; *Г—Homo sapiens* L. (Romer, 1947)

Pithecanthropus Dubois, 1894. Питекантроп (включая *Telanthropus* Broom, 1948; *Atlanthropus* d'Arambour, 1954; *Homo heidelbergensis* Schötensack, 1908). Тип рода — *P. erectus* Dubois, 1894; н. плейстоцен, о-в Ява. Череп крупный, с выраженным костным рельефом и преобладанием лицевого отдела над мозговым. Емкость мозговой коробки 750—900 *см*³. Черепная крышка уплощенная; лоб сильно запрокинут назад; затылочный отдел выступает назад в виде шиньона. Наибольшая длина мозговой коробки 175—182 *мм*; наибольшая ширина, находящаяся у основания черепа, 126—131 *мм*; высота мозговой полости 90—100 *мм*. Позадиглазничное сужение резко выражено; стенки мозговой коробки толстые или очень толстые. Надглазничный валик имеет форму навеса, сильно выступает и кнаружи утолщается. Затылочный валик выражен хорошо. Верхний край чешуи височной кости слабо изогнут; сосцевидные отростки небольшие. Длина нёба около 80 *мм*. Нижняя челюсть массивна, с высокой и толстой горизонтальной ветвью, без всякого следа подбородочного выступа; восходящая ветвь широкая или очень широкая и невысокая. На верхних зубах небольшая диастема. Зубы крупные, человеческого типа. Бедренная кость длиной около 450 *мм* с совершенно прямым диафизом и выраженной шероховатой линией. (Рис. 62, *А*.) Первая половина плейстоцена Явы, начало плейстоцена С. Африки, ср. плейстоцен (миндель — рисс) З. Европы. Следов огня и орудий (за исключением северо-африканского атлантропа, с которым найдены примитивные орудия шелльского или ашельского типа) с питекантропом не найдено.

Sinanthropus Black, 1927. Синантроп. Тип рода — *S. pekinensis* Black, 1927; н. плейстоцен, Китай. Череп несколько крупнее, чем у питекантропа, с резко выраженным костным рельефом. Лицевой отдел слегка преобладает над мозговым. Емкость мозговой коробки 915—1225 *см*³. Лоб несколько менее запрокинут назад, чем у питекантропа; затылок уплощен. Позадиглазничное сужение выражено. Стенки мозговой коробки толстые. Наибольшая длина мозговой коробки 193 *мм*, ширина 136 *мм*, высота 115 *мм*. Надглазничный и затылочный валики — как у *Pithecanthropus*. Мозговая коробка расширена к основанию; сосцевидные отростки небольшие или средние; чешуя височной кости невысока, и ее верхний край изогнут слабо. Нёбо длиной около 52 *мм*. Нижняя челюсть массивная, без подбородочного выступа. На внутренней стороне горизонтальной ветви небольшие гороховидные вздутия. Зубы крупные; коренные с высокими коронками и сближенными корнями; зубная полость объемиста. Задний коренной (M_3 и M^3) не крупнее, а обычно меньше впереди сидя-

щего зуба. Бедренная кость с прямым диафизом, массивная, с узким костно-мозговым каналом и толстыми стенками. (Рис. 62, *Б*.) Н. плейстоцен С. Китая (долёссовые слои).

Примечание. Вместе с синантропом найдены остатки кострищ и многочисленные и довольно разнообразные орудия из песчаника, кварца, кремня. Некоторые напоминают ашельские или домустьерские орудия из З. Европы.

Homo Linnaeus, 1758. Человек. Тип рода — *H. sapiens* L., 1758; современный, Европа. Череп длиннее, шире и выше, чем у питекантропа и синантропа; мозговая часть преобладает над лицевой. Рельеф выражен меньше, чем у названных родов. Емкость мозговой коробки (в среднем) от 1200 до 1700 $см^3$. Лоб менее запрокинут назад, чем у синантропа, теменная область поднимается выше. Затылочная часть или выступает шиньонообразно или округлена. Позадиглазничное сужение средне или слабо выражено. Стенки мозговой коробки средней толщины или толстые. Надглазничный валик может быть резко выражен, в большинстве случаев его медиальные части наиболее утолщены. У современного типа надглазничный валик или заменен надбровными дугами или совсем отсутствует. Сосцевидные отростки средние или крупные. Верхний край чешуи височной кости в форме более или менее изогнутой дуги. Нижняя челюсть средне массивная или тонкая. Ее передний край загибается назад, как у синантропа, отвесный или выступает вперед в виде подбородка. На внутренней стороне симфиза обычно хорошо выраженные костные шипики. Зубы средней величины. Коренные большей частью с высокими коронками, сросшимися корнями и большой полостью («тавродонтные»); у современного человека (*H. sapiens*) зубы с менее высокими коронками, параллельными или расходящимися, несросшимися корнями и небольшой полостью («кинодонтные»). Диастем нет; клыки не превышают в высоту соседних зубов. Задние коренные M_3 и M^3 часто с признаками дегенерации. Бедренная кость с несколько изогнутым диафизом и широким костномозговым каналом. (Рис. 62, *Г*.) В. (или ср.) плейстоцен — ныне Европы, Азии, Африки. Ныне Америка и Австралия.

Дополнение: Неандертальская ветвь рода *Homo, H. neanderthalensis* Schwalbe, 1900. Неандерталец.

Череп большой, с крупным, более или менее выступающим лицевым отделом. Мозговая коробка невысокая, уплощенная, емкостью от 1300 до 1700 $см^3$. Затылочная область широка, уплощена и выступает (почти у всех неандертальцев) назад. Наибольшая длина мозговой коробки 186—219 *мм*, наибольшая ширина, приходящаяся у одних на середину высоты, у других близко к основанию, до 156 *мм*; высота не превышает 140 *мм*. Сильно развиты надглазничный и затылочный валики. Последний со снижением посередине. Чешуя височной кости мало развита в высоту, и чешуйчатый шов слабо изогнут. Глазницы очень крупные, сравнительно широко расставленные; скуловые кости мало выступают вперед; носовое отверстие очень широкое; сосцевидные отростки средних размеров; носовые кости иногда резко выступают вперед и вверх. Нижняя челюсть сравнительно массивна, подбородочного выступа нет или он едва намечен; внутренняя поверхность челюстного симфиза имеет неглубокую ямку и ости для прикрепления язычных мышц; нёбо крупное. Зубы в общем человеческого типа, но несколько крупнее. Заднекоренные у многих неандертальцев с высокими коронками, большой полостью и сближенными корнями (так называемый «тавродонтизм»). Ключицы длинные, тонкие; предплечье относительно плечевой кости, как и кости голени относительно бедра, короче, чем у *H. sapiens*. Изгибы позвоночника выражены относительно слабо; таз сравнительно узкий, большой палец руки слабее, чем у современного человека; кости запястья сравнительно узкие. (Рис. 62, *В*.) Ср. плейстоцен — вюрмский век [1]; Восточное полушарие.

Примечание. Неандертальца сопровождают орудия мустьерского типа, иногда более архаичные (конец ашеля). Никаких предметов искусства. В СССР — Киик-Коба (Крым) и Тешик-Таш (Узбекистан).

ЛИТЕРАТУРА

Бурчак-Абрамович Н. О. и Габашвили Е. Г., 1945. Высшая человекообразная обезьяна из верхнетретичных отложений Восточной Грузии. Сообщения АН Груз. ССР, т. VI, № 6, стр. 451—457. — 1946. Высшая человекообразная обезьяна из верхнетретичных отложений Восточной Грузии (Кахетии). Вестн. Гос. музея Грузии, т. XIII, А. — 1950. Находка ископаемой высшей человекообразной обезьяны в пределах Грузии. «Природа», т. 39, № 9, стр. 70—72.

Вебер М., 1936. Приматы. Биомедгиз. М.—Л., стр. 1—366.

Гремяцкий М. А., 1955. Филогенетическое единство приматов. Вестн. Московск. ун-та, № 4—5, стр. 219—230. — 1956. «Человек», БСЭ, 2-е изд. — 1957. Ископаемые обезьяны на территории Советского Союза. Сов.

[1] По датировкам советских ученых — до рисского века. (*Прим. ред.*)

антроп., № 1, стр. 35—46. — 1959. Находка скелета ореопитека в Италии. Сов. антроп., № 1.

Дебец Г. Ф., 1952. Территория СССР и проблема родины человека. Краткие сообщения ИЭ АН СССР, т. XVII, стр. 2—17.

Нестурх М. Ф., 1954. Гигантские ископаемые антропоиды и онтогенетическая гипотеза антропогенеза Вейденрейха. Уч. Зап. МГУ (Тр. ин-та и Муз. антроп.), № 166.

Рогинский Я. Я., 1951. Основные антропологические вопросы в проблеме происхождения современного человека. В сборнике «Происхождение человека и древнее расселение человечества», стр. 153—204. — 1955. Основы антропологии. Изд. МГУ, стр. 124—267. — 1956. Некоторые проблемы происхождения человека. Сов. этногр., № 4, стр. 11—17. — 1957. Об этапах и темпах эволюции гоминид. Сов. этногр., № 6, стр. 9—18.

Урысон М. И., 1957. Новейшие палеантропологические открытия в Африке. Сов. антроп., № 1. — 1958. Новые находки гигантопитека в Китае. Сов. антроп. № 2.

Хоменко И. П., 1915. Об открытии руссильонской фауны и других результатах геологических наблюдений в Ю. Бессарабии. Геол. вестн., т. 1, вып. 1, стр. 14—16.

Якимов В. П., 1951. Ранние стадии антропогенеза. В кн. «Происхождение человека и древнее расселение человечества», стр. 7—88.

Abel O., 1931. Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere. SS. 1—398.

Boule M., 1954. Les hommes fossiles. Paris, 4-e ed., pp. 1—627.

Dubois E., 1894. Pithecanthropus erectus, eine neue Zwischenform aus Java. SS. 1—64.

Elliot D., 1913. A Review of the Primates. Man. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. I, pp. 1—318; vol. II, pp. 1—382; vol. III, pp. 1—262.

Forbes H., 1894. A Handbook to the Primates. vol. I, pp. 1-288, vol. II, pp. 1—296. London.

Hartman C. and others, 1933. The Anatomy of the Rhesus-monkey. London, pp. 1—383. Hill Osman W., 1953—1957. Primates, vol. I, II, III. Edinbourg. Hofer H., Schultz A., Stark D., 1956. Primatologia, Bd. I, SS. 1—1063. Basel — New Jork. Hürzeler J., 1949. Neubeschreibung von *Oreopithecus bambolii* Gervais. Schweiz. Paläont. Abhandl., Bd. 66, SS. 212—238. — 1954. Zur systematischen Stellung von *Oreopithecus*. Verhandl. Naturforsch. Gesel. Basel, Bd. 61, Nr. 1, SS, 88—95.

Leaky L. S. B., 1959. A new fossil skull from Olduvai. Nature, vol. 15, tabl. III.

Robinson J., 1954. The genera and species of the Australopithecinae. Amer. Journ. of Physic. Anthrop., vol. XII (new ser.), No. 2, pp. 181—200. — 1956. The dentition of the Australopithecinae. Transv. Mus. Mem. No. 9.

Schoetensack O., 1908. Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis*. SS. 1—67. Leipzig. Schwalbe G., 1916. Über den fossilen Affen *Oreopithedus bambolii*. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. XIX, SS. 149—254. Steślicka W., 1952_1. Analiza anatomiczno-porownawcza Australopithecinae. Przeglad Antropologiczny, t. XVIII, pp. 237—274. — 1952_2. Odkrycie rodzaju udabnopithecus we wschodniej Gruzji. Przeglad Antropologiczny, t. XVIII, pp. 295—299.

ОТРЯД TILLODONTIA. ТИЛЛОДОНТЫ [1]

Характеристика. Мозговая полость маленькая. Длина лицевого отдела черепа больше $^1/_2$ длины мозгового. Стреловидный и затылочный гребни имеются, высокие. Костных слуховых пузырей нет. Лоб широкий и выпуклый, лобные пазухи большие. Заглазничные отростки есть только верхние, очень маленькие; заглазничной дуги нет. Межчелюстная кость большая, ее восходящая ветвь высокая и длинная. Скуловые дуги невысокие, широко раскинутые в стороны, изогнуты выпуклостью наверх. Нижняя челюсть высокая, с широкой восходящей частью, сильно выступающим вниз и назад угловым отделом, без углового отростка и с длинным венечным, с глубокой массетерной ямкой; обе половины ее сращены в длинном симфизе. $I\frac{2}{3-1}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$. I_2^2 и I^3 сильно увеличены; I_2^2 с эмалью только на передней поверхности, у более поздних без корней (с постоянным ростом); I^1, а часто I_1 отсутствуют, I_3 маленький. Клыки небольшие. Коренные зубы низкокоронковые; P_1^1 отсутствуют, P_2^2 маленькие, простые, $P\frac{3,4}{3,4}$ моляризованы. Верхние заднекоренные в ширину больше, чем в длину, трехбугорчатые, с сильно выступающими пара- и метастилем, с крупным протоконом и зачаточным гипоконом; нижние — с высоким V-образным тригонидом и низкнм чашевидным талонидом, на заднем склоне метаконнда — небольшой бугорок (метастилид), отсутствующий у большинства млекопитающих (ср. Equidae, стр. 297). Конечностн пятипалые, стопоходящие. Ключница имеется. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием, локтевая и лучевая раздельны, почти одинаково масснвны. В запястье ладьевидная и полулунная кости раздельны, центральная свободна. Бедренная кость с небольшим третьим вертелом, берцовые раздельны; астрагал с широким, слабобороздчатым блоком, с задним отверстием, короткой шейкой и выпуклой головкой, сочленяющейся с ладьевидной и кубовидной костями. Третьи фаланги когтевидны, нерасщепленные. (Рис. 63.) В. палеоцен — ср. эоцен С. Америки, и. эоцен З. Европы. Одно семейство Tillotheriidae Marsh, 1875 (=Estonychidae Cope, 1883) с четырьмя родами.

Положение в системе, происхождение. Тиллодонты — древняя группа, общая северным материкам обоих полушарий, но просуществовавшая недолго. Ее представители имеют ряд архаических признаков, родящих их с насекомоядными и древнейшими представителями других отрядов: маленький

[1] Автор — Б. А. Трофимов.

головной мозг, неокостеневшие слуховые пузыри, близкое к исходному для млекопитающих строение коренных зубов (ср. стр. 33), происхождении группы. Наряду с архаическими имеются и признаки специализации, как, например, характер резцов, напоминающих

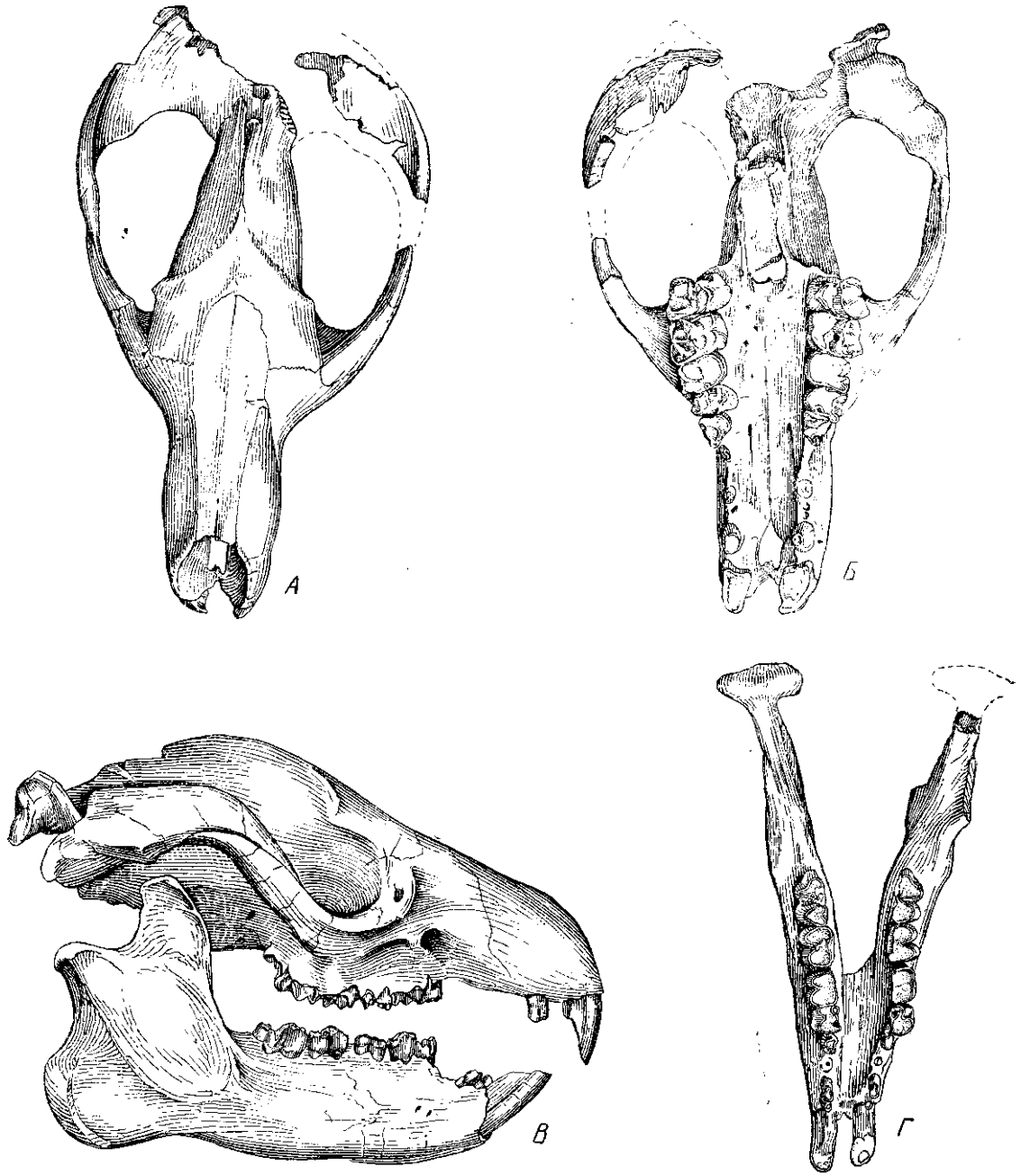


Рис. 63. *Trogosus huracoides* (M a r s h). Tillodontia, × ok. 1/3
А, Б, В—череп, *Г*—нижняя челюсть. Ср. эоцен С. Америки (Gazin, 1953)

стопоходящие конечности, внутреннее надмыщелковое отверстие плечевой кости, третий вертел бедренной, свободная центральная кость запястья, заднее отверстие астрагала и др. Это заставляет думать об очень древнем

резцы грызунов. Это сходство заставило некоторых (Вудворд и др.) видеть в них предковую группу для Rodentia. Однако их зубы всеядного типа, сочленение нижней челюсти, движение которой было ограничено (как у

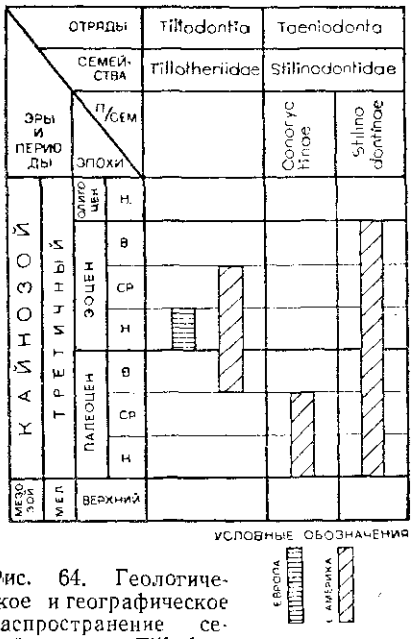


Рис. 64. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Tillodontia и Taeniodonta

хищных) большим засуставным отростком, сильно развитая височная мышца (высокий стреловидный гребень, длинный венечный отросток) говорят о значительно более плотоядном пищевом режиме и о совершенно ином направлении эволюции, чем у грызунов. На первый взгляд тиллодонты сходны с древнейшими из тениодонтов, но различная специализация передних зубов (разные пары увеличены, в разной степени развиты клыки) допускает лишь очень древнее родство обеих ветвей. Гэзин (Gazin, 1953) отмечает сходство в строении зубов с Pantodonta (Pantolambda) и предполагает возможность происхождения тех и других от общего предка из Arctocyonidae (Creodonta). Тиллодонты — самостоятельная ветвь, отделившаяся от общего ствола плацентарных, вероятно, еще в мезозойскую эру.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 64.

ЛИТЕРАТУРА

Gazin C., 1953. The Tillodontia: an early tertiary order of Mammals. Smithson. Misc. Coll., vol. 121, No. 10.

Lavocat R., 1958. Tillodontia. In: Piveteau I. (Direct). Traité de Paléontologie, t. VI, p. II, pp. 499—505, Paris.

Marsh O., 1876. Principal characters of the Tillodontia. Am. Journ. Sci., vol. II.

Piton L., 1940. Paléontologie du gisement eocène de Menat (Puy-de-Dome). Clermont-Ferrand, Imp. P. Vallier.

Simpson G., 1948. *Menatotherium*, eocene Mammal from France. Am. Journ. Sci., vol. 246.

ОТРЯД TAENIODONTA (=GANODONTA). ТЕНИОДОНТЫ [1]

Характеристика. Мозговая коробка маленькая. Череп и нижняя челюсть у древних низкие и длинные, у поздних — высокие и короткие. Стреловидный гребень хорошо развит. Заглазничных отростков нет (иногда зачаточные верхние) и глазница широко открыта позади. Скуловые дуги разной массивности. $I\frac{3-1}{3-1}C\frac{1}{1}P\frac{3}{4}M\frac{3}{3}$. Резцы вначале в полном числе, позже сокращаются до одной пары наверху и внизу ($I\frac{3}{3}$), и делаются долотовидными, длинными, постоянно растущими (сходны с резцами грызунов); клыки также очень большие. Коренные зубы у древних низкокоронковые, бугорчатые, с корнями, покрытые эмалью; у поздних — высокие, цилиндрические, без корней (постоянно растущие); эмаль сохраняется только в виде полосы на передней поверхности коронки. Конечности у более древних тонкие, позже — массивные; пятипалые, с укороченными первыми пальцами; локтевая и лучевая раздельны, локтевая массивнее лучевой, с большим локтевым отростком. Ладьевидная, полулунная и центральная кости запястья раздельны. Большая и малая бер-

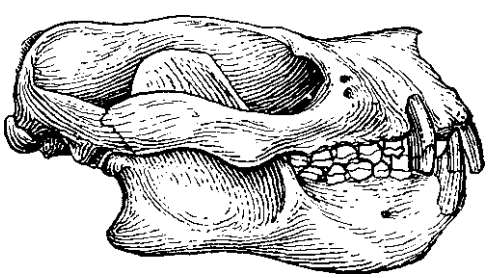


Рис. 65. *Psittacotherium multifragum* Cope (Taeoniodonta), $\times 1/4$
Череп с нижней челюстью. Эоцен С. Америки (Romer, 1947)

цовые не сращены; астрагал с уплощенным блоком, длинной шейкой и выпуклой головкой. Третьи фаланги очень крупные; передние узкие, когтевидные, задние несколько расширенные. Хвост длинный, массивный. (Рис. 65.) Н. палеоцен — в. эоцен С. Америки.

[1] Автор — Б. А. Трофимов.

Одно семейство Stylinodontidae Marsh, 1875, с двумя (по Мэттью, 1937, с тремя) подсемействами и семью родами.

Положение в системе, происхождение. Тениодонты — очень древняя группа травоядных млекопитающих, ограниченная во времени и пространстве: они жили только в С. Америке и только в палеоцене и эоцене. Родственные отношения группы не выяснены. Древнейшие представители очень близки к древним насекомоядным, от общего ствола с которыми они, вероятно, и происходят. Некоторые исследователи сближали их с неполнозубыми, особенно с наземными ленивцами (стр. 112), но их общие черты (массивность конечностей, огромные когти, утрата зубной эмали и др.), по-видимому, конвергентного порядка.

У древнейших представителей есть также сходство с тиллодонтами (см. выше), с которыми, возможно, тениодонты в глубокой древности (в мезозое) имели общий корень.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 64.

ЛИТЕРАТУРА

Gazin C., 1936. A Taeniodont skull from the lower Eocene of Wyoming. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. 76. — 1939. A further contribution to the Dragon Paleocene fauna of central Utah. Journ. Wash. Acad. Sc., vol. 29. — 1941. Paleocene Mammals from the Denver Basin, Colorado. Ibid., vol. 31. — 1941. The Mammalian Faunas of the Paleocene of the Central Utah, with notes on the Geology. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 91. — 1952. The lower Eocene Knight Formation of Western Wyoming and its Mammalian Faunas. Smithson. Miscell. Coll., vol. 117, No. 18.

Lavocat R. 1958. Taeniodonta. In: Piveteau I. (Direct). Traité de Paléontologie, t. VI, vol. 2, pp. 508—521, Paris.

Matthew W., 1937. Paleocene Faunas of the San Juan Basin, New Mexico. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. 30.

Patterson B., 1949. Rates of evolution in Taeniodonta. In: Jepsen, Major and Simpson: Genetics, Paleontology and Evolution, Princeton.

Simpson G., 1929. A collection of Paleocene Mammals from Bear Greek, Montana. Ann. Carnegie Mus., vol. 19. — 1929. Third contribution to the Fort Union Fauna at Bear Greek, Montana. Amer. Mus. Nov., No. 345. — 1931. Metacheiromys and the Edentata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 59. — 1937. The Fort Union of the Crazy mountain Field, Montana, and its Mammalian Faunas. Bull. U. S. Nat. Mus., vol. 169.

ОТРЯД EDENTATA. НЕПОЛНОЗУБЫЕ[1]

Характеристика. В отличие от всех других млекопитающих, голова и тело сверху и конечности снаружи иногда (у Dasypodidae и Glyptodontidae) покрыты сплошным или разделенным на части и пояса панцирем, состоящим из роговых пластин, соединенных с подстилающими их кожными костными щитками (волосяной покров редуцирован). Лицевая часть черепа длинная [длина не меньше или даже больше (у Myrmecophagidae) длины мозговой], трубкообразная, или, напротив, очень короткая (длина меньше половины длины мозговой). Стреловидный гребень большей частью отсутствует, затылочный развит различно. Барабанная кость кольцевидная; часто имеются слуховые пузыри, образованные барабанной и энтотимпанальной костями, а также нередко выростами разных костей основания черепа. Слуховой канал большей частью отсутствует. Межчелюстные кости от хорошо развитых до очень коротких, иногда — в виде ничтожных рудиментов (у Bradypodidae и др.). Глазница почти всегда без задней костной дуги; иногда имеются небольшие верхние или нижние заглазничные отростки. Скуловые дуги отсутствуют, прерванные или цельные; иногда — с большими различно направленными отростками. Задняя часть нёба далеко простирается назад, иногда (у Myrmecophagidae) заходя за слуховое отверстие; при этом задний отдел его, в отличие от большинства млекопитающих, образован горизонтальными пластинками крыловидных костей. Строение нижней челюсти различное. Зубы, кроме самых древних форм, без эмали, покрыты цементом; почти всегда без корней (с постоянным ростом); неясно дифференцированы. Резцы сокращены в числе или отсутствуют; иногда одна пара передних верхних зубов сильно увеличена (клыки?). Молочные почти никогда не прорезаются или даже не закладываются. Передне- и заднекоренные большей частью неразличимы; общее число их различно, иногда более 20; иногда (у Myrmecophagidae) зубов совсем нет. Коренные в виде взаимно вклинивающихся призм или цилиндров, с жевательной поверхностью плоской или в форме поперечного двугранного угла, иногда — с дентиновыми гребнями. Число шейных позвонков у некоторых форм (Bradypodidae), в отличие почти от всех млекопитающих, шесть или девять (обычно семь); иногда некоторые из них сращены. У некоторых сращены также грудные и поясничные. Задние грудные позвонки и все поясничные, в отличие от всех млекопитающих, почти всегда сочленяются, предыдущий с последующим, не только одной парой суставных поверхностей в основании остистых

[1] Автор — В. И. Громова.

отростков, но и еще одной-двумя парами, лежащими ниже, на дополнительных отростках, так что соседние позвонки плотно вклиниваются друг в друга. Ключица почти всегда есть, развита в разной степени. В лопатке сильно развиты отростки акромиальный и коракоидный; второй из них нередко прирастает к краю лопатки, образуя отверстие. Конечности стопоходящие, большей частью пятипалые; третий палец в кисти длиннее и толще или только толще других; первый и пятый иногда сильно укорочены. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием или без него, локтевая свободна; ладьевидная и полулунная в запястье раздельны, центральная почти всегда отсутствует. Симфиз таза очень короткий; седалищные кости часто срастаются с крестцом и основными хвостовыми позвонками. Бедренная кость с третьим вертелом или без него, берцовые раздельны или сращены. Третьи фаланги большей частью когтевидные; иногда очень длинные и расщепленные (см. рис. 66—69). В. палеоцен — ныне (палеоцен — ныне Ю. Америки, в. палеоцен — н. олигоцен и ср. плиоцен — голоцен С. Америки). Два подотряда: Palaeanodonta, Xenarthra.

Положение в системе, приспособления, история развития. Неполнозубые сохраняют в строении ряд примитивных признаков — отголосков стадии рептилий в их истории развития: склонность к образованию рогового и костного покровов, присутствие в черепе особой кости *septomaxillare*, архаичную форму одной из слуховых косточек (*stapes*), некоторые особенности в строении носовой области, примитивный мозг с большими обонятельными долями и маленькими, почти гладкими полушариями, примитивное строение половых органов. Эти архаичные признаки заставляли некоторых исследователей выделять их в особый подкласс млекопитающих (Paratheria); в настоящее время признается их принадлежность в качестве очень древней ветви к общему стволу плацентарных.

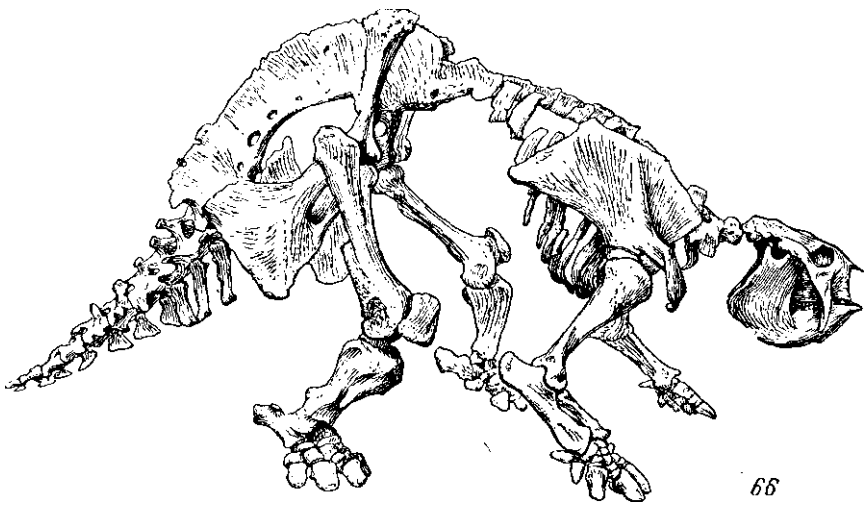
Наряду с указанными архаичными признаками, а также с особенностями, характерными для древнейших плацентарных (короткие пятипалые стопоходящие конечности, внутреннее надмыщелковое отверстие плечевой кости и др.), неполнозубые обладают и признаками высокой специализации: приспособлениями к рытью, к питанию муравьями и термитами, к древесному образу жизни и т. п.; характерно, однако, что между ними не было ни быстробегающих, ни плавающих, ни летающих форм. Особенно характерны для отряда: деградация зубной системы (утрата резцов и клыков, исчезновение эмали и молочного поколения, упрощение заднекоренных при неустановившемся, часто сильно увеличенном, числе коренных) и выработка своеобразного «двойного» сочленения грудных и поясничных позвонков (см. характеристику отряда) — признак, видимо, появившийся очень рано в их истории, функциональное значение которого не выяснено.

Неполнозубые — богато расчлененная группа, распространение которой ограничено исключительно Америкой. Древнейшие представители, Palaeanodonta, известны от верхнего палеоцена до нижнего олигоцена в С. Америке; они еще имеют нормальное для млекопитающих строение позвонков и покрытые эмалью зубы. По-видимому, они ответвились в С. Америке от общего с насекомоядными ствола еще в мелу. Дальнейшая эволюция отряда рисуется, по новейшим данным, в следующем виде (Hoffstetter, 1954, 1955). В палеоцене палеанодонты переселились в Ю. Америку и образовали там группу Xenarthra, древнейшие представители которой уже имели характерные черты отряда: двойное сочленение позвонков и упрощенные зубы — частичную утрату эмали, упрощенные заднекоренные и т. п. Вероятно, у них уже были зачатки костного панциря и роющие конечности. С этого времени эволюция неполнозубых протекает в Ю. Америке. Лишь с в. или верхов ср. плиоцена, после восстановления связи между обеими частями материка, некоторые формы проникают в С. Америку (*Dasypus, Glyptodon, Mylodon, Megatherium* и др.). Уже очень рано Xenarthra разделились на три ствола или, в современном понимании, инфраотряда: Cingulata (=Hicanodonta) (броненосцы, глиптодонты и др.), Tardigrada (наземные и древесные ленивцы) и Vermilingua (муравьеды)[1]. Более всего сохранилось архаических признаков в первой группе. Броненосцы (сем. Dasypodidae) еще до настоящего времени сохранили небольшие размеры, лицевой отдел черепа средней длины, цельные скуловые дуги и неизмененные стопоходящие конечности. Как и насекомоядные, они питаются насекомыми, личинками, червями, частично падалью. У некоторых еще имеется молочное поколение переднекоренных зубов (семь), напоминающих трехбугорчатые зубы древнейших плацентарных. Древнейшие броненосцы (палеоценовый *Utaetus*) еще имеют на постоянных зубах (P+M) слой

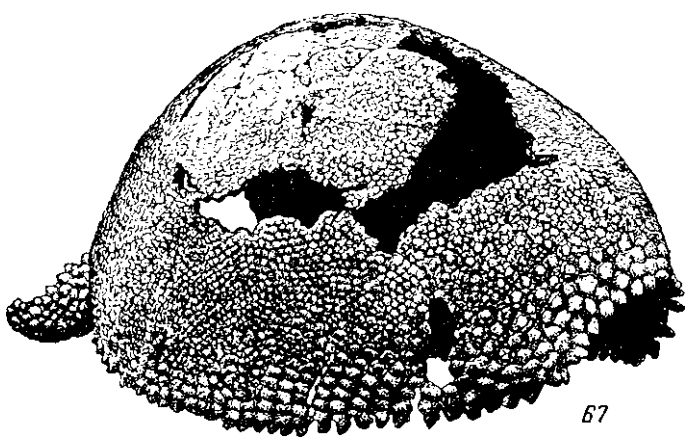
[1] Две последние группы долгое время относили (Simpson, 1945) к одному инфраотряду Pilosa (=Anicanodonta).

эмали, и двойное сочленение их позвонков еще выработано слабо. В дальнейшем броненосцы теряют зубную эмаль и приобретают почти сплошной покровный панцирь из костных пластинок. Они распадаются на большое число семейств и подсемейств. Некоторые (немногие) формы перешли даже на питание мясом (Peltephilidae) и приобрели острые, режущие зубы. Одна из ветвей Cingulata образовала своеобразное семейство гигантских броненосцев (Glyptodontidae) (рис. 66, 67), известных с в. эоцена. Кроме увеличенного роста, для них характерен переход к растительной пище, в связи с чем вторично усложнились коренные зубы, приобретшие на поверхности коронок ветвистые дентиновые гребешки, череп стал высоким и коротким, с большими, направленными вниз отростками скуловых дуг, нижняя челюсть мощная. В связи с почти сплошным костным панцирем имело место срастание группами значительного числа элементов позвоночного столба. Некоторые представители глиптодонтов дожили в С. и Ю. Америке до плейстоцена.

Вторая богато расчлененная ветвь неполнозубых, Tardigrada, также перешла на растительную пищу. Древнейшие, нижнеолигоце-



66



67

Рис. 66—67. *Glyptodon clavipes* Owen, $\times^1/_{30}$. Плейстоцен Ю. Америки
Рис. 66—скелет. Рис. 67—панцирь (Shulthess, 1920)

новые, представители еще сохраняли под кожей незначительные элементы кожного панциря, позже совсем исчезающие; в связи с этим все их позвонки свободны. Как и у глиптодонтов, усиливается жевательная мускулатура и выросты скуловых дуг для ее прикрепления. Взамен утраченной эмали на коренных зубах развивается уплотненный поверхностный слой дентина, образующий поперечные гребни. Животные увеличиваются в размерах и приобретают способность подниматься, опираясь на задние конечности и мощный хвост. К этой группе относятся круп-

ные наземные ленивцы [*Megalonyx* (рис. 68), *Mylodon, Megatherium* и др.]; ее расцвет относится к н. миоцену, но некоторые представители доживают в С. и Ю. Америке до в. плейстоцена и даже до голоцена и встречаются вместе с остатками доисторического человека. Одна из поздних ветвей, сем. Bradypodidae, перешла к жизни на деревьях в подвешенном к ветвям положении, что вызвало ряд изменений в скелете: увеличение числа шейных позвонков до девяти, укорочение хвоста, удлинение передних конечностей и ряд изменсний в кисти и во внутренних органах. Эти настоящие или древесные ленивцы дожили в Ю. и Ц. Америке до современности.

Рис. 68. *Megalonyx jeffersoni* Desmarest
А—скелет, × ок. 1/33. Череп, × 1/6. *Б*—сбоку; *В*—снизу. Плейстоцен Ю. Америки

Самостоятельную ветвь представляют собой также Vermilingua, или муравьеды, с одним семейством Myrmecophagidae (рис. 69), известные только с миоцена и только из Ц. и Ю. Америки, но, вероятно, отделившиеся от общего ствола еще с н. эоцена. Специализация к питанию муравьями и термитами вызвала ряд существенных изменений совершенно иного порядка, чем в других группах: полную утрату зубов, крайнее удлинение (за счет верхнечелюстных костей) и трубкообразное вытягивание морды (для помещения длинного червеобразного языка), почти полное исчезновение скуловых дуг, редукцию нижней челюсти до палочкообразной косточки, развитие ярко выраженных приспособлений к рытью (для разрывания жилищ муравьев и термитов) — сильные гребни и отростки лопатки и плечевой кости, очень крупные, сплющенные когтевые фаланги переднего третьего пальца при укороченных основных и пр. Муравьеды

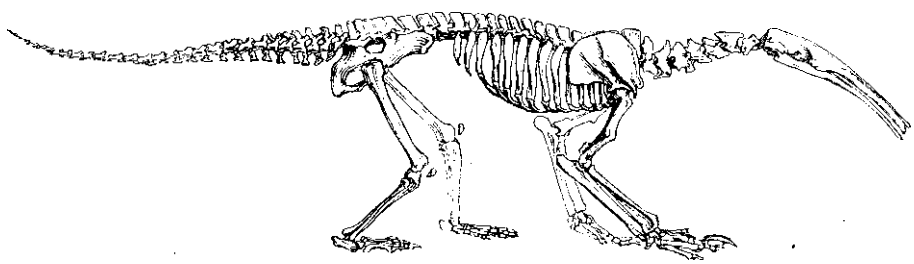


Рис. 69. *Tamandua tetradactyla* L. Современный
Скелет, × ок. 1/3. Ю. Америка (Grassé, 1955, Blainville).

сохранились в Ю. и Ц. Америке до настоящего времени.

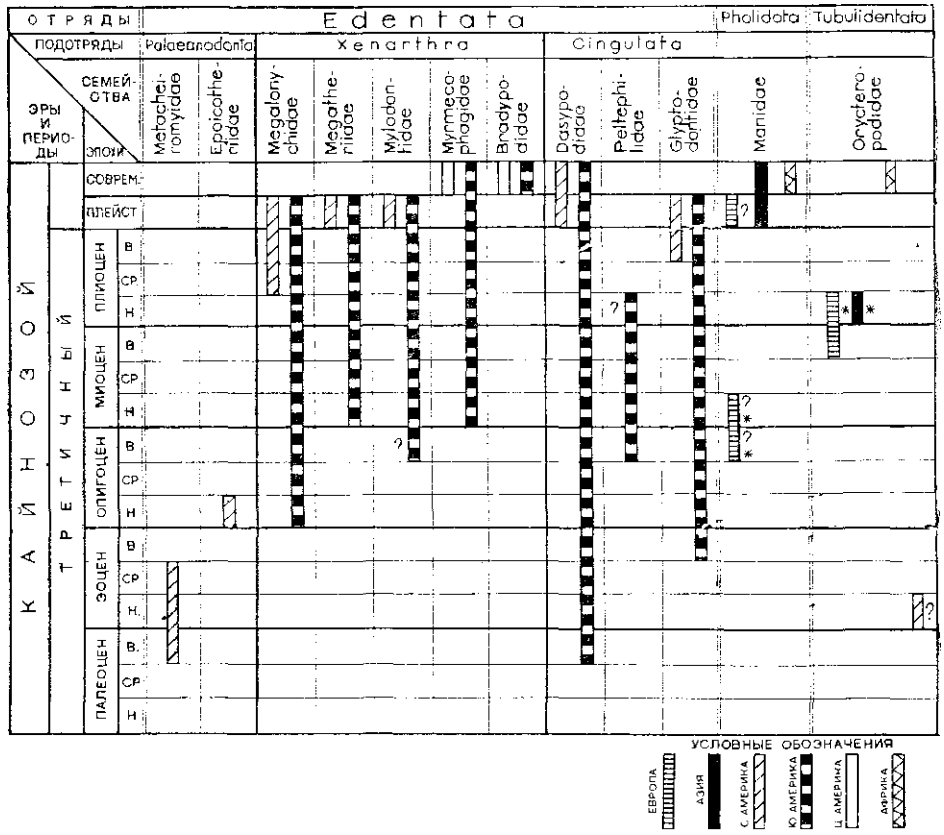


Рис. 70. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Edentata, Pholidota, Tubulidentata

Знак вопроса слева от колонки означает сомнительность геологического возраста, справа—неуверенность в принадлежности к данному семейству. Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

Еще недавно к отряду неполнозубых причисляли панголинов и трубкозубов, выделенных теперь в самостоятельные отряды — Pholidota и Tubulidentata (стр. 115 и 246).

Геологическое и географическое распространение даио на рис. 70.

ОТРЯД PHOLIDOTA. ЯЩЕРЫ, ИЛИ ПАНГОЛИНЫ [1]

Характеристика. В отличие от всех других млекопитающих тело, кроме брюшной поверхности и внутренних сторон конечностей, черепицеобразно покрыто роговыми чешуями. Мозговая полость черепа и головной мозг маленькие. Лицевой отдел длинный: значительно длиннее половины мозгового, иногда по длине равен ему. Стреловидный, теменные и затылочный гребни отсутствуют. Барабанная кость образует небольшой, слабо вздутый, слуховой пузырь; костного слухового канала нет. Заглазничные отростки и заглазничная дуга отсутствуют, скуловых дуг нет. Межчелюстные кости короткие, верхнечелюстные вытянуты трубкообразно. Задняя часть нёба далеко простирается назад, до уровня скуловых отростков височных костей. Глазница маленькая, слёзные кости отсутствуют, иногда очень малы. Нижняя челюсть в виде очень тонких палочек, без восходящего отдела и отростков: половины ее сращены. Зубы отсутствуют, по-видимому, даже в зачатках. Конечности пятипалые, стопоходящие, первый и пятый пальцы передней значительно укорочены. Ключица отсутствует, акромиальный и клювовидный отростки лопатки маленькие.

[1] Автор — В. И. Громова.

Плечевая кость почти всегда с внутренним надмыщелковым отверстием, локтевая свободна. Ладьевидная и полулунная кости запястья сращены, свободная центральная отсутствует. Бедренная кость без третьего вертела, большая и малая берцовые раздельны. В астрагале имеется заднее отверстие. Третьи фаланги когтевидные, глубоко расщепленные вертикальной щелью. (Рис. 71). Одно семейство Manidae с одним родом *Manis,* включающим шесть подродов. В плейстоцене Ю. Азии; ныне в Ю. Азии и Африке; имеется сомнительная находка (один коготь) в плейстоцене З. Европы. Предположительно к отряду отнесены еще три рода: *Teutomanis, Necromanis* и *Galliaetatus* из олигоцена и миоцена З. Европы.

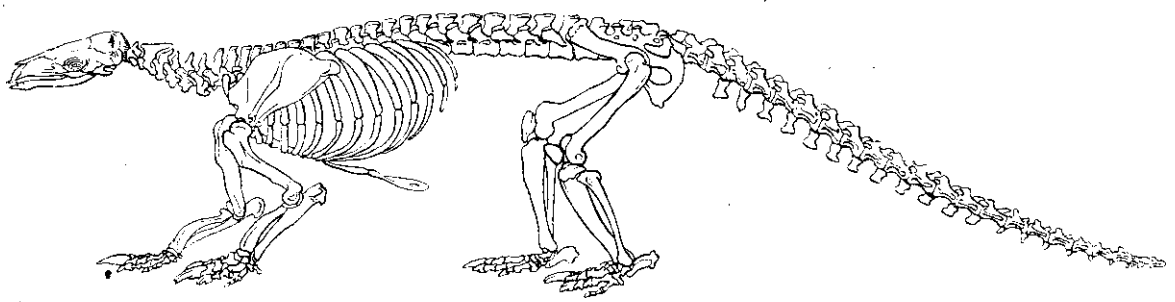


Рис. 71. *Manis tetradactyla* L. Современный скелет, × 1/6. (Cuvier, 1836)

Положение в системе, происхождение. Панголины имеют ряд примитивных, архаических признаков: небольшие полушария головного мозга, не покрывающие мозжечка и обонятельных долей (хотя с довольно сильно складчатой поверхностью), покровные роговые чешуи, роднящие их с пресмыкающимися, заднее отверстие астрагала, расщепленные когтевые фаланги, некоторые древние особенности полового аппарата и др. В то же время они имеют и высоко специализованные черты строения: длинный, узкий, трубкообразный лицевой отдел, отсутствие зубов и скуловой дуги, палочкообразную нижнюю челюсть, далеко простирающееся назад костное нёбо, длинный червеобразный язык, далеко выбрасываемый изо рта, ороговевшую слизистую оболочку желудка, несущую сложный перетирающий аппарат, снабженный роговыми зубами, и др. Совокупность таких признаков, из которых лишь некоторые и лишь в виде исключения встречаются у других млекопитающих, ставит панголинов в обособленное положение. Больше всего сходства они имеют с неполнозубыми, с которыми их долгое время соединяли в один отряд. Их сближает низко развитый головной мозг; кроме того, у неполнозубых также иногда отсутствуют или недоразвиты зубы; среди них встречаются формы с сильно вытянутым трубкообразным лицевым отделом черепа (броненосцы, муравьеды), без скуловой дуги и с палочковидной нижней челюстью (муравьеды), с рудиментарными межчелюстными костями (ленивцы), с кожным покровом (броненосцы) и т. д.

Однако неполнозубых отличает от панголинов такой своеобразный признак, как усложненное сочленение между позвонками (стр. 111), а также покрытый слизистой оболочкой желудок обычного типа; кроме того, у панголинов более специализовано запястье со сросшимися костями первого ряда и некоторые другие признаки. Черты сходства этих отрядов, особенно панголинов с муравьедами, — результат конвергентного приспособления к питанию пищей, не требующей значительного размельчения и легко усвояемой; чаще всего они питаются муравьями и термитами. Отсюда — редукция или исчезновение зубов, развитие длинной трубкообразной морды, как вместилища для длинного червеобразного языка, который выбрасывается изо рта при улавливании насекомых, недоразвитие гребней на черепе, слабое развитие скуловых дуг, тонкая и низкая нижняя челюсть (атрофия жевательной функции) и т. д.

Еще меньше сходства у панголинов с трубкозубами (Tubulidentata), с которыми их также прежде соединяли в один отряд. Между ними имеется ряд существенных различий: присутствие у трубкозубов ключицы, крупной слёзной кости, третьего вертела бедра, раздельных костей запястья, четырехпалой кисти, сложно построенных зубов, простой слизистой оболочки желудка, нерасщепленных когтевых фаланг и т. д. Сходство между обоими отрядами объясняется сохранением у представителей этих отрядов примитивно

построенного головного мозга и, как и с муравьедами, конвергентных приспособлений к питанию муравьями и термитами, которые у панголинов зашли дальше, чем у трубкозубов (полная утрата зубов и скуловых дуг, сильнее редуцированная нижняя челюсть, более длинный язык и т. д.). Трубкозубов теперь сближают с копытными в широком понимании (стр. 33).

История развития Pholidota совершенно неизвестна. Олигоценовые и миоценовые остатки из Франции и Германии, если и принадлежат к этому отряду, то слишком фрагментарны, чтобы пролить свет на этот вопрос. Хорошо известные гигантские панголины Индии уже имеют все черты современных. Вероятно, Pholidota ответвились очень давно (в мелу?) от общего с насекомоядными ствола; возможно, что в глубокой древности их предки представляли общую ветвь с предками неполнозубых; однако уже очень давно, в палеоцене, она разделилась на две — Edentata и Pholidota.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 70.

ЛИТЕРАТУРА

Grassé P., 1955. Ordre des Édentés. Ordre des Pholidotes. Formes actuelles. In: Grassé P. (Direct.). Traité de Zoologie, t. XVII, vol. 2, pp. 1182—1246, 1267—1282. Paris.

Saban R., Dechaseaux C., Hoffstetter R., Guth Ch., 1958. Edentata. Pholidota. In: Piveteau J. (Direct.). Traité de Paléontologie, t. VI, vol. 2, pp. 522—647. Paris. (Приведена исчерпывающая литература).

Viret J., 1955. Édentés fossiles. In: Grassé P. (Direct.). Traité de Zoologie, t. XVII, vol. 2, pp. 1247—1262, 1283—1284. (Приведена большая литература).

ОТРЯД RODENTIA. ГРЫЗУНЫ [1]

Характеристика. Лицевой отдел черепа короче мозгового и нередко равен его половине. Стреловидный гребень на черепе чаще отсутствует. Слуховые пузыри цельные, вздутые. Заглазничное сужение выражено в различной степени или отсутствует. Глазница позади без костной дуги, открытая. Число резцов сокращено: сохраняются $I^{\frac{1}{2}}_{\frac{2}{2}}$, очень крупные, постоянно растущие, с открытым корнем; иногда, кроме того, имеются маленькие I^3. Большие резцы в разрезе имеют форму, близкую к треугольной, с обращенной назад вершиной, реже полукруглые или овальные; покрыты эмалью только на передней поверхности, на задней и боковых — цементом. P отсутствуют всегда, число остальных переднекоренных различно. Заднекоренные не бывают режущими; жевательная поверхность их бугорчатая, с поперечными гребиями или складками, расположенными соответственно характеру жевательных движений. Коронка низкая или высокая, корни иногда отсутствуют и зубы являются постоянно растущими. Задние переднекоренные, если имеются, то в той или иной степени моляризованы. Конечности в большинстве случаев пяти-, реже — четырех-или трехпалые. Ключица обычно имеется, но нередко сильно редуцирована. Плечевая кость большей частью без внутреннего надмыщелкового отверстия. Локтевая и лучевая не сращены (иногда неподвижно соединены в их средней части), соотношение толщины их различно. Ладьевидная и полулунная кости запястья сращены, реже свободны. Свободная центральная — в кисти имеется, по крайней мере, в молодом возрасте.[1] Бедренная кость с третьим вертелом или без него. Малая берцовая сращена в нижнем отделе с большой или свободна. Последние фаланги, как правило, когтевидные; первые пальцы противопоставляются только в редких случаях. В. палеоцен — совр.; в СССР — с олигоцена. Два подотряда: Duplicidentata и Simplicidentata.

История изучения. Отряд был выделен в качестве самостоятельного основоположником систематики животных и растений Линнеем; однако впервые четкие границы его были определены выдающимся русским зоологом Петром Палласом в его известной работе 1778 г. «Novae species quadrupedum et Glirum ordine», где им дано также первое деление отряда на группы подчиненного значения. Система Палласа получила свое дальнейшее развитие в работах Иллигера (Illiger, 1811), Ватерхоуза (Waterhouse, 1839—1842) и Жервэ (Gervais, 1849). Последний впервые разделил отряд грызунов на два подотряда — одно-и двупарнорезцовых, принимаемых многими современными систематиками за самостоятельные отряды.

В шестидесятых годах XIX в. (1852—1855) появляется выдающееся исследование акад. Брандта «Млекопитающие России», три раз-

[1] Автор — И. М. Громов, кроме раздела о Duplicidentata, написанного А. А. Гуреевым (стр. 129—134).

[1] Кроме некоторых Hystricidae.

дела которого специально посвящены грызунам. Им были выделены три семейства (подотряды многих современных авторов): дикобразообразные, белкообразные и мышеобразные. Система Брандта положена Шлоссером (Schlosser, 1884) в основу его первой работы, посвященной ископаемым грызунам Европы. Годом раньше подобная сводка для американских грызунов была опубликована Копом (Cope, 1883). По сравнению со своими предшественниками — Гибелем, Жервэ, Эльстоном и др., Шлоссер, изучивший уже значительно большее количество остатков ископаемых грызунов, впервые дает единую систему для современных и ископаемых форм. Системы Брандта придерживается в основном и другой видный палеонтолог, Циттель (Zittel, 1925).

На рубеже XX в. появляется обстоятельное исследование шведского зоолога Туллберга (Tullberg, 1899), в котором на основании сравнительно-анатомического изучения представителей большей части основных родов современных и некоторых ископаемых грызунов, подтверждается упомянутое выше трехчленное деление Брандта, выделяется четвертая группа батиергообразных, а также дается более дробное деление отряда.

Девятисотые годы были, в систематике грызунов, годами обстоятельной разработки родовой и видовой систематики как современных, так и ископаемых форм. В отношении современных грызунов фауны СССР особенно много сделано С. И. Огневым, Б. С. Виноградовым, В. Г. Гептнером, а по ископаемым — А. А. Аргиропуло, Б. С. Виноградовым, А. А. Бирулей, И. Г. Пидопличко, В. А. Топачевским и др.

Среди зарубежных ученых следует указать Томаса (Thomas), Миллера (Miller), Хинтона (Hinton), Кормоша (Kormós), Гиббарда (Hibbard), Симпсона (Simpson), а также Эллерманна (Ellermann), выпустившего в 1940—1941 гг. двухтомный труд: «The Families and Genera of Riving eodents». Система грызунов, предложенная этим последним, основана на исследовании только современных видов и является в значительной мере искусственной, представляя собой шаг назад даже по сравнению с системой, разработанной Брандтом. По меткому выражению американского палеонтолога Симпсона, Эллерманн классифицирует не животных, а признаки. Этого же недостатка не лишены и ранние детальные и технически превосходно выполненные сравнительно морфологические (в основном одонтологические) исследования швейцарского палеонтолога Шауба по ископаемым грызунам (Schaub, 1925, 1951), носящие в значительной степени описательный характер.

Более глубокие исследования, обобщающие данные систематики как современных, так и ископаемых форм, относятся уже к пятидесятым годам текущего столетия. Симпсон (1945) замечает по этому поводу, что в связи с развитием палеонтологических исследований ни один из разделов систематики класса млекопитающих не меняется в последние годы так быстро, как систематика отряда грызунов.

Широкое распространение данных палеонтологии привело к дальнейшему развитию системы Брандта. Так, на положении подотряда (Wood, 1955) или, по крайней мере, надсемейства (Lavocat, 1951) следует, возможно, считать Theridomyidae — ископаемых, по преимуществу олигоценовых, грызунов Европы, примитивных палеогеновых Ischyromyidae, а также дикобразообразных грызунов Западного полушария (Cavioidea), выделяемых в отдельный подотряд первым из авторов и противопоставляемых им настоящим Hystricomorpha Восточного полушария.

Следует отметить, что ряд групп, входивших в три основные семейства Брандта, получили, на основании палеонтологических данных, иное филогенетическое освещение, хотя главные из них — белки, мыши и дикобразы и сейчас составляют основу Sciuromorpha, Myomorpha и Hystricomorpha. Эти последние в различном таксономическом ранге, продолжают и теперь, спустя сто лет со дня их утверждения в системе, признаваться большинством систематиков. В самое последнее время систематика зайцеобразных подверглась переработке, с учетом новейших палеонтологических данных, Гуреевым (1957, 1960).

В настоящем разделе «Основ палеонтологии» для подотряда Simplicidentata принята в основном система, предложенная в работе Симпсона (1945), с некоторыми изменениями, внесеиными после ее появления Шаубом (1951, 1958), Лавока (1951, 1955) и Вудом (1955). Система Duplicidentata дается Гуреевым на основаиии собственных исследований.

Система высших таксономических категорий упрощена: зайцеобразные рассматриваются в качестве подотряда, подотряды однорезцовых считаются надсемействами, иадсемейства и трибы опускаются.

Строение и приспособление. К грызунам относятся мелкие и средней величины преимущественно сухопутные млекопитающие, приспособленные к питанию главным образом растительной пищей различной твердости.

Наиболее характерны для грызунов особенности строения зубов. Длинные резцы, сильно

стачивающиеся при грызении, лишены замкнутого корня и растут в течение всей жизни. Разница в твердости поверхностных слоев эмали и цемента делает возможным самозатачивание резцов при грызении. Основные резцы в отличие от добавочных не имеют молочных предшественников. На месте постоянно отсутствующих клыков (известна лишь их закладка у эмбрионов некоторых видов) и, по крайней мере, передней пары переднекоренных всегда имеется длинная диастема, что связано с сильным развитием альвеолярных частей резцов. Альвеола нижних резцов в заднем отделе нередко образует бугор на наружной поверхности челюсти или даже альвеолярный отросток.

Число переднекоренных и заднекоренных зубов изменчиво: $P\frac{3-0}{2-0}$, $M\frac{3-2^*}{3-2}$. У примитивных форм зубы бугорчатые, с низкой коронкой и хорошо развитыми корнями. В зависимости от различного направления пищевых приспособлений коронка может становиться более высокой, корни укорачиваться, бугорчатая жевательная поверхность превращаться в плоскую с различной высоты дентинно-эмалевыми петлями и складками разной глубины и формы. У грызунов, питающихся наиболее твердой пищей, коренные зубы, как и резцы, могут быть лишены корней и расти в течение всей жизни животного, а жевательная поверхность первых — приобретать сложное складчатое строение.

Исходное строение заднекоренных зубов грызунов — бугорчатое; одни исследователи считают первичным трехбугорчатое строение (Штелин, Шауб), другие — четырехбугорчатое (Шлоссер, Мейджер).

У зайцеобразных, особенно у ископаемых форм, зубы сохраняют более явственные следы первоначального трехбугорчатого строения и не достигают такой сложности и разнообразия его, как у однорезцовых. Уже у древних Duplicidentata, в связи с боковыми жевательными движениями челюсти, образующиеся из бугорков петли оказываются вытянутыми поперек зубного ряда. На верхних заднекоренных преобладающее развитие получает протокон, а пара- и метакон, уменьшаясь в размерах и сливаясь с протоконом, входят в состав наружной части зуба. Наружная входящая складка, разделяющая пара- и метакон, у древних зайцеобразных мелкая, простирается неглубоко в направлении к основанию коронки и при стирании рано замыкается, образуя на жевательной поверхности марки в форме узких изогнутых эмалевых валиков и бугорков. У более поздних форм, у которых зубы лишены корней и имеют форму постоянно растущей трубки, кроме наружной входящей складки, развивается внутренняя; входящие складки глубокие, распространяются по боковой поверхности зуба до его основания и не ветвятся, в связи с чем простая складчатая структура сохраняется в течение всей жизни животного. На нижних заднекоренных из трех первоначальных бугорков преобладающее развитие получает параконид, образующий переднюю петлю. Прото- и метакониды уменьшаются в размерах (сем. Desmatolagidae, Ochotonidae), а у некоторых ископаемых и современных зайцеобразных сливаются между собой, образуя единственную заднюю петлю (сем. Leporidae и др.). Складчатость на нижних заднекоренных развита слабее, чем на верхних.

У однорезцовых грызунов первоначальное, характерное для древнейших млекопитающих, строение верхних заднекоренных (см. рис. 3 и стр. 25) [1] претерпевает ряд изменений и усложнений, схема которых изображена на рис. 72. Основные из этих изменений: возникновение задневнутреннего бугорка (2), которое происходит либо за счет расщепления протокона (1) (истинный гипокон), либо — за счет разрастания в высоту внутреннего отдела заднего воротничка (ложный гипокон); образование дополнительного срединного бугорка — мезокона (9) [2], присоединяющегося к гребешку, соединяющему прото- и гипокон и нередко удлиняющегося в третий поперечный гребень, сходный с гребнями, происходящими из основных бугров; вырастание переднего и заднего воротничков в поперечные гребни, равнозначные с основными (7, 8); происходит и ряд других, более мелких усложнений. Гребни и бугорки различным образом соединяются между собой, а пониженные места коронки между ними приобретают форму складок, входящих с наружной стороны и тупо оканчивающихся внутри; нередко такие же складки развиваются и с внутренней стороны зуба (на схемах рис. 72 складки изображены римскими цифрами). При стирании таких бугорчатых и бугорчато-гребенчатых зубов на их жевательной поверхности образуется ряд дентинно-эмалевых петель разной формы, с входящими складками между ними. В сложных случаях исходное для млекопитающих строение коренных зубов оказывается трудно различимым. Различные типы

* В виде исключения даже M^1.

[1] За исключением M^1 в случаях, когда переднекоренные отсутствуют (подробно — стр. 121).

[2] Неизвестен у других млекопитающих.

строения верхних коренных и вероятная гомология их элементов показана на схематических рисунках (рис. 72, верхний ряд). В наименее измененном виде исходный тип известен у палеоценовых и эоценовых форм сем. Ischyromyidae; в настоящее время он в сходном виде сохранился у беличьих (Sciuridae, рис. 72 *З*); близки к нему и зубы хомякообразных, родов *Cricetus, Cricetulus, Phodopus* и др. (рис. 72 *В*), где этот тип, однако, по-видимому, является результатом вторичного упрощения. Следующие этапы усложнения свойственны ископаемым хомякообразным рода *Cricetodon* и некоторым примитивным тушканчикам (Dipodidae, рис. 72 *Д*). Еще сложнее зубы мышиных (Muridae, рис. 72 *Ж*), где к исходным двум продольным рядам бугорков присоединяется третий, дополнительный наружный ряд (11). Своеобразны высококоронковые зубы полевок (Microtinae, рис. 72 *Г*), где бугорки уже на первой стадии стирания принимают форму треугольных петель или зубцов, а наружные и внутренние входящие складки между ними — острых углов. Еще дальше от исходного типа так называемые складчатые зубы, у современных форм имеющие очень высокую коронку (у бобров — рис. 72 *Е*, дикобразов — рис. 118 и некоторых других); верхушки их бугров и гребней также очень рано стираются, и жевательная поверхность представляет собой плоскость с узкими поперечными петлями, разделенными глубокими входящими складками. При дальнейшем стирании складки замыкаются в марки разной формы, так как соответствующие складкам желобки на боковой поверхности зуба мельчают и выклиниваются по направлению к его основанию. Гребни и бугры теряют при этом свои первоначальные очертания. Исходным для складчатых зубов можно считать строение, свойственное представителям вымершего сем. Theriodomyidae. Передний и задний воротнички образуют у них соответственно первую и пятую складки, пара- и метакон — наружные, прото- и гипокон — внутренние отделы второй и четвертой складок, а мезокон или мезостиль (иногда оба вместе) — третью. Исчезновение, различный характер слияния или разобщения отдельных складок или их частей, а также появление новых элементов, могут значительно усложнять первоначальную картину. Крайней степенью специализации в развитии складчатых зубов являются зубы, состоящие почти всегда из отдельных вертикально поставленных пластинок (многие формы сем. Hydrochoeridae, *Nesokia* и *Otomys* из Muridae и др.).

Для нижних заднекоренных зубов строение, свойственное древнейшим млекопитающим (рис. 3, см. также стр. 25), при котором зуб состоит из трехбугорчатого тригонида и одно—трехбугорчатого талонида, у грызунов также

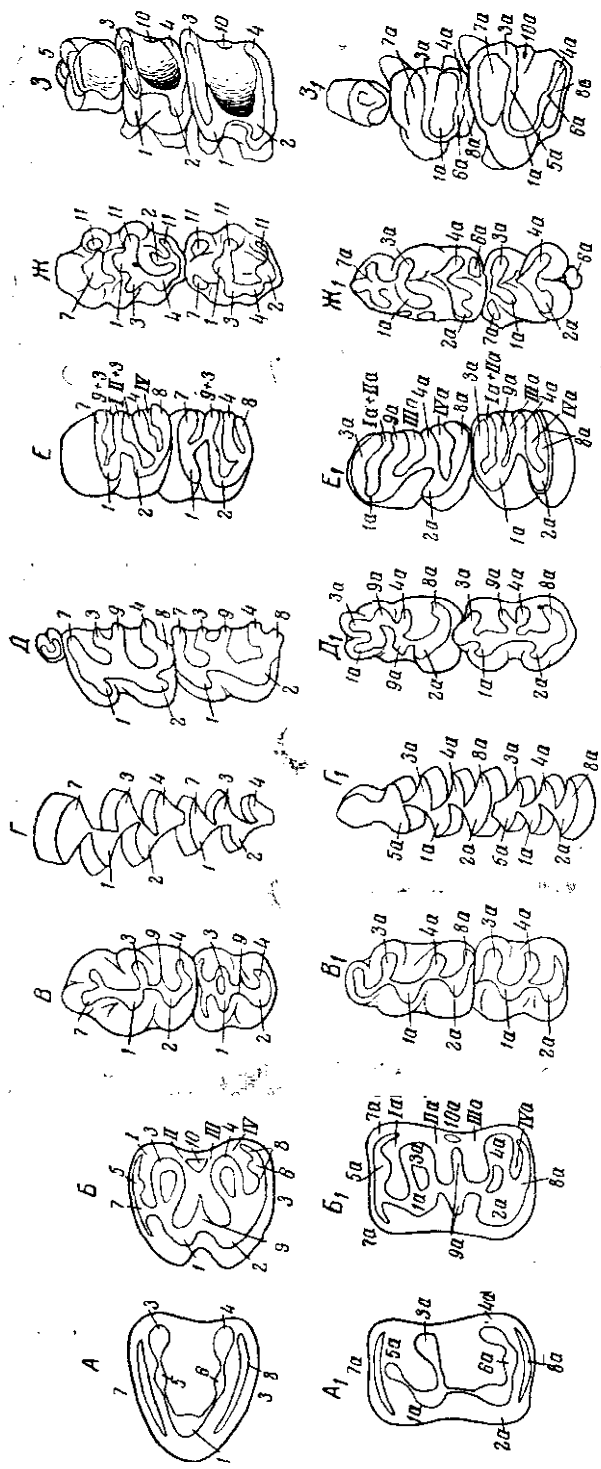


Рис. 72. Строение заднекоренных зубов (все левые, $Ж_1$ — правые) однорезцовых грызунов (Simplicidentata) разных типов
А—З—верхние зубы; $А_1$—$З_1$—нижние. *А*—предположительная исходная форма, *Б*—первая стадия усложнения. *В, Г*—Cricetinae (*В*—Cricetinae, *Г*—Microtinae), *Д*—Dipodidae, *Е*—Castoridae, *Ж*—Muridae; *З*—Sciuridae. *1*—протокон; *2*—гипокон; *3*—параконь; *4*—метаконь; *5*—протоконул; *6*—метаконул; *7—9*—передний и задний венчики; *9*—мезокон; *10*—мезостиль; *11*—дополнительные бугорки третьего наружного ряда на зубах Muridae. *I—IV*—внутренние входящие складки: *1а*—протокона; *2а*—гипокона; *3а*—метаконид; *4а*—энтоконид; *5а*—параконид; *6а*—гипоконулид; *7а –8а*—передний и задний воротнички; *9а*—мезостиль; *10а*—мезолофид; *1а—IVа*—внутренние входящие складки

неизвестно. У палеоценовых Ischyromyidae как основные, так и дополнительные бугорки уже сдвинуты к краям коронки. Общее направление усложнения в основном сходно с тем же процессом на верхних зубах: между протоконидом (рис. 72, 1*а*) и гипоконидом (рис. 72, 2*а*) образуется новый, свойственный только грызунам, срединный бугорок — мезоконид (рис. 72, 9*а*), часто разрастающийся в поперечный гребень; задний и передний воротнички также нередко вырастают в гребни (рис. 72, 7*а*, 8*а*), а бугорки и гребни различным образом соединяются между собой; как и на верхних зубах, они разделяются входящими складками. Различные типы строения нижних заднекоренных схематически изображены на рис. 72, нижний ряд; тип строения верхних и нижних в одной систематической группе, естественно, сходен. На нижних зубах мышиных в отличие от верхних часто сохраняется двухрядное расположение бугорков, третий, наружный ряд остается недоразвитым. Развитие высококоронковых складчатых зубов из низкокоронковых бугорчатых происходит так же, как на верхних заднекоренных.

Особое строение имеют первые заднекоренные (M_1^1) однорезцовых в тех случаях, когда отсутствуют все переднекоренные (у полевок, мышей и др.; рис. 72 *Г*, *Г*$_1$, *Ж*, *Ж*$_1$). Они, как правило, удлинены — длиннее M_2^2 и имеют на переднем конце разные дополнительные элементы — бугорки или петли в числе 1—2 и часто входящую спереди складку. Эта дополнительная передняя доля M_1^1 происходит, по мнению одних исследователей, путем разрастания передних воротничков, по мнению других — в результате присоединения заднего переднекоренного.

Переднекоренные зубы грызунов сохраняют первоначальное простое строение или моляризованы (нередко со следами вторичного упрощения). Как правило, значительно моляризован P_4^4, иногда он даже длиннее M_1^1 (у некоторых Castoridae, Ischyromyidae и др.). У зайцеобразных моляризованы также P_3^3, верхний — более, чем нижний (особенно у современных форм). У однорезцовых P^3, а также P^4 (когда он является единственным переднекоренным) заметно мельче следующих за ним зубов, с простой, одно-, двухбугорчатой коронкой конической формы, со слаборазвитыми воротничками или без них. P^2 зайцеобразных мельче P^3 и простого строения, с жевательной поверхностью поперечно-овальной формы и с одной или несколькими входящими спереди складками.

Грызение и пережевывание пищи происходит у грызунов разновременно. Для первого необходимо значительное выдвижение челюсти вперед, чтобы режущие края верхних и нижних резцов противостояли одни другим. В связи с этим сочленовная головка нижней челюсти овальная и относительно узкая, а сочленовная ямка на черепе длинная и также сравнительно узкая, обеспечивающая продольное скольжение в ней головки. Для выдвижения вперед челюсти, а у многих грызунов — также для передне-задних движений ее при перетирании пищи коренными зубами, у ряда форм имеются приспособления, отсутствующие или лишь слабо выраженные у других млекопитающих. Большая жевательная мышца хорошо дифференцирована на отдельные слои; особенно сильно развита ее передняя часть. В некоторых случаях вся мышца начинается на боковой поверхности лицевого отдела черепа и проходит через подглазничное отверстие в глазницу и далее — вниз и назад, к боковой поверхности челюсти. В связи с этим это отверстие бывает сильно увеличено, иногда лишь незначительно уступает по величине глазнице. В других случаях вся мышца проходит с наружной стороны скуловой дуги, залегая на ее нижней поверхности или массетерной площадке, видоизменяющейся у некоторых форм в вертикально расположенную пластинку.

Наконец, некоторые грызуны характеризуются смешанным типом строения скуломассетерной области.

В связи с мощным развитием передних отделов массетера, передвигающих челюсть вперед, угловой отдел нижней челюсти лишь редко имеет форму простой вертикальной пластинки; чаще его задняя часть вытянута в угловой отросток, загибающийся внутрь или наружу.

Обе половинки нижней челюсти нередко подвижно соединены между собой — признак, свойственный примитивным млекопитающим из числа неполнозубых, сумчатых и насекомоядных. Пережевывание пищи происходит различно (см. в описании подотрядов).

Верхнезатылочная кость не участвует в образовании крыши черепа, вся сдвинута назад на затылочную площадку. Скуловая дуга и в составе ее скуловая кость всегда имеются. Височная и глазничная впадины соединены и костное заглазничное кольцо никогда не возникает. Слуховые пузыри образованы вздутой барабанной костью (*os tympanicum*).

На строении скелета грызунов, в особенности конечностей, как и у других млекопита-

ющих, сказываются приспособления к разнообразным движениям в связи с различным образом жизни, выраженные в этом отряде весьма полно. Здесь представлены виды от наземных до типично подземных, и от бегающих и прыгающих до лазающих, ведущих полуводный образ жизни и приспособленных к планирующему полету.

На основании преобладающего характера движений конечностей по сравнению с исходным универсальным типом (современные крысы, мыши, многие полевки, ряд вымерших форм из различных семейств), где движения, связанные с бегом, рытьем, плаваньем и лазаньем, выражены в более или менее одинаковой степени, можно выделить следующие приспособительные типы. Приспособление к рытью (слепыши, слепушонки, цокоры, Bathyergidae; из ископаемых — представители сем. Cylindrodontidae: *Tsaganomys, Pseudotsaganomys, Ardynomys* и др.); к бегу (зайцы); к рикошетирующему бегу прыжками на задних конечностях (тушканчики, долгоног, *Dipodomys*); к лазанью по деревьям (белки, некоторые сони), планирующему полету (летяги) и некоторые др.

Приспособления к бегу и лазанью не представляют существенных отличий от таковых у других млекопитающих. У бегающих грызунов увеличивается относительная длина конечностей, в особенности их дистальных отделов; боковые движения ограничиваются, а движение в сагиттальной плоскости получает преобладающее развитие; соответственно усиливается мускулатура и изменяется форма отдельных частей костей и характер их связи между собой (головка бедра принимает цилиндрическую форму, третий вертел сдвигается наверх, срастаются или неподвижно соединяются кости предплечья и голени, удлиняется тело пяточной кости и пр.).

У видов, целиком перешедших к подземному образу жизни, резко выражено приспособление конечностей к рытью. У современных видов разрыхление земли осуществляется преимущественно при помощи резцов или при помощи передних конечностей, тогда как у некоторых ископаемых (*Pseudotsaganomys, Tsaganomys*) эти способы, по-видимому, сочетались (Виноградов и Гамбарян, 1952). В выталкивании земли на поверхность участвуют голова, грудь и в меньшей степени задние конечности. Соответственно наибольшие изменения претерпевают передние конечности и череп. Плечевая кость несколько укорачивается; увеличивается ее внутренний надмыщелок (усиление сгибателей кисти), разрастается в направлении наружу гребень большого бугра плечевой кости (усиление дельтовидной и грудных мышц). На локтевой кости развивается продольный срединный гребень и резко удлиняется локтевой отросток, обеспечивающие усиление работы трехглавой мышцы; в этом же направлении изменяется строение лопатки. В запястьи ладьевидная и полулунная кости, как правило, не срастаются (облегчение подвижности). Когтевые фаланги и когти нередко получают мощное развитие, особенно на внутренних пальцах.

Изменения в строении костей задних конечностей менее значительны. У грызунов, выбрасывающих с их помощью землю, малая и большая берцовые прочно срастаются не только в их нижних, но и в верхних частях, а последняя из них приобретает заметный S-образный изгиб в сагиттальной плоскости тела (усиление работы сгибателей ступни и пальцев). Все перечисленные особенности строения в начальной их стадии наблюдаются уже у многих грызунов из числа тех неспециализированных видов, которые ведут по преимуществу «норный» образ жизни.

У подземно живущих грызунов, разрыхляющих землю резцами или выбрасывающих ее головой, сильно изменяется строение как мягких ее частей, так и черепа, и в особенности нижней челюсти. Нижние резцы сильно увеличиваются и нередко образуют альвеолярный отросток, который может превышать длину сочленовного. Свободный отдел их полого загибается наверх и вместе с направленными навстречу им верхними резцами образует острый угол. Такое строение наиболее выгодно для осуществления «кусающих» движений нижней челюсти, с помощью которых зверек вгрызается в грунт. Они связаны со значительным выдвижением челюсти вперед «по большой дуге» (Виноградов и Гамбарян, 1952), отчего сочленовная поверхность для челюсти значительно удлиняется и становится корытообразной. Одновременно у многих роющих видов в заднем отделе суставной впадины в различной степени обособляется углубление, в котором головка нижней челюсти помещается при пережевывании пищи. Выдвижение челюсти вперед осуществляется увеличенными передними частями большой жевательной мышцы, давящая работа которой в целом ослабевает, возмещаясь мощным развитием височной. В связи с уменьшением глаз она занимает бо́льшую часть глазницы. Сильное увеличение затылочной площадки черепа у роющих форм, нередко принимающей наклонное вперед положение, связано с усилением мускулатуры, поднимающей голову при

выталкивании земли наверх из подземных ходов.

Бег прыжками на задних конечностях, свойственный, кроме некоторых грызунов, также немногим сумчатым (кенгуру) и насекомоядным (прыгунчики), в наиболее крайней степени выражен у тушканчиков. Приспособления к нему выражаются в сильном удлинении задних конечностей за счет их нижних отделов при одновременном укорочении передних, причем длина ступни может достигать половины длины тела (Виноградов, 1937); в редукции боковых плюсневых костей и слиянии средних из них в одну и, соответственно, в перенесении опоры на средние пальцы; в удлинении хвоста, приобретающего роль балансира и руля при прыжках; в укорочении шейного отдела позвоночника и слиянии расположенных за атлантом позвонков. Кроме того, некоторые особенности в строении бедренной, большой берцовой и пяточной костей сходны у них с таковыми у быстро бегающих копытных.

Экология, тафономия. Несмотря на несовершенство терморегуляции, грызуны широко распространены по всему земному шару до крайних пределов наземной жизни. Многочисленные «жизненные формы» этой группы, помимо упомянутых выше приспособительных признаков строения, характеризуются также особенностями строения наружных покровов (характер меха и сезонная его смена), а также биологии и физиологии (зимняя спячка, норный образ жизни, собирание запасов, высокая плодовитость, способность довольствоваться метаболической водой и др.), позволяющими переносить неблагоприятные внешние условия или избегать их, а также быстро восстанавливать численность. Последняя достигает у грызунов наиболее высоких показателей, известных для млекопитающих вообще.

В основном растениядные грызуны тесно связаны в своем распространении с растительностью и у многих видов оно совпадает с границами отдельных ландшафтных зон.

Зона тундры населена в пределах Палеарктики немногочисленными видами полевок, из которых особенно характерны лемминги. В плейстоцене, в период наибольшего похолодания, три вида полевок и заяц-беляк были единственными грызунами, населявшими тундрообразные ландшафты центральных областей Европейской части Союза.

Фауна грызунов лесной зоны богаче и разнообразнее. Здесь обитает несколько видов семейств сонь, беличьих, лесные полевки и мыши. Палеонтологические данные об истории формирования лесной фауны грызунов СССР весьма отрывочны. Более полны они лишь для голоцена, когда после окончания периода наибольшего похолодания началось наступание лесных сообществ на открытые плейстоценовые ландшафты. Часть видов лесных грызунов обитала, по-видимому, в зоне холодной плейстоценовой лесостепи и в облесенных поймах, часть же сохранялась на территории уцелевших в горах Крыма, Южного Урала и Карпат широколиственных и хвойно-широколиственных лесов.

Грызуны современной степной зоны представлены большим числом видов, ведущих норный, нередко колониальный образ жизни, характеризующихся высокой численностью и резкими ее колебаниями. Кроме мышей и полевок, для степей характерны различные виды сурков, сусликов и хомяков, а из зайцеобразных — пищуха и заяц-русак. Как и для многих других отрядов млекопитающих, история фауны грызунов степной зоны известна лучше, чем для других зон. Многочисленные палеонтологические данные последних лет указывают на то, что предки большинства современных степных видов обитали на территории открытых ландшафтов тех же широт, по крайней мере, с середины третичного периода. Таким образом, широкой миграции степных элементов с востока в период наибольшего развития плейстоценовых степей не было.

Для зоны пустынь и полупустынь характерны тушканчики, некоторые виды семейства беличьих, песчанки; в то же время мыши и полевки нигде не достигают высокой численности. Немногочисленные данные по истории формирования фауны грызунов этой зоны указывают на значительную древность ее основного ядра, а также на существование здесь еще в плейстоцене значительно более мезофильных условий.

Фауна грызунов горных областей представляет собой сложную мозаику различных фаунистических комплексов. Наиболее своеобразно население открытых ландшафтов высокогорья, где обитает ряд эндемичных видов, имеющих в настоящее время ограниченное распространение (некоторые виды сурков, сусликов и полевок). Палеонтологические данные об истории формирования фауны грызунов гор почти отсутствуют.

Высокая плодовитость и не менее высокая смертность грызунов благоприятны для массового накопления их костных остатков. Однако их первичные скопления обычно очень недолговечны; более полно сохраняются они лишь в отложениях неогена и четвертичного

периодов. Выдержать сколько-нибудь длительное последующее переотложение они способны только в тех сравнительно редких случаях, когда произошла их быстрая фоссилизация; одновременно отлагаемые потоком влекомые наносы должны быть при этом достаточно мелкозернистыми. Редкостью сочетания таких условий и объясняется сравнительно редкая встречаемость и плохая сохранность костей грызунов в древних аллювиальных отложениях кайнозоя.

Из числа первичных скоплений хорошей сохранностью отличаются, как правило, кости грызунов из отложений в пещерах и навесах, где остатки их накапливаются в результате охотничьей деятельности хищных птиц (преимущественно сов) и млекопитающих, а также из древних «кротовин» — замытых ходов различных грызунов, ведущих норный и подземный образ жизни (сурки, суслики, слепыши и др.). К особому типу первичных местонахождений относятся древние природные ловушки в натеках асфальта и вязкой, окисленной нефти (Бинагады на Апшеронском п-ове, Кармалки в Татарии). Все это определяет своеобразный характер выборочности, действовавшей при образовании как первичных, так и вторичных скоплений костных остатков грызунов.

На территории СССР наиболее богаты остатками грызунов следующие местонахождения: нижнемиоценовое на северном берегу Аральского моря (залив Перовского) у пос. Агыспе, в составе так называемой «аралотериевой фауны»; средне- или верхнеплиоценовое — в г. Одессе («катакомбы»), верхнеплиоценовое у Ногайска (Азовское побережье) и Тологоя (Прибайкалье); плейстоценовые — Бинагады на Апшеронском п-ове (ископаемая нефтяная ловушка времени в. плейстоцена), крымские пещеры с отложениями, начиная со времени среднего палеолита до мезолита включительно (Киик-Коба, Чокурча, Аджи-Коба, Сюрень I и II, Алимовский навес и др.), верхнеплейстоценовое местонахождение у г. Новгорода-Северского на Десне и многочисленные голоценовые.

Принципы систематики. Систематика отряда грызунов является наименее выясненной по сравнению с систематикой других отрядов млекопитающих. Причина этого заключается в многообразии разветвлений и быстрой эволюции группы, а также в многочисленных случаях параллельного развития. Трудности построения естественной системы увеличиваются из-за слабой изученности и плохой сохранности остатков ископаемых форм. Как и для многих других отрядов млекопитающих, она строилась вначале преимущественно на внешних признаках, а из внутренних — на особенностях строения черепа. С утверждением в систематике филогенетического принципа возросло значение последнего, а также стали широко использоваться особенности строения зубов, сохраняющихся в ископаемом состоянии лучше других частей. Основой современной систематики грызунов являются особенности строения зубов. Признаки постраниального скелета современных, а тем более ископаемых грызунов, как правило, слабо изучены и для целей систематики почти не используются. Действительно, основные направления эволюции бугорчатых зубов (см. выше), как и различные мелкие особенности строения элементов жевательной поверхности и корней, являются (с учетом случаев параллельного развития) хорошими показателями родственных отношений как между крупными группами, так и внутри них. При этом необходимо учитывать различное филогенетическое значение основных бугров, поддерживаемых, как правило, корнями, а также их производных, и разнообразных вторичных, чисто поверхностных эмалевых образований.

Однако нередко оказывается, что при сходном строении зубов многих ископаемых форм у них имеются существенные отличия в строении нижней челюсти и осевого черепа, связанные с различиями в строении жевательной мускулатуры, а следовательно, и с характером питания. В результате, при получении более полных палеонтологических материалов нередко коренным образом изменяются представления о филогенетических и систематических взаимоотношениях отдельных групп отряда, сложившиеся на основании изучения зубов.

Кроме деталей строения жевательной поверхности коренных зубов, для целей систематики нередко пользуются также различиями в числе и расположении их корней, в особенности относительно альвеолярной части резца нижней челюсти, в дальности захождения этой части резца в направлении назад, в степени развития альвеолярных бугров или отростков (см. выше). Все эти признаки, так же как и другие детали строения нижней челюсти (например, положение углового отдела в плоскости челюсти или вне ее), имеют особенно существенное значение для систематики ископаемых грызунов, у которых эта часть черепа сохраняется чаще и лучше других. Систематическое значение имеет величина и форма подглазничного отверстия, степень обособленности канала для прохождения

сосудов и нервов на его внутренней стенке, а также — развития передненаружного угла его внешней стенки, разрастающегося у некоторых видов в предглазничный бугор (рис. 133, 152 и др.), от которого отходят сухожилия одной из частей большой жевательной мышцы. Диагностическое (и филогенетическое) значение имеет форма и величина массетерной площадки верхнечелюстной кости, образующей переднюю стенку глазницы и приобретающей в некоторых случаях форму хорошо обособленной прямоугольной пластинки, положение нижнего края скуловой дуги, детали строения заднего отдела твердого нёба и некоторые другие признаки.

Положение в системе, филогения. Сохранение в отряде грызунов, наряду с высокой специализацией к питанию растительной пищей, архаических признаков (примитивное строение головного мозга, остатки чешуйчатого покрова и др.) указывает на достаточно древнее отхождение отряда от общего ствола млекопитающих. Наиболее древние остатки грызунов обоих подотрядов известны из верхнего палеоцена С. Америки, однако, как и для других млекопитающих, это время нельзя считать временем их первого появления. Хотя для однорезцовых они весьма немногочисленны и фрагментарны, строение их уже достаточно типично. В частности, резцы обладали постоянным ростом, что позволяет думать о сходном с современными грызунами строении нижней челюсти, жевательной мускулатуры и других признаков. Все древнейшие однорезцовые как из палеоцена, так и из нижнего и среднего эоцена, когда их остатки известны уже и из Европы (*Plesiarctomys, Prosciurus, Plesispermophilus*), относятся к вымершему сем. Ischyromyidae. Возможно, что многие из них вели подземный образ жизни. Дивергенция этого семейства (по некоторым авторам, подотряда Protrogomorpha с рядом семейств) отмечается лишь с верхнего эоцена. В отложениях этого времени остатки грызунов становятся многочисленными. Они известны в верхнем эоцене из большого числа местонахождений Сев. полушария; в это время уже представлены многие из современных семейств и коренные зубы их представителей уже обнаруживают признаки высокой специализации современных Simplicidentata.

Некоторые исследователи полагают, что грызуны появились не ранее нижнего палеоцена (Matthew, 1910; Wilson, 1951; Wood, 1959); другие относят их появление к меловому времени или даже к верхней юре. Возможно, что развитие грызунов в какой-то мере сдерживало расцвет многобугорчатых (стр. 64), сходных с грызунами по строению черепа, резцов и другим признакам, а также, вероятно, и по образу жизни. Лишь после вымирания в верхнем эоцене названной группы грызуны могли занять их экологические ниши, в связи с чем и произошел в это время их бурный расцвет и дивергенция.

Отношение грызунов к другим отрядам класса не выяснено. Обычно их или сближают с древними насекомоядными или даже производят от них (Винге). Родственные взаимоотношения даже многих крупных систематических групп внутри отряда также во многом неясны. Общая графическая схема филогенеза грызунов была дана одним из первых Тулльбергом (1899), данные которого в большинстве своем устарели; кроме того, ископаемые грызуны в этом построении им почти не учитывались.

Схема, предлагаемая в настоящем томе для однорезцовых (рис. 73), составлена на основании новейших работ Симпсона (1945), Шауба (1925, 1951, 1953), Стёртона (1935), Лавока́ (1953), Вуда (1955, 1959), Аргиропуло (1939, 1940), Виноградова (1937, 1952) и других ученых; использованы также личные указания проф. Б. С. Виноградова. Схема имеет целью дать лишь общее представление о состоянии вопроса в соответствии с наиболее распространенными взглядами на филогенетические отношения в пределах подотряда. Для зайцеобразных подобная же схема (рис. 74) отличается от известных схем Болина (1942), Дайса (1929) и Симпсона (1945). Она составлена по данным новейшей ревизии ископаемых и современных зайцеобразных Гуреева (1960).

В пределах подотряда зайцеобразных (Duplicidentata) уже издревле намечаются две линии развития. Одна из них включает палеоценовое сем. Eurymylidae, известное из Азии. Его представители быстро прошли путь специализации зубной системы и к концу палеоцена, очевидно, вымерли. Второе направление, приведшее в конечном счете к образованию семейств зайцев (Leporidae) и пищух (Lagomyidae), связано с ископаемым сем. Palaeolagidae (Гуреев, 1957), известным в составе двух подсемейств из олигоцена Азии и Америки, но без сомнения, более древних. Некоторые особенности зубов у представителей этого семейства более примитивны, чем у позднейших Lagomorpha. Так, у них еще сохранился на нижних заднекоренных зубах третий, задний элемент — метаконид. Это заставляет искать корни Palaeolagidae, по крайней мере, в палеоцене и с этого времени допускать расхождение обеих групп зайцеобразных.

Позже, вероятно, в эоцене, от представителей одного из подсем. Palaeolagidae (Amphilaginae) произошли лищухи (Lagomyidae); от другого (Palaeolaginae) — зайцы (Leporidae). В обеих этих ветвях параллельно и независимо исчез на нижних коренных зубах метаконид и остались два элемента: пара- и протоконид.

В пределах подотряда Simplicidentata наиболее ясно очерченную группу составляют бел-

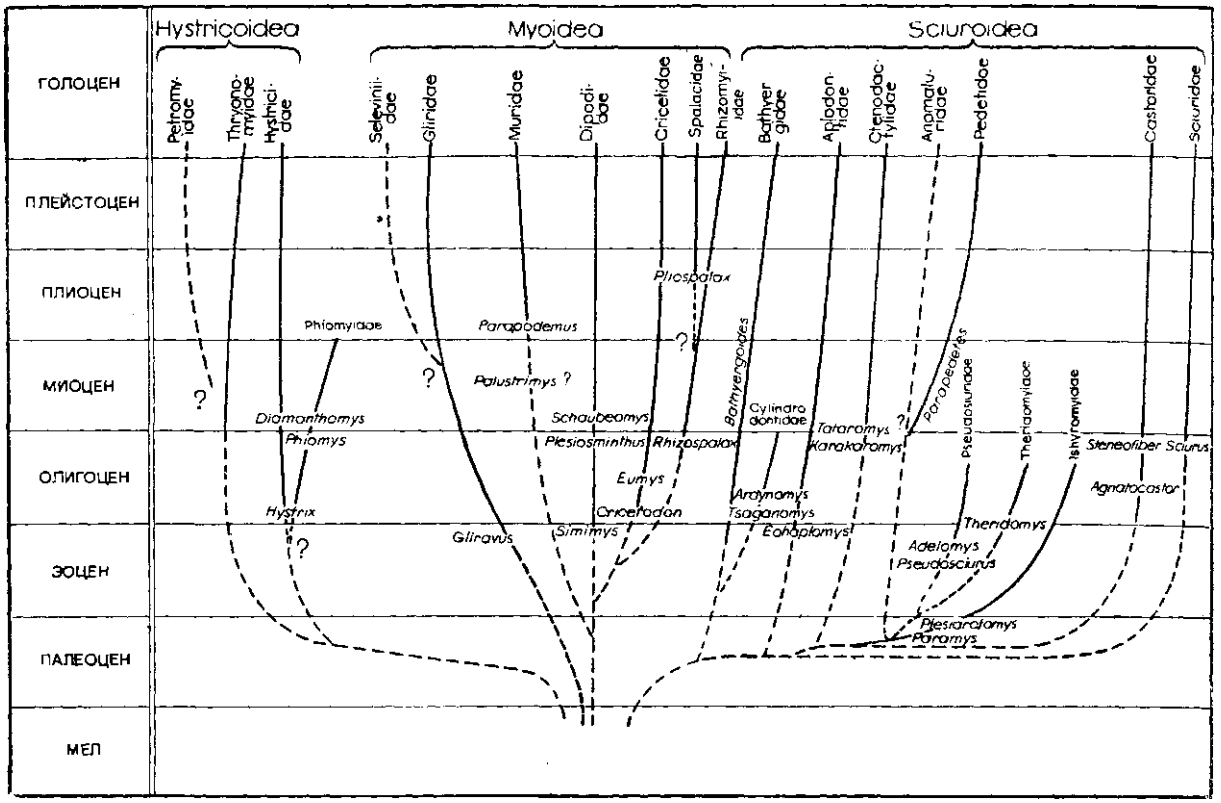


Рис. 73. Филогения палеарктических Simplicidentata (по Симпсону, Шаубу, Лавока и Вуду, с изменениями)

кообразные (Sciuromorpha). В последние годы исследованиями Штелина и Шауба (1953) и Лавока (1951, 1955) выяснено бывшее весьма спорным положение в ней двух вымерших европейских олигоценовых семейств: Pseudosciuridae и Theridomyidae. Оба они близко родственны между собой, а также с Anomaluridae и даже объединяются в один подотряд (Wood, 1955). Происходит эта группа, скорее всего, от древних Ischyromyidae. Сходство же Theridomyomorpha с Hystricomorpha Евразии и Африки, а также с дикобразообразными грызунами Западного полушария есть результат конвергентного развития. К белкообразным относятся, по-видимому, также сем. Bathyergidae и Ctenodactylidae. Последнее, по мнению Лавока́ (1955), имеет ряд общих черт новятся древние филогенетические связи с беличьими и батиергид.

Различны взгляды и на положение семейств слепышей (Spalacidae), ризомисов (Rhizomyidae), внутри мышеобразных (Myomorpha) и цокоров (*Myospalax*) внутри хомякообразных. Не вполне ясно также филогенетическое положение настоящих мышей (Muridae), так как представители их неизвестны глубже в. миоцена; на основании сравнительно-морфологических данных можно предположить наличие у них общих древних предков с хомяками (Cricetidae). В то же время эти последние, вместе с тушканчиками (Dipodidae), больше тяготеют к древним беличьим, чем сони (Gliridae) — хорошо обособленная и, по-видимому, древняя группа мышеобразных Восточ-

ного полушария, которую некоторые исследователи считают за самостоятельную ветвь развития Simplicidentata (рис. 74).

Дикобразообразные грызуны (Hystricomorpha) — вполне четко обособленная группа однорезцовых, населяющая преимущественно Западное полушарие. Из трех семейств Восточного полушария Hystricidae Европы и Азии — наиболее древнее и самостоятельное, два других — африканские Petromyidae и Thryonomyidae, возможно, близки к южноамериканским

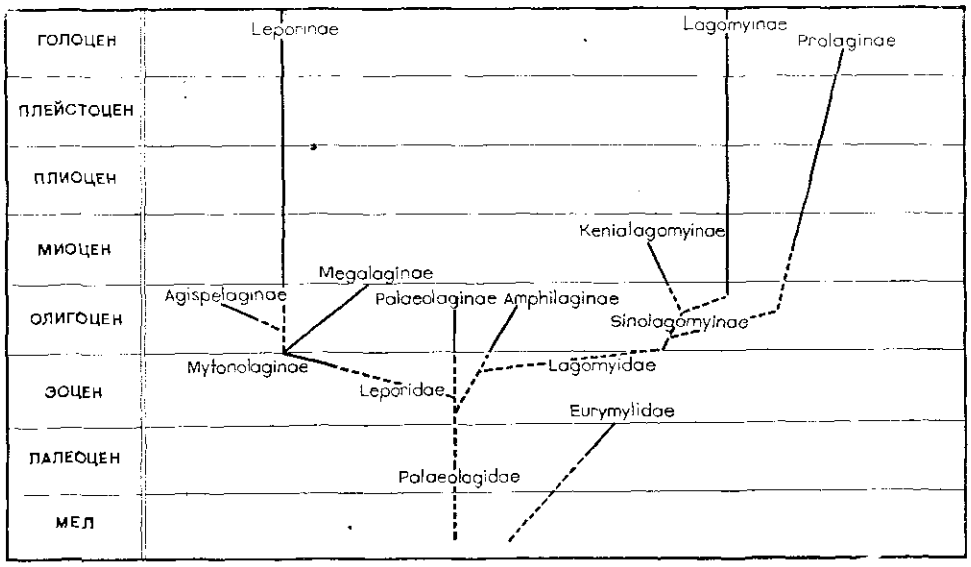


Рис. 74. Филогения Duplicidentata (по А. Гурееву)

семействам (Simpson, 1945), хотя некоторые (Stehlin и Schaub, 1951) объясняют это сходство лишь конвергенцией. Впрочем имеется несколько родов африканских ископаемых дикобразообразных грызунов (*Phiomys, Diamanothomys* и др.), выделенных Вудом (1955) в особое семейство Phiomyidae, которые также указывают на подобную связь и на происхождение тех и других от каких-то общих предков, возможно, из группы Ischyromyidae.

Геологическое и географическое распространение семейств грызунов дано на рис. 75.

Значение для решения вопросов палеогеографии и стратиграфии. Грызуны связаны с более разнообразными условиями существования, чем другие отряды млекопитающих, и в строении их скелета более четко выражены приспособительные особенности к различным способам передвижения и добывания пищи. Кроме того, способность их к быстрому размножению определяет более быстрый общий темп их эволюции, чем у крупных млекопитающих. Все это заставляет считать ископаемых грызунов более, чем крупных зверей, пригодными как для характеристики условий существования прошлого, так и для целей стратиграфии. Однако плохая изученность известных к настоящему времени остатков, а также указанные выше особенности их накопления и захоронения, пока еще ограничивают возможность широкого использования ископаемых грызунов для этих целей.

Географические и экологические заключения могут быть сделаны более подробно только для неогена, по преимуществу плиоцена, и плейстоцена.

При палеогеографических реконструкциях на основании пещерных скоплений следует учитывать характер биологической выборочности, осуществлявшейся хищниками. Результаты ее сказываются, как правило, в том, что относительное обилие особей видов открытых биотопов оказывается бо́льшим, чем особей, населявших лесные участки, отчего может создаться преувеличенное представление о степени безлесности района местонахождения в прошлом.

При использовании остатков грызунов для целей стратиграфии необходимо учитывать следующие осложняющие обстоятельства: 1) там, где характер фоссилизации остатков допускает их переотложение, оно совершается значительно легче, чем в отношении костей крупных зверей, что определяет большую геологическую разновозрастность остатков грызунов в древних аллювиальных отложениях; 2) кости грызунов, захороненных в ископае-

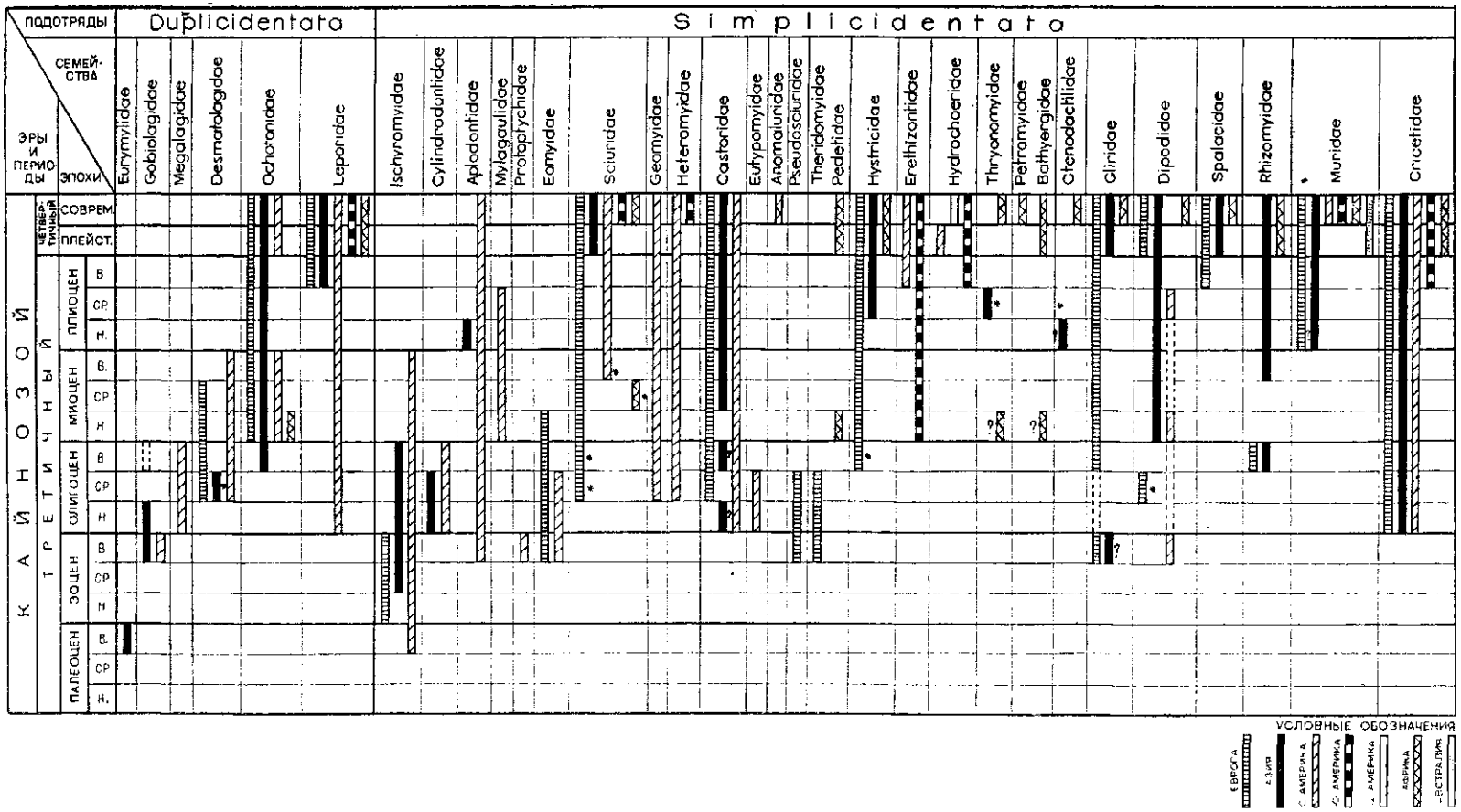


Рис. 75. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Rodentia

Семейства, известные только из Ю. и Ц. Америки, в схему не включены. Знак вопроса слева от колонки означает сомнительность геологического возраста, справа—неуверенность в принадлежности к данному семейству; звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

мых кротовинах, обычно значительно моложе окружающего их слоя и часто соответствуют по возрасту вышележащим горизонтам ископаемой почвы; 3) возраст остатков, происходящих из пещерных местонахождений, при отсутствии датирующих отложения орудий древнего человека, в ряде случаев может быть определен по высоте расположения пещеры, возраст которой сопоставляется с известным возрастом речной террасы соответствующего уровня. Для пещер карстового типа следует также принимать во внимание данные о времени прекращения и оживления процессов карстообразования, совпадающих с изменениями в ходе накопления пещерных отложений.

ПОДОТРЯД DUPLICIDENTATA (LAGOMORPHA). ДВУРЕЗЦОВЫЕ ИЛИ ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ[1]

Позади передней пары верхних резцов расположена вторая пара более мелких, имеющих молочных предшественников (рис. 76). Вдоль передней поверхности передней пары верхних резцов (рис. 77) проходит борозда, на дне которой может выступать дентин. Переднекоренных $\frac{3}{2}$, заднекоренных $\frac{3-2}{3-2}$ у поздних — без корней. Передний P и задний M, по крайней мере в верхней челюсти, заметно меньше остальных.

Жевательная поверхность P^4—M^2 состоит из суженных внутрь, вытянутых в ширину треугольников, три бугорка которых связаны между собой; протокон большей частью разделен внутрь входящей поперечной складкой, у поздних форм очень глубокой; возможна также небольшая складочка снаружи, между пара- и метаконом. Жевательная поверхность P_4—M_2 состоит из поперечно вытянутых петель овальной или ромбовидной формы; у древних форм этих петель три, у более поздних — две (метаконид исчезает). Петли разделены глубокими входящими складками — у более древних снаружи и изнутри, у поздних — только снаружи. Корней на верхних коренных первоначально три, по числу основных бугорков, позже корни пара- и метакона утрачиваются. Нижние коренные — с корнями по числу сохранившихся элементов коронки. У поздних форм высококоронковые зубы (кроме нижних коренных пищух), снизу открытые, постоянно растущие. Жевательные поверхности верхних коренных скошены внутрь, нижних — наружу; расстояние между рядами верхних больше, чем между рядами нижних на ширину зубного ряда. Сочленовная ямка на черепе короткая и широкая, суставной мыщелок нижней челюсти длинный и узкий. Нижнеглазничное отверстие мало, и через него никогда не проходит

Рис. 76. *Lepus timidus* L.
Передняя часть черепа, снизу.
× 1. *а*—вторая пара резцов

часть жевательной мышцы. Угловой отдел челюсти имеет форму вертикальной пластинки и не образует загнутых внутрь или отогнутых наружу отростков. Костное нёбо укорочено до степени узкого мостика позади широких и длинных резцовых отверстий. Кости пред-

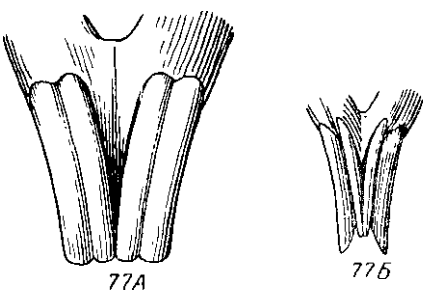


Рис. 77. Передняя поверхность верхних резцов двурезцовых грызунов.
Схемы
А заяц, *Б* - пищуха. Увеличено

плечья не сращены (но соединены неподвижно), лучевая значительно толще локтевой или они равной толщины (у пищух). Малая берцовая кость срастается с большой на протяжении $^3/_5$—$^1/_2$ ее длины сочленяется с астрагалом и пяточной. Тело пяточной кости длинное; наибольшая ширина его $^2/_3$—$^1/_2$ длины.

Замечания. Задняя пара верхних резцов (рис. 76, *а*) служит опорой для нижних резцов при откусывании. У ряда видов длинные задние резцы вместе с передними выполняют

[1] Автор — А. А. Гуреев. Характеристика, кроме особенностей коренных зубов, дана почти исключительно по современным формам; то же и для отдельных групп.

функцию терки при обгладывании больших поверхностей сверху. Они также способствуют затачиванию эмали на режущем крае нижнего резца при его прохождении между передней и задней парой верхних резцов во время пережевывания пищи. Это последнее совершается путем попеременных боковых движений нижней челюсти, при которых работает каждый раз только один из ее зубных рядов, с размахом движения, соответствующим разнице в ширине расстановки верхних и нижних зубных рядов. Такое движение обеспечивается упомянутой выше формой челюстного сустава. Чтобы достигнуть противостояния верхних и нижних резцов, необходимого для грызения, требуется лишь незначительное выдвижение нижней челюсти вперед. С этим связано и слабое развитие нижнеглазничного отверстия, через которое не проходит передняя часть внутренней доли большой жевательной мышцы.

Duplicidentata — примитивная, резко обособленная от остальных грызунов группа, многими признаваемая за самостоятельный отряд — Lagomorpha. Ряд приспособительных особенностей в строении черепа и скелета конечностей сходен с таковыми у копытных. В. палеоцен (Азия) — совр.; в СССР со ср. олигоцена. Четыре семейства: Eurymylidae, Palaeolagidae, Leporidae, Lagomyidae. Филогенетические отношения внутри подотряда см. стр. 127 и рис. 74.

СЕМЕЙСТВО PALAEOLAGIDAE DICE, 1929

$P\frac{3}{2}M\frac{3-2}{3-2}$ с хорошо развитыми корнями. На жевательной поверхности верхних коренных обычно развиты бугорки по наружному краю и эмалевые гребешки различной формы, идущие от внешнего края зуба внутрь. Внутренняя входящая складка на P^4—M^2 мелкая или отсутствует. По крайней мере, часть нижних коренных состоит из трех элементов, а на жевательной поверхности — из трех лопастей или петель, задняя из которых (метаконид) отделена от предшествующей входящими складками на наружной и внутренней сторонах зуба. M_3 не более, чем с двумя конидами. Два подсемейства: Palaeolaginae с двумя родами и Amphilaginae — с тремя. Олигоцен—ср. миоцен Европы, Азии, С. Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО PALAEOLAGINAE DICE, 1929

В верхней челюсти три заднекоренных зуба. На заднем нижнем коренном (M_3) — две петли (метаконид отсутствует). Олигоцен, Азия и С. Америка.

Desmatolagus Matthew et Granger, 1923. Тип рода — *D. gobiensis* Matt. et Grang., 1923; олигоцен. Монголия (Хзанда-Гол). P^2 в несколько раз меньше P^3. Внутренняя входящая складка имеется из верхних коренных только на M^2. P_3 с одной входящей складкой. Метаконид (третья петля) есть только на P_4, M_1 и M_2. (Рис. 78, 79). Семь

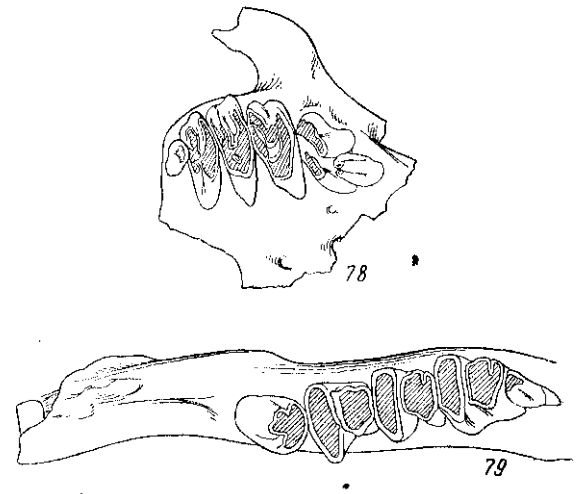


Рис. 78—79.

Рис. 78—*Desmatolagus gobiensis* Matthew et Granger. Правые верхние коренные зубы. Рис. 79—*D. robustus* Matthew et Granger. Левые нижние коренные зубы, × 3. Олигоцен Монголии (Matthew and Granger, 1923)

видов. Н.—ср. олигоцен Монголии, Китая, С. Америки. Кроме того: *Palaeolagus* Leidy, 1856 (олигоцен С. Америки).

СЕМЕЙСТВО LAGOMYIDAE LILLJEBORG, 1866 (OCHOTONIDAE THOMAS, 1897). ПИЩУХОВЫЕ

Череп уплощенный, его лицевой отдел укороченный, надглазничные отростки отсутствуют. Межглазничное пространство узкое, глазницы хорошо видны сверху. На боковых поверхностях верхнечелюстных костей крупные отверстия. Слуховые пузыри большие, стенки их губчатые, слуховые отверстия находятся на их наружной поверхности. Половины нижней челюсти соединены подвижно. Передние резцы верхней челюсти с глубокой передней продольной бороздой; их режущий край у борозды имеет глубокую выемку, так что резцы кажутся раздвоенными на конце. $P\frac{3}{2}M\frac{2}{3-2}$ без корней или корни слабо развиты; M^3 всегда отсутствует. P^4—M^2 рассечены внутренней входящей складкой не менее, чем до половины ширины зуба; ее края гладкие. P_4—M_2 состоят из двух приблизительно равных призм, на жевательной поверхности — петель ромби-

ческой формы, соединенных цементом. Метаконид (третья петля), кроме M_2 рода *Prolagus*, отсутствует. M_3 — из одной призмы (петли). Ключица хорошо развита. Тазовые кости не образуют симфиза. Задние конечности едва превосходят по длине передние. Хвостовой отдел укорочен. Ср. олигоцен — совр. Три подсемейства: Sinolagomyinae, Prolaginae, Lagomyinae. Ср. или в. олигоцен — совр.

ПОДСЕМЕЙСТВО SINOLAGOMYINAE GUREEV, 1960

Верхние коренные зубы с корнями. Внутренние входящие складки P^4—M^2 достигают середины ширины зуба. M_2 состоит из двух призм. P_2 и P_3 мельче, чем у Lagomyinae. Ср.—в. олигоцен.

Sinolagomys Bohlin, 1937. Тип рода — *S. kansuensis* Bohl., 1937; в. олигоцен, Китай, Ганьсу, Шаргалтейн-Тал. Нижняя челюсть относительно массивная. Задние петли жевательной поверхности P_4—M_2 уже передних и иной формы. Четыре вида. Ср.—в. олигоцен Китая, Монголии.

Ochotonolagus Gureev, 1960. Тип рода — *O. argyropuloi* Gur.; ср. олигоцен, Монголия, Татал-Гол. Нижняя челюсть относительно тонкая. Задние и передние петли жевательной поверхности P_4—M_2 сходной величины и формы. Один вид, из одного местонахождения.

Кроме того: *Oreolagus* Dice, 1917 (н.—в. миоцен С. Америки); *Austrolagomys* Stromer, 1926 (н. миоцен Африки); *Kenialagomys* Mac-Innes, 1953 (н. миоцен Африки), *Heterolagus* Crusafont, Villalta et Tenyols (н. миоцен Европы).

ПОДСЕМЕЙСТВО LAGOMYINAE LILLJEBORG, 1866

Верхние коренные зубы без корней. Внутренние входящие складки P^4—M^2 рассекают зуб почти до его наружной стенки. P_2^2 и P относительно крупные. M_2 состоит из двух призм. Н. миоцен — совр.

Ochotona Link, 1795 (*Pica* Lacepede, 1799; *Lagomys* Cuvier, 1800). Пищухи. Тип рода — *Lepus dauricus* Pallas, 1773; современный, горы на р. Селенге (Забайкалье). Средней величины (длина P_3—M_3 до 9,6—10 *мм*). Угловая лопасть нижней челюсти неширокая; вершина углового отростка — ниже уровня основания M_3. Высота нижней челюсти у M_3 менее длины диастемы. P_3 с неглубокими складками, одной на внутренней и двумя на наружной стороне, или неглубокой бывает только передняя складка наружной стороны этого зуба. Передняя петля P_3 не обособлена от его заднего отдела. (Рис. 80.) Несколько видов. Плиоцен — плейстоцен З. Европы;

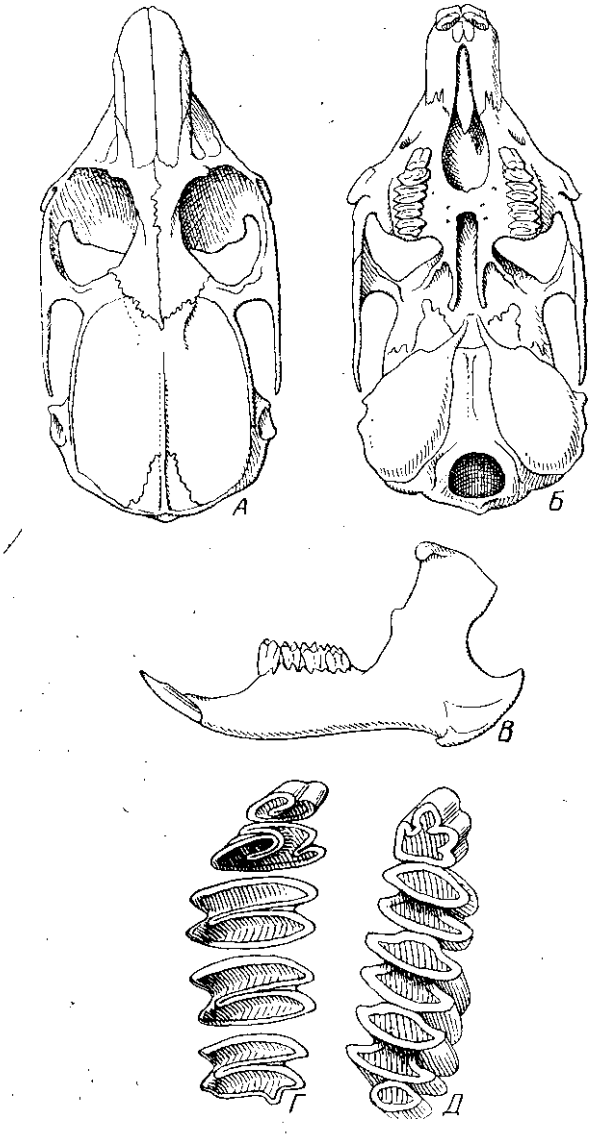


Рис. 80. *Ochotona daurica* Pallas
Череп, × 1,5. *А*—сверху; *Б*—снизу; *В*—нижняя челюсть снаружи (Огнев, 1940). Коренные зубы, × 6. *Г*—правые верхние, *Д*—правые нижние

плиоцен — совр. Азии; плейстоцен — совр. С. Америки.

Proochotona Chomenko, 1914. Тип рода *P. eximia* Chom., 1914; в. миоцен Молдавии, Тараклия. Крупные формы (длина P_3—M_3 до 13 *мм*). Угловая лопасть нижней челюсти широкая; вершина углового отростка выше уровня основания M_3. Высота нижней челюсти у M_3 больше длины диастемы. P_3

с глубокими входящими складками, одной на внутренней и двумя на наружной стороне. Передняя петля не обособлена от его заднего отдела. Несколько видов. В СССР: в. миоцен—ср.(?) плиоцен Молдавии; ср.(?) и в. плиоцен Ю. Украины, Киргизии, Прибайкалья; ср. плейстоцен Закавказья. В. плиоцен—ср. плейстоцен Европы и Азии.

Кроме того: *Lagopsis* Schlosser, 1884 (миоцен Европы); *Ochotonoides* Teilhard et Joung, 1931 (плиоцен и плейстоцен Азии).

ПОДСЕМЕЙСТВО PROLAGINAE SUBFAM. NOV.

Верхние коренные зубы без корней. В отличие от всех зайцеобразных M_3 отсутствует. M_2 состоит из трех призм, — имеется небольшой метаконид. Внутренние входящие складки P^4—M^2 менее глубокие, чем у Lagomyinae. Один род *Prolagus*.

Prolagus Pomel, 1853 (*Myolagus* Hensel, 1856). Тип рода — *Lepus oenigensis* Koenig, 1825; миоцен, Германия. Размеры с крупную пищуху (альвеолярная длина нижних коренных 10—11 *мм*). P_3 с двумя входящими складками эмали на наружной стороне и двумя на внутренней; из них передняя внутренняя — сложная, образует на жевательной поверхности разветвляющийся рисунок и вместе с задней наружной глубоко проникает назад, доходя почти до заднего края зуба.

Рис. 81. *Prolagus oeningensis* Koenig
Левые нижние коренные зубы, × ок. 5
(F. Major, 1899)

Передний участок передней петли часто обособлен, реже соединен узкой эмалевой перемычкой с наружной или внутренней частями зуба. (Рис. 81.) Три—четыре вида. Для СССР имеется непроверенное указание на нахождение в ср. плиоцене Молдавии (Хоменко, 1914). Ср. миоцен — плейстоцен З. Европы[1].

СЕМЕЙСТВО LEPORIDAE GRAY, 1821. ЗАЙЦЕВЫЕ

Череп высокий, с широким лицевым отделом. Надглазничные отростки всегда хорошо развиты. Межглазничное пространство широкое, глазницы сверху не видны. Боковые поверхности верхнечелюстных костей имеют решетчатое строение. Слуховые пузыри относительно мелкие, стенки их не бывают губчатыми; имеется небольшой, направленный наверх слуховой канал. Половины нижней челюсти соединены в симфизе неподвижно. Передние резцы верхней челюсти с неглубокой передней продольной бороздой (рис. 77А); их режущий край имеет лишь слабую вырезку и не кажется раздвоенным. P^3_2—M^3_3, с в. миоцена без корней (постоянно растущие); M^3 всегда есть (кроме некоторых особей *Pentalagus furnessi*). Внутренняя входящая складка на P^1—M^2 развита различно. P_4—M_2 из двух призм, на жевательной поверхности — с двумя петлями различной величины и формы. Ключицы отсутствуют или рудиментарны. Тазовые кости образуют лонное сращение. Задние конечности, как правило, значительно превышают по длине передние; хвостовой отдел позвоночника, за редкими исключениями, длиннее, чем у пищух. Н.—в. эоцен — совр. Четыре подсемейства: Mytonolaginae, Megalaginae, Agispelaginae, Leporinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО AGISPELAGINAE GUREEV, 1953

Коренные зубы с корнями. Внутренние входящие складки на P^4—M^2 развиты слабее, чем у представителей других подсемейств; их

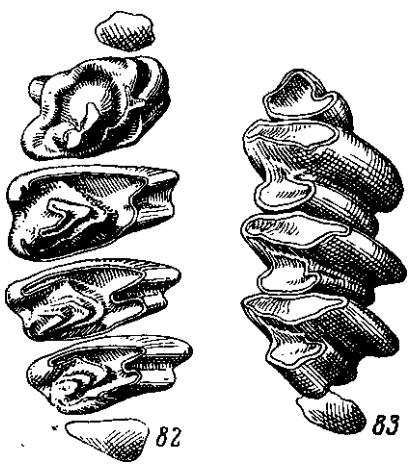


Рис. 82—83. *Agispelagus simplex* Argyropulo
Рис. 82—верхние коренные зубы. Рис. 83—нижние коренные зубы, × 7,5. Н. миоцен Аральского моря

края ровные. P^3 — с тремя, иногда — с двумя входящими складками на передней поверхности. Передние призмы P_4—M_2 значительно шире и выше задних. Н. олигоцен — н. миоцен.

[1] На Корсике *P. sardus* Wagn. дожил до неолита (голоцен) включительно, а на одном из маленьких островов вблизи Сардинии, возможно, даже до XVII столетия (Tobien, 1935).

Agispelagus Argyropulo, 1939. Тип рода — *A. simplex* Arg., 1939; н. миоцен, Казахстан (северное побережье Аральского моря,

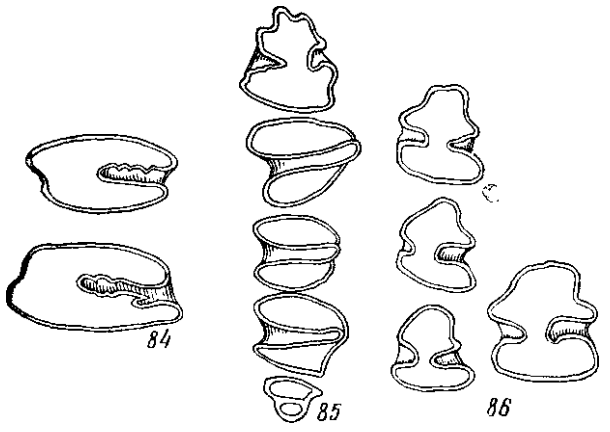


Рис. 84—86. *Alilepus annectens* Schlosser
Рис. 84—верхние коренные зубы. Рис. 85—нижние коренные зубы. Рис. 86—варнации в строении P_3. Схемы (Гуреев, 1953; по Dice, 1929)

Агыспе). Размеры мелкие (длина P_3—M_3 8,8—12,8 *мм*). По крайней мере, M^1 и M^2 с внутренней входящей складкой, не достигающей середины ширины зуба. Ширина коронки P^4—M^2 больше длины в 1,5—1,75, редко в два раза. Передние призмы P_4—M_2 внутри сильно подняты и заострены (сходство с родом *Lepus*); задние призмы во внутреннем отделе круто поднимаются вперед, достигая здесь вершины передних призм и сливаясь с ними. (Рис. 82, 83.) Два вида. В н. миоцене Казахстана (северный берег Аральского моря) и в ср. олигоцене Монголии (Татал-Гол).

Procaprolagus Gureev, 1960. Тип рода — *Desmatolagus vetustus* Burke, 1941; н. олигоцен, Монголия, Улан-Гочу. Размеры мелкие (длина P_3—M_3 9,1 *мм*). Входящие внутренние складки на всех верхних коренных отсутствуют. Ширина коронок P^4—M^2 больше их длины в 2,25—3 раза. Передние призмы P_4—M_2 внутри не подняты и не заострены; задние призмы внутри не поднимаются до уровня передних и отграничены от них. Четыре вида. Н.—ср. олигоцен Монголии.

ПОДСЕМЕЙСТВО LEPORINAE GRAY, 1821

Коренные зубы без корней, постоянно растущие. Внутренние входящие складки P^4—M^2 доходят не менее, чем до середины ширины зуба; их края большей частью волнистые. P^3 с ровной передней поверхностью. Передние призмы P_4—M_2 лишь незначительно выше и шире задних. Н. миоцен — совр. Европы, Азии, Африки, С. и Ю. Америки.

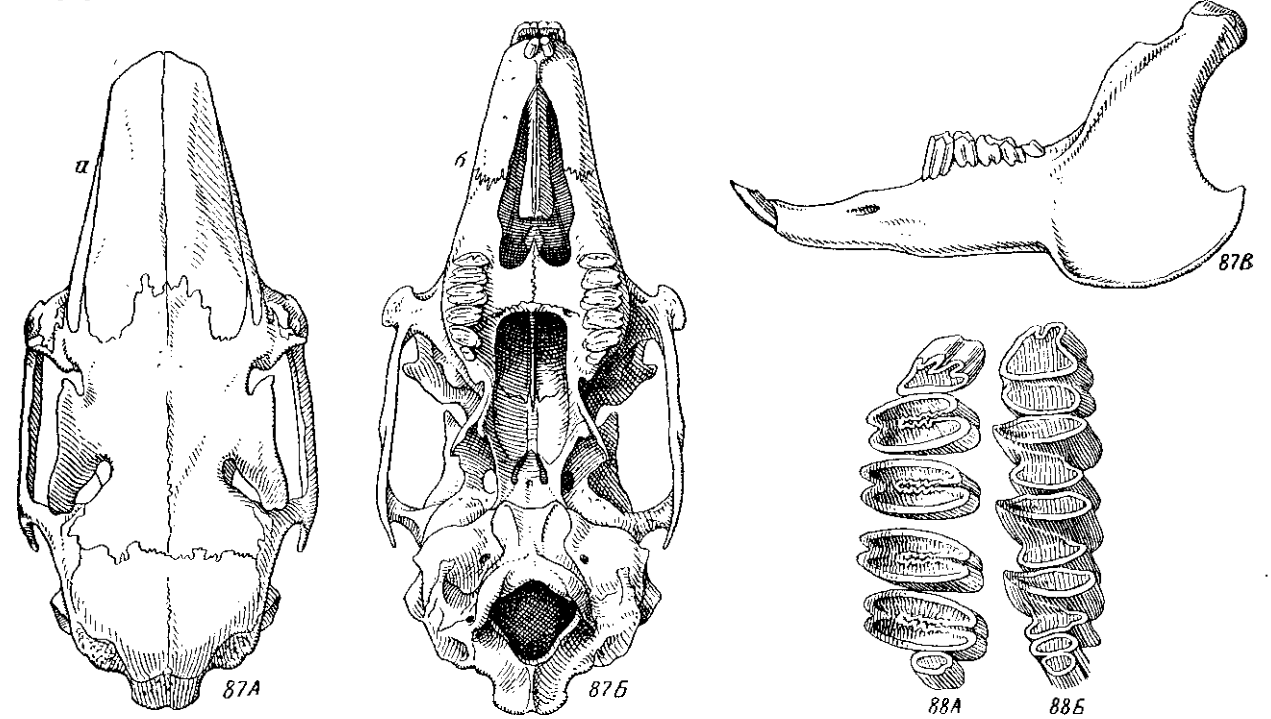


Рис. 87—88. *Lepus* L.
Рис. 87—*L. europaeus* Pallas, ×1. Череп. *А* сверху, *Б*—снизу; *В*—нижняя челюсть (Огнев, 1940). Рис. 88—*L. timidus* L. Коренные зубы, ×3. *А*—верхние, *Б*—нижние

Alilepus Dice, 1929 (*Allolagus* Dice, 1929). Тип рода — *Lepus annectens* Schlosser, 1924; плиоцен Китая. Размеры средние (длина P_4—M_3 до 18 *мм*). P_3 относительно крупный, не короче P_4, с двумя входящими навстречу одна другой складками — с наружной и с внутренней сторон. (Рис. 84—86.) Несколько видов. В СССР с в. миоцена (*L. lascarevi* Chomenko) до ср. или в. плиоцена юга Европейской части СССР; миоцен — плиоцен З. Европы, плиоцен Азии.

Lepus Linnaeus, 1758. Зайцы. Тип рода — *L. timidus* L., 1758; соврем., Ю. Швеция. Размеры крупные (длина P_4—M_3 до 20 *мм*). P_3 не короче, чем P_4, с одной наружной входящей складкой, почти достигающей внутренней стороны зуба. (Рис. 87, 88.) До 15 видов. В СССР со ср. или в. плиоцена (Одесса, «катакомбы») до совр. Плиоцен — совр. Европы, Азии, Африки, С. Америки.

Pliolagus Kormos, 1934 (*Hypolagus* Dice, 1917). Тип рода — *Oryctolagus beremendensis* Kormos, 1931; плиоцен, Венгрия. Размеры средние (длина P_4—M_3 15 *мм*). P_3 с одной наружной складкой, доходящей не далее середины зуба. Несколько видов. В СССР с в. миоцена до ср. плейстоцена; плиоцен З. Европы.

Кроме того: *Archaeolagus* Dice, 1917 (н. миоцен С. Америки); *Hypolagus* Dice, 1917 (ср. миоцен—плейстоцен С. Америки; в. плиоцен—плейстоцен Европы, Азии); *Pratilepus* Hibbard, 1939 и *Necrolagus* Hibbard, 1939 (в. плиоцен С. Америки) и 11 современных родов, из которых для четырех (*Caprolagus* Blyth, 1845; *Sylvilagus* Gray, 1867; *Pronolagus* Lyon, 1903; *Oryctolagus* Lilljeborg, 1874) известны ископаемые остатки.

ПОДОТРЯД SIMPLICIDENTATA. ОДНОРЕЗЦОВЫЕ

В верхней челюсти одна пара резцов; передняя поверхность их гладкая, реже на ней имеется одна или две продольные борозды. Переднекоренных обычно $\frac{1}{1}$, реже $\frac{2}{1}$; заднекоренных — $\frac{5}{4}$—$\frac{2}{2}$, очень редко $\frac{1}{1}$; в нижней челюсти не больше, чем в верхней. Коренные от низкокоронковых с корнями до высококоронковых без корней (с постоянным ростом). Жевательная поверхность их различна: трех- или четырехбугорчатая до складчатой различного типа. Скошенность жевательных поверхностей если и есть (обычно в задних отделах зубных рядов), то в верхней челюсти в направлении наружу, в нижней — внутрь; расстояние между рядами верхних зубов всегда меньше, чем между рядами нижних. Нижнечелюстные ветви соединены между собой в области симфиза подвижно или неподвижно. Сочленовная ямка на скуловых отростках височных костей, как правило, узкая и длинная[1]. Нижнеглазничное отверстие нередко увеличенное и через него проходит значительная передняя часть внутренней доли большой жевательной мышцы. Угловой отдел нижней челюсти, как правило, образует хорошо развитые, отогнутые наружу или частично загнутые внутрь угловые отростки. Костное нёбо большей частью длинное, резцовые отверстия короткие и узкие. Кости предплечья соединены подвижно (возможны вращательные движения); по толщине они приблизительно одинаковы. Малая берцовая кость, за очень редкими исключениями, не сочленяется с астрагалом и пяточной костью. Тело последней относительно короткое: наибольшая ширина ее, как правило, более половины длины.

Замечания. У однорезцовых перетирание пищи происходит различными способами. При подвижно соединенных половинках нижней челюсти, сочетающихся обычно с бугорчатыми коренными, — путем попеременных движений каждой из половин вперед, а нередко, одновременно и внутрь. При неподвижно соединенных половинках, сочетающихся по большей части с поперечноскладчатыми зубами — путем движений челюсти вперед и назад, во время которых одновременно работают оба ее зубных ряда. Резцы нижней челюсти довольно далеко отодвинуты назад от резцов верхней, и для приведения их режущих краев в положение противостояния при грызении требуется значительное выдвижение челюсти вперед, что обеспечивается соответствующим строением челюстного сустава (стр. 121) и сильным развитием передней части внутренней доли большой жевательной мышцы.

В. палеоцен (С. Америка) — совр.; в СССР — со ср. олигоцена. Три надсемейства: Sciuroidea, Muroidea, Hystricoidea. Эти три хорошо очерченные группы современных грызунов уже давно выделены систематиками, и те, кто признает Simplicidentata за самостоятельный отряд, рассматривают их в качестве подотрядов (Simpson, 1945). В последнее время Вуд (1955) предложил рассматривать в качестве подотрядов также Protragomorpha (палеоце-

[1] Исключение — некоторые формы, роющие с помощью резцов.

новые и бо́льшая часть известных эоценовых грызунов), Theridomyidae, Castoridae, Caviidae, Bathyergidae и Eomyidae. Соответственное повышение в таксономическом ранге имели и слагающие их систематические группы, а также и многие др. Однако не для всех этих групп имеется достаточно полная палеонтологическая летопись, и такое деление не всегда представляется оправданным филогенетически. Требуется общая проработка систематики всех современных и ископаемых грызунов; только после этого будет возможно установление рациональных надродовых группировок и их диагнозов. До этого, как справедливо замечает Вуд (1959), любая классификация является временной и лишь указывает на области системы, в которых должна быть сосредоточена дальнейшая работа систематиков. Подотряд включает около 40 семейств. О филогенетических взаимоотношениях внутри подотряда см. стр. 126 и рис. 73.

СЕМЕЙСТВО ISCHYROMYIDAE ALSTON, 1876

Подглазничное отверстие маленькое, вытянутое в вертикальном направлении, внутренняя часть большой жевательной мышцы не проходит через него, а начинается либо на нижнем крае переднего отдела скуловой дуги, либо на более или менее обособленной массетерной пластинке верхнечелюстной кости. $P\frac{2}{1}M\frac{3}{3}$ с бугорчатой жевательной поверхностью — в основе трехбугорчатой на верхних и четырехбугорчатой на нижних, или бугорки сливаются в гребни. Коронка низкая или средней высоты. Мезокон и мезоконид, как правило, имеются. В. палеоцен — н. миоцен С. Америки; н.—в. эоцен Европы; олигоцен Азии. Четыре подсемейства: Sciuravinae, Paramyinae, Ischyromyinae, Prosciurinae, с общим числом родов более 20. Положение многих из них выяснено недостаточно (род *Protoptychus* Scott и др.).

Prosciurus Matthew, 1910. Тип рода — *Sciurus vetustus* Matt., 1903; олигоцен С. Америки. Размеры с суслика средней величины (длина P_4—M_3 7—12 *мм*). Надглазничные отростки хорошо развиты. Углубление массетерной площадки оканчивается на уровне M_2, а ограничивающие ее гребни продолжаются до уровня M_1. Подбородочное отверстие расположено ниже и несколько впереди P_4. Резец нижней челюсти относительно мощный и круто изогнутый. Заднекоренные с низкой коронкой, верхние — треугольного очертания, нижние — ромбовидного, реже квадратного. Протокон цельный или в начальных стадиях разделения; промежуточные бугорки — хорошо развиты. На нижних коренных постоянно имеется хорошо развитый мезостилид. Энтоконид крупный, отделен глубокой долинкой от заднего края зуба. От вершины его отходит гребешок, направленный назад и наружу, соединяющийся с продольным гребнем несколько впереди от гипоконида. (Рис. 89—92.) До 10 видов. В СССР — в ср. олигоцене Казахстана (Челкар-Тениз). Ср. эоцен — олигоцен С. Америки, ср. олигоцен Монголии (Татал-Гол).

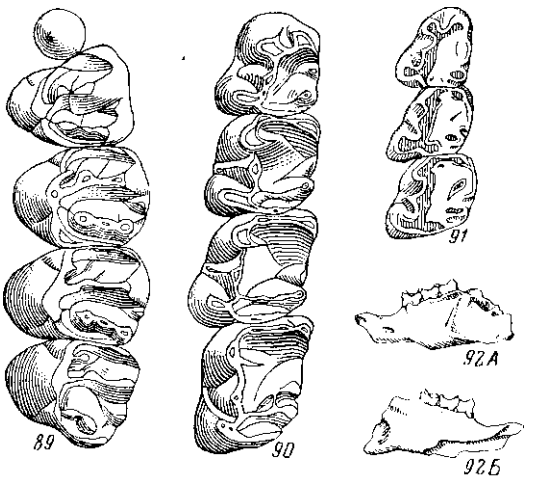
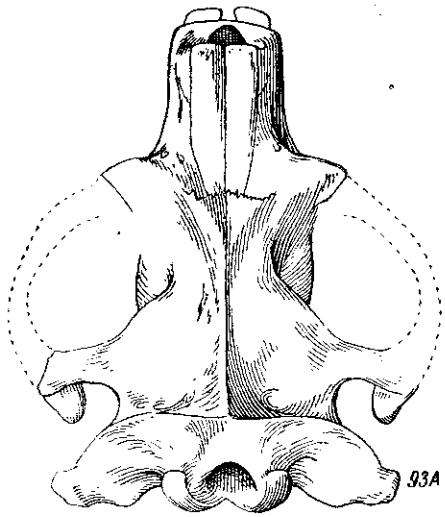
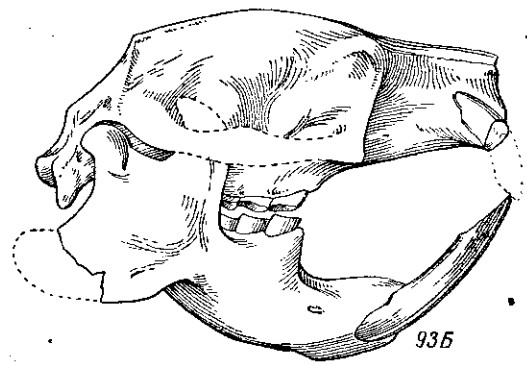


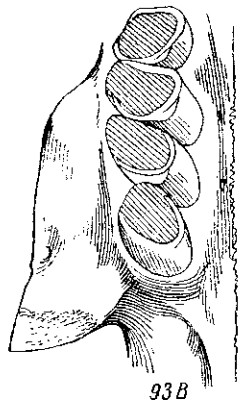
Рис. 89—92. *Prosciurus* Matthew

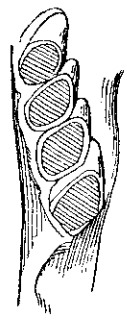
Рис. 89—*P. relictus* Cope. Левые верхние коренные зубы, × 7,5. Рис. 90—*P. vetustus* Matthew. Левые нижние коренные зубы, × 7,5 (A. Wood, 1937). Рис. 91—*P. lohiculus* Matthew et Granger. Левые нижние коренные зубы P_4—M_3, × 4,5. Рис. 92—*Prosciurus* sp.? (aff. *lohiculus*). Нижняя челюсть, × ок. 1. *А*—снаружи, *Б*—изнутри. Ср. олигоцен Казахстана (Аргиропуло, 1939)

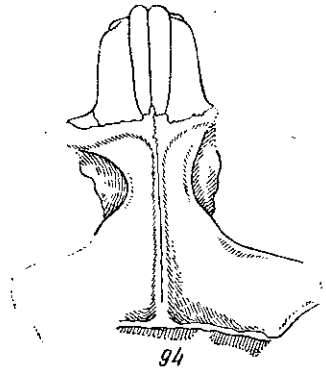
Кроме того, роды: *Paramys* Leidy, 1871 (в. палеоцен — в. эоцен С. Америки); *Reithroparamys* Matthew, 1920 (ср. эоцен С. Америки); *Decticadapsis* Lemoine, 1883 (н. эоцен Европы); *Pseudotomys* Cope, 1872 (ср. эоцен С. Америки); *Ischyrotomys* Matthew, 1910 (в. эоцен С. Америки); *Manitscha* Simpson, 1941 (ср. олигоцен С. Америки); *Leptotomys* Matthew, 1910 (в. эоцен С. Америки); *Raphamys* Wilson, 1940 и *Mytonomys* Wood, 1956 (в. эоцен С. Америки); *Plesiarctomys* Bravard, 1848—1852 (в. эоцен Европы); *Plesispermophilus* Filhol, 1883 (олигоцен Европы); *Ailuravus* Rütimeyer, 1891 (олигоцен Европы); *Sciuravus* Marsh, 1871 (ср.—в. эоцен С. Америки); *Tillomys* Marsh, 1872 (ср. эоцен С. Америки); *Taxymys* Marsh, 1872 (ср. эоцен С. Америки); *Ischyromys* Leidy, 1856 (н.—в. олигоцен С. Америки); *Titanotheriomys* Matthew, 1910 (н. олигоцен С. Америки); *Mysops* Leidy, 1871 (н.—ср. эоцен С. Америки); *Pareumys* Peterson,

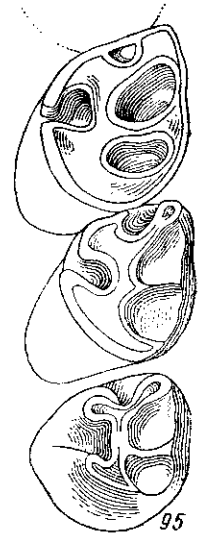












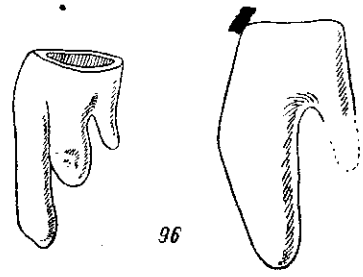


Рис. 93—96.

Рис. 93—*Tsaganomys altaicus* Matthew et Granger. Череп. *А*—сверху, *Б*—сбоку, × 3/4. Коренные зубы, × 1,5 *В*—правые верхние, *Г*—левые нижние. Ср. олигоцен Монголии (Matthew et Granger, 1923). Рис. 94—*Pseudotsaganomys mongolicus* Vinogradov et Gambarian. Часть черепа, × 3/4. Ср. олигоцен Монголии. Рис. 95—*P. turgaicus* Vinogradov et Gambarian. Нижние коренные зубы, × ок. 7. Рис. 96—*P. turgaicus* Vinogradov et Gambarian. Строение корней коренных зубов нижней челюсти. Схемы. Ср. олигоцен Казахстана (Виноградов и Гамбарян, 1952).

1919 (н. эоцен С. Америки); *Cedromys* Wilson, 1949 (олигоцен С. Америки); *Payromys* Troxell, 1923 (ср. эоцен С. Америки); *Floressomys* Fries, Hibbard et Dunke, 1955 (в. эоцен Мексики); *Mytonomys* Wood, 1956 (в. эоцен С. Америки); *Sespemys* Wood, 1937 (олигоцен С. Америки).

СЕМЕЙСТВО CYLINDRODONTIDAE MILLER ET GIDLEY, 1918. ЦИЛИНДРОДОНТОВЫЕ

Подглазничное отверстие маленькое; через него не проходит часть большой жевательной мышцы. Массетерная пластинка верхнечелюстной кости всегда хорошо развита. $P\frac{1}{1}$ $M\frac{3}{3}$, с коронкой средней высоты или высокой; корни есть или их нет. Гребни и бугры жевательной поверхности часто низкие, а складки мелкие, быстро снашивающиеся, отчего жевательная поверхность делается гладкой, округлой формы, с ровными краями. На нестертых нижних коренных имеется одна складка с наружной стороны и одна-три с внутренней; кроме того, может быть и передняя входящая складка; детали строения верхних коренных не изучены. Мезоконид и, по-видимому, мезокон отсутствуют.

До 10 родов роющих грызунов [1], систематическое положение которых, как и деление подсемейства, во многом неясно. Ср. олигоцен Казахстана; эоцен — в. олигоцен С. Америки; н. — ср. олигоцен Монголии.

Tsaganomys Matthew et Granger, 1923. Тип рода — *T. altaicus* Matt. et Grang., 1923; ср. олигоцен, Монголия. Размеры крупные, до величины бобра (длина P^4—M^3 — 21,2 *мм*; кондилобазальная длина черепа около 85 *мм*). Стреловидный и затылочный гребни хорошо развиты, затылочная площадка широкая, наклоненная вперед. Твердое нёбо между зубными рядами узкое. Угловой отдел нижней челюсти сильно расширен и отходит от наружной стенки альвеолы резца. Обе пары резцов мощные, направлены под острым углом друг к другу, передняя поверхность их плоская. Альвеолы верхних резцов задней частью расположены в области глазницы и позади достигают уровня M^3. Коренные зубы высокие, лишенные корней. Расположение гребней и складок жевательной поверхности не изучено; эмалевая обкладка P и M может частично отсутствовать. (Рис. 93.) Один вид. Ср. олигоцен Монголии, включая ее северо-западную часть (Аргиропуло, 1940); указание на нахождение в СССР — Ю.-З. Грузия (Габуния, 1955) требует проверки.

Pseudotsaganomys Vinogradov et Gambarjan, 1952. Тип рода — *P. turgaicus* Vinogr. et Gamb., 1952; ср. олигоцен, Казахстан (оз. Челкар-Тениз). Размеры с крупного суслика (длина P^4—M^3 около 14 *мм*). Сходны по строению черепа и зубов с *Tsaganomys*, но альвеолы верхних резцов иногда достигают позади только до M^2 и коренные зубы имеют корни: в верхней челюсти — массивный, длинный и слабо изогнутый корень с наружной стороны и один-два тонких и коротких — с внутренней; в нижней челюсти расположение корней обратное. На нижних заднекоренных передняя внутренняя складка лишь немногим шире задней. На переднем конце нестертых нижних коренных отмечается хорошо развитая входящая складка; эмалевая обкладка P и M полная (непрерывная). (Рис. 94—96.) Два вида. Ср. олигоцен Казахстана (оз. Челкар-Тениз) и Монголии.

Ardynomys Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *A. olseni* Matt. et Grang., 1925; олигоцен, Монголия. Осевой череп неизвестен. Размеры от мелкого до крупного суслика. Нижняя челюсть массивная, с короткой диастемой, прямым и высоким резцовым отделом и низким сочленовным отростком, резцы крупные с плоской передней поверхностью. Заднекоренные зубы с низкими коронками и длинными тонкими корнями. На нижних — одна наружная входящая складка и две внутренних, из которых передняя значительно шире задней. Складка на переднем конце слабо выражена и слита с передней внутрен-

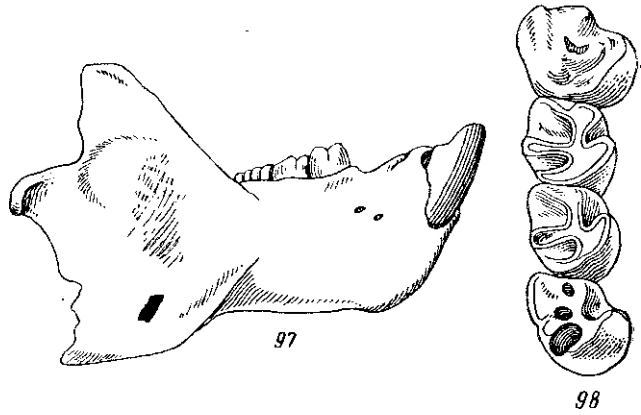


Рис. 97—98. *Ardynomys* Matthew et Granger

Рис. 97—*A. chihi* Matthew et Granger, 1925. Нижняя челюсть, ×1,5. Н. олигоцен Монголии. Рис. 98—*Ardynomys* (?) *kazachstanicus* Vinogradov et Gambarian. Нижние коренные зубы, × 3/8. Ср. олигоцен Казахстана (Виноградов и Гамбарян, 1952).

[1] Родственны представителям современного африканского сем. Bathyergidae.

ней или отсутствует. Все они исчезают лишь при сильном стирании зубов. (Рис. 97—98.) Несколько видов. В СССР — предположительно из среднего олигоцена Казахстана, Дулыгалы — Джиланчик (Виноградов и Гамбарян, 1952). Н. олигоцен Монголии.

Кроме того: *Cylindrodon* Douglass, 1902 и *Pseudocylindrodon* Burke, 1935 (н. олигоцен С. Америки); *Cyclomylus* Matthew et Granger, 1923 (ср. олигоцен Азии); *Sespemys* Wilson, 1934 (в. олигоцен С. Америки); *Presbymys* Wilson, 1949 (эоцен С. Америки), а также, по-видимому, *Mysops* Leidy, 1871 (в. эоцен С. Америки) и *Pareumys* Peterson (ср. эоцен С. Америки).

СЕМЕЙСТВО SCIURIDAE GRAY, 1821. БЕЛИЧЬИ

Надглазничные отростки хорошо развиты. Скуловая дуга невысокая, скуловая кость соприкасается со слёзной. Подглазничные отверстия маленькие, сильно сдвинутые книзу, подглазничный канал длинный. Передняя часть жевательной мышцы отходит от переднего отдела скуловой дуги; массетерная площадка на ней отсутствует. Нижнечелюстные половинки не сращены; нижняя часть углового отростка часто загнута внутрь; альвеолярных отростков и крупных бугорков, как правило, нет. Передний край массетерной ямки нижней челюсти у современных форм на уровне заднего края P_4, у ископаемых — до заднего края M_1. Подбородочное отверстие расположено приблизительно на середине резцового отдела[1]. $P\frac{2-1}{1}$ $M\frac{3}{3}$; передние переднекоренные, по крайней мере в верхней челюсти, меньше следующих за ними зубов. Коронки коренных низкие, у заднекоренных в очертании трехи- или четырехугольные; с хорошо развитыми корнями. Жевательная поверхность бугорчатая; бугры нередко образуют поперечные или продольные гребни. На нижних заднекоренных мезоконид отсутствует или слабо развит; энтоконид маленький или не обособлен в качестве бугорка, расположен на краю зуба и не имеет направленного назад и наружу гребешка, как у *Prosciurus*. Шесть подсемейств: Sciurinae, Tamiasciurinae, Funambulinae, Callosciurinae, Xerinae, Marmotinae; выделение Spermophilopsinae в самостоятельное подсемейство (С. Огнев, 1940) вызывает сомнение. Олигоцен — ныне.

Sciurus Linnaeus, 1758. Белки. Тип рода — *S. vulgaris* L., 1758; соврем., лесная зона Европы. Средней величины (длина M_1—M_3 9,6—11,0 *мм*; кондилобазальная длина черепа не более 55 *мм*). Череп с высоким мозговым отделом и широким межглазничным промежутком; ширина его менее половины (более 40%) кондилобазальной длины черепа; надглазничные отростки заметно направлены назад; заглазничное сужение слабое. Подглазничные отверстия маленькие, в форме высокой и узкой щели, подглазничный отросток — в виде небольшого бугра. Загнутая внутрь часть углового отдела нижней челюсти незначительна. Верхние резцы сильно сжаты с боков и круто изогнуты. Верхних P два — один. Верхние заднекоренные округло четырехугольные, внутренняя часть коронки лишь немногим выше наружной, с двумя поперечными гребнями, пересекающими центральную часть зуба. Протокон невысокий, промежуточные бугорки слабо развиты, мезостиль на заднекоренных имеется. P^3 в 10—15 раз меньше P^4 или отсутствует. Нижние заднекоренные ромбовидные или неправильно трапециевидные, передняя часть их лишь немногим выше задней, с глубокой впадиной в центральной части и гребнями впереди и позади, на концах которых четыре бугра: на переднем — мета и протоконид, на заднем — энто- и гипоконид. Имеются зачаточные мезоконид и мезостилид, а на переднем гребне в его средней части небольшой бугорок, соответствующий, по-видимому, параконид. Хвост длинный, задние конечности удлинены. (Рис. 99—101.) Более 50 видов. В СССР предположительно ср. плиоцен Молдавии и ср. (?) и в. плейстоцен Европейской части. Олигоцен — совр. З. Европы; с миоцена — в С. Америке, с плейстоцена — в Азии.

Citellus Oken, 1816 (=*Spermophilus* Cuvier, 1825). Суслики. Тип рода — *Mus citellus* L., 1766; современный, Австрия. Средней величины (кондилобазальная длина черепа не более 60 *мм*). Череп и зубы в общих чертах, как у *Sciurus*, от которых отличаются следующими признаками: череп с более или менее уплощенным мозговым отделом и нешироким межглазничным промежутком; его ширина менее одной трети (30%) кондилобазальной длины; с сильно выраженным заглазничным сужением; надглазничные отростки направлены поперечно к оси черепа; подглазничные отверстия маленькие, треугольные, подглазничный отросток, как правило, хорошо развит, загнутая внутрь часть углового отдела нижней челюсти сравнительно большая. Верхних P два; очертания верхних заднекоренных треугольные; протокон более высокий, отчего зубы заметно выше во внутренних отделах, чем в наружных, промежуточные бугорки на гребнях

[1] Отличие от *Prosciurus* (сем. Ischyromyidae).

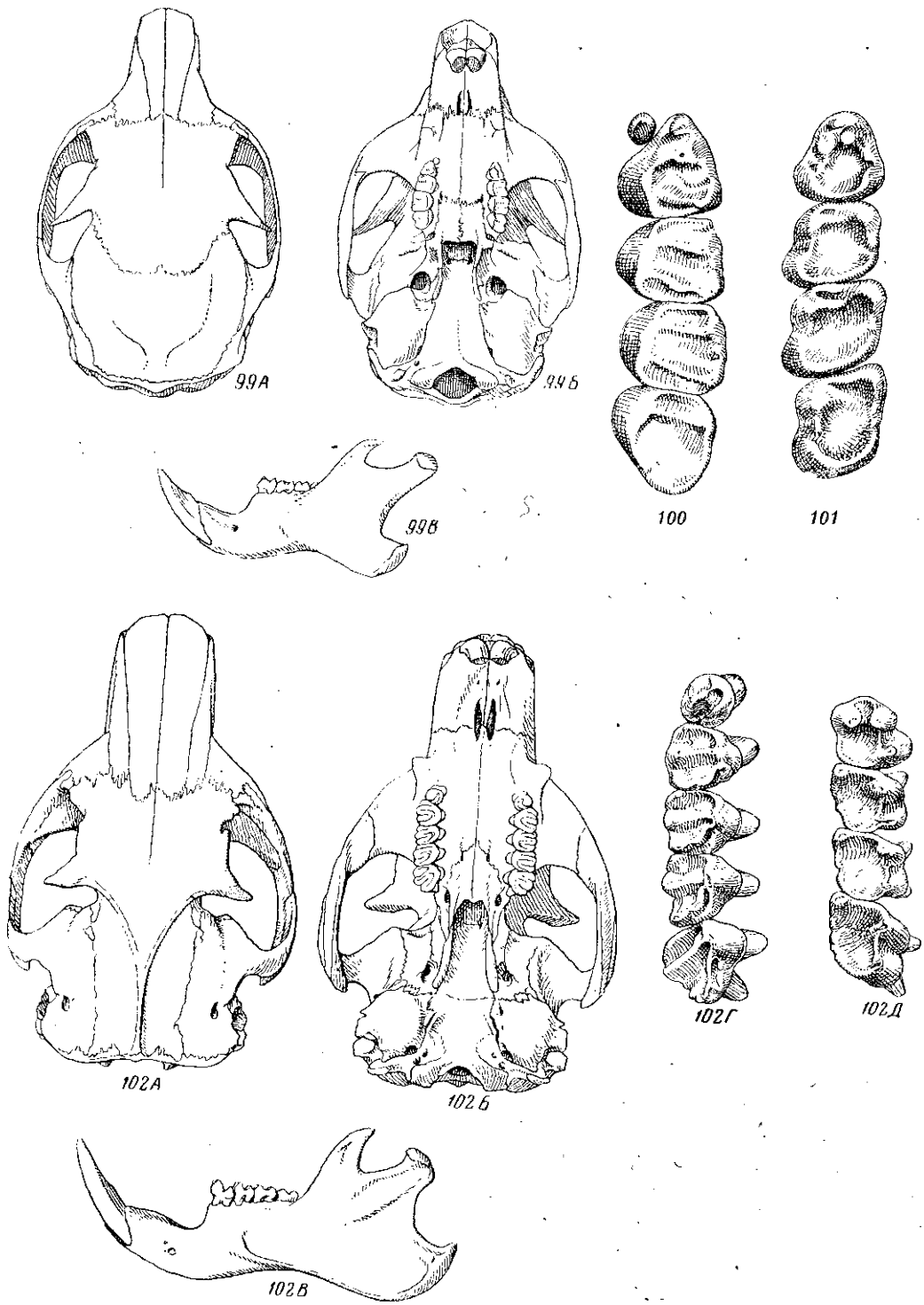


Рис. 99—102.

Рис. 99—*Sciurus vulgaris* L. Череп, × 1. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Современный (Ellermann, 1940). Рис. 100—*Sciurus vulgaris* L. Левые верхние коренные зубы. Рис. 101—*S. vulgaris* L. Нижние коренные зубы, ×5 (Stehlin u. Schaub, 1951). Рис. 102—*Marmota marmota* L. Современный. Череп, $^3/_4$. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, × $1^1/_4$. *Г*—правые верхние, *Д*—левые нижние, × $1^1/_4$

лучше развиты, чем у *Sciurus*, мезостиль нередко не выражен; P^3 в два-три раза меньше P^4; нижние заднекоренные более правильной ромбовидной формы, задняя часть каждого из них (талонид) значительно ниже передней. Мезоконид, а нередко и мезостилид, отсутствуют, гребень между прото- и метаконидом ниже. Хвост сравнительно короткий, задние конечности не удлинены. (Рис. 103—105.) Бо-

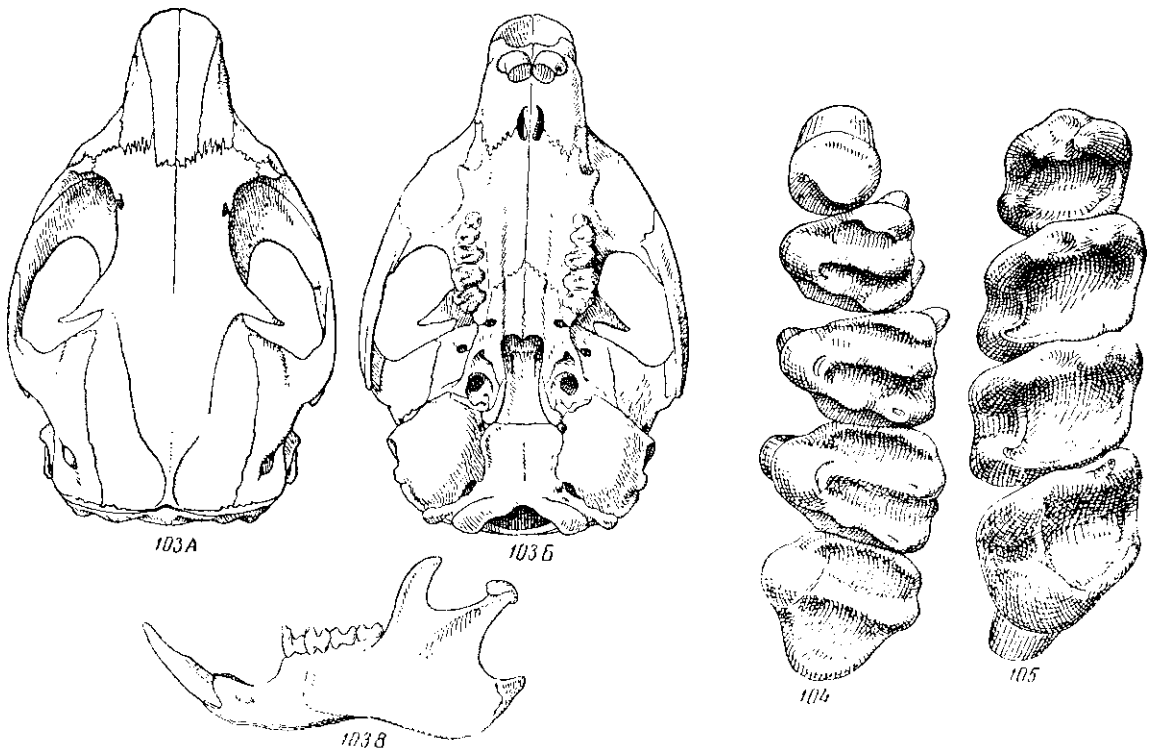


Рис. 103—105. *Citellus citellus* L. Современный

Рис. 103—череп, ×1,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть (Ellermann, 1940). Рис. 104—левые верхние коренные зубы, ×7,5 Рис. 105—нижние коренные зубы, × 7,5 (Stehlin und Schaub, 1951)

лее 15 видов. В СССР — в. плиоцен (Ногайск, Тологой) и обильные находки из плейстоцена (подроды *Citellus* и *Colobotis*; подрод *Urocitellus* достоверно известен только из плейстоцена Сибири). В С. Америке, З. Европе и Азии — с в. плиоцена до совр.

Marmota Frisch, 1775 (*Arctomys* Schreber, 1780). Сурки. Тип рода — *Mus marmota* L., 1758; современный, горы З. Европы. Размеры крупные (кондилобазальная длина черепа обычно более 75 *мм*). Строение зубов и черепа, в основном как у *Citellus*[1]. Отличия: череп массивнее; надглазничные отростки крупнее, направлены больше в стороны, чем назад; заглазничное сужение выражено сильнее (его ширина обычно меньше наименьшей ширины лба). Верхнечелюстная кость (в отличие от всех других родов семейства) не образует внутриорбитальной площадки над корнями верхних коренных. Загнутая внутрь часть углового отдела нижней челюсти меньше; коронки верхних коренных ниже; мезостиль постоянно отсутствует. Хвост, как у *Citellus*, конечности в среднем несколько длиннее. (Рис. 102.) До 10 видов. В СССР в. плиоцен — совр. из различных мест современного ареала, а в в. плейстоцене — и за его пределами (Подмосковье, западная часть Большого Кавказа); плиоцен — совр. С. Америки, Европы и Азии.

Кроме того: *Arctomyoides* Douglass, 1903 и *Palaearctomys* Douglass, 1903 (миоцен С. Америки); *Protospermophilus* Gazin, 1932 (миоцен С. Америки); *Paracitellus* Dehm, 1950 (миоцен Европы); *Pliocitellus* Hibbard, 1942 (плиоцен С. Америки); *Chakvaromys* Kretzoi, 1951 (в. плиоцен Европы); *Phaenmarmota* Hibbard et Schultz, 1948 (плиоцен — плейстоцен С. Америки); *Heteroxerus* Schaub, 1951 (олигоцен Европы, миоцен С. Африки) и более 40 современных родов, по крайней мере,

[1] Близки также к американским луговым собачкам (*Cynomys*).

для пяти из которых (*Tamiasciurus* Trouessart, 1880; *Cynomys* Rafinesque, 1817; *Sciurotamias* Miller, 1901; *Tamias* Illiger, 1811; *Eutamias* Trouessart, 1880) известны ископаемые остатки (не древнее плиоцена).

СЕМЕЙСТВО CASTORIDAE GRAY, 1821. БОБРОВЫЕ

Скуловые дуги высокие, скуловые кости крупные, соприкасаются со слёзными. Подглазничные отверстия узкие и сжатые с боков; передняя часть жевательной мышцы не проходит через них. Надглазничные отростки слабо развиты, твердое нёбо узкое, расширяется в направлении назад. В отличие от других однорезцовых костные слуховые проходы вытянуты в трубку. Положение заднего края костного нёба изменчиво. Нижнечелюстные половины сращены. Угловой отдел широкий и слабо вытянутый в направлении назад, сочленовный отросток низкий, венечный — высокий; альвеолярный отросток или бугор отсутствует. Резцы относительно мощные[1]. $P\frac{1}{1}$, $M\frac{3}{3}$, с корнями или без корней. Коронки коренных зубов от низких до высоких. На жевательной поверхности верхних заднекоренных одна внутренняя (на нижних — наружная) и три узкие наружные (на нижних — внутренние) входящие складки. По крайней мере, часть складок при стачивании зуба быстро замыкается в марки-островки эмали, нередко образующие сложный рисунок (снова упрощающийся при сильном стачивании). Три подсемейства: Castorinae Castoridinae и Eutypomyinae. Олигоцен — совр. Европы, Азии, С. Америки. 17 родов, 16 из которых ископаемые.

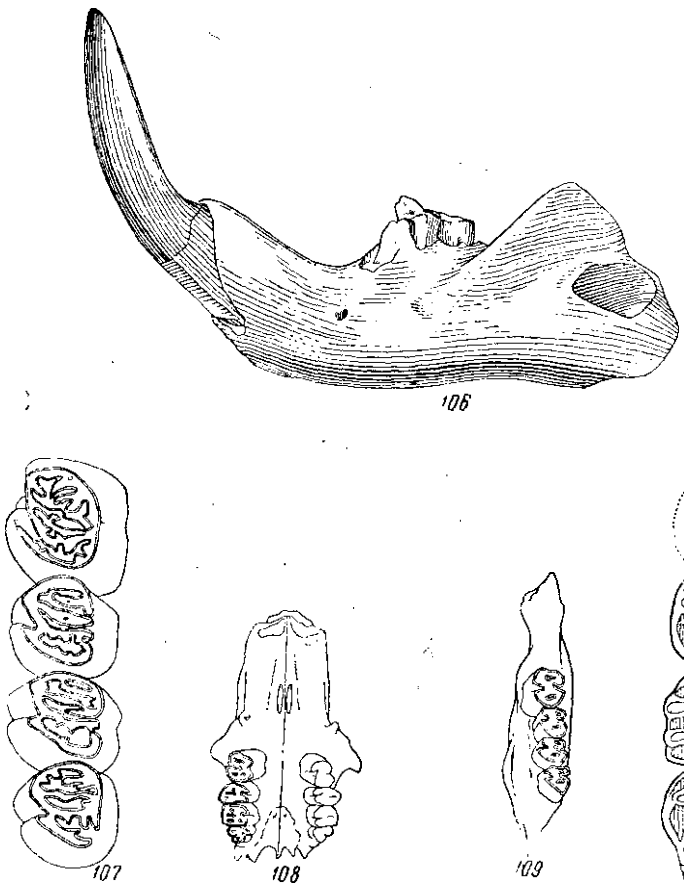


Рис. 106—110.

Рис. 106—*Amblycastor fluminis* Matthew. Нижняя челюсть, ×3/4. В. миоцен С. Америки. Рис. 107—*A. tunggurensis* Stirton. Нижние коренные зубы, ×3/4. Ср. миоцен Китая (Stirton, 1935). Рис. 108—*Steneofiber castorinus* Pomel. Часть черепа. Рис. 109—*S. castorinus* Pomel. Часть нижней челюсти, ×3/4. Олигоцен З. Европы (Pomel, по Stirton). Рис. 110—*Steneofiber* sp.? Верхние коренные зубы, ×2⅔. Схема. Н. плиоцен Казахстана (Виноградов, 1936)

Amblycastor Matthew, 1918. Тип рода — *A. fluminis* Matt., 1918; в. миоцен, С. Америка. Размеры крупные, немного меньше современного речного бобра. Передняя поверхность резцов в боковом направлении выпуклая, эмаль ее покрыта мелкими продольными бороздками. Коренные зубы с низкой коронкой, толстой эмалью и хорошо развитыми корнями. P_4 слабо вытянут в длину, не длиннее M_1, с крупной передневнутренней эмалевой складкой. На нижних заднекоренных наружная и средняя внутренняя складки в марки не замыкаются дольше, чем передняя и задняя внутренние; наружная не бывает направлена назад. Строение черепа и верхних зубов неизвестно. (Рис. 106—107.) Два-три вида. В СССР предположительно в ср. плиоцене Ставрополья (Аргиропуло, 1939); миоцен С. Америки и Ц. Азии.

Steneofiber Geoffroy, 1833. Тип рода — *S. castorinus* Pomel, 1846; в. олигоцен, З. Европа. Размеры средние (с некрупн-

[1] Приспособлены к грызению твердой растительной пищи, а у ископаемых, по-видимому, и к рытью.

ного сурка; длина P_4—M_3 до 30 *мм*). Череп вытянутый, со сравнительно широко расставленными скуловыми дугами и выпуклым профилем носового отдела; бугры впереди P^4 отсутствуют, как и желобообразное углубление вдоль твердого нёба позади резцовых отверстий. Задний край нёба — на уровне задних краев M^3. Основная затылочная кость без впадины на нижней поверхности. Передняя поверхность резцов в боковом направлении выпуклая, гладкая. Коренные зубы средней высоты, без корней или они развиваются у старых животных. P_4 длиннее, чем M_1. M_3 длинный, не короче, чем M_2. Передняя и задняя внутренние складки на нижних заднекоренных, как у *Amblycastor*, быстро замыкаются и остаются лишь наружная и средняя из внутренних; замыкаются только у очень старых животных. (Рис. 108—110.) Несколько видов В СССР предположительно в н. плиоцене Казахстана (Селим-Джавар); ср. (?) и в. плиоцен Украины (Одесса, «катакомбы»). В. олигоцен — н. миоцен З. Европы.

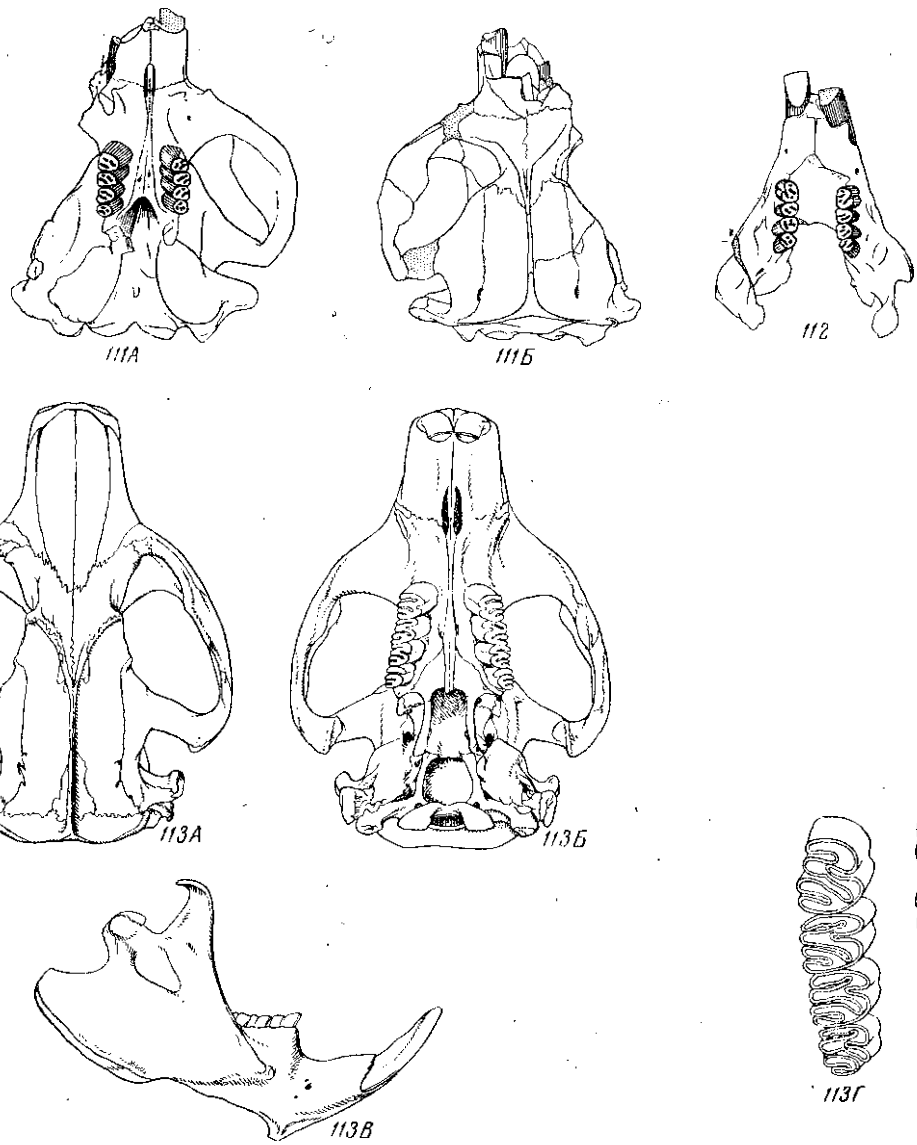


Рис. 111—113.

Рис. 111—*Palaeocastor simplicidens* Matthew. Череп. *А*—снизу. *Б*—сверху. Рис. 112—*P. simplicidens* Matthew. Нижняя челюсть. Н. миоцен С. Америки (Stirton, 1935). Рис. 113—*Castor fiber* L. Современный. Череп. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть, $\times^3/_8$. Коренные зубы. $\times^3/_4$. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние (Ellermann, 1940)

Palaeocastor Leidy, 1869. Тип рода—*P. nebracsensis* Leidy, 1856; в. олигоцен или миоцен, С. Америка. Размеры мелкие (длина

P_4—M_3 менее 20 *мм*). Череп укороченный, с широко расставленными скуловыми дугами и почти прямым профилем носового отдела; бугры впереди P^4 (выступы задних концов резцовых альвеол) большей частью имеются, как и желобообразное углубление твердого

задней из внутренних складок, на еще более поздних стадиях стирания замыкающимися в марки. (Рис. 111, 112.) В СССР — предположительно в ср. олигоцене и н. миоцене Казахстана — Челкар-Тениз, Аральское море. (Виноградов, 1936). Н. миоцен С. Америки.

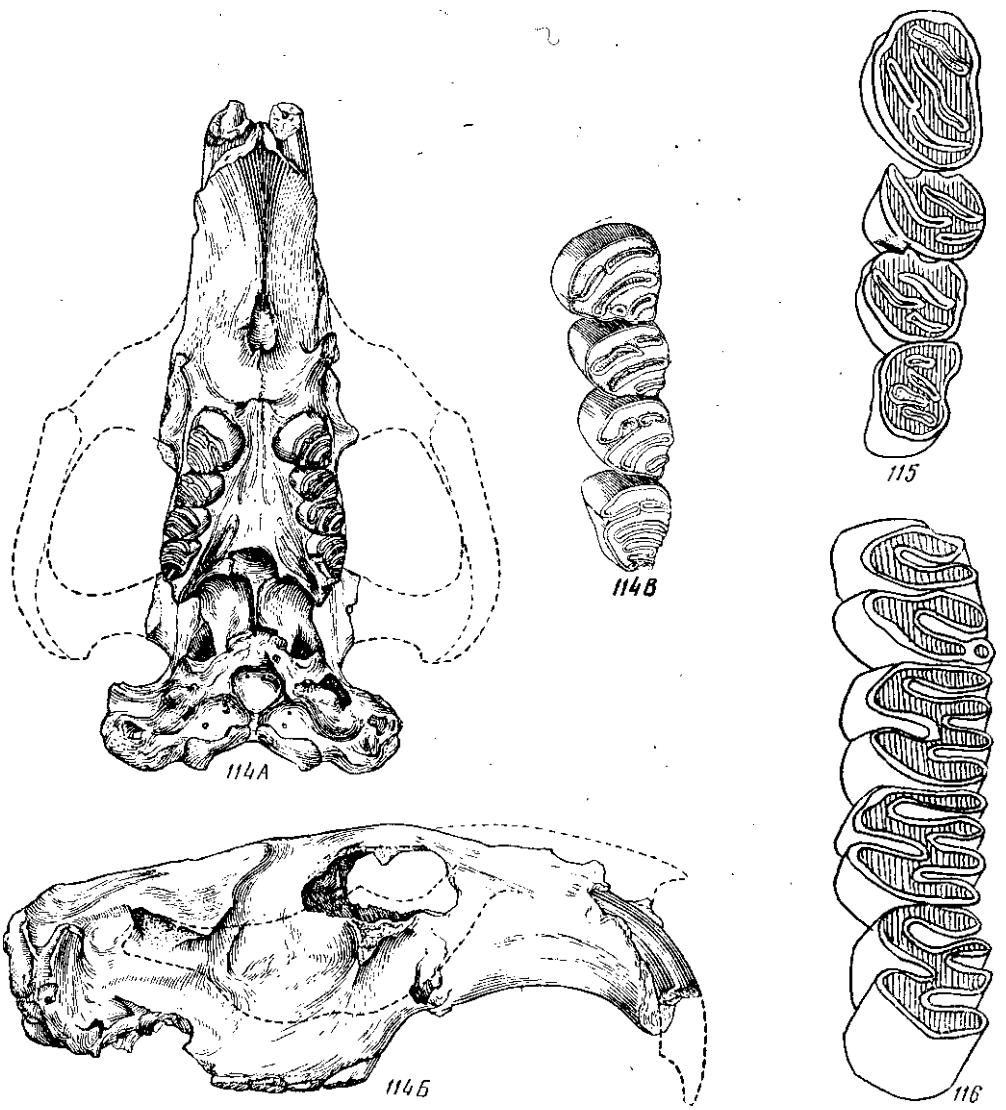


Рис. 114—116.

Рис. 114—*Trogontherium cuvieri* Fisch. (тип вида). Череп, × 1/2. *А*—снизу, *Б*—сбоку. Побережье Азовского моря. *В*—*T. cuvieri* Fischer. Левые верхние коренные зубы, ×ок. 1. Рис. 115—*T. cuvieri* Fischer. Левые нижние коренные зубы, ×1,5. Казахстан (Виноградов, 1936). Рис. 116—*T. boisvilletti* Laugel. Правые верхние коренные зубы, ×ок. 2 (Stehlin und Schaub, 1951)

нёба позади от резцовых отверстий. Положение заднего края нёба изменчиво. Основная затылочная кость без впадины на нижней поверхности. Передняя поверхность резцов плоская и гладкая. Коренные зубы высокие, без корней. P_4 длиннее, чем M_1; нижние заднекоренные с более мелкими (по высоте коронки), чем у *Steneofiber* и *Amblycastor,* передней и

Trogontherium Fischer, 1809 (*Conodontes* Laugel, 1862). Тип рода — *T. cuvieri* Fisch., 1809; побережье Азовского моря близ Таганрога. Размеры от средних до крупных (длина P_4—M_3 до 100 *мм*, ширина верхних резцов до 11 *мм*). Длина резцов и лицевого отдела черепа больше, чем у всех других представителей семейства; твердое нёбо—

как у *Steneofiber,* но середина его заднего края против середины M^3. На нижней поверхности основной затылочной кости глубокая впадина. Передняя поверхность резцов в боковом направлении сильно выпуклая, в разрезе грушевидной формы; их эмаль покрыта мелкими продольными бороздками. Коренные зубы с очень высокой коронкой и короткими корнями. P^4 длиннее, чем M^1, P_4 приблизительно равен M_1; M_3^3 равны или длиннее, чем M_2^2. Складки на верхних и нижних заднекоренных зубах очень рано замыкаются в марки. Наружная складка нижних заднекоренных заходит внутрь зубов дальше, чем на половину их ширины, а на P_4 соединяется со второй (средней) внутренней складкой, разделяя зуб на две части. Складки на M_3^3 располагаются в четыре поперечных ряда. (Рис. 114—116.) Два-три вида. В СССР — с н. (?) плиоцена (Казахстан, Селим-Джевар) до н. плейстоцена (Ю. Украина, С.-В. Сибирь). Плиоцен — ср. плейстоцен З. Европы; в. плейстоцен Азии.

Castor Linnaeus, 1758. Речные бобры, тип рода — *C. fiber* L., 1758; соврем., Швеция. Размеры средние (длина P_4—M_3 35—40 *мм*). Череп средний по относительной ширине, с умеренно расставленными скуловыми дугами и прямым профилем носового отдела. Передний отдел костного нёба и его задний край — как у *Steneofiber*. На нижней поверхности основной затылочной кости глубокая впадина. Коренные зубы с очень высокой коронкой без корней или со слабо обособленными короткими корнями, замыкающимися только у взрослых. P_4^4 длиннее M_1^1 или равен ему; M_3^3 короче или равен M_2^2. Наружные складки на верхних заднекоренных и внутренние — на нижних, особенно передние из них, очень глубокие (по высоте коронки); замыкаются только на очень поздних стадиях стирания. Наружная складка нижних заднекоренных заходит внутрь зуба не более, чем на половину его ширины и не сливается с передней из внутренних складок. Складки на M_3^3 располагаются в три поперечных ряда. (Рис. 113.) До 10 видов. В СССР предположительно в. миоцен (мэотис) Молдавии (Тараклия); н. (?) плиоцен Казахстана (Селим-Джевар); в. плиоцен Украины (Ногайск); н. плейстоцен С. Кавказа и Приазовья (Ливенцовка, Тамань) и в многочисленных местонахождениях ср. и в. плейстоцена и голоцена Русской равнины. Плиоцен — совр. С. Америки, З. Европы и Азии.

Кроме того: *Agnotocastor* Stirton, 1935 (н. — в. олигоцен С. Америки); *Euhapsis* Peterson, 1905 (н. миоцен С. Америки); *Palaeomys* Kaup, 1832 (н. — в. миоцен З. Европы); *Sinocastor* Young, 1934 (плиоцен Азии); *Monosaulax* Stirton, 1935 (н. миоцен — н. плиоцен С. Америки и З. Европы); *Hystricops* Leidy, 1858 (плиоцен С. Америки); *Anchitheriomys* Roger, 1898 (ср. миоцен Европы); *Eucastor* Leidy, 1858 (н. — ср. плиоцен С. Америки); *Dipoides* Jager, 1835 (плиоцен Европы, Азии, С. Америки); *Procastoroides* Barbour et Schultz, 1937 (в. плиоцен С. Америки); *Castoroides* Foster, 1838 (плейстоцен С. Америки); *Paradipoides* Rinker et Hibbard, 1952 (плейстоцен С. Америки).

СЕМЕЙСТВО HYSTRICIDAE BURNETT, 1830. ДИКОБРАЗОВЫЕ[1]

Череп с лицевым отделом, слабо обособленным от мозгового и едва намеченными надглазничными отростками, скуловые дуги умеренно высокие, скуловые кости не соприкасаются со слёзными; подглазничное отверстие очень крупное, немногим меньше глазницы. Положение заднего края костного нёба изменчиво. Обе половинки нижней челюсти сращены. Венечный отросток маленький, альвеолярный отсутствует, угловой — также отсутствует или едва намечен. $P\frac{1}{1}M\frac{3}{3}$, от низко- до высококоронковых, с корнями, у современных слабо обособленными. Жевательная поверхность — плоская, складчатая, с одной внутренней и тремя-четырьмя наружными входящими складками (на нижних заднекоренных соотношения обратные), при стирании замыкающимися в марки, а на поздних стадиях стирания нередко сливающимися между собой. Одиночная складка, направленная вперед на верхних и назад на нижних заднекоренных, глубже противоположных и позднее их замыкается в марку. Большая и малая берцовые кости раздельные; ладьевидная и полулунная кости запястья в отличие от других грызунов слиты. Два подсемейства: Hystricinae и Atherurinae. Олигоцен — совр.

Hystrix Linnaeus, 1758. Настоящие дикобразы. Тип рода — *H. cristata* L., 1758; современный, Италия. Череп вздутый за счет образования воздухоносных полостей, в частности в лобных костях, и в результате сильного развития обонятельных раковин. Носовые кости широкие и длинные, длиннее лоб-

[1] У современных меховой покров видоизменен в иглы.

ных; задний край их нередко заходит за передний край глазницы. Носовой отдел сильно сжат с боков внизу, в области резцовых отверстий. Зубы высокие; корни у современных форм, слабо развиты; переднекоренной сменяется поздно, у животных с вполне сформировавшимся черепом. (Рис. 117, 118.) Около 15 видов. В СССР — в. миоцен (мэотис) Молдавии (Тараклия); в. или ср. плиоцен Ю. Украины (Одесса, «катакомбы»); ср. плейстоцен Закавказья, Ср. Азии, Ю.-З. Украины. В Европе — с олигоцена, в Азии — с плиоцена в Африке — с в. плейстоцена до совр.

Кроме того: *Sivacanthion* Colbert, 1933 (н. плиоцен Азии); *Xenohystrix* Greenvood, 1955 (плиоцен — плейстоцен Ю. Африки) и ...ре современных рода, ископаемые остатки которых неизвестны.

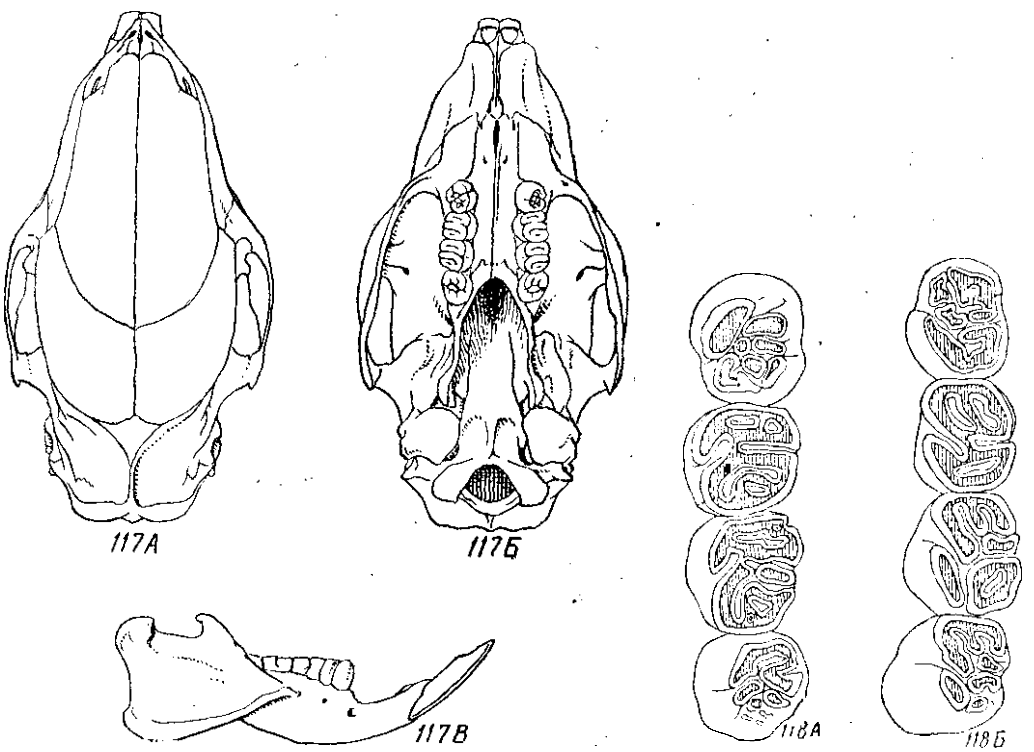


Рис. 117—118. *Hystrix cristata* L. Современный

Рис. 117—череп, ×½. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть (Ellermann, 1940). Рис. 118—коренные зубы, ×1,5. *А*—верхние, *Б*—нижние (Stehlin u. Schaub, 1951)

СЕМЕЙСТВО GLIRIDAE THOMAS, 1897 (MYOXIDAE GRAY, 1821). СОНИ

Череп в большинстве случаев без гребней и надглазничных отростков, с округлой, равномерно вздутой мозговой коробкой, слабыми, равномернозакругленными скуловыми дугами; скуловая кость не достигает передним концом слёзной. Резцовые отверстия мелкие, слуховые пузыри крупные, часто разделены внутри тонкими перегородками на несколько радиально расположенных полостей. Подглазничные отверстия небольшие, пропускающие незначительную часть жевательной мышцы. Угловой отдел нижней челюсти в отличие от других грызунов (кроме некоторых Dipodidae), часто с отверстием; большей частью с загнутым внутрь нижним краем углового отдела и хорошо развитым угловым отростком; альвеолярный бугор почти всегда отсутствует. $P\frac{1-0}{1-0}M\frac{3}{3}$. Коронки заднекоренных низкие, широкоокруглые, с невысокими поперечными тупыми гребешками, часть которых нередко не доходит до края; гребешки соединяют расположенные на краях зуба бугорки, — обычно на верхних два-три основных на наружном и один-два на внутреннем (на нижних соотношение обратное); при стирании жевательная поверхность делается почти гладкой, слабовогнутой. Корни хорошо развиты, по два-три на каждом из заднекоренных. В Европе — с в. эоцена, в Азии — в в. эоцене и с плейстоцена до совр., в С. Африке — современные. Три подсемейства: Graphiurinae, Gliri-

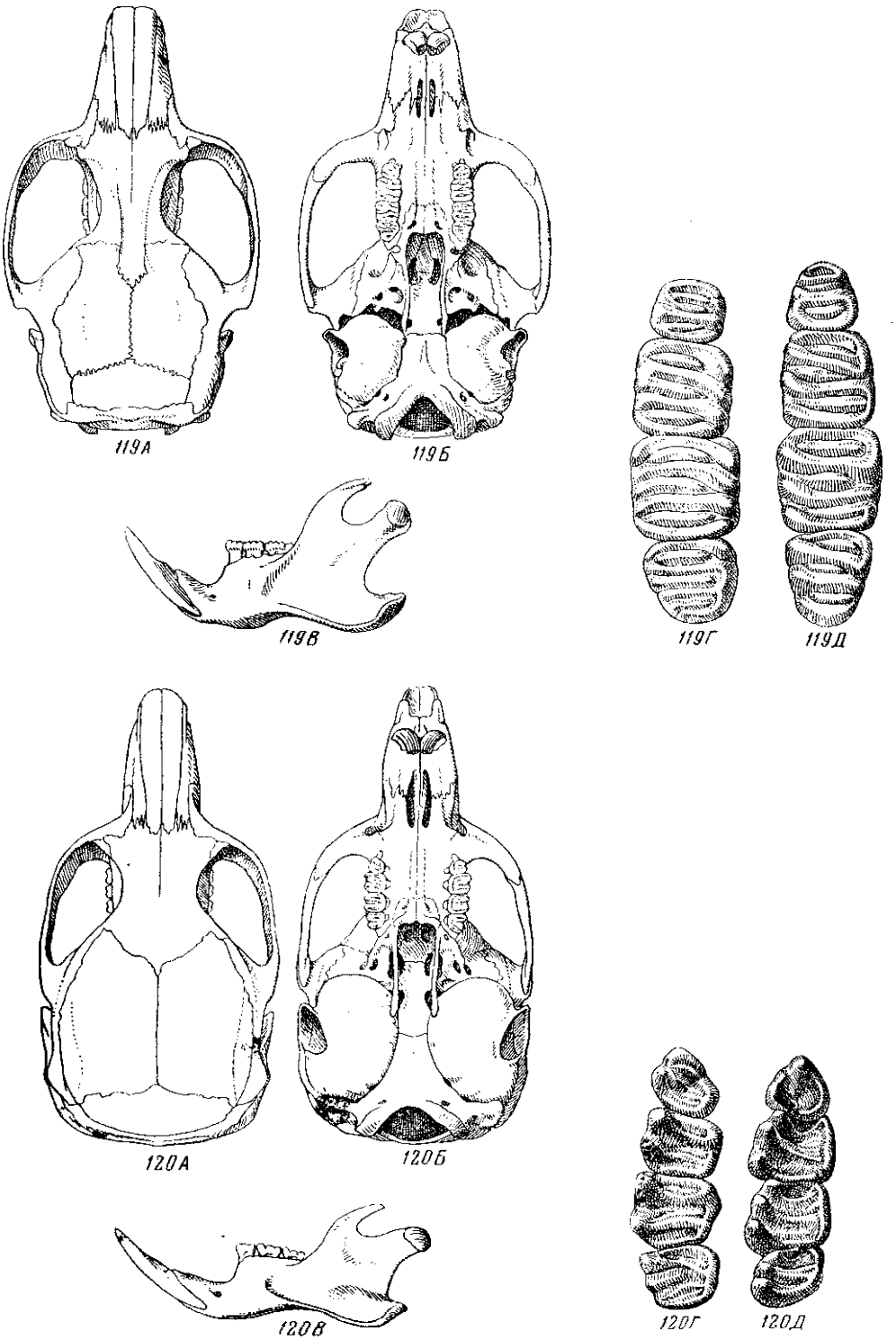


Рис. 119—120.

Рис. 119—*Glis glis* L. Современный. Череп, ×1,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×7,5. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние (Ellermann, 1940). Рис. 120—*Dyromys nitedula* Pallas. Современный. Череп, ×2,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×7,5. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние (Ellermann, 1940)

пае (=Myoxinae) и Platacanthomyinae, многими выделяемое в качестве самостоятельного семейства. Вуд (1955) относит его к хомякообразным.

Glis Brisson, 1762 (*Myoxus* Zimmermann, 1780). Полчек. Тип рода *Sciurus glis* L., 1766; современный, Германия. Размеры крупные (длина P_4—M_3 до 7 *мм*). Межглазничное пространство с желобообразным углублением и гребнями по краям его; теменные гребни развиты слабо. Слуховые пузыри вытянуты в продольном направлении и уплощены в боковом. Нижняя челюсть относительно высокая, без отверстия в угловом отделе. Жевательная поверхность заднекоренных со значительным числом поперечных гребешков. На внешнем крае M^2 и M^3 — четыре и пять, а на внутреннем M_2 и M_3 — три мелких бугорка; на верхних, кроме трех основных срединных, имеются два одинаковой с ними величины добавочных по краям (соответствуют краевым гребешкам, развившимся из воротничков, P_4 более или менее четырехугольной формы, с тремя мелкими бугорками на наружном и внутреннем краях. (Рис. 119.) В СССР — н. плейстоцен (Чертков, З. Украина). Эоцен (?) — совр. З. Европы и М. Азии.

Dyromys Thomas, 1906, лесные сони. Тип рода — *Mus nitedula* Pallas, 1778; соврем., Татарская АССР. Размеры средние (длина P_4—M_3 3,8—5 *мм*). Межглазничное пространство плоское или слабовогнутое; теменные гребни отсутствуют. Слуховые пузыри равномерно вздутые, округлой формы. Нижняя челюсть относительно низкая, угловой отдел ее обычно с отверстием. Жевательная поверхность заднекоренных со сравнительно небольшим числом поперечных гребешков. На внешнем крае M^2 и M^3 — два, на внутреннем M_2 и M_3 — три сравнительно крупных бугорка; бугорки, соответствующие краевым гребешкам, не развиты. P_4 более или менее треугольной формы, с четырьмя приблизительно равной величины бугорками: одним передним, двумя — на наружном и одним — на внутреннем крае зуба (Рис. 120.) Три—четыре вида. В СССР — в. плейстоцен Закавказья (Бинагады). Ср. миоцен—ныне З. Европы и Азии.

Кроме того: *Glirulus* Dehm, 1950 (ср. миоцен Европы); *Gliravus* Stehlin et Schaub, 1951 (в. эоцен Европы); *Peridyromys* Stehlin et Schaub, 1951 (в. олигоцен Европы); *Caenomys* Lydekker, 1885 (н. миоцен Европы); *Brachymys* Meyer, 1847 (миоцен Европы); *Leithia* Lydekker, 1896 (плейстоцен о-ва Мальты); *Hypnomys* Bate, 1918 (плейстоцен Балеарских о-вов). *Heteromyoxus* Dehm, 1938 (н. миоцен Европы); *Amphidyromys* Heller, 1936 (в. плиоцен З. Европы); *Philistomys* Bate, 1937 (плейстоцен Азии).

Для современных родов (*Muscardinus* Kaup, 1929 и *Eliomys* Wagner, 1843) известны ископаемые остатки.

СЕМЕЙСТВО DIPODIDAE THOMAS, 1866. ТУШКАНЧИКОВЫЕ

Пропорции черепа, как у Cricetidae (или у специализованных форм), мозговая коробка высокая, трапециевидная в очертании, с широко расставленными сзади и сходящимися вперед скуловыми дугами и нередко значительно увеличенными слуховыми пузырями. Гребней на верхней поверхности черепа и заглазничных отростков нет. Подглазничное отверстие почти всегда сильно увеличено и пропускает бо́льшую часть жевательной мышцы. В отличие от других грызунов на его внутренней стенке имеется замкнутый или полузамкнутый канал (для прохождения ветви тройничного нерва). Скуловая дуга низкая и тонкая; скуловая кость большей частью длинная и вертикальный отросток ее, образующий наружную стенку подглазничного отверстия, соприкасается со слезной. Половинки нижней челюсти не сращены; ее задний отдел и венечный отросток низкие; угловой отдел нередко продырявлен одним или несколькими отверстиями (кроме Dipodidae, только у некоторых Gliridae), хорошо развит, большей частью отогнут наружу. В отличие от других грызунов шейные позвонки (кроме атланта) часто сращены. Резцы длинные, задний конец нижних часто образует альвеолярный бугор или отросток. $P\frac{1-0}{0}M\frac{3}{3}$, низкокоронковые; всегда с корнями; P^4 мелкий, часто отсутствует. Коронка коренных у примитивных форм четырехбугорчатая. У более специализованных — бугорки сливаются в гребни, образующие при стачивании петли, разделенные глубокими входящими складками. На переднем конце M_1 (реже и M^1) наружный и внутренний передние основные бугорки выступают вперед, иногда (у *Sicista*) — вперед и наружу, и разделены входящей спереди складкой. Нередко оба они отделяются сквозной долинкой от лежащих позади бугорков. В отличие от других однорезцовых задние конечности, а особенно плюсневые кости, большей частью сильно удлинены, три средние иногда сливаются в одну — цевку (рис. 128, *Б*, 129, *Б*). Первый и второй пальцы более или менее укорочены, иногда отсутствуют. Хвостовой от-

дел позвоночника длинный[1]. В. эоцен — совр. Пять подсемейств: Zapodinae, Euchoretinae, Cardiocraniinae, Dipodinae, Allactaginae.

Sicista Gray, 1827 (*Sminthus* Nordmann ex Nathusius, 1839). Мышевки. Тип рода — *Mus subtilis* Pallas, 1778; соврем.,

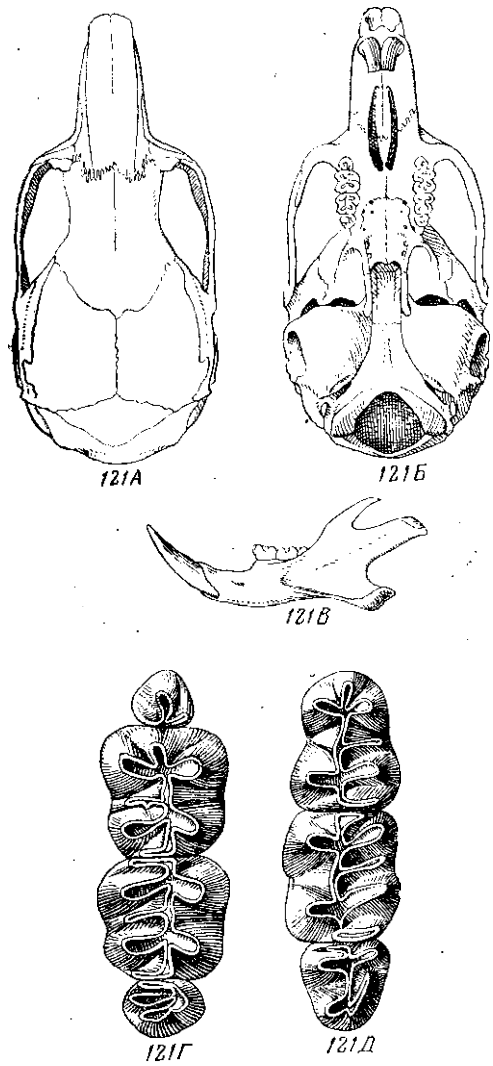


Рис. 121. *Sicista subtilis* Pallas. Современный. Череп, ×3. *А*—сверху, *Б*—снизу; *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×13. *Г*—верхние, *Д*—нижние (Ellermann, 1940)

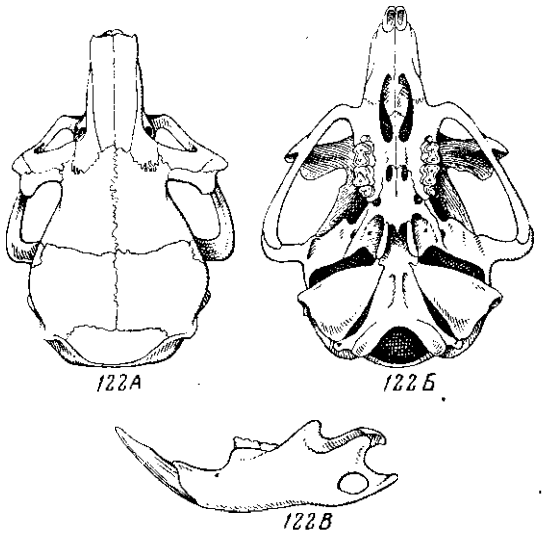
Оренбургская обл. Размеры мелкие (с небольшую мышь; длина M_1—M_3 2,5—3,3 *мм*). Череп с относительно длинной, овальной мозговой коробкой, скуловая кость сравнительно слабо удлинена, не соприкасается со слезной и не образует резкого разделения на горизонтальную и вертикальную ветви. Слёзные кости мелкие, слуховые пузыри небольшие. Подглазничные отверстия меньше, чем у других родов. Нижняя челюсть со сравнительно высоким задним отделом, незначительно укороченным венечным отростком и слаборазвитым альвеолярным бугром; нижний край ее углового отдела отогнут наружу; угловой отдел без отверстий; P^4 имеется. Коренные зубы бугорчатые; бугорки невысокие, расположенные по четырехбугорчатому плану[1]. Шейные позвонки не сросшиеся. Задние конечности удлинены слабо, плюсневые кости раздельные, боковые пальцы не короче средних, головка бедренной кости шаровидная. (Рис. 121.) До 10 видов. В СССР немногочисленные остатки из в. плейстоцена (Ильская на С. Кавказе, Новгород-Северский на Десне, Крым) и в голоцене. Плейстоцен — совр. Европы и Азии.

Allactaga Cuvier, 1836. Земляные зайцы. Тип рода — *Mus jaculus* Pallas, 1778; современный, юг Европейской части СССР. Размеры средние (длина M_1—M_3 до 10 *мм*). Череп с укороченной, сильно расширенной в заднем отделе и суживающейся вперед мозговой коробкой, очень крупным подглазничным отверстием, ограниченным снаружи хорошо обособленной узкой вертикальной ветвью скуловой кости, соприкасающейся со слёзной. Слёзная кость крупная, сильно выдается в стороны. Слуховые пузыри не увеличены. Нижняя челюсть с низким задним отделом, коротким венечным отростком, сильно развитым альвеолярным отростком и угловым отростком, не отклоняющимся наружу. Угловой отдел продырявлен большим отверстием. P^4 имеется. Коренные зубы с уплощенной жевательной поверхностью. Заднекоренные, кроме $M\frac{3}{3}$, рассечены тремя глубоко входящими складками с наружной (на верхних) и с внутренней (на нижних) сторон зубов и одной, менее глубокой — с противоположной стороны. Средняя из трех складок нередко вдвое мельче, чем передняя и задняя. На переднем конце M^1 нет входящей складки; наружный из передних выступов M_1 заметно отклонен наружу. Шейные позвонки не сросшиеся. Задние конечности сильно удлинены, их боковые пальцы укорочены, а средние плюсневые кости, за исключением нижних отделов, сращены в цевку (рис. 128 *Б*); продольное углубление на ее задней поверхности невелико, средний из дистальных отростков одинаковой с боковыми ширины, но длиннее и выдви-

[1] Тушканчики приспособлены к «двуногому бегу» — передвижению рикошетирующими прыжками на задних конечностях.

[1] В деталях строения сходны с *Cricetodon* из Cricetidae.

гается вперед. Первая фаланга второго пальца раза в три длиннее второй. Поверхность головки бедренной кости сверху цилиндрическая с седловидной впадиной. (Рис. 128, *А*.) Большой и малый вертелы соединены между собой; соединяющий их гребень прямой и направлен внутрь, под острым углом к продольной оси кости. (Рис. 122, 123.) До 10 видов. В СССР — с в. плиоцена (Ногайск, Ю. Украина); в плейстоцене обильные остатки повсеместно на юге Европейской части СССР. В. плиоцен—совр. Азии; в. плейстоцен Европы.



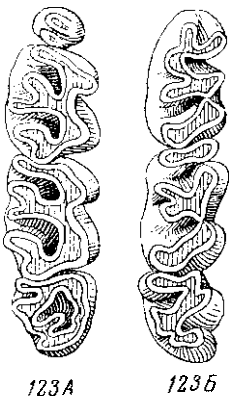


Рис. 122—123.

Рис. 122 — *Allactaga elater* Lichtenst. Современный. Череп, × 1,5. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — нижняя челюсть. Рис. 123 — *A. jaculus* Pallas. Современный. Коренные зубы, × ок. 5. *А* — правые верхние, *Б* — нижние (Виноградов, 1937)

Paralactaga Young, 1927. Тип рода — *P. anderssoni* Young, 1927; н. плиоцен Китая (Ганьсу). Размеры, как у средних и крупных *Allactaga* (длина M_1—M_3 у типичной формы — 7,8 *мм*). По высоте коронок, строению жевательной поверхности коренных, верхней части бедренной кости и степени срастания плюсневых, — ближе к *Allactaga*, чем к *Protalactaga*. От первого отличается: дольше сохраняющимися при стирании буграми на жевательной поверхности коренных, более мелким M^3, наличием на M^1—M^2 дополнительной складки, образованной передним воротничком, более крупным M_3, почти равным по величине M_2, и наличием промежуточного бугра между обоими наружными буграми M_2—M_3, в их основании. Три вида. В СССР указан для в. плиоцена Украины (Ногайск, Топачевский, 1959). Н. плиоцен Монголии и Китая.

Protalactaga Young, 1929. Тип рода — *P. grabaui* Young, 1929; миоцен Китая (Ганьсу). Размеры, как у мелких *Allactaga*, (длина M_1—M_2 около 6,4 *мм*). P^4 имеется. Коренные, как у *Allactaga*, но более низкокоронковые, на M_1—M_2 с отчетливо выраженной бугорчатой структурой, свойственной Cricetidae. Расположение и связь структурных элементов на M_1, как у *Allactaga*, но передний внутренний бугорок изолирован, передний наружный выступ менее отклонен назад, а на заднем крае M^1 еще ясно выражен отсутствующий у *Allactaga* воротничок с наибольшей наружной и внутренней ветвями. На M_2—M_3 дополнительный промежуточный бугорок в основании обоих наружных бугров отсутствует. Средние плюсневые кости в верхнем отделе не вполне сращены; задняя поверхность цевки с глубоким желобообразным углублением. Остальные признаки неизвестны. (Рис. 124—126.) Два-три вида. В СССР предположительно в н. миоцене Казахстана (Аральское море, Аргиропуло, 1939). В. миоцен — н. плиоцен Монголии и Китая.

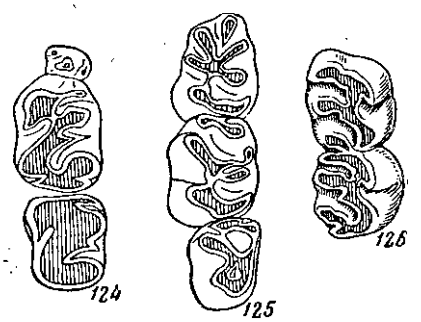


Рис. 124—126

Рис. 124—*Protalactaga tunggurensis* Wood. Верхние коренные зубы (P^4 — M^3), × 7,5. Рис. 125 — *P. grabaui* Young. Нижние коренные зубы (M_1 — M_3), × 7,5. В. миоцен — н. плиоцен Китая (Stehlin und Schaub, 1951). Рис. 126 — *P. borissiaki* Argyropulo. M^1 и M^2, × ок. 5 (Аргиропуло, 1939)

Alactagulus Nehring, 1897. Земляные зайчики. Тип рода — *Mus acanthion* Pallas, 1778; соврем., З. Казахстан. Размеры мелкие (длина M_1—M_3 5,0—5,5 *мм*). Большая часть признаков — как у *Allactaga*. Отличия: P^1— у взрослых отсутствует; строение жевательной поверхности заднекоренных проще; на наружной (верхних) и внутренней (нижних) стороне M_1 средняя входящая складка отсутствует, а три выступа более угловидно заострены. Вертикальная ветвь скуловой дуги узкая, раза в два уже ее основной горизонтальной части. Бедренная кость — как у *Allactaga*. Первая фаланга второго пальца раза

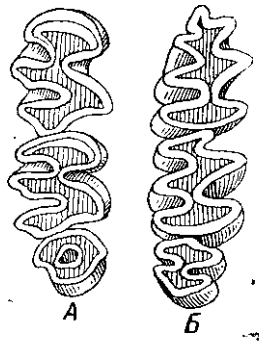


Рис. 127. *Alactagulus acanthion* Pallas, ×7,5. Современный
Коренные зубы: *А* — правые верхние, *Б* — нижние

в два длиннее второй. (Рис. 127.) Один вид. Ныне в Азии и на ю.-в. Европы; в СССР — немногочисленные остатки в плейстоцене Европейской части.

Pygerethmus Gloger, 1841. Толстохвостые тушканчики. Тип рода — *Dipus platyurus* Lichtenschtein, 1823; соврем., северо-восточное побережье Аральского моря. Размеры и строение черепа и конечностей, в основном как у *Alactagulus*; отличаются несколько более узким межглазничным промежутком и более прямоугольным очертанием мозговой коробки. Головка бедренной кости несколько шаровиднее, чем у *Allactaga*; межвертельный гребень образует входящий угол, близкий к прямому. Боковые пальцы задней конечности укорочены сильнее, чем у *Alactagulus*; цевка также относительно короче; значительно короче и лонный симфиз тазовых костей. Два-три вида. Известны три находки в плейстоцене на ю.-в. Европейской части СССР. Современный, в З. и Ю.-В. Казахстане.

Dipus Gmelin, 1788. Мохноногие тушканчики. Тип рода — *Mus sagitta* Pallas, 1773; соврем., Прииртышье. Размеры крупные и средние (длина M_1—M_3 5,3—6 *мм*). Общая форма черепа — как у *Allactaga*. Передняя восходя-

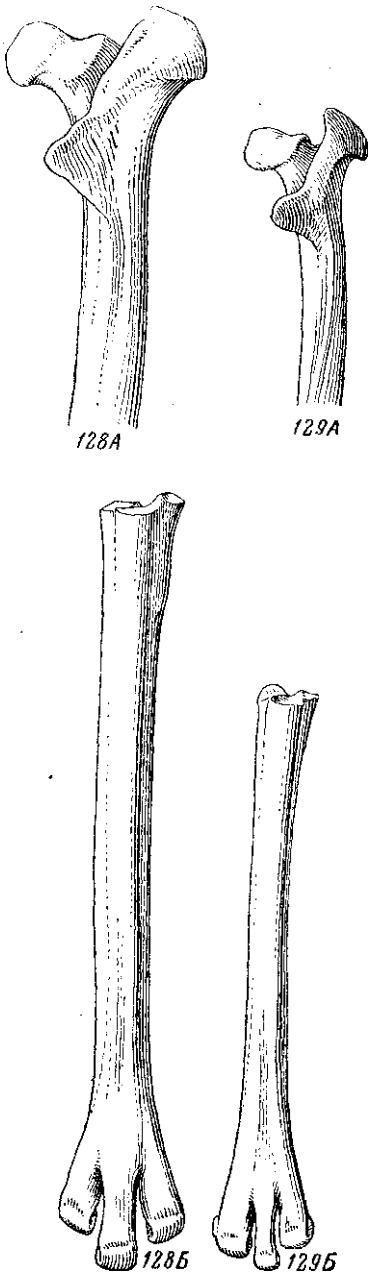


Рис. 128—129. Кости конечностей тушканчиков, ×1,25
Рис. 128 — *Allactaga jaculus* Pallas.
Рис. 129 — *Scirtopoda telum* Lichtenstein.
А — верхняя часть бедренной кости, *Б* — цевка спереди

щая часть скуловой дуги широкая, подглазничное отверстие сравнительно узкое, слёзная кость маленькая, слуховые пузыри сильно вздуты, включают сосцевидную кость и не-

сколько выходят на верхнюю поверхность черепа. Нижний край углового отдела нижней челюсти отогнут внутрь, угловой отросток — наружу. Отверстие в угловом отделе имеется. Альвеолярный отросток хорошо развит, венечный — низкий. P^4 имеется. Коренные зубы сильно упрощены: на M^1 — по одной входящей складке с каждой стороны. Передняя складка на M^1 есть, а наружный из передних выступов (бугорков) не отклонен наружу. В цевке средний отросток тоньше и едва длиннее боковых (обычно равен) и расположен в одной с ними плоскости. Бедренная кость — как у *Allactaga*. Шейные позвонки слиты. (Рис. 130.) Один-два вида. Плейстоцен — совр. в Ю.-В. Европе, Азии; в СССР со ср.(?) плейстоцена (Н. Поволжье, Н. Дон); в. плейстоцене Жигулей.

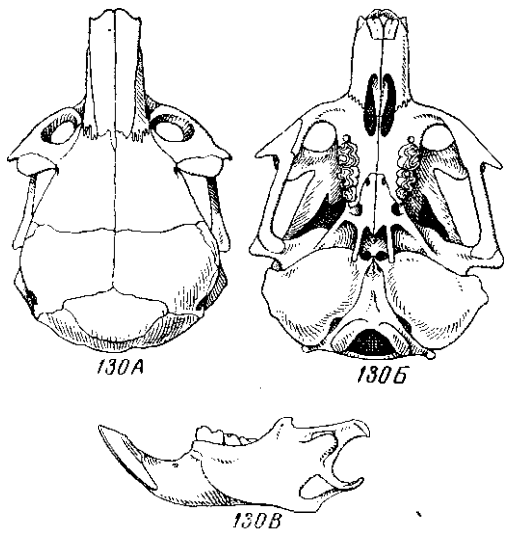


Рис. 130. *Dipus sagitta* Pallas. Современный. Череп, × 1,5. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — нижняя челюсть

Scirtopoda Brandt, 1844. Емуранчики. Тип рода — *Dipus telum* Lichtenschtein, 1823; совр. З. Казахстан. Череп, зубы и конечности, как у *Dipus*, но размеры мельче (длина M_1—M_3 4,8—5,5 *мм*); сосцевидные кости вздуты сильнее и больше выступают на верхнюю поверхность черепа; альвеолярный отросток нижней челюсти слабее. P^4 иногда отсутствует; M^1 без входящей спереди складки. Один-два вида. Головка бедра, как у *Pygerethmus*; межвертельный гребень образует тупой входящий угол. (Рис. 129 *А*.) В СССР — со ср. плейстоцена; в настоящее время обычен на юге Европейской части. Плейстоцен — совр. в Ю.-В. Европе; совр. в Азии.

Кроме того, ископаемые роды: *Simimys* Wilson, 1935 (в. эоцен С. Америки); *Plesiosminthus* Viret, 1926 (олигоцен Европы); *Heterosminthus* Schaub, 1939 (н. плиоцен Азии); *Schaubeumys* Wood, 1935 (н. миоцен С. Америки); *Pliozapus* Wilson, 1936 (ср. плиоцен С. Америки); *Sminthoides* Schlosser, 1924 (н. плиоцен Азии); *Brachyscirtetes* Schauh, 1934 (плиоцен Азии) и девять современных родов; для двух из них (*Zapus* Coues, 1875 и *Napaeozapus* Preble, 1899) известны ископаемые остатки.

СЕМЕЙСТВО SPALACIDAE GRAY, 1821. СЛЕПЫШОВЫЕ

В отличие от всех грызунов, кроме некоторых Cylindrodontidae, череп с широкой, сильно наклоненной вперед затылочной площадкой. Подглазничное отверстие крупное, скуловые дуги сравнительно слабые, но сильно расходящиеся в стороны; скуловая кость очень маленькая, не соприкасается со слёзной. Заглазничных отростков нет; стреловидный гребень хорошо развит. Сочленовная поверхность состоит из двух частей: меньшей задней, в форме глубокой округлой ямки, и обособленной от нее большей передней, продольно углубленной (из грызунов фауны СССР свойственно только Spalacidae). Твердое нёбо очень узкое, его задний край на уровне заднего края M_3 или несколько позади. Слуховые пузыри небольшие. Нижняя челюсть с несроценными половинками, мощным резцом; альвеолярный отросток зачастую намного длиннее сочленовного, угловой отдел не загнут внутрь, угловой отросток небольшой, венечный — крупный. Переднекоренных зубов нет. M^3 относительно небольшие, с коронкой средней высоты, с корнями и плоской складчатой жевательной поверхностью. Входящие складки в числе двух-трех на нижних коренных и трех на верхних (две с наружной и одна с внутренней); некоторые из них разветвляются на две. Складки неглубокие; при стачивании замыкаются в марки; в первую очередь — их внутренние отделы, образующие отчлененные от остальной части складки островки. В отличие от других грызунов (кроме некоторых Cylindrodontidae) на плечевой кости сильно развит большой бугорок, ее крупный дельтовидный гребень повернут наружу и локтевой отросток локтевой кости очень крупный, длина его — более трети общей длины кости. Плиоцен — совр. Иногда Rhizomyidae включают в Spalacidae в качестве подсемейства.

Spalax Güldenstaedt, 1770. Слепыш. Тип рода — *S. microphtalmus* Güld., 1770; соврем., Воронежская область. Размеры средние и крупные (длина черепа до 67,5 *мм*, M_1—M_3 до 11 *мм*). Альвеолярный отросток нижней челюсти заметно длиннее сочленовного; угловой расположен на боковой стенке альвеолярного, в области его основания и отделен от нее узкой седловидной впадиной. На M^1 передняя наружная складка редко соединена с внутренней; чаще соединены вершины обеих наружных. M_3 значительно короче M_2; желобок наружной из складок их жевательной поверхности мелкий, основание его не доходит до альвеолярного края челюсти. (Рис. 131.) Шесть-семь видов. В СССР — в ср.(?) и в. плиоцене Украины—Одесса («катакомбы»), Ногайск; обычен в плейстоцене и голоцене. В Ю. Европе — с плиоцена, в М. Азии — со ср. плейстоцена до совр., в С. Африке — совр.

Prospalax Mechely, 1908. Тип рода— *Spalax priscus* Nehring, 1897; плиоцен, Венгрия. Размеры несколько меньше, чем у мелких видов *Spalax* (длина M_1—M_3 6,0—7,2 *мм*). Альвеолярный отросток нижней челюсти значительно короче сочленовного, а угловой расположен не на боковой стенке первого из них, а в основании сочленовного и имеет с ним общий край. Передняя наружная складка на M^1 образует глубокую поперечную долинку позади почковидной формы передней петли; жевательная поверхность стертых M_2 и M_3 имеет S-образную форму:

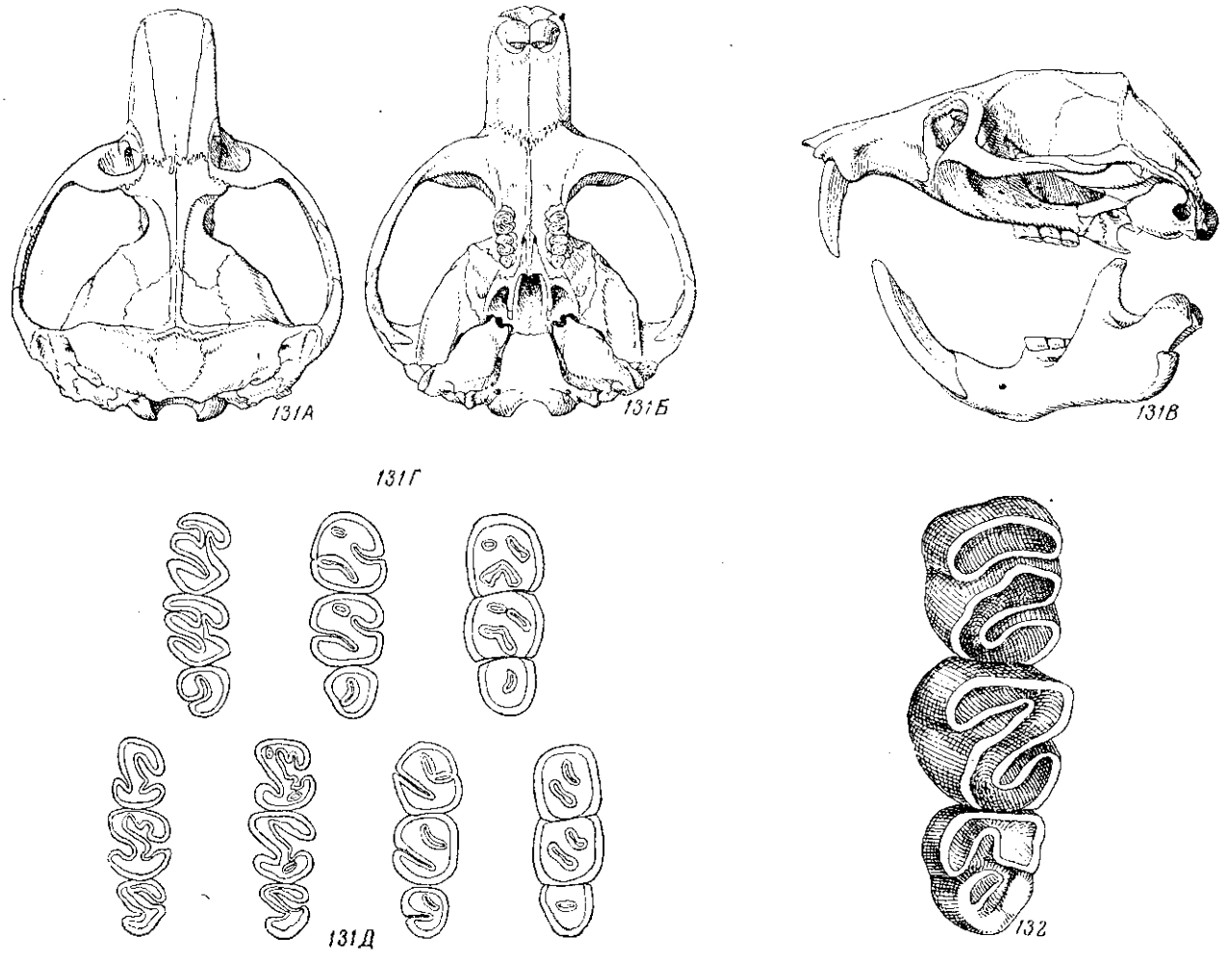
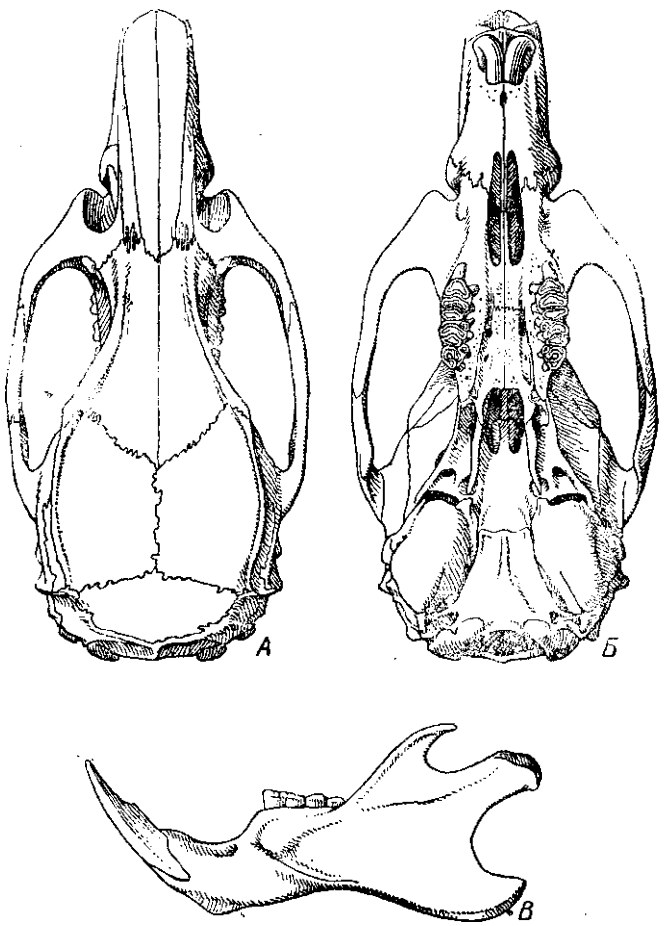


Рис. 131—132

Рис. 131—*Spalax leucodon* Nehring. Современный. Череп, × ок. 1. *А*—сверху, *Б* — снизу, *В*—череп и нижняя челюсть сбоку. Возрастные изменения коренных зубов (схемы): *Г*—правых верхних, *Д*—нижних (Ellermann, 1940). Рис. 132 — *Prospalax priscus* Nehring. Левые верхние коренные зубы, × ок. 10 (Schaub, 1951)

передняя из внутренних складок направлена вперед, единственная наружная — назад; на слабо стертых зубах она, соединяясь с заднее-внутренней, образует сквозную долинку; M_3 равен или незначительно короче, чем M_2, а желобок наружной входящей складки M_1 и



M_2 глубже и длиннее, чем у *Spalax*, доходит до альвеолярного края челюсти. (Рис. 132.) Два вида. В. плиоцен—н. плейстоцен Ю. Венгрии, Румынии, Польши.

Кроме того: *Pliospalax* Miller, 1932 (плиоцен З. Европы), возможно, также *Rhizospalax* Miller et Gidley, 1919 (в. олигоцен Европы).

СЕМЕЙСТВО MURIDAE GRAY, 1821. МЫШИНЫЕ

Признаки черепа — как у Cricetidae (стр. 155). Отличается, как правило, более коротким венечным отростком нижней челюсти и сочленовным отростком, обособленным от короткого углового менее глубокой вырезкой; в основании первых двух отростков нередко хорошо выражен небольшой альвеолярный бугор. Резцы, особенно верхние, сильнее сжаты с боков. Переднекоренные отсутствуют; M_3^3, редко M_2^2 и даже M_1^1; * заднекоренные с корнями; M_1^1, особенно нижние, удлинены за счет дополнительной передней доли; M_3^3 — укорочены. Жевательная поверхность бугорчатая, как у Cricetidae, но бугорки, по крайней мере, на M^1 и M^2 всегда расположены в три продольных ряда; на нижних заднекоренных наружный из этих рядов редуцирован или отсутствует. Поперечных рядов бугорков на M_2^2 — два, на M_1^1 — три; мезокона и мезоконида нет. Нередко противолежащие бугорки сливаются между собой, но никогда не видоизменяются в чередующиеся или противолежащие треугольники. В. миоцен (?) — совр. Не менее пяти подсемейств: Murinae, Dendromyinae, Otomyinae, Phloemyinae, Hydromyinae и до 100 родов, из которых лишь шесть — ископаемые.

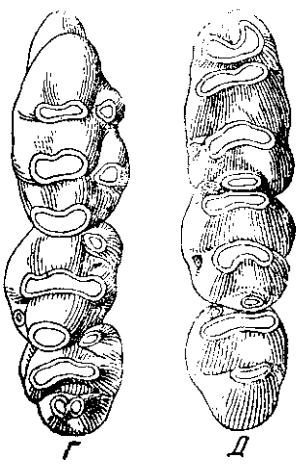


Рис. 133. *Rattus rattus* L. Современный
Череп. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — нижняя челюсть, × 2. Коренные зубы, × 7,5. *Г* — правые верхние, *Д* — нижние

Rattus Fischer, 1802. Крысы. Тип рода — *Mus rattus* L., 1758; современный, Ю. Швеция. Размеры средние и крупные (M_1—M_3 до 9,7 *мм*). Череп с относительно длинным лицевым отделом. Межтеменная кость в форме поперечного овала или сегмента; теменные без передних выступов. По сторонам межглазничного промежутка и боковым отделам теменных костей имеются отчетливые гребешки. Резцовые отверстия короткие и узкие, короче половины верхней диастемы. Характерный для *Mus* задний дентиновый выступ на задней поверхности верхних резцов отсутствует. Бугорки коренных зубов относительно мелкие и плоские. На M^1 и M^2 средние из них сравнительно слабо сдвинуты вперед относительно крайних; внутренний бугорок заднего поперечного ряда M^1 отсутствует (отличие от *Apodemus*); M^1 короче

* У некоторых родов Hydromyinae.

M^2+M^3. Между передней парой бугорков M_1 у большинства видов нет добавочного промежуточного бугра, а на M_1—M_2 иногда имеются элементы третьего (наружного) продольного ряда бугорков. (Рис. 133.) До 60 видов. В СССР — ср. плейстоцен Узбекистана (Аман-Кутан), н. голоцен Европейской части. Ср. плейстоцен — совр. З. Европы, Азии.

Mus Linnaeus, 1758. Мыши. Тип рода — *M. musculus* L., 1758; соврем., Ю. Швеция. Размеры мелкие (длина M_1—M_3 до 4,5 *мм*). Череп большей частью с укороченным лицевым отделом; гребешки по сторонам межглазничной области и мозговой коробки, как правило, не развиты. Резцовые отверстия длинные, по длине не менее половины длины верхней диастемы. Межтеменная кость трапециевидной формы, суженная позади; передне-наружные углы теменных костей образуют в различной степени развитые направленные вперед отростки, налегающие на лобные. На задней поверхности верхних резцов имеется хорошо заметный зубцеобразный выступ дентина. (Рис. 136, *Б*.) Бугорки жевательной поверхности сравнительно крупные и хорошо обособленные. На M^1 средние из них заметно сдвинуты вперед относительно крайних; внутренний бугорок заднего поперечного ряда отсутствует (как у рода *Rattus*); M^1 длиннее, реже равен длине M^2+M^3. Между передней парой бугорков M_1 добавочный промежуточный бугорок отсутствует. На M_1 и M_2^1 нет

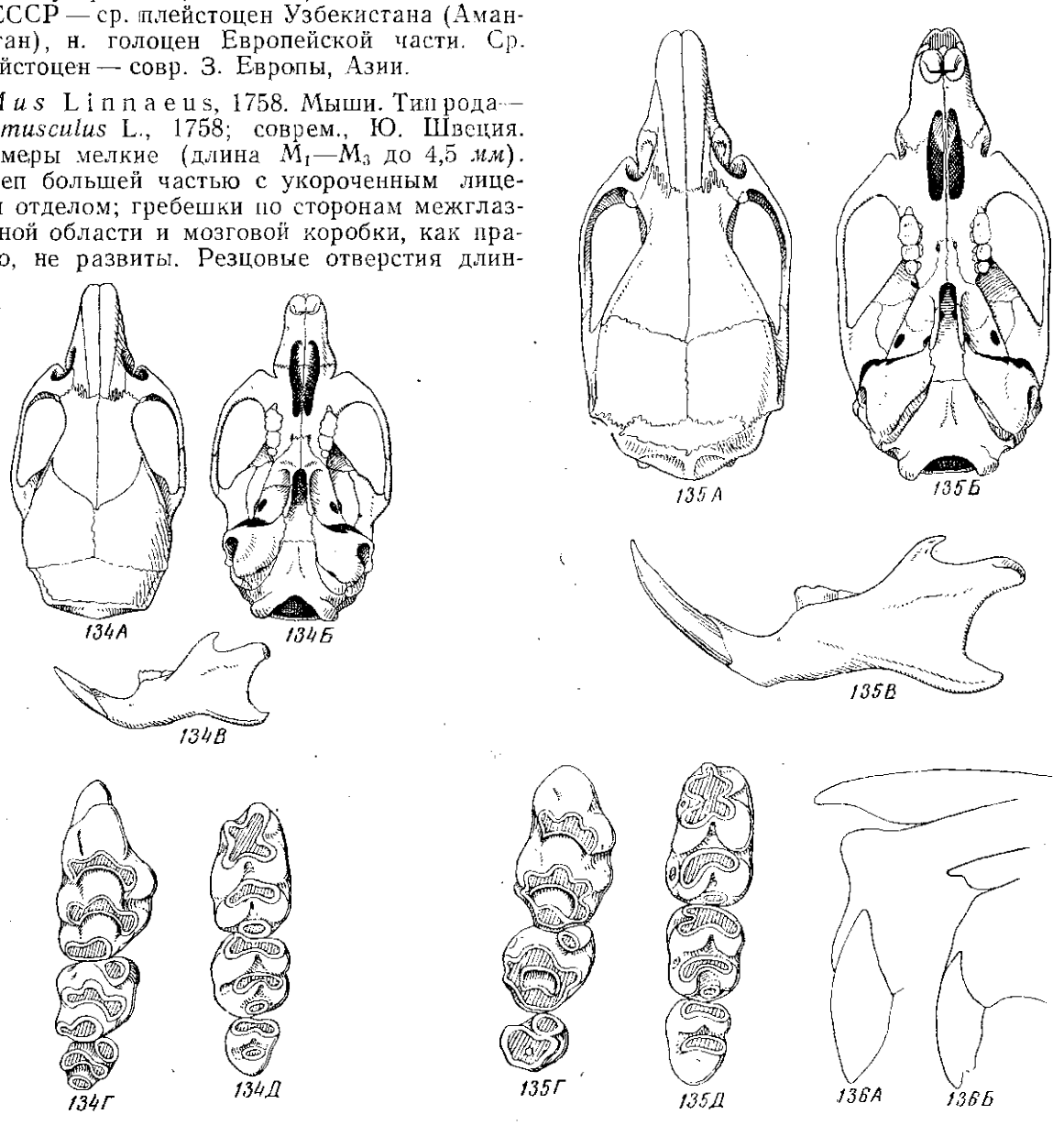


Рис. 134—136

Рис. 134—*Mus musculus* L. Современный. Череп, ×2,25. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×9. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние. Рис. 135—*Apodemus agrarius* (Pallas). Современный. Череп, ×2,25. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×9. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние. Рис. 136—строение резца верхней челюсти (схемы). *А*—у *Apodemus*; *Б*—у *Mus* (Аргиропуло, 1941).

...дов третьего (наружного) продольного ряда бугорков. (Рис. 134.) До 10 видов. В СССР — немногочисленные находки из в. плейстоцена Закавказья (Апшеронский п-ов, Бинагады) и из неолита Крыма (Алимовский навес): более обычны в ср. и в. голоцене; указание на находку в ср. плиоцене (Хоменко, 1914) вызывает сомнение. Плейстоцен — совр. З. Европы, Азии.

...*podemus* Kaup, 1829. Тип род. — *Mus agrarius* Pallas, 1778; соврем., Германия. Размеры несколько больше, чем у рода *Mus* (длина M_1—M_3 до 5 *мм*). Лицевой отдел черепа длиннее, чем у *Mus*; гребешки по краям межглазничного промежутка или мозговой коробки часто имеются. Резцовые отверстия укороченные, как и у *Rattus*, но более широкие. Межтеменная кость — как у *Rattus*; передненаружные углы теменных костей не образуют налегающих на лобные отростков. Верхние резцы без зубцевидного выступа на задней поверхности. (Рис. 136, *А*.) Строение ...рков жевательной поверхности, как у ..., но M^1 короче или равен M^2+M^3 и внутренний бугорок заднего поперечного ряда на ... M^2 имеется; промежуточный бугорок ...у передней парой бугорков на M_1 по... имеется, а на наружной стороне M_1 и ...охраняются остаточные бугорки третьего (наружного) ряда, реже на их месте, обычно не сплошной, эмалевый гребень. (Рис. 135.) Около 13 видов. В СССР — со ср. плейстоцена (в Закавказье, Крыму, на Н. Дону) до совр.; многочисленны в в. плейстоцене и голоцене. Плейстоцен — совр. Европы и Азии, совр. — в Африке.

Parapodemus Schaub, 1925. Тип ро... *Mus gaudryi* Dames, 1883; в. миоцен ... плиоцен. Греция. Осевой череп неизве... В среднем мельче, чем *Apodemus* (длина M_1—M_3 3,5—5,4 *мм*). Нижняя челюсть массивнее; горизонтальная ветвь относительно выше, диастема короче, резцовый отдел также выше и круче изогнут. Строение заднекоренных, как у *Apodemus*; отличается отсутствием на M^1—M^2 внутреннего бугорка заднего поперечного ряда (остаток внутренней ветви ...го воротничка); M^2 — шире, M^3 менее ...короче; внутренний корень на M^1 и M^2 ... продольной бороздой. (Рис. 137—139.) Два-три вида. В СССР — в ср. или в. плиоцене Одессы, «катакомбы» (*P. similis* Argyr. et Pidopl., 1939). Плиоцен Европы и Азии; в Европе — до н. плейстоцена.

Кроме того: *Rhagamys* Major, 1905 (плей... Средиземноморья); *Anthracomys* ...aub, 1938 (н. плиоцен Европы); *Stephanomys* Schaub, 1938 [ср. плиоцен Европы, от н. (?) плиоцена до плейстоцена Азии]; *Progonomys* Schaub, 1938 [н. плиоцен Европы и Азии (?)]; *Coryphomys* Schaub, 1937 (плейстоцен З. Индии), *Palaeotomys* Broom, 1937

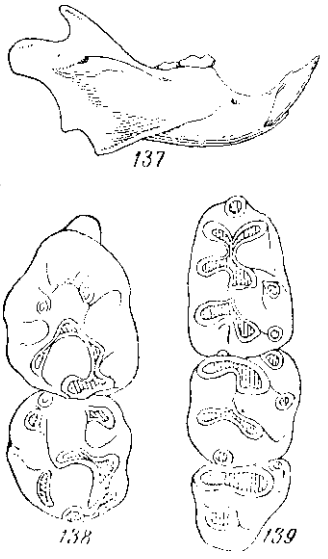


Рис. 137—139. *Parapodemus similis* Argyropulo

Рис. 137 — нижняя челюсть, × 3. Рис. 138 — верхние коренные зубы (M^1, M^2), × ок. 13. Рис. 139 — нижние коренные зубы, × ок. 13. Ср. или в. плиоцен Одессы (Аргиропуло и Пидопличко, 1939)

(плейстоцен С. Африки). Для современных родов *Mieromys* Dehne, 1841, *Acomys* Geoffroy, 1838 и *Nesokia* Gray, 1842 также известны ископаемые остатки.

СЕМЕЙСТВО CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883. ХОМЯКОВЫЕ

Череп со сравнительно длинным мозговым отделом и коротким лицевым, без заглазничных отростков; черепные гребни есть или отсутствуют. Скуловые дуги относительно низкие. Подглазничное отверстие в верхней части расширено, пропускает часть большой жевательной мышцы, через узкую нижнюю часть проходят сосуды и нервы. Слуховые пузыри большей частью вздутые; костные слуховые проходы не бывают вытянутыми в трубку; положение заднего края твердого нёба различно. Нижнечелюстные половинки не сращены. Венечный отросток хорошо развит, сочленовный — большей частью длинный, обособленный от сравнительно длинного углового. Угловой отдел не имеет загнутой внутрь части; альвеолярный бугор в большинстве случаев небольшой или отсутствует. Резцы по

большей части невелики. Переднекоренные отсутствуют; $M\frac{3-2}{3-2}$. M^3_3 укорочены или их нет. Жевательная поверхность коренных у примитивных форм с бугорками (по крайней мере на M^1 и M^2) расположенными в два продольных ряда. Иногда она с продольными гребнями, соединяющими внутренние (на верхних) или наружные (на нижних) бугорки, или — с поперечными петлями из слившихся противолежащих бугорков, или — с двумя рядами чередующихся или противолежащих треугольных петель. M^1_1 — с дополнительной передней долей; на бугорчатых зубах — с одним-двумя бугорками. Одно вымершее (Cricetodontinae) и три-четыре доживших до современности подсемейства: Cricetinae, Nesomyinae (?), Gerbillinae и Microtinae с более, чем 100 современными и 40 вымершими родами. Н. олигоцен — совр. Имеются данные о том, что цокоров (*Myospalax*) правильнее рассматривать, как самостоятельное подсемейство (Воронцов, 1960).

Cricetodon Lartet, 1851 (*Palaeocricetus* Argyr., 1938). Тип рода *C. sansaniense* Lartet, 1851; миоцен, З. Европа. Размеры от мелких до крупных (длина M_1—M_3 3,4—8,2 *мм*). Известны только передний отдел черепа и неполная нижняя челюсть. Массетерная площадка верхнечелюстной кости слабо обособленная, низкая. Нижняя челюсть со слабым венечным и сравнительно низким сочленовным отростками; последний мало обособлен вырезкой от короткого углового. Коронки коренных низкие, корни имеются. М бугорчатые, на жевательной поверхности M^2_2 четыре бугра, большей частью полулунной формы, на M^1_1, кроме того, бывает один-два дополнительных — впереди основных. Наружные бугры на нижних зубах и внутренние на верхних крупнее противолежащих и соединены с ними поперечными гребнями, а наружные (на верхних—внутренние) между собой — продольными. От продольного гребня большей частью отходят гребневидные выросты, обособившиеся от основных наружных (внутренних) бугров и направленные к внутреннему (на верхних — к наружному) краю зуба, а также иногда — срединный, удлиненный мезокон (мезоконид). Передний и задний воротнички хорошо развиты, с наружными и внутренними выростами. Соседние бугры разделены широко открытыми наружу или внутрь углублениями, образующими при стирании основные входящие складки. Кроме того, в различной степени развитые углубления (складки) могут образовываться между основными буграми и воротничками. M_3 короче M_2, а если длиннее, то на нем нет заднего выроста продольного гребня. (Рис. 140, 141.) 10—12 видов. В СССР в ср. миоцене С. Кавказа (Беломечетская) и в миоцене Ю.-В. Казахстана (оз. Зайсан). Н. олигоцен—н. плиоцен Европы; ср. олигоцен С. Америки; н. олигоцен Азии.

Cricetops Matthew et Granger, 1923. Тип рода—*C. dormitor* Matt. et Grang.; олигоцен, Ц. Азия. Крупнее, чем *Cricetodon* (длина M_1—M_3 8—9,1 *мм*). Лицевой отдел черепа средней длины; стреловидный гребень

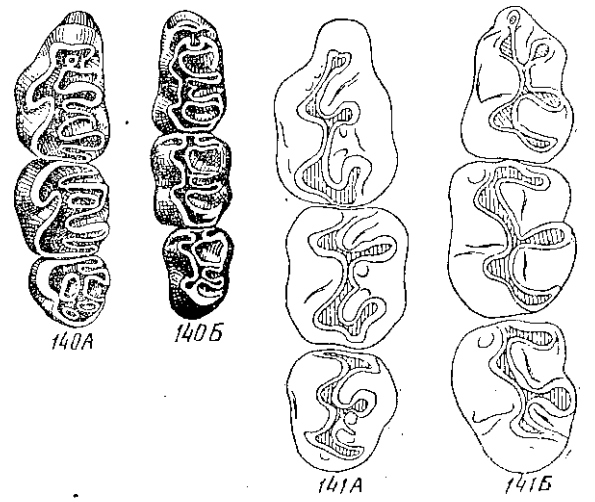


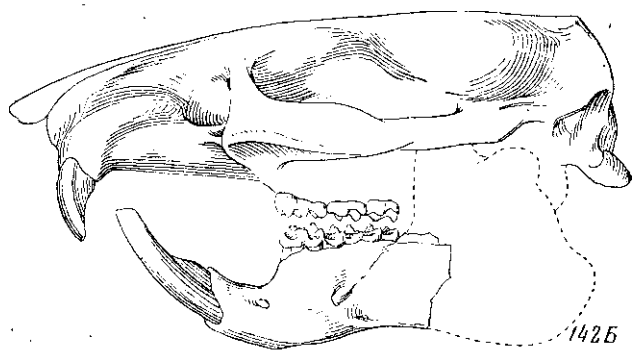
Рис. 140, 141. *Cricetodon* Lartet

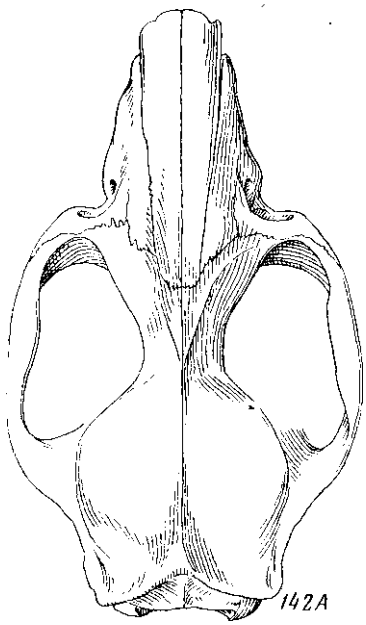
Рис. 140 — *C. helveticus* Schaub. Швейцария. Коренные зубы, ×7,5. *А* — левые верхние, *Б* нижние (Stehlin und Schaub, 1951). Рис. 141 — *C. caucasicum* Argyropulo. Коренные зубы, × ок. 13. *А* — верхние, *Б* — нижние. Средний миоцен Кавказа. (Аргиропуло 1938)

хорошо развит. Заглазничные бугры отсутствуют. Скуловые дуги сравнительно высокие, слабо раздвинуты в стороны. Массетерная площадка верхнечелюстной кости небольшая, расположенная почти горизонтально. $M\frac{3}{3}$. Строение коренных сходно с таковыми *Cricetodon*, со следующими отличиями. На верхних продольный гребень сильно укорочен; основные входящие складки сильно удлинены к середине зуба и почти соединяются в поперечную долинку. На M^1, подобным же образом обособляется передний, дополнительный отдел зуба, где хорошо развиты два дополнительных бугра. Противостоящие внутренние и наружные бугры верхних коренных, соединяясь между собой двумя ветвями, замыкают (обычно не полностью) воронкообразные углубления. Задний воротничок развит слабо. Нижние коренные без мезоконида или он очень маленький; иногда на его месте распо-

ложен задний вырост протоконида. На M_1 один передний добавочный бугор. Задний воротничок на M_3 отсутствует, на M_1 и M_2 разделен на узкие наружную и внутреннюю ветви. M_3 почти равен M_2. Остальные родовые признаки неизвестны. (Рис. 142, 143). Два-три вида. Ср. олигоцен Казахстана (Челкар-Тениз — Аргиропуло, 1939); олигоцен Монголии.

Eumysodon Argyropulo, 1939. Тип рода — *E. spurius* Argyr., 1939; н. миоцен, Казахстан (Аральское море). Известны только коренные зубы. По строению зубов сходен с *Cricetops*, но зубы мельче (длина M_1—M_3 около 7 *мм*). $M\frac{3}{3}$ (?). Внутренние и наружные бугорки заднекоренных сходны по величине; мезоконид имеется на M_1, отсутствует на M_3 и ископаемых Cricetidae (длина M_1—M_3 — 11,1 *мм*). Нижние заднекоренные упрощенные: продольный гребень без дополнительных гребневидных выростов. Передневнутренний бугор (метаконид) на M_1 не связан гребешком с протоконидом; гипоконид на всех зубах узок и





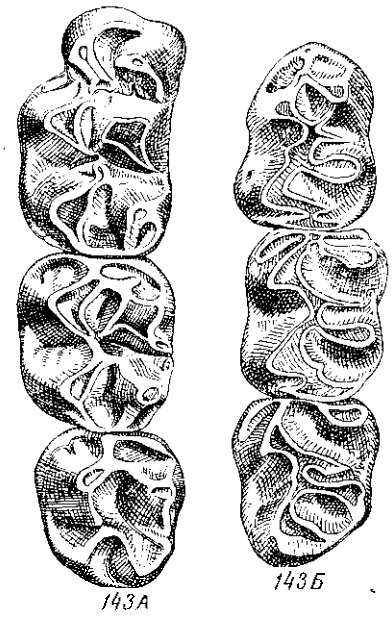


Рис. 142—143. *Cricetops dormitor* Matthew et Granger

Рис. 142—череп, ×1,5. *А*—сверху, *Б*—сбоку. Олигоцен Ц. Азии (Matthew et Granger, 1923). Рис. 143—Коренные зубы, ×7,5, *А*—левые верхние, *Б*—нижние. Возраст и местонахождения те же (Stehlin und Schaub. 1951)

большей частью на M_2. На задней стенке переднего гребня M_2 и M_3 нередко имеется направленный назад зубец (отсутствует у других родов). Передняя добавочная доля M_1 отсутствует. Задний воротничок на всех зубах имеет только внутреннюю ветвь (Рис. 144—146). Два вида. Н. миоцен (северный берег Аральского моря).

Aralomys Argyropulo, 1939. Тип рода — *Aralomys gigas* Argyr., 1939; н. миоцен, Казахстан (Аральское море). Известны только нижние заднекоренные. Наиболее крупный из вытянут. На переднем крае M_1 один добавочный обособленный бугорок. Позади от протоконида (между ннм и рудиментарной задней ветвью метаконида) полузамкнутое воронкообразное углубленне. M_3 короче M_2, с узким задним отделом. Передний воротничок на M_2 и M_3 хорошо развит. (Рис. 147.) Один вид. Н. миоцен Казахстана (северный берег Аральского моря).

Ardynomys Schaub, 1958. Тип рода — *Schaubeumys aralensis* Argyr., 1939; н. миоцен, Казахстан. Известны только коренные

зубы. Размеры средние (длина M_1—M_3 около 6,3 *мм*). $M\frac{3}{3}$. На M_1^1 два соединенных между собой в задних частях передних бугра (на нижних соответствуют метаконид и наружной ветви переднего воротничка) отделены глубокой бороздой от задней части зуба. Передний дополнительный бугорок M_1^1 имеется или отсутствует. Протоконид с хорошо развитым задним выростом; мезоконид имеется загнутый назад; сочленовный — длинный, хорошо отграниченный вырезкой от длинного же углового. Слабый альвеолярный бугор находится несколько ниже полулунной вырезки. M_3^3 с корнями; наружные и внутренние бугры заднекоренных приблизительно одинаковой величины. Продольные гребни укорочены; дополнительные гребневидные выросты (см. *Cricetodon*) на нем отсутствуют или очень маленькие и имеются лишь на верхних зубах.

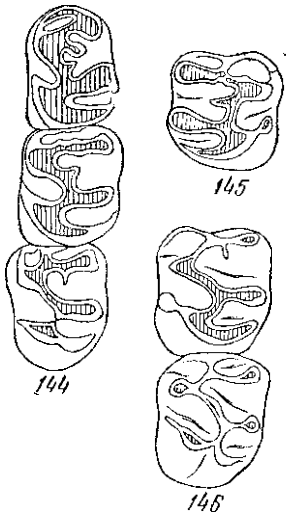


Рис. 144—146

Рис. 144—*Eumysodon spurius* Argyropulo. Нижние коренные зубы, × ок. 7. Рис. 145 *E. orlovi* Argyropulo. Верхний коренной зуб. Рис. 146—коренные зубы M_2 и M_3, × ок. 7. Н. миоцен побережья Аральского моря (Аргиропуло, 1939)

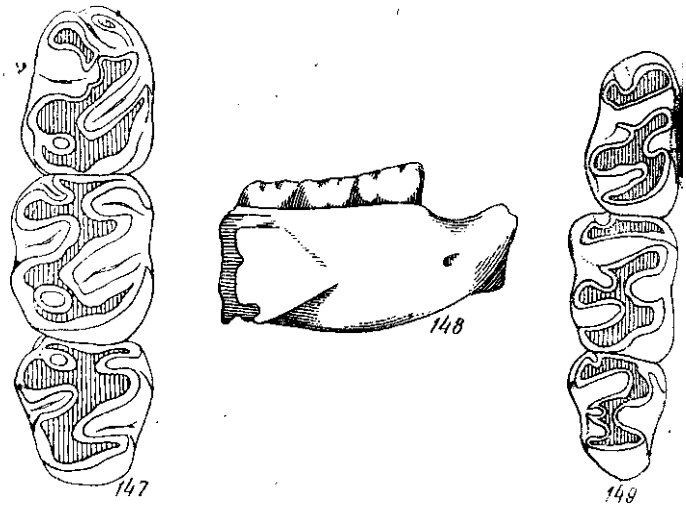


Рис. 147—149.

Рис. 147—*Aralomys gigas* Argyropulo. Левые нижние коренные зубы. Н. миоцен Казахстана (Аргиропуло, 1939). Рис. 148—*Schaubeumys* (?) *aralensis* Argyropulo. Часть нижней челюсти, × ок. 3,5. Рис. 149—*S.* (?) *aralensis* Argyropulo. Правые нижние коренные зубы, × ок. 13. Н. миоцен побережья Аральского моря (Аргиропуло, 1939)

только на M_3 и равен по величине протоконид. (Рис. 148—149). Два вида. Н. миоцен, Казахстан (северный берег Аральского моря).

Cricetus Leske, 1779. Пестрые хомяки. Тип рода — *Mus cricetus* L., 1758; соврем., Германия. Размеры средние и крупные (длина M_1—M_3 до 9 *мм*). Череп с относительно длинным лицевым отделом и узким мозговым, с двумя хорошо развитыми сближенными лобно-теменными гребнями. Скуловые дуги тонкие, слабо раздвинутые в стороны, массетерная площадка верхнечелюстной кости высокая, хорошо обособленная, расположенная вертикально, нередко принимает форму пластинки; слуховые пузыри небольшие, слабо вздутые. Межглазничное пространство узкое, с продольной бороздой; заглазничные бугры отсутствуют или едва намечены. Задний край костного нёба позади заднего края M^3. Резцы относительно мощные, венечный отросток нижней челюсти широкий и длинный, круто Воронкообразные углубления между наружными и внутренними буграми (см. *Cricetops*) на верхних хорошо развиты, на нижних имеются, по крайней мере, на M_3. Передних добавочных бугорков на M_1^1 два, они крупные, на верхних не мельче основных бугорков и также замыкают воронкообразные углубления между ними. Строение основных углублений между буграми как у *Cricetops*. (Рис. 150.) До 10 видов. В СССР — ср. (?) плиоцен Казахстана (Селим-Джевар), С. Кавказа (Косякинский карьер) и многочисленные плейстоценовые и голоценовые местонахождения юга Европейской части. В. миоцен — совр. Европы, плейстоцен — совр. Азии.

Cricetulus Milne-Edwards, 1867. Хомячки. Тип рода — *Cricetus migratorius* Pallas, 1770; соврем., низовья р. Урала. Размеры мелкие (длина M_1—M_3 до 4,5 *мм*). Череп в общем, как у *Cricetus*, но без продольной бороздки на межглазничном промежутке, с более длинной мозговой коробкой и

без лобно-теменных гребней. Резцы слабее, чем у *Cricetus*, венечный отросток нижней челюсти узкий и сравнительно короткий, мало загнутый назад. Бугорки передней дополнительной пары на M_1^1, как правило, не замыкают воронкообразных углублений. В остальном верхние коренные, как у *Cricetus*, но иногда наружные и внутренние бугры резко разнятся по величине и продольный гребень M_1—M_3 до 7 *мм*). Череп с коротким и узким лицевым и с широким мозговым отделом, крупными, вздутыми слуховыми пузырями, часто выходящими на верхнюю поверхность; теменные гребни слабые, широко раздвинутые, межглазничный промежуток широкий, сильно расширяющийся назад, без ясной продольной бороздки, скуловые дуги тонкие. Заглазничные бугры отсутствуют; задний край

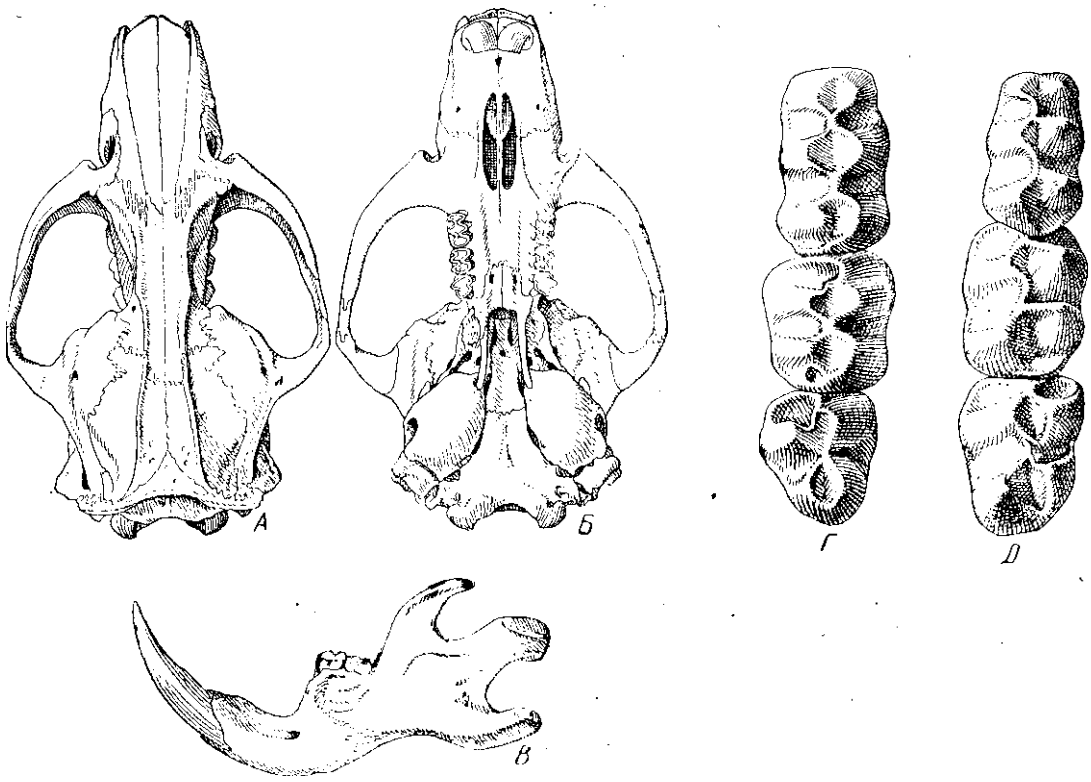
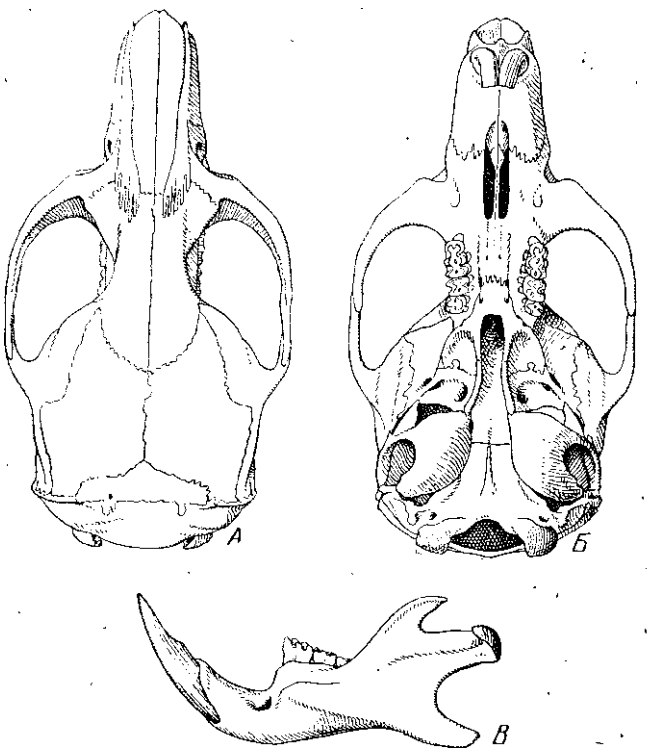


Рис. 150. *Cricetus cricetus* L. Современный
Череп, ×1,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×7,5. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние (Ellermann, 1941)

не укорочен (как у *Cricetodon*) с развитыми в различной степени гребневидными выростами и мезоконом. Нижние заднекоренные упрощенные; наружные и внутренние бугорки чередуются, не образуя замкнутых воронок, выросты на продольном гребне отсутствуют. (Рис. 151.) 10—12 видов. В СССР — ср. или в. плиоцен Украины (Одесса, «катакомбы»), Киргизии (южный берег Иссык-Куля) и Прибайкалья (Тологой); плейстоцен юга Европейской части, повсеместно, начиная с нижнего (З. Украина, Чертков). Н. плиоцен — совр. Азии, в. плиоцен — совр. В. Европы.

Merione s Illiger, 1811 (*Gerbillus* Desmarest, 1804, part.) Песчаники. Тип рода — *Mus tamaricinus* Pallas, 1778; соврем., низовья р. Урала. Размеры средние (длина костного нёба позади M^3; на нёбе, кроме резцовых отверстий, нередко хорошо развита вторая пара отверстий на уровне около середины зубных рядов. В нижней челюсти венечный отросток слабо развит, сочленовный длинный, хорошо обособленный вырезкой от длинного углового; альвеолярный бугор довольно крупный, расположен, как у *Cricetus*. В отличие от других Cricetidae на передней поверхности верхних резцов имеется продольная бороздка (у остальных, кроме *Rhombomys*, отсутствует) M_3^3 с хорошо развитыми корнями, их жевательная поверхность плоская, образована замкнутыми или полузамкнутыми противолежащими, реже смещенными относительно друг друга или чередующимися петлями овальной или неправильной треугольной фор-

мы (развились из основных и дополнительных бугорков). M_3^3 в три-шесть раз короче M_1^1 и в два-три раза короче M_2^2, округлой формы, почти всегда без входящих складок. (Рис. 152.) 10—12 видов. Ср. плейстоцен — совр. ю.-в. Европейской части СССР; в. плиоцен — совр. Туркмении (Кушка). Плиоцен — совр. Азии; плейстоцен — совр. Ю.-В. Европы, С. Африки.



Lemmus Link, 1795 (*Myodes* Pallas, 1811) Лемминги. Тип рода — *Mus lemmus* L., 1758; соврем., С. Скандинавия. Размеры сравнительно крупные (длина M_1—M_3 до 9 *мм*). Череп с коротким лицевым и широким и уплощенным мозговым отделом и широко расставленными, высокими скуловыми дугами. Лобно-теменные гребешки слабые, широко раздвинуты. Слуховые пузыри небольшие, вздутые. На суженном межглазничном пространстве — продольный гребень. Заглазничные бугры — в форме широких, прямоугольных выступов; твердое нёбо в заднем отделе без боковых ямок, с маленькими отверстиями; середина его заднего края находится на уровне передней трети M^3. Нижняя челюсть

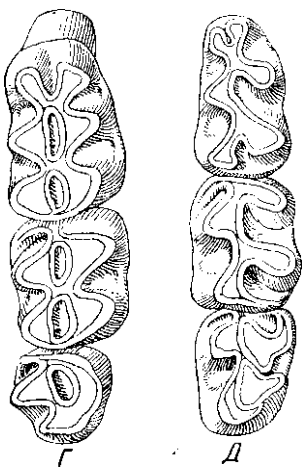


Рис. 151. *Cricetulus migratorius* Pallas. Современный

Череп, × 2,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×15. *Г*—правые верхние, *Д*—левые нижние (Ellermann, 1941)

Rhombomys Wagner, 1841. Большие песчаники. Тип рода—*Meriones opimus* Licht., 1823; соврем., З. Казахстан. Размеры и строение черепа и зубов сходно с *Meriones*. Отличия: лицевой отдел черепа шире и короче, вторая пара нёбных отверстий меньше; межглазничный промежуток более уплощенный или даже слегка вогнутый; сочленовный отросток нижней челюсти шире, вырезка между ним и венечным шире в основании. На передней поверхности верхних резцов по две продольных борозды. (Рис. 153, *Г*.) Корней на коренных нет (зубы постоянно растущие). M_3^3 несколько более крупные, причем M^3 со складками, неглубокими с наружной и внутренней стороны. (Рис. 153.) Два-три вида. Ср.(?) плейстоцен (нижнее течение р. Урала) и в. плейстоцен (правобережное Низовое Поволжье и Восточное Предкавказье — за пределами современного ареала); плейстоцен — совр. Азии[1].

с умеренным венечным отростком и длинным сочленовным, хорошо отграниченным выемкой от длинного углового. Альвеолярные бугры отсутствуют. В отличие от других представителей семейства верхние резцы с глубокими трубчатыми впадинами на задней поверхности. Альвеолярная часть нижнего резца проходит внутри от альвеолярных частей M_1 и M_2 и заканчивается перед альвеолой M_3. Коренные зубы без корней. Их жевательная поверхность состоит из чередующихся петель треугольной, или близкой к треугольной, формы с заостренными углами (наиболее изменчиво строение переднего конца M_1 и заднего конца M^3), представляющих собой поверхности стирания

[1] Недавно в плиоцене Туркмении найдены еще не описанные остатки представителей этого рода с коренными зубами, обладающими корнями.

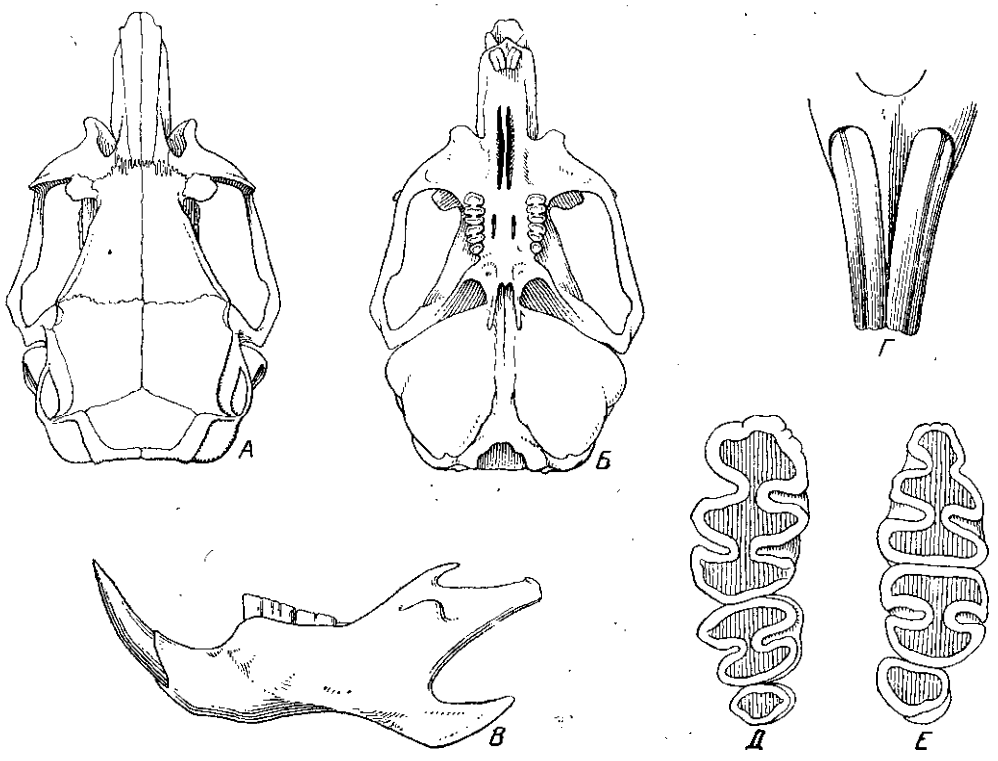


Рис. 152. *Meriones tamarisinus* Pallas. Современный
Череп: *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть, ×1,5. *Г* -передняя поверхность верхних резцов, ×4,5. Коренные зубы, ×7,5. *Д*—правые верхние, *Е*—нижние (Виноградов и Громов, 1952)

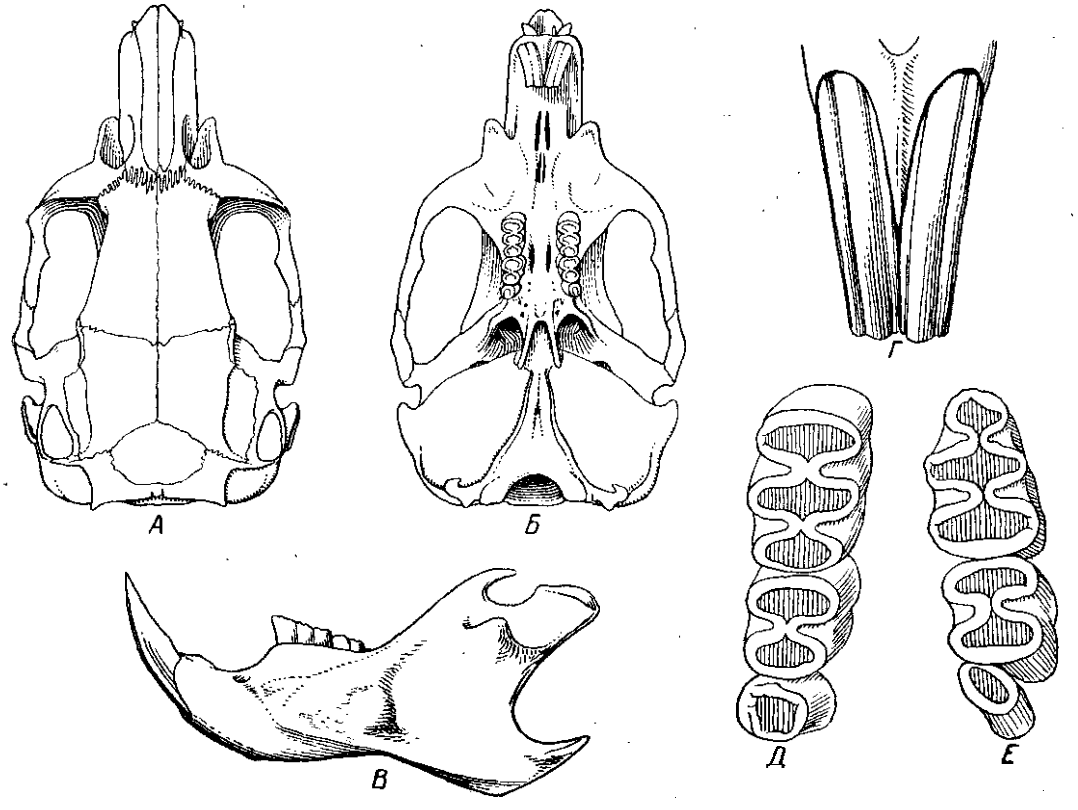


Рис. 153. *Rhombomys opimus* Lichtenstein. Современный
Череп: *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть, ×1,5. *Г* -передная поверхность верхних резцов, ×4,5. Коренные зубы, ×7,5. *Д*—правые верхние, *Е*—нижние (Виноградов и Громов, 1952)

слагающих зубы призм. Зубные ряды заметно расходятся в направлении назад. Петли внешней стороны верхних заднекоренных (кроме заднего отдела M^3) и внутренней — на нижних (кроме переднего отдела M_1) крупнее а также — некоторые петли M_3. Дополнительных петель на заднем конце M^1 и M^2 и на переднем M_2 и M_3 нет. (Рис. 154.) Четыре-пять видов. Плейстоцен запада Европейской части СССР: н. плейстоцен З. Украины

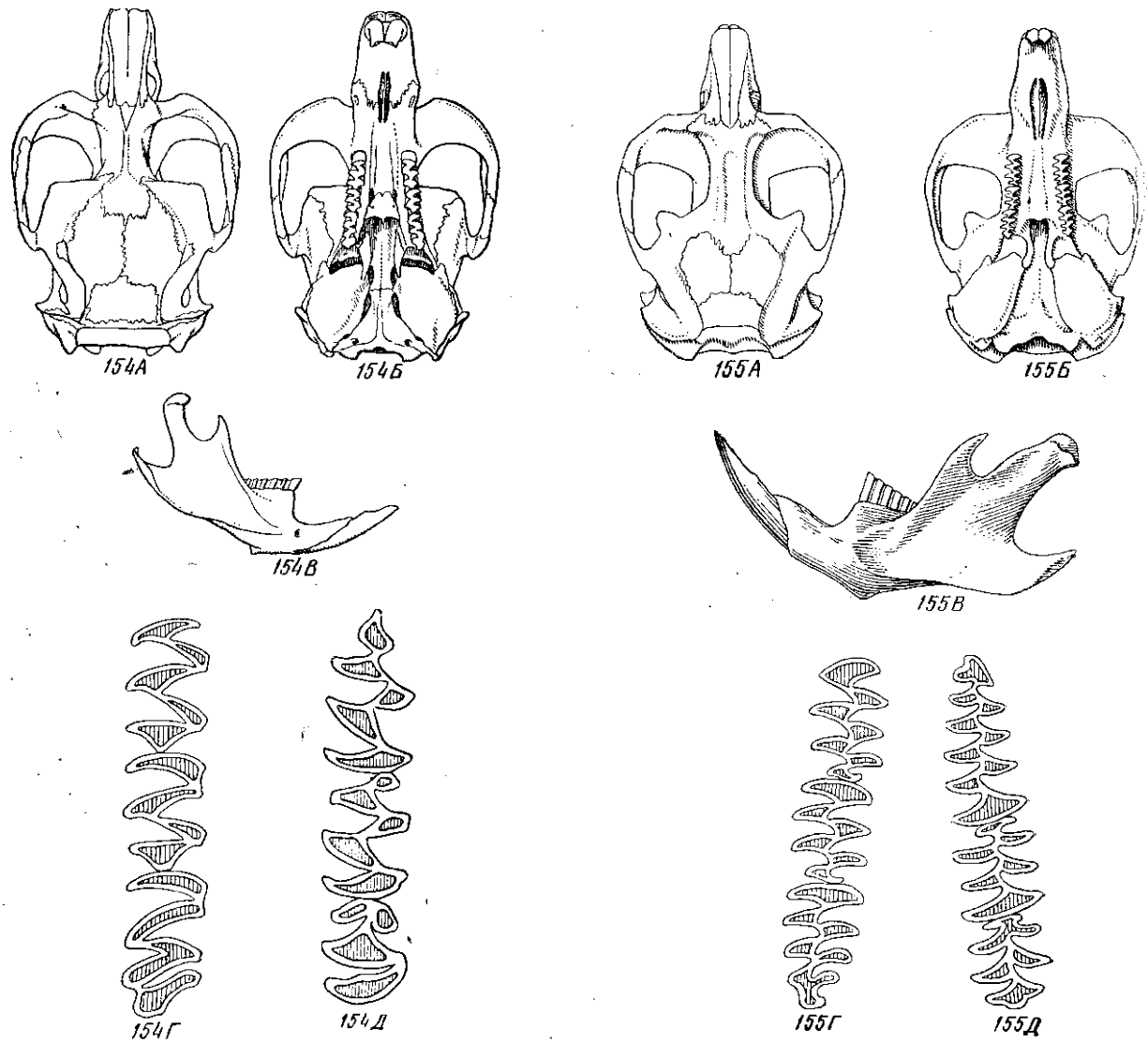


Рис. 154—155.

Рис. 154—*Lemmus lemmus* L. Современный. Череп: *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×6. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние (Hinton, 1926). Рис. 155—*Dicrostonyx torquatus* Pallas. Современный. Череп; *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть, ×1,5. Коренные зубы, ×6. *Г*—правые верхние, *Д*—правые нижние, ×6

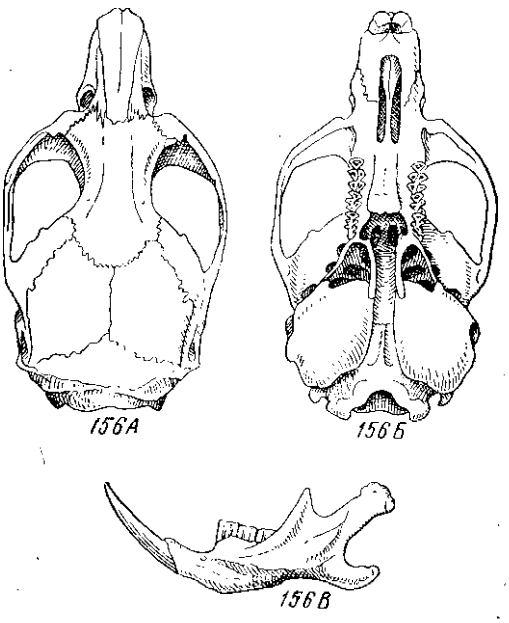
петель противоположной стороны. M^3 обычно крупнее M^2, его две средние пары петель не чередуются, а почти слиты в две поперечные петли и утратили треугольную форму. Широко соединены также петли передней пары на M_1, впереди от которых имеется небольшая непарная петля (дополнительный отдел зуба) в виде выступающего вперед уголка, (Чертково) и в. плейстоцен нескольких пунктов Украины и Белоруссии. Плейстоцен—совр. Европы, Азии и С. Америки.

Myopus Miller, 1910. Лесные лемминги. Тип рода — *Myodes schisticolor* Lilljeborg, 1844; совр., С. Скандинавия. Строение черепа и зубов как у *Lemmus*. Отличия: размеры несколько меньше (длина M_1—M_3 6,0—

6,7 *мм*), скуловые дуги расставлены не так широко, лицевой отдел короче, резцовые отверстия относительно длиннее, M^3 несколько короче и шире. Два-три вида. Ископаемый известен только из плейстоцена СССР, Саянские пещеры (*M. brandti* Tscherski, 1879).

Dicrostonyx Gloger, 1841. Копытные лемминги. Тип рода — *Mus torquatus* Pallas, 1779; современный, С. Америка. По величине и общей форме черепа близок к *Lemmus*, но на межглазничном пространстве не гребень, а желобовидное углубление, заглазничные бугры имеются в виде вытянутых вперед выростов. Верхние резцы без трубчатых впадин на задней поверхности. Альвеолярная часть нижнего резца как у *Lemmus*, но оканчивается на уровне задней трети M_3. Треугольные эмалевые петли наружного и внутреннего рядов сходны по размерам; уже и острее, чем у *Lemmus* и *Myopus*. Петли двух средних пар M^3 не слиты и сохраняют треугольную форму. На заднем конце M^1 и M^2 и на переднем M_2 и M_3 имеется по паре дополнительных столбиков, более крупных на внутренней стороне и образующих добавочные петли на жевательной поверхности. (Рис. 155.) Около пяти видов. В в. плейстоцене западных районов Европейской части СССР; к востоку от Волги известен в районе устья Камы, на р. Чусовой и на Алтае (пещеры по р. Чарышу) на Алдане. Плейстоцен — совр. Европы и Азии.

Clethrionomys Tilesius, 1850 (=*Evotomys* Cones, 1874). Рыжие или лесные полевки. Тип рода — *Mus rutilus* Pallas, 1779; совр., З. Сибирь к востоку от р. Обь. Размеры мелкие или средние (длина M_1—M_3 4,6—6,4 *мм*). Череп с относительно короткой лицевой частью и округлой мозговой капсулой, без гребней или теменные едва заметны; заглазничные бугры отсутствуют или в виде небольших округлых возвышений. Скуловые дуги очень тонкие и низкие, расставлены сравнительно слабо, межглазничное пространство умеренной ширины, плоское или слабожелобчатое. Слуховые пузыри небольшие, вздутые. Твердое нёбо между M^1 шире длины каждого из них (отличие от рода *Mimomys*); задний край его на уровне передней трети M^3. Перед задним краем твердого нёба небольшие круглые углубления. Нижняя челюсть, как у *Lemmus*. $M\frac{3}{3}$. Заднекоренные зубы имеют по два корня, окончательно формирующиеся только на поздних стадиях стирания; корни M_1 и M_2 расположены внутри от альвеолярной части резца, M_3 — кнаружи от нее. Нижние резцы позади далеко заходят за M_3 в основание сочленовного отростка и могут достигать нижнего края *foramen dentale*. Строение жевательной поверхности коренных зубов в общем — как у *Lemmus*, но треугольные эмалевые петли с закругленными вершинами и слой эмали толще; передняя непарная петля M_1 грибовидная, в разной степени асимметричной



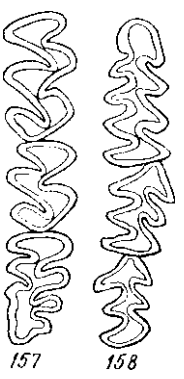


Рис. 156—158. *Clethrionomys rutilus* (Pallas. Современный
Рис. 156—череп, ×2,25. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть (Огнев, 1950). Рис. 157—правые верхние коренные зубы, × 6,75 (Виноградов и Громов, 1952). Рис. 158—нижние коренные зубы, ×6,75 (Огнев, 1950)

формы. Наружные и внутренние треугольники M_3 слиты вполне, а M^3 — частично. M^3 равен или длиннее M^2. (Рис. 156—158.) Около 10 видов. Со ср. плейстоцена Крыма и низовьев Дона, за пределами современных границ ареала. В. плиоцен — совр. Европа, Азия, С. Америка.

Mimomys F. Major, 1902. Корнезубые полевки. Тип рода—*M. pliocaenicus* F. Major, 1902; в. плиоцен, З. Европа. Череп полностью неизвестен. Размеры, как у *Clethrionomys*. Твердое нёбо в переднем отделе узкое, его ширина едва превышает длину M^1 (отличие от *Clethrionomys*). Задний его край — на уровне середины или конца M^3; впереди него — два

вытянутых, относительно больших овальных углубления с отверстиями на задних концах. Поверхностный слой эмали на коренных сравнительно тонкий; корни хорошо развиты: на M^1 — три, на M^2 — два или три, на M^3 — два; на M_1 и M_2 нередко слияние передних или задних корней; расположение их относительно альвеолярной части резца, как у *Clethrionomys*, но задний корень M_2 расположен не с внутренней стороны резца, а на его верхнем

близ р. Урал. Размеры мелкие, реже средние (длина M_1—M_3 до 9 *мм*). Череп с относительно короткой лицевой частью, сверху уплощенный, с довольно широко расставленными, низкими скуловыми дугами. На сравнительно узком межглазничном пространстве — продольное желобовидное углубление. Заглазничные бугры хорошо развиты. Слуховые пузыри крупные, вздутые, выдаются по сторонам черепа (см. сверху). Твердое нёбо с двумя

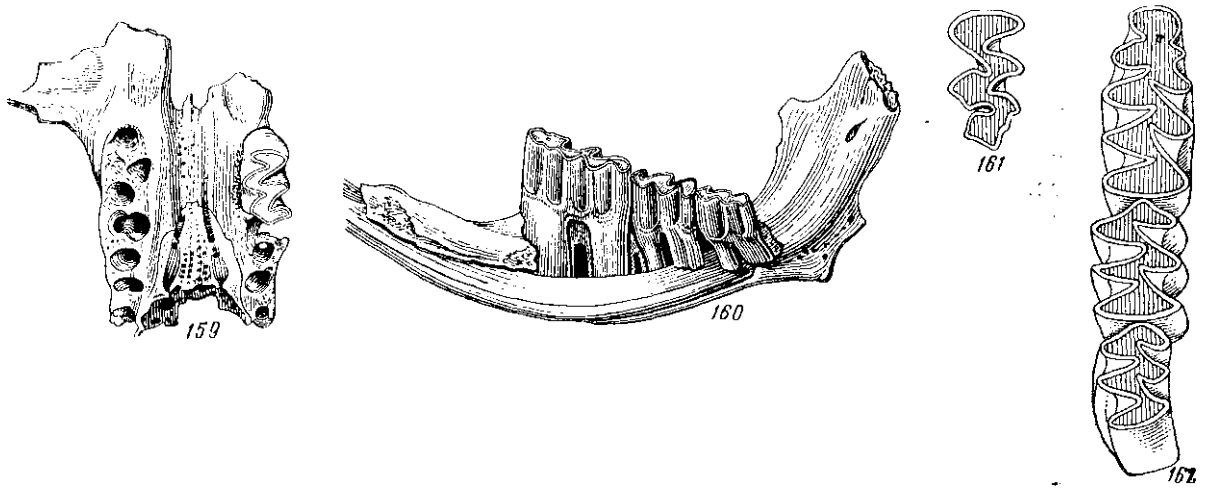


Рис. 159—162. *Mimomys pliocaenicus* F. Major

Рис. 159—часть верхней челюсти, ×5. Рис. 160—расположение корней зубов нижней челюсти, ×ок. 9. Рис. 161—левый M^3, ×5. Рис. 162—правые нижние коренные зубы, ×7. В. плиоцен З. Европы (Méhely, 1914)

крае. Задний конец нижнего резца заканчивается выше *foramen dentale* и образует альвеолярный бугор на наружной поверхности основания сочленовного отростка. Вершины треугольных эмалевых петель заднекоренных слабопритупленные, наружные петли приблизительно равны внутренним. Из дополнительных образований на заднекоренных имеются: на наружном краю M_1 между шлемовидной передней непарной петлей и первым наружным треугольником — дополнительный зубец на краю зуба, а против него — часто островок эмали, наблюдающийся нередко и в передием отделе M^3. Частично слитые (не полностью противостоящие) наружные и внутренние треугольники имеются на всех коренных. (Рис. 159—162.) 10—12 видов. Ср. или в. плиоцен Одессы («катакомбы»), в. плиоцен Ю. Украины, низовьев Дона и Ср. Урала, Прииссыккулья, Рудного Алтая, Забайкалья; н. плейстоцен З. Украины (Чертково). Плиоцен — ср. плейстоцен Европы, в. плиоцен С. Америки, Азии.

Lagurus Gloger, 1841. Пеструшки. Тип рода — *Mus lagurus* Pallas, 1773; совр. степи

большими глубокими круглыми углублениями в заднем отделе; задний край его — на уровне середины или конца M^3. Задний конец нижнего резца не поднимается в основание сочленовного отростка челюсти и доходит лишь до переднего угла задней вырезки; альвеолярного бугра нет. Заднекоренные зубы без корней; альвеолярная часть M_3 находится снаружи от резца, M_1 и M_2 — внутри от него. Петли жевательной поверхности заднекоренных мелкие, остроугольные, с более глубокими входящими углами, чем у *Clethrionomys* и *Microtus*; внутренние и наружные петли по величине приблизительно одинаковы; противолежащие петли бывают слиты только у ископаемых (пород *Lagurodon*). Внутреинне петли M имеют в глубине второго (на M^1) и первого (на M^2) входящих углов — выступающий уголок. Передняя непарная петля M_1 удлиненно-округлая или четырехугольная. Наружные и внутренние петли M_3 чередуются. (Рис. 163.) Семь-восемь видов. С в. плиоцена (подрод *Lagurodon*). Ю. Украины, Азовского побережья, В. Казахстана; обилеи в ср. и в. плейстоцене (подрод *Lagurus*). Плиоцен — совр. Европы, Азии и С. Америки.

Arvicola Laceped, 1799. Водяные полевки. Тип рода — *Mus amphibius* L., 1758; совр., Ю. Швеция. Размеры относительно крупные (длина M_1—M_3 8—11 *мм*). Лицевой отдел черепа средней длины; мозговая коробка сверху несколько уплощенная, лобно-теменные гребешки ясные. На межглазничном промежутке у взрослых — продольный гребень; заглазничные бугры — как у *Lemmus*. Слуховые пузыри небольшие, слабо вздутые. Задний отдел твердого нёба покато поднимается назад, к основаниям крыловидных отростков; в повышенной части — с двумя глубокими боковыми ямками, широко открытыми назад; задний край — на уровне середины или переднего конца M^3. Нижняя челюсть с умеренно развитым угловым отростком. Заднекоренные без корней; соотношение альвеолярных частей коренных и резца нижней челюсти — как у *Lagurus*, но задний конец резца заходит в основание сочленовного отростка выше *foramen dentale* и образует на его наружной поверхности альвеолярный бугор. Петли жевательной поверхности коренных широкие в основании, наружные и внутренние — одинаковой величины; противолежащие петли верхних коренных — раздельные или почти раздельные, на нижних — широко слитые на M_3 и в переднем отделе M_1; M_1 укороченный, с уменьшенным числом петель по сравнению с M_1 *Microtus*. Передняя непарная петля M_1 округлая (Рис. 164.) Два-три вида. В СССР возможна с верхнего плиоцена (Селим-Джевар; Виноградов, 1936); в плейстоцене повсеместно. В. плиоцен — совр. З. Европы, Азии.

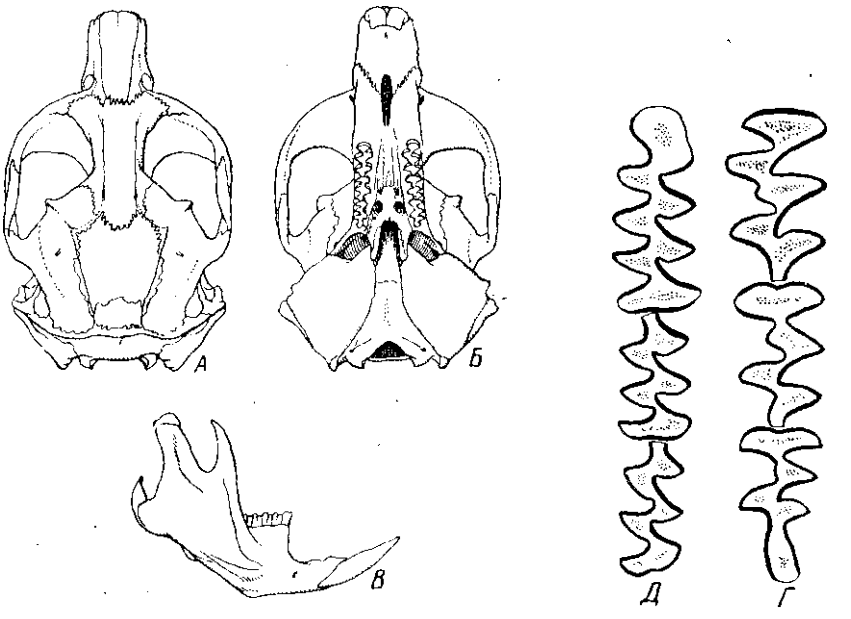


Рис. 163. *Lagurus luteus* Eversmann. Современный
Череп, ×1,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×5,25. *Г*—левые верхние, *Д*—нижние (Hinton, 1926)

Microtus Schrank, 1798. Полевки. Тип рода *Mus arvalis* Pallas, 1778; совр., Германия. Размеры почти всегда мелкие (длина M_1—M_3 обычно значительно меньше 8 *мм*). Строение и пропорции черепа изменчивы, величина слуховых барабанов и степень развития гребней на межглазничном промежутке различные. Строение твердого нёба, а в основном и зубы, как у *Arvicola*. В заднем отделе M^1 и M^2 иногда имеются на наружной стороне маленькие добавочные треугольные петли. M_1 редко укорочен, его строение обычно сложнее, чем у *Arvicola*. Если нижний резец образует альвеолярный бугор, то, как правило, не выше уровня *foramen dentale*. (Рис. 165.) Не менее восьми подродов. Ископаемые относятся к подродам: *Microtus* Schrank, 1798; *Sumeriomys* Argyropulo, 1933; *Pitymys* Mk. Murtrie, 1831; *Stenocranius* Kastschenko, 1901; *Chionomys* Miller, 1901, 1908. (Рис. 165, 166.) Более 100 видов. В СССР со ср. (а, возможно, и с н.) плейстоцена, повсеместно. В. плиоцен — совр. З. Европы, Азии, С. Америки, С. Африки.

Вероятно, подродом рода *Microtus* является и близкий к *Arvicola* и *Microntus* «род» *Allophaimyos* Kormos, 1932. Известен в СССР с в. плиоцена до н. плейстоцена (Ю. и З. Украина, В. Казахстан). В. плиоцен — н. плейстоцен З. Европы, в. плиоцен Азии.

Ellobius Fischer, 1814. Слепушонки. Тип рода — *Mus talpinus* Pallas, 1770; совр., южная часть Самарской Луки. Размеры средние (длина M_1—M_3 5—9 *мм*). Череп широкий в задней части; стреловидный и височные гребни развиты или отсутствуют. Скуловые дуги высокие, широко раздвинутые; слуховые пузыри мелкие, не вздуты. Заглазничных бугров нет. Межглазничный промежуток широкий, уплощениый. Строение твердого нёба в заднем отделе сходно с таковым *Arvicola*, но

подъем в заднем конце круче и задние боковые ямки не всегда выражены. Нижняя челюсть с относительно длинным венечным отростком, коротким сочленовным и небольшим, разуют на боковой поверхности основания сочленовного отростка большие альвеолярные отростки, вершины которых нередко находятся на одном уровне с вершинами сочленов-

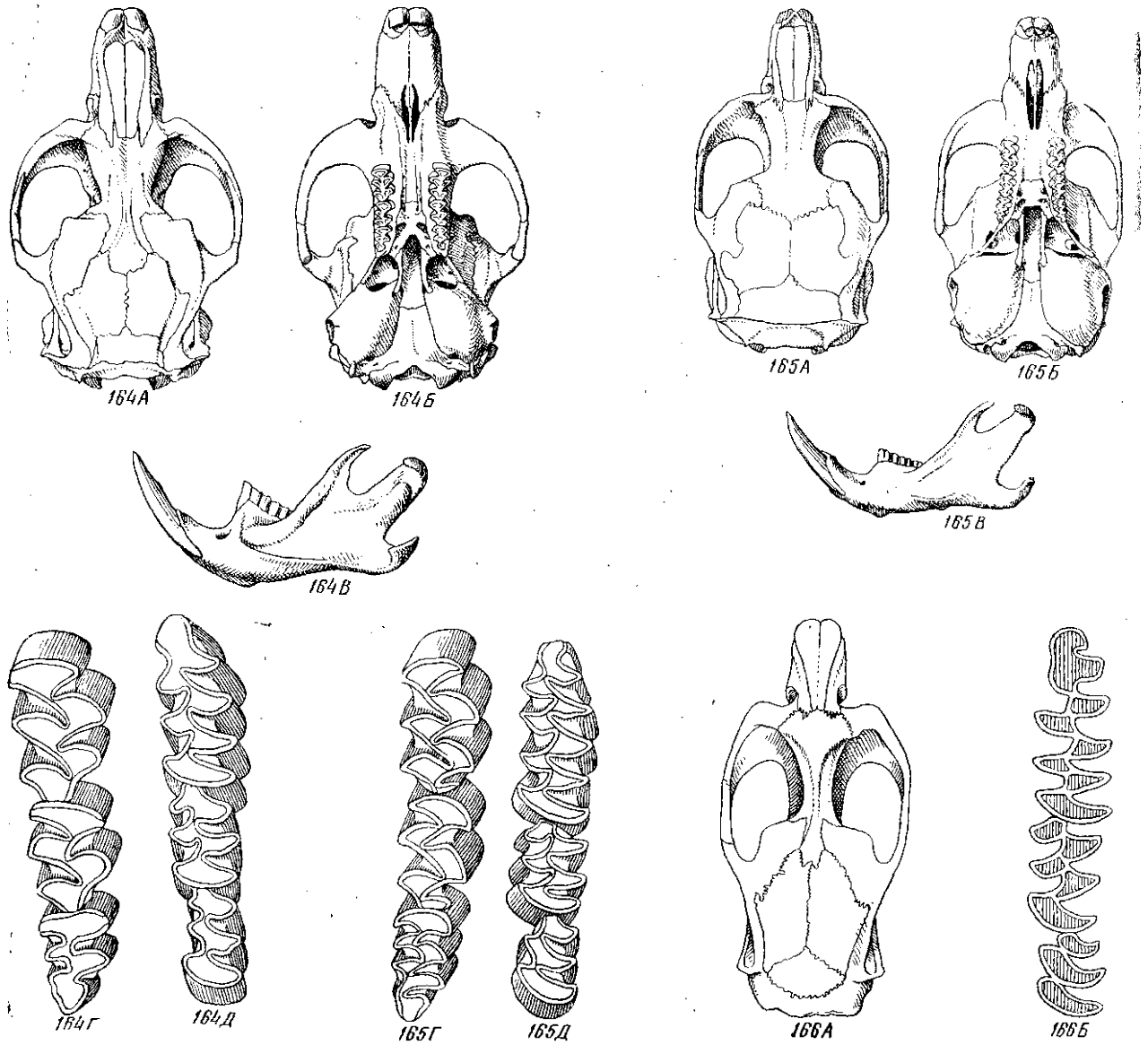
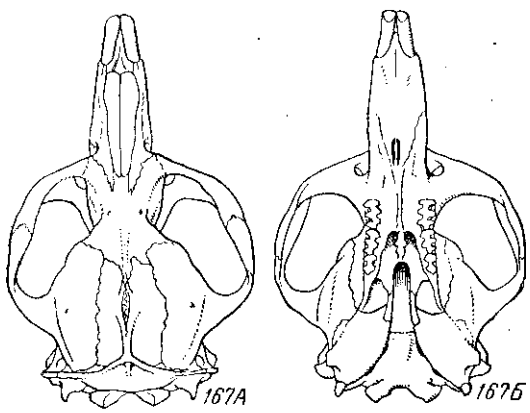


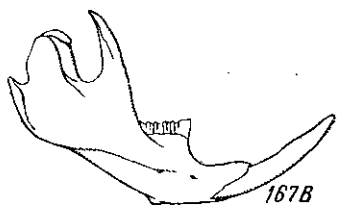
Рис. 164—166.

Рис. 164—*Arvicola terrestris* L. Современный. Череп, ×1,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×6. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние (Ellermann, 1941). Рис. 165—*Microtus agrestis* L. Современный. Череп, ×2. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть. Коренные зубы, ×9. *Г*—правые верхние, *Д*—нижние. (Ellermann, 1941). Рис. 166—*M. gregalis* P a l l a s. Современный. Череп, ×2,25. *А*—сверху, *Б*—нижние коренные зубы, ×1,1 (Виноградов и Громов, 1952)

направленным наверх и наружу угловым. Верхние резцы сильнее отклонены вперед, чем у других Cricetidae, длинные, — их задний край находится у поверхности твердого нёба на уровне заднего конца M^1. Заднекоренные с корнями; расположение их на нижних, как у *Clethrionomys*; нижние резцы длинные, обных. Заднекоренные у взрослых с корнями: тремя на M_1^1, двумя на M_2^2 и одним — на M_3^3. M_3^3 сильно редуцированы, всегда короче, чем M_2^2. Все или, по крайней мере, бо́льшая часть петель жевательной поверхности не замкнутые, с широким эмалевым слоем.

(Рис. 167, 168.) Три-четыре вида. В СССР с в. плиоцена (Ю. Казахстан, Ю. Туркмения); со ср. плейстоцена обычна на юге Европейской части. Плейстоцен — совр. В. Европы и Азии.





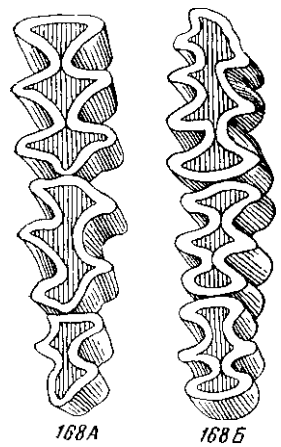


Рис. 167—168. *Ellobius talpinus* Pallas. Современный
Рис. 167 — череп, × 1,75. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — нижняя челюсть (Hinton, 1926). Рис. 168 — коренные зубы, × 7,5. *А* — правые верхние, *Б* — нижние

Prometheomys Satunin, 1901. Прометеевы полевки. Тип рода — *P. schaposchnikovi* Sat., 1901; современная, центральная часть Большого Кавказа. Размеры крупные (длина M_1—M_3 7,6—8,0 *мм*). Череп с лицевым отделом умеренной длины и полным стреловидным гребнем. Заглазничные бугры едва намечены. Слуховые пузыри небольшие. Задний край костного нёба обрывается на уровне переднего края M^3 или задней трети M^2. Нижняя челюсть, как у *Arvicola*, но угловой отросток развит слабее, а альвеолярный бугор сильнее. Заднекоренные с корнями; расположение их на нижних, как у *Clethrionomys*. Строение жевательной поверхности и относительная длина, в основном, как у *Ellobius*, но M_3^3 упрощен, а M_3 и короче. Ср. плейстоцен—совр., З. Кавказ; ср. плейстоцен — совр. В. Европы (эндемик Кавказского перешейка).

Myospalax Laxmann, 1769 (*Sipheus* Brants, 1827, *Myotalpa* Kerr, 1792). Цокоры. Тип рода — *Mus myospalax* Laxmann, 1773—1780; совр., р. Алей, к ю.-в. от г. Барнаула. Размеры крупные (длина M_1—M_3 до 11,5 *мм*, длина черепа до 50 *мм*). Череп с более высоким затылочным отделом, чем у других Cricetidae, со слабо наклоненной вперед затылочной площадкой [1], широким и уплощенным лицевым отделом, хорошо развитыми сближенными теменными гребнями, большей частью без стреловидного; скуловые дуги невысокие, широко раздвинутые, слуховые пузыри небольшие, невздутые, заглазничные бугры очень слабые. Межглазничный промежуток с желобообразным продольным углублением. Твердое нёбо полого поднимается назад, боковые ямки в заднем отделе не развиты; середина заднего края против передних краев M^3. Альвеолярный отросток нижней челюсти отсутствует, резец оканчивается у края задней вырезки позади зубного отверстия, образуя небольшой бугор. Угловой отросток—как у *Ellobius*, сочленовный—короче; венечный — как у *Lemmus*. Коренные зубы без корней или с корнями (у ископаемых); внутренние входящие складки на верхних и внешние на нижних развиты слабо; по крайней мере, на M_2^2 и M_3^3, иногда они отсутствуют. Противолежащие им складки хорошо развиты; петли, которые они разделяют, крупные, большей частью заостренные; как правило, часть их сообщается с соседними той же стороны и слита с противолежащими. M^3 обычно короче предыдущего зуба. (Рис. 169—173.) Более десяти видов. В СССР — с в. плейстоцена (отдельные находки на Алтае). В. плиоцен — совр. Азии. Близкий род — *Prosiphneus* Teilhard., 1926 (по-видимому, лишь подрод *Myospalax*). В. миоцен — н. плейстоцен Монголии и Китая.

Кроме того: *Eumys* Leidy, 1856 (ср.— в. олигоцен С. Америки; в. олигоцен Азии);

[1] Отличие от *Spalax* (стр. 152).

Leidymys Wood, 1936 (ср. олигоцен — н. миоцен С. Америки); *Scottimus* Wood, 1937 (н. олигоцен С. Америки); *Paciculus* Cope, 1879 (н. миоцен С. Америки); *Horatiomys* Wood, 1935 (н. миоцен С. Америки); *Copemys* Wood, 1936 (н. плиоцен С. Америки); *Macrognathomys* Hall, 1930 (н. плио-

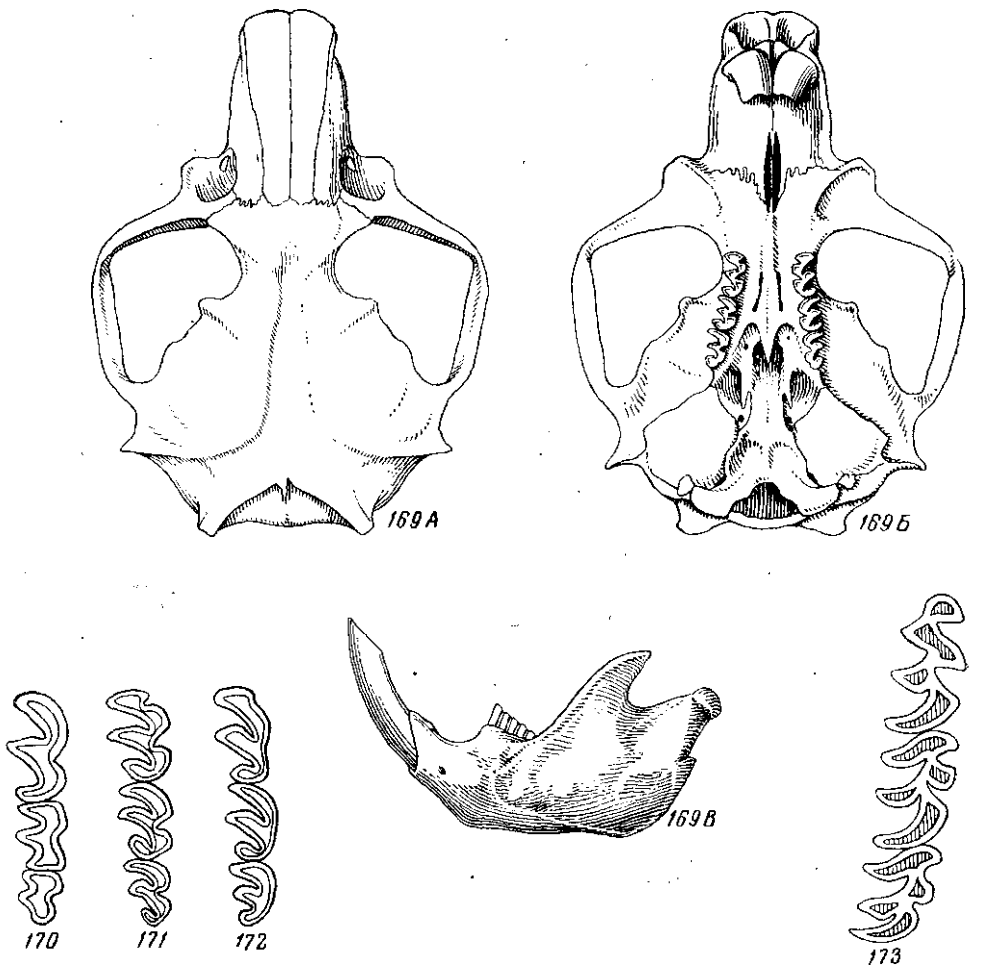


Рис. 169—173. *Myospalax* Laxmann. Современный

Рис. 169 — *M. myospalax* Laxmann. Череп, × 1,5. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — нижняя челюсть. Рис. 170 — *M. dubowskii* Tschersky. Правые верхние коренные зубы, × ок. 2,5. Рис. 171 — *M. psilurus* Milne-Edwards. Правые верхние коренные зубы, × ок. 2,5. Рис. 172 — *M. myospalax* Laxmann. Правые верхние коренные зубы, × ок. 2,5. Рис. 173 — *M. myospalax* Laxmann. Нижние коренные зубы × 4,5 (Виноградов и Громов, 1952)

цен С. Америки); *Megalomys* Trouessart, 1881 (н. голоцен З. Индии); *Symmetrodontomys* Hibbard, 1941 (в. плиоцен С. Америки); *Necromys* Ameghino, 1889; *Ptyssophorus* Ameghino, 1889; *Tretomys* Ameghino, 1889 и *Bothriomys* Ameghino, 1889 (плейстоцен Ю. Америки); *Proreithorodon* Ameghino, 1908 (в. плиоцен Ю. Америки); *Parahodomys* Gidley et Gazin, 1933 (в. плиоцен — плейстоцен С. Америки); *Joderimys* Wood, 1955 (н. олигоцен С. Америки); *Etadonomys* Hibbard, 1943 (плейстоцен С. Америки); *Prodipodomys* Hibbard, 1939 (ср. плиоцен С. Америки); *Tachiorycloides* Bohlin, 1937 (олигоцен Азии); *Selenomys* Matthew et Granger, 1923 (в. олигоцен Азии); *Kanisamys* Wood, 1937 (н.—ср. плиоцен Азии); *Paracricetodon* Schaub, 1925 и *Heterocricetodon* Schaub, 1925 (н. олигоцен Европы); *Myocricetodon* Lavocat, 1952 (миоцен С. Африки), *Pliotomodon* Hoffmeister, 1952 (плиоцен Калифорнии); *Neocometes* Schaub, 1953 (ср. миоцен Европы); *Plesiodipus* Young, 1927, *Paracricetulus* Young, 1927 (в. плио-

цен Азии), *Neocricetodon* Schaub, 1934 (н. плиоцен Азии); *Melissodon* Schaub, 1920 (н. олигоцен — ср. миоцен Европы); *Anomalomys* Gaillard, 1900 (н. миоцен Европы); *Sinocricetus* Schaub, 1930, *Nannocricetus* Schaub, 1934 и *Pseudomeriones* Schaub, 1934 (н. плиоцен Азии); *Cricetinus* Zdansky, 1928 (плейстоцен Азии); *Lophocricetus* Schlosser, 1924, *Microtodon* Miller, 1927 и *Anatolomys* Schaub, 1934 (н. плиоцен Азии); *Majoria* Thomas, 1915 (плейстоцен Мадагаскара); *Baranomys* Kormos, 1933 (в. плиоцен Европы); *Prosomys* Shotwell, 1956 (в. плиоцен С. Америки); *Trilophomys* Depéret, 1910 (плиоцен Европы); *Ruscinomys* Depéret, 1890 (в. плиоцен Европы); *Pliolemmus* Hibbard, 1938 (в. плиоцен С. Америки); *Poamys* Matthew, 1924 (в. миоцен С. Америки); *Microtoscoptes* Schaub, 1934 (в. плиоцен Азии); *Goniodontomys* Wilson, 1937 (ср. плиоцен С. Америки); *Ogmodontomys* Hibbard, 1941 (в. плиоцен С. Америки); *Sycium* Cope, 1899 и *Anaptogonia* Cope, 1871 (плейстоцен С. Америки); *Cosomys* Wilson, 1932 и *Pliopotamus* Hibbard, 1938 (в. плиоцен С. Америки); *Pliophenacomys* Hibbard, 1935 (плиоцен С. Америки); *Tyrrhenicola* Major, 1905 (плейстоцен Европы); *Ungaromys* Kormos, 1932 (в. плиоцен Европы); *Germanomys* Heller, 1953 (в. плиоцен Европы); *Kislangia* Kretzoi, 1953 (в. плиоцен Европы); *Nebrascomys* Hibbart, 1957 (н. плейстоцен С. Америки); *Mirus* Brunner, 1938 (в. плейстоцен Европы). Из в. плиоцена Европы: *Dinaromys* Kretzoi, 1955; *Villanya* Kretzoi, 1955; *Promimomys* Kretzoi, 1955; *Pliomys* Mechely, 1914; *Apistomys* Mechely, 1914. Из 100 приблизительно современных родов более чем для 25 (помимо 13 описанных выше) известны ископаемые остатки (*Rheitrodonthomys* Giglioli, 1873; *Peromyscus* Gloger, 1841; *Bainomys* True, 1894; *Onychomys* Baird, 1857; *Oxymycterus* Waterhouse, 1873; *Blarinomys* Thomas, 1896; *Eligmodontia* Cuvier, 1837; *Phyllotis* Waterhouse, 1873; *Reithrodon* Waterhouse, 1837; *Holochilus* Brandt, 1835; *Sigmodon* Sey et Ord, 1825; *Neotoma* Say et Ord, 1825; *Phodopus* Miller, 1910; *Macrotarsomys* Milne-Edwards et Grandidier, 1898; *Hypogeomys* Grandidier, 1869; *Synaptomys* Baird, 1857; *Eothenomys* Miller, 1896; *Alticola* Blanford, 1881; *Dolomys* Nehring, 1898; *Mystromys* Wagner, 1841; *Ondatra* Link, 1795; *Neofiber* True, 1884; *Phenacomys* Merriam, 1889; *Gerbillus* Desmarest, 1804.

ЛИТЕРАТУРА

Аргиропуло А. И., 1938. К фауне третичных Cricetidae СССР. Докл. АН СССР, т. XX, № 2—3, стр. 223—226. — 1939$_1$. Нахождение рода *Schaubeumys* Wood (Cricetidae, Mammalia) в олигоцене Средней Азии. Докл. АН СССР, т. XXIII, № 2, стр. 206—208. — 1939$_2$. Новые Cricetidae (*Glires*, Mammalia) из олигоцена Средней Азии. Докл. АН СССР, т. XXIII, № 1, стр. 111—114. — 1939$_3$. Sciuromorpha и Dipodidae (*Glires*, Mammalia) в третичных отложениях Казахстана. Докл. АН СССР, т. XXV, № 2, стр. 172—176. — 1940$_1$. Сем. Muridae — мыши. Фауна СССР, нов. сер., № 21, т. III, вып. 5, стр. 1—169. — 1940$_2$. Обзор находок третичных грызунов на территории СССР и смежных областей Азии. «Природа», № 12, стр. 74—82. — Аргиропуло А. И. и Пидопличко И. Г., 1939$_1$. Представители Ochotonidae (Duplicidentata, Mammalia) в плиоцене СССР. Докл. АН СССР, т. XXIV, № 7, стр. 723—728. — 1939$_2$. Нахождение представителя Murinae (*Glires*, Mammalia) в третичных отложениях СССР. Докл. АН СССР, т. XXIII, № 2, стр. 209—212.

Бируля А. А., 1930. Предварительное сообщение о грызунах (Rodentia) из четвертичных отложений Крыма. Докл. АН СССР, стр. 617—622.

Векуа А. К. и Шидловский М. В., 1958. Первая находка пищухи (*Ochotona*) в палеолите Кавказа. Сообщения АН Груз. ССР. Том XXI, № 3, стр. 285—288. Верещагин Н. К. 1951. Остатки собаки и бобров (Mammalia; *Canis, Castor, Trogontherium*) из нижнего плейстоцена западного Кавказа. Докл. АН СССР, т. LXXX, № 5, стр. 821—824. Виноградов Б. С., 1922. Материалы по систематике и морфологии грызунов. I. Заметки об ископаемых леммингах и полевках Южной Сибири. Ежег. Зоол. Муз. Росс. АН, т. XXIII, стр. 371—378. — 1936. Заметки об ископаемых грызунах и насекомоядных Северного Казахстана. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. V, стр. 92—102. — 1937$_1$. Тушканчики. Фауна СССР, нов. сер., № 13, т. III, вып. 4, стр. 1—196. — 1937$_2$. Материалы по изучению четвертичных грызунов Крыма. Тр. Совет. секции Междун. ассоц. по изуч. четв. периода, т. 1, стр. 89—104. Виноградов Б. С. и Гамбарян П. П., 1952. Олигоценовые цилиндродонты Монголии и Казахстана (Cylindrodontidae, Glires, Mammalia). Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLI, вып. 1, стр. 13—42. Виноградов Б. С. и Громов И. М., 1952. Грызуны фауны СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР, вып. 48, стр. 1—296. Воронцов Н. Н., 1959. Система хомяков (Cricetinae) мировой фауны и их филогенетические связи. Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., № 5, стр. 134—137.

Громов И. М., 1952. Фауна грызунов (Rodentia) бинагадинского плейстоцена и его природа. Бинагадинское местонахождение четвертичной фауны и флоры, ч. II. АН Азерб. ССР, стр. 203—347. — 1951$_1$. Некоторые итоги и перспективы изучения ископаемых четвертичных грызунов СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 90—99. — 1957$_2$. Верхнечетвертичные грызуны Самарской Луки и условия захоронения и накопления их остатков. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 112—150. — 1957$_3$. Верхнеплейстоценовые грызуны Камско-Куйбышевского Поволжья. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 151—191. — 1957$_4$. Материалы по истории грызунов Нижнего Урала и Северного Прикаспия. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 192—245. — 1957$_5$.

Ископаемые четвертичные грызуны северной части Нижнего Дона. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 246—318. — 1959. Некоторые вопросы подвидовой систематики ископаемых позднечетвертичных грызунов. Зоол. журн. АН СССР, т. XXIII, вып. 10, стр. 1583—1597. Гуреев А. А., 1953. Зайцеобразные (Lagomorpha). Семейство зайцев — Leporidae. Систематический обзор. Автореферат дисс. Ленинград, стр. 1—14. — 1960. Зайцеобразные (Lagomorpha) олигоцена Монголии и Казахстана. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. LXXVI, стр. 5—34.

Даль С. К., 1957. Закавказская пищуха. Материалы по изучению фауны Армянской ССР, III. Зоологический сборник, вып. II, стр. 17—26.

Пидопличка И. Г., 1955. Новые данные о фауне позвоночных антропогеновых отложений Тернопольской обл. Докл. АН СССР, т. 100, № 5, стр. 989—991.

Топачевський В. О., 1957$_1$. Новый вид ховраха с верхньопліоценових відкладів Приазовья. Доповіді АН УРСР, № 2, стр. 204—208 — 1957$_2$. До вивчення фауни пізньопліоценових та ранньоантропогенових хребетних з давних алювіальних відкладів півдня УРСР. Тр. Ін-та Зоол. АН УРСР, т. XIV, стр. 141—145. — 1957$_3$. Пізньоплейстоценова та пліоценова фауна ссавців з сучастних алювіальних відкладів нижього Дніпра. Тр. Ін-та Зоол. АН УРСР, т. XIV, стр. 113—128. — 1958. Нові материалы до поширення емуранчика, тарбаганчика, копытного лемінга та жовтої і степовой строкаток у плейстоцені України. Доповіді АН УРСР, № 9, стр. 1010—1014. — 1959$_1$. Рештки коня близького до сиваліксього і тушканчика рода *Paralactaga* з верхньопліоценових відкладів півдня УРСР. Доповіді АН УРСР, № 8, стр. 898—902. — 1959$_2$. Новый вид сліпака з верхньопліоценових відкладів півдня УРСР. Доповіді АН УРСР, № 11, стр. 1262—1266.

Хабаева Г. М., 1958. Ископаемая пищуха из Забайкалья. Бурят-Монгольский фил. географ. об-ва СССР. Краеведческий сб., вып. II, стр. 108—115. Хоменко И., 1911. Мэотическая фауна с. Тараклии, Бендерского уезда. II. *Castor fiber* Lin. Тр. Бессар. об-ва Естеств., т. II, вып. 2, стр. 1—16.

Bohlin B., 1942. A revision of the fossil Lagomorpha in the Paleontological Museum Upsala. Brandt J., 1855. Beiträge zur näheren Kenntniss d. Säugetiere Russlands. Mem. math., phys. et nat. d. Acad. Imp. Sci. Petersb., Bd. VII, Abh. 3—5, SS. 43—138.

Cope E., 1883. The extinct Rodentia of North America. Amer. Nat., vol. XVII, pp. 43—57, 165—174, 370—381.

Dawson M., 1958. Later Tertiary Leporidae of North America. Univ. of Kansas Paleont. Contr., Vertebrata, Art. 6, pp. 1—75. Dehm R., 1950. Die Nagetiere aus dem Mittelmiocän von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. N. Jahrb. f. Min., Geol. u. Paläont., Abh. 91, Abt. B, H. 3, SS. 321—428. Dice L., 1929. The phylodeny of the Leporidae with the description of a new genus. Journ. of Mammal., vol. X, pp. 340—344.

Ellerman J., 1940, 1941. The familes and genera of living rodents, vol. I, pp. 1—689; vol. II, pp. 1—690, London.

Gervais P., 1849. Rongeurs, Clires. Dictionn. Univ. d'Hist. Nat., vol. XI, pp. 198—204, Paris.

Heller F., 1955. Die Fauna. In: Zotz L. Das Paläolithicum in den Weinberg bei Mähren. Quartärbibliothek, Bd. 2, SS. 220—307. — 1958. Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). N. Jahrb. f. Min., Geol. u. Paläont., Abh. 107, No. 1, SS. 1—102. Die fossilen Gattungen *Mimomys* F. M., *Cosomys* Will und *Ogmodontomys* Hibb. in ihren systematischen Beziehungen. Acta Zool. Cracov., Bd. II, SS. 219—237. Hinton M., 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. I, pp. 1—488, London.

Illiger C., 1811. Prodromus systematis Mammalium et Avium additis terminis zoographicis utriudque classis, Berolini, pp. 1—301.

Kretzoi M., 1958. *Dolomys* and *Ondatra*. Acta Geol. Hungar., vol. III, No. 4, pp. 347—355. Kowalski K., 1956. Insectivores, Bats and Rodents from the early Pleistocene bone breccia of Podlesice near Kroczycl (Poland). Acta Paleont. Polonica, vol. I, pp. 331—394. — 1958. An early Pleistocene fauna of small mammals from Kedzielnia Hill in Kiebce (Poland). Acta Paleont. Polonica, vol. III, pp. 1—47. — 1959. Katalog ssaków pleistocenu polski. Pp. 1—276. Warszawa.

Lavocat R., 1951. Revision de la faune des mammifères oligocénes d'Auvergne et du Velay. Pp. 1—393. — 1955. Quelques progrès recents dans la connaissance des rongeurs fossiles. Colloque International d'évolution des vertébrés. Paris.

Major C., 1899. On fossil and recent Lagomorpha. Trans. of the Linn. Soc., vol. VII, ser. 2, pp. 433—520. Matthew W. and Granger W., 1923$_1$. Nine new rodents from the oligocène of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 102, pp. 1—10. — 1923$_2$. New Bathyergidae from oligocéne of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 101, pp. 1—105. — 1925. New creodonts and rodents from the Ardyn-Obo formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 193, pp. 1—5. Méhely L., 1913. Die Arten der Blindmäuse in systematischer und phylogenetischer Beziehung. Matem. u. Naturwissensch. Berichte aus Ungarn, Bd. XXVIII, SS. 1—390. — 1914. Die Tertiären und Quartären wurzelzähnigen Wühlmäuse Ungarns. Ann. Mus. Nat. Hung., vol. XII, SS. 1—243.

Schaub S., 1925. Die Hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs. Abh. d. Schweiz. Pal. Gesellsch., Bd. XLV, SS. 1—110. — 1958. Simplicidentata (Rodentia). In: Piveteau J. (Direct.). Traité de Paléontologie, t. VI, vol. 2, pp. 659—818. Schaub S. und Zapfe H., 1953. Die fauna der miozänen Spaltenfüllung v. Neudorf an der March. Simplicidentata. Sitzungsber. d. Österr. Akad. d. Wiss., Mat. naturw., Abt. I, Bd. 162, H. 3, SS. 181—215. Schlosser M., 1884. Die Nager des europäischen Tertiärs. Paleontographica, N. F., Bd. XI, Nr. 3, SS. 1—143. Schreuder A., 1929. *Conodontes (Trogontherium)* and *Castor* from the Teglian clay compared with the Castoridae from other localities. Arch. du Musée Teylor, vol. VI, ser. 3, fasc. 3, pp. 99—321. Stehlin H. und Schaub S., 1951. Die Trigonodontie der Simplicidentaten Nager. Schw. Paleont. Abh., Bd. LXVII, SS. 1—378. Stirton R., 1935. A review of the tertiary beavers. Bull. of the Depart. of Geol. Sc., vol. XXIII, No. 13, pp. 391—458.

Tobien H., 1935. Über die pleistozänen und postpleistozänen Prolagus-Formen Korsikas und Sardiniens. Naturf. Gesel. Freiburg, Bd. 34, SS. 253—344, Tullberg T., 1899. Über das System der Nagetiere, Upsala, SS. 1—514.

Waterhouse G., 1839, 1842. Observation on the Rodentia with a view to point on the groups as indicated by the structure of the crania in this order of Mammals. Mag. Nat. Hist., vol. III, pp. 90—600; vol. VIII, pp. 81—84; vol. X, pp. 197—347. Wilson R., 1951. Evolution of the early tertiary rodents. Evolution, vol. V, No. 3, pp. 207—215. Wood A., 1937. The Mammalian Fauna of the White River Oligocene, Pt. II, Rodentia. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. XXVIII, pt. II, pp. 157—267. — 1955. A revised classification of the rodents. Journ. of Mammal., vol. XXXVI, No. 2, pp. 1—24. — 1959. Eocene Radiation and Phylogenie of the Rodents. Evol., vol. XIII, No. 3, pp. 354—361.

ОТРЯД CETACEA. КИТООБРАЗНЫЕ [1]

Характеристика. Череп широкий в мозговой части, клиновидно суживающийся и заостряющийся в лицевой; лицевая часть, за немногими исключениями, очень длинная — длиннее мозговой, иногда — в два-четыре раза. Затылочный и стреловидный гребни имеются только у древних. Барабанная кость массивная, образует крупный слуховой пузырь и короткий слуховой канал; она сращена с массивной каменистой, но почти всегда связана лишь связками с костями основания черепа[2]. Носовые отверстия отодвинуты назад от конца морды на верхнюю поверхность черепа, у поздних представителей — до уровня глазниц и далее; в связи с этим сильно удлинены челюстные и межчелюстные кости и сильно укорочены носовые, особенно у поздних форм[3]; укорочены также лобные и теменные, последние иногда совсем оттесняются разрастающейся вперед верхней затылочной костью с верхней поверхности черепа на боковые (у некоторых зубатых китов). Носовой канал, кроме самых древних форм, наклонный или даже вертикальный. Носовые раковины, кроме решетчатых, отсутствуют или рудиментарны. В отличие от других млекопитающих, лобная кость почти всегда образует широкие боковые выросты, крышеобразно покрывающие глазницы. Верхние заглазничные отростки (позади надглазничных выростов) почти всегда отсутствуют; цельной заглазничной дуги нет. Скуловые дуги очень тонкие, палочковидные. Костное нёбо далеко простирается назад, у поздних форм иногда почти до уровня затылочного отверстия; в отличие от других млекопитающих, задний его отдел образован горизонтальными пластинками крыловидных костей. Нижняя челюсть длинная, низкая, без восходящей ветви; половины ее сращены в симфизе или связаны соединительной тканью; головка округлая, расположена на уровне альвеолярного края; венечный отросток низкий или отсутствует (у беззубых), угловой очень маленький или его нет. Зубы упрощены: передние конусовидные, не разделены на резцы и клыки; все коренные в виде округлых или сплющенных конусов, у древних заднекоренные с добавочными зубчиками, верхние иногда с рудиментом протокона; смены переднекоренных нет, число коренных иногда значительно увеличено. Иногда зубы совсем отсутствуют. За исключением самых древних форм китообразных, шейные позвонки их укорочены, иногда частично или все сращены. В отличие от других млекопитающих крестец у них отсутствует. Хвост длинный, хвостовые позвонки сильно удлинены. Передние конечности четырех-пятипалые, превращены в плавники — укорочены, расширены и подвижны только в плечевом суставе (за исключением древних форм). Ключицы нет; лопатка очень широкая, без ости; плечевая без надмыщелкового отверстия; локтевая широкая, не сращена с лучевой; в запястье ладьевидная и полулунная свободны, иногда имеется одна или две центральных; кости второго ряда иногда сокращены в числе. В отличие от других млекопитающих число фаланг на втором-четвертом пальцах часто увеличено, иногда до 14 (на третьем). В задних конечностях сохраняются, самое большее, рудименты бедренной и берцовой и небольшая тазовая кость; чаще — только рудимент таза, иногда также отсутствующий. Ср. эоцен — ныне. Три подотряда: Archaeoceti, Odontoceti, Mysticeti.

Строение, приспособления. Китообразные более всех других млекопитающих приспособлены к жизни в воде; они совершенно утратили способность выходить на сушу, и строение их резко изменено по сравнению с наземными млекопитающими. Тело длинное, цилиндрическое (обтекаемой формы), кожа утратила волосяной покров; длинный хвост, служащий почти исключительным органом продвижения вперед, несет на конце большой горизонтальный плавник. Толстый подкожный слой жира служит защитой от холода. Очень сильно изменен череп. Для облегчения выдыхания и вдыхания воздуха в моменты подъема к поверхности воды носовые отверстия передвинуты на верхнюю сторону черепа, в связи с чем сильно укорочены носовые кости и сжаты, сокращены в длину лобные и теменные, особенно на верхней поверхности. Напротив, верхнечелюстные и межчелюстные сильно вытянуты назад, нередко (особенно у зубатых китов) надвигаясь позади на лобные. Верхнезатылочная кость сильно наклонена и выдвинута вперед (особенно у беззубых китов), также сжимая лежащие впереди все лобные и теменные и надвигаясь на них. В связи с таким надвиганием друг на друга костей мозгового отдела черепа и сокращением его в длину, мозг приобретает короткую, широкую и высокую форму; большие полушария покрывают моз-

[1] Авторы — Б. А. Трофимов и В. И. Громова.

[2] Каменисто-барабанную кость часто находят отдельно; эти находки известны под названием цетолитов.

[3] Сходное соотношение наблюдается у слонов, где его биологический смысл иной (стр. 257—258).

жечок, извилины хорошо развиты. Характерно, что у зародыша череп имеет нормальное для млекопитающих строение; лишь постепенно развиваются в нем своеобразные изменения. Так как пищей для китообразных служат плавающие в толще воды животные, часто мелкие, то потребность в заглатывании их в возможно большем числе вызвала сильное удлинение челюстей, которые заострены на конце (образуют так называемый рострум). При этом нижняя челюсть, утратившая функцию жевания, стала низкой, часто и тонкой, и почти лишена венечного отростка (стр. 22). Ослабление жевательной мускулатуры вызвало также редукцию скуловых дуг и исчезновение стреловидного гребня (стр. 17—18). Наружные уши и барабанные перепонки, воспринимающие у наземных млекопитающих воздушные звуковые волны, исчезают, и звук воспринимается из водной среды непосредственно большими, толстостенными слуховыми пузырями, сращенными с каменистой костью, вместе с которой они, после разрушения мягких тканей, отпадают от черепа («цетолиты»). Происходит также редукция органа обоняния, приспособленного у млекопитающих к восприятию газообразных или распыленных в воздушной среде твердых веществ; почти или вполне исчезают обонятельные раковины в носовой полости и обонятельные доли мозга. Вместе с утратой необходимости жевания редуцируются зубы. В тех случаях, когда они сохраняются (у Archaeoceti, Odontoceti), они служат лишь для захватывания добычи, а не для ее размельчения, и потому их форма упрощается; на высшей стадии специализации все зубы делаются однородными, коническими, с одним корнем; соответственно удлинению челюсти, число их часто увеличено. Второе поколение зубов исчезает совсем или закладывается, но не прорезается. У беззубых китов (Mysticeti), питающихся преимущественно мелкими беспозвоночными животными, зубы исчезают совсем, вместо них развивается цедильный аппарат, состоящий из свешивающихся с крыши нёба расщепленных на конце роговых пластин.

Позвоночный столб китообразных утрачивает подвижность, в связи с чем суставные поверхности тел всех позвонков уплощаются; шейные сильно укорачиваются, а нередко и срастаются друг с другом. Эпифизы и верхние дуги позвонков срастаются с телами лишь в глубокой старости. Подвижность ребер также ослаблена, во многих случаях они, особенно задние из них, сочленяются только с поперечными отростками позвонков, утрачивая головку и шейку.

Задние конечности, служащие у наземных позвоночных основным органом продвижения вперед, утрачивают всякую функцию и исчезают совсем или сохраняются лишь в виде неоформленных рудиментов таза, бедренной и костей голени (см. отличие в этом от других водных животных, ластоногих, стр. 230); вместе с ними исчезает крестец, и крестцовые позвонки на высших стадиях специализации неотличимы от лежащих перед ними поясничных. Передние конечности служат для поддержания равновесия, а также помогают при поворотах, подъемах и погружении. Они малы по сравнению с размерами тела, имеют форму ластов — все элементы их до пальцев включительно одеты общим кожным покровом; кости расширены и укорочены, подвижность, и притом в разных направлениях, сохраняется только в плечевом суставе. В связи с этим, верхний конец плечевой кости оформлен в полушаровидную головку, для которой имеется суставная впадина на лопатке; лопатка очень широкая, что дает большую площадь для начала мышц-сгибателей и разгибателей плечевого сустава. Все остальные суставы плоские, их элементы связаны хрящем и почти неподвижны друг относительно друга. Потребность в увеличении рабочей поверхности ластов вызвала в ряде случаев необычное для млекопитающих увеличение числа фаланг более трех, — иногда до 14 (на втором и третьем пальцах). Передние конечности отклонены назад и несколько повернуты вокруг продольной оси наружу (первый палец впереди, его передний край обращен несколько вниз).

Происхождение и история развития. Несмотря на внешнее сходство китообразных с рыбами и морскими рептилиями, возникшее конвергентно (вследствие приспособления к сходным условиям существования) строение их тела, в частности скелета, имеет все черты, характерные для млекопитающих. Древнейшая история китообразных не выяснена. Долгое время их считали потомками примитивных хищных (креодонтов), позже пришли к заключению, что они очень давно, возможно, в мезозое, отошли от общего ствола плацентарных млекопитающих независимо от двух основных его ветвей (когорты, см. стр. 35). В последнее время некоторыми учеными (Клейненберг, 1958) высказывается мнение о самостоятельном происхождении зубатых и беззубых китов и о необходимости разделения их на два отряда.

Древнейшие представители китообразных, принадлежащие к подотр. Archaeoceti, найде-

ны в среднем (возможно, даже в нижнем) эоцене Африки, где, вероятно, и произошло возникновение отряда. Archaeoceti уже имеют ясные черты строения отряда, хотя многие из них еще выражены слабее, чем у более поздних китообразных, и более, чем у последних, напоминают признаки наземных млекопитающих. Так, они имеют менее передвинутое назад носовое отверстие, их челюстные и верхнезатылочная кости не надвинуты на теменные и лобные, которые имеют значительную длину, присутствуют небольшие обонятельные раковины и стреловидный гребень, их коренные зубы имеют два, а иногда и три корня, заднекоренные у древнейших с рудиментом протокона, нижняя челюсть — с хорошо развитым венечным отростком, локтевой сустав подвижен, шейные позвонки свободные и сравнительно длинные, крестцовый позвонок не вполне сходен с поясничными, имеются рудименты бедренной и берцовой костей и т. д. Archaeoceti преимущественно эоценовая группа, лишь немногие ее представители доживают (в Европе и Австралии) до н. миоцена. Наиболее архаично сем. Protocetidae, более других специализованы Basillosauridae.

С в. эоцена уже известны представители подотр. Odontoceti, а со ср. олигоцена — Mysticeti; обе эти группы значительно более специализованы, чем Archaeoceti. Очень вероятно, что беззубые киты произошли от древних Archaeoceti, близких к *Protocetus*. (Рис. 174.) Верхнеэоценовый *Archaeodelphis* (С. Америка), которого некоторые исследователи относят к Archaeoceti, имеет ряд признаков, сближающих его с беззубыми китами и, возможно, является их предком. Смешанные признаки имеют также верхнеолигоценовые *Patriocetus* и *Microzeuglodon* (Европа). Все эти роды имеют неопределенное положение в системе.

Труднее выяснить происхождение зубатых китов. Хотя Mysticeti по ряду признаков архаичнее, чем Odontoceti (меньшее передвижение носового отверстия, большее развитие решетчатых раковин, присутствие рудиментов задних конечностей и др.), но искать среди них предков зубатых китов нельзя: специализация обеих групп с самого начала идет разными путями — различен тип надвигания костей черепа в процессе сокращения его мозгового отдела, в одной группе рано утрачиваются зубы, в другой — сохраняются и часто даже увеличиваются в числе и т. д. Наиболее вероятно, что средне- или нижнеэоценовые Protocetidae из Archaeoceti дали начало двум другим подотрядам; от того же корня произошли и более специализованные Archaeoceti.

У более древних из беззубых китов, у Cetotheriidae, еще можно наблюдать отголоски архаичного строения — слабое надвигание верхнезатылочной кости, относительно большой локтевой отросток локтевой кости. Эта группа очень богата родами (возможно, окажется полиморфной) и на протяжении миоцена широко распространена у берегов Европы и С. Америки; к концу плиоцена вымирает. В миоцене же уже существовали пред-

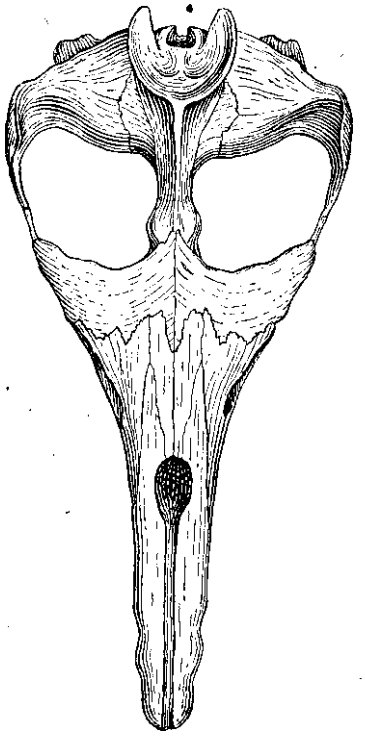


Рис. 174. *Protocetus isis* Beadnell
Череп, × 1/10. В. эоцен Египта (Weber, 1928)

ставители наиболее специализованных групп беззубых китов — полосатиков (Balaenopteridae) и настоящих китов (Balaenidae), и сейчас процветающих во всех морях и океанах.

В группе зубатых китов древнейшие формы также наиболее архаичны (верхнеэоценовые Agorophyidae С. Америки): они имеют ясное заглазничное сужение, теменные кости выходят на верхнюю поверхность черепа, верхнечелюстные не покрывают полностью надглазничных выростов лобных и т. д. Из этой группы в олигоцене развивается высокоспециализованное и богатое родами сем. Squalodontidae, населяющее в миоцене все океаны и к его концу вымирающее. В миоцене скваломонты образуют новые семейства, также

расселяющиеся по всему земному шару; представители их живут и в настоящее время. Некоторые формы отличаются причудливым строением черепа, снабженного сильным лобно-затылочным гребнем (*Physeter*) или гребнем на верхнечелюстных костях (*Platanista*), у других сильно редуцирована зубная система, — иногда остаются только два-четыре зуба в нижней челюсти, остальные не

ПОДОТРЯД ARCHAEOCETI. ДРЕВНИЕ КИТЫ [1]

Череп симметричный. Отличия от других подотрядов: носовые отверстия менее отодвинуты назад, обращены больше вперед, чем вверх; их задний край далеко не достигает уровня передних краев глазниц; носовые кости длинные, покрывают сверху расположен-

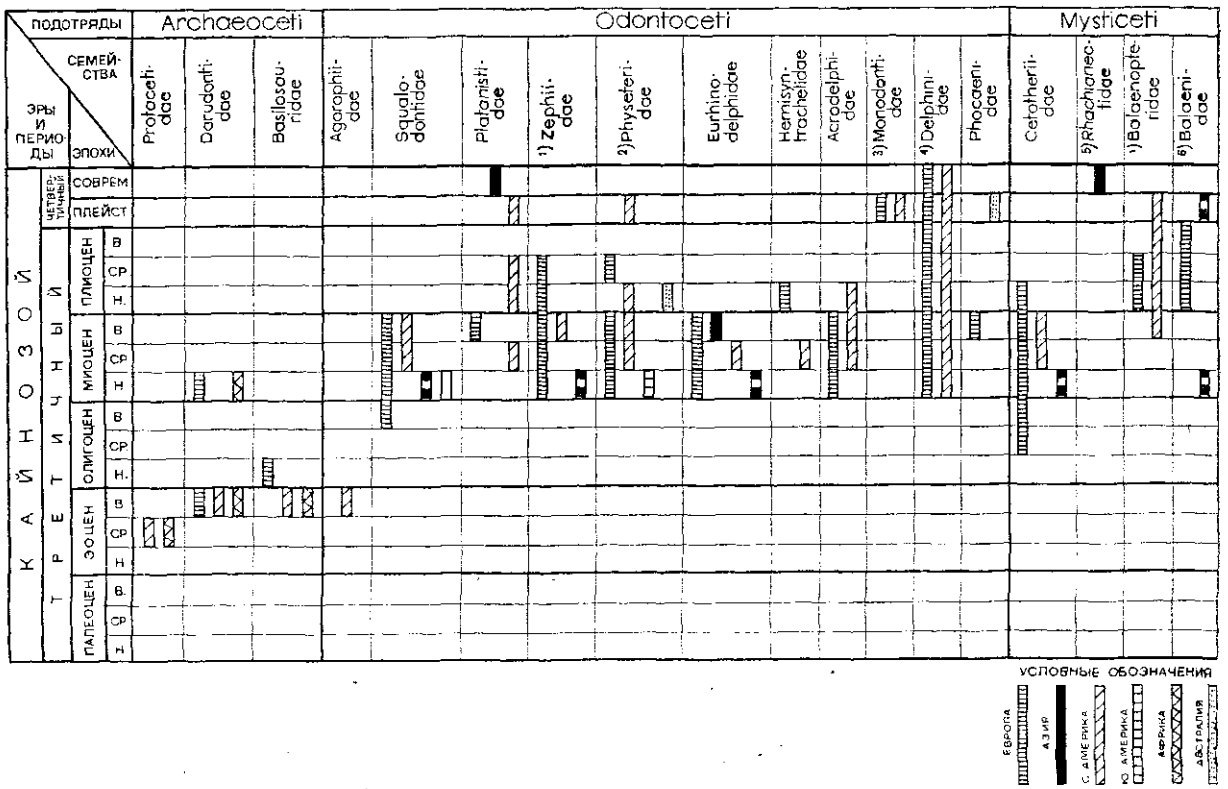


Рис. 175. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Cetacea

1) ныне во всех океанах; 2) ныне в Тихом, Атлантическом и Индийском океанах; 3) ныне в Северном Ледовитом океане; 4) ныне во всех океанах, кроме Северного Ледовитого океана; 5) в Тихом океане; 6) ныне в Ледовитом, Атлантическом и Тихом океанах

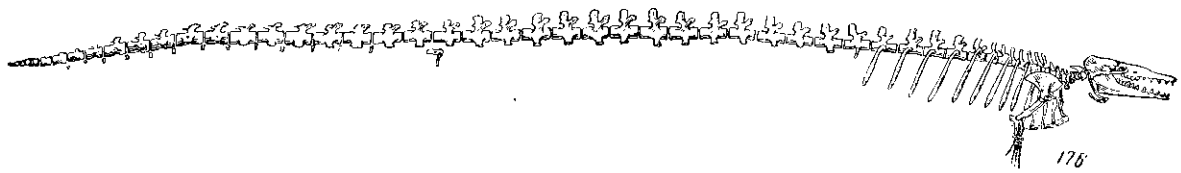
прорезаются (подсем. Ziphiinae) или только один (левый) клык[1] в верхней челюсти, направленный вперед, постоянно растущий и достигающий более двух метров длины (у нарвала, род *Monodon*) и т. д. Наиболее распространены как в прошлом, так и в настоящее время зубатые киты сем. Delphinidae, известные с н. миоцена; относительно небольших размеров, они обычно снабжены очень длинным рострумом, длиной до $^4/_5$ всей длины черепа, и многочисленными коническими зубами. Геологическое и географическое распространение семейств дано на рис. 175.

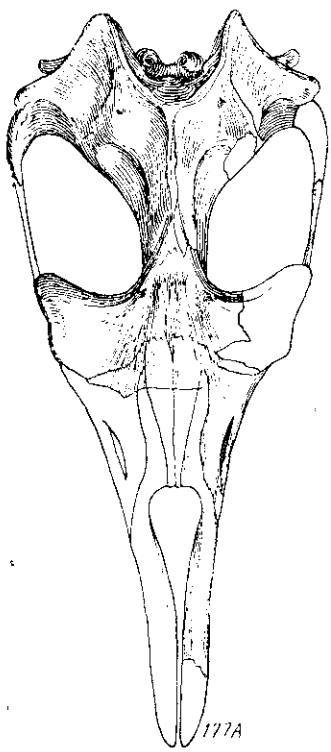
ный горизонтально носовой канал; череп позади глазниц резко сужен; теменные и лобные кости на верхней поверхности черепа относительно длинные, стреловидный и затылочный гребни почти всегда хорошо развиты; лицевой отдел переходит к глазницам почти всегда постепенно, без резкого расширения и пограничных вырезок; имеются обособленные заглазничные отростки, загнутые вниз. Верхнезатылочная кость почти всегда отвесна, не вытянута вперед и не надвинута на теменные. Половины нижней челюсти прямые, тонкие, сплющенные с боков, не сращены

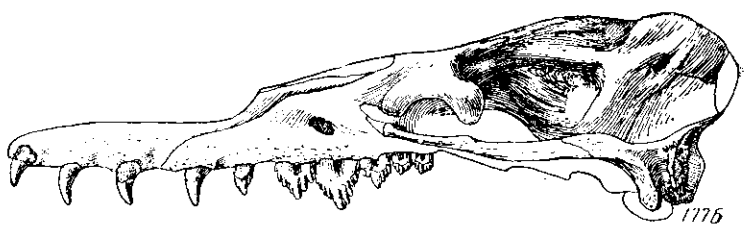
[1] Иногда развиты оба клыка, тогда они меньшей величины.

[1] Раздел составлен преимущественно по Келлогу, 1936.

в симфизе; суставная головка направлена назад, венечный отросток длиннее, чем у других китообразных. Зубы, иногда кроме M^3, имеются. Передние зубы ($I\frac{2}{2}$—$P\frac{2}{2}$) широко расставлены, задние, как правило, в непрерывном ряду. Коренные с тремя корнями, верхние М иногда с двумя. Р проще М; верхние М мленным нижним блоком, локтевая — с большим локтевым отростком. Кисть пятипалая. Ср. (или н.) эоцен — н. миоцен. Четыре семейства: Protocetidae, Dorudontidae, Zeuglodontidae и Microzeuglodontidae, с 11 родами, и четыре близких рода неясного систематического положения.







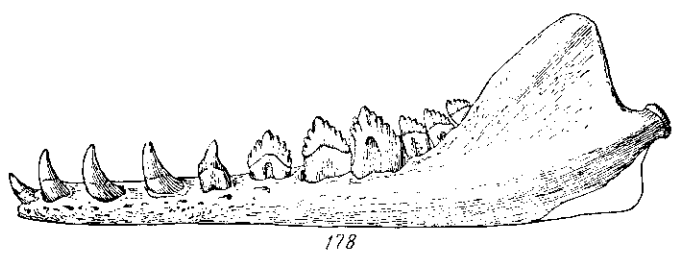


Рис. 176—178. *Basilosaurus cetoides* Owen.

Рис. 176 — скелет, ×[ок. 1/110. Рис. 177 — череп, × ок. 1/18. *А* — сверху, *Б* — сбоку. Рис. 178 — нижняя челюсть, ×ок. 1/18. В. эоцен С. Америки (Kellog, 1936)

иногда с рудиментарным внутренним выступом, несущим зачаточный протокон. Крестцовый позвонок у более древних отличается от соседних. Передние ребра с головкой и бугорком, задние — только с бугорком (не сочленяются с телами позвонков). Грудная кость состоит из нескольких сегментов, сочлененных с несколькими передними парами ребер. В отличие от большинства других китообразных передняя конечность подвижна в локтевом суставе; плечевая кость — с офор-

СЕМЕЙСТВО ZEUGLODONTIDAE BONAPARTE, 1849 (BASILOSAURIDAE COPE, 1867)

Размеры очень крупные (длина скелета до 12—15 *м*, черепа — до 1,5 *м*). Предглазничное сужение не выражено. Теменная область черепа очень сужена; чешуя височной кости образует бо́льшую часть наружной стенки мозговой коробки; височная впадина очень крупная. Большая крыловидная ямка образует дополнительный воздушный синус, соединенный с полостью среднего уха. $M\frac{2}{3}$, P^4

небольшой, почти конический; остальные коренные с главным сплющенным конусом и дополнительными зубчиками на его склонах: на P^2—M^2 и P_2—P_4 — на переднем и заднем, на M_1—M_3 — только на заднем. Заднекоренные в непрерывном ряду, зачатка протокона нет. Шейные позвонки короткие, остальные длинные, с низкими невральными дугами. В. эоцен С. Америки и Африки; н. олигоцен Европы (Украина).

Basilosaurus Harlan, 1834 (=*Zeuglodon* Owen, 1839). Тип рода — *C. cetoides* Owen, 1839; в. эоцен, С. Америка. Тело длинное, змеевидное, голова очень маленькая. Длина лицевого отдела черепа около 54% его полной длины, наибольшая ширина верхнезатылочной кости — около 90% ее высоты от верхнего края затылочного отверстия. P^2 и P^3 тесно примыкают друг к другу, P^3 и P_4 крупнее других зубов своего ряда; P_1 несколько моляризован. Лопатка очень широкая — ее высота около $^3/_4$ ширины, с тонким коракоидным отростком и плоским, удлиненным акромиальным, направленным вперед и вниз. Головка плечевой кости очень крупная, большой и малый бугорки почти не разделены. Локтевая кость с массивным локтевым отростком. Пястные кости и фаланги тонкие, длинные. Бедренная кость очень маленькая, берцовой нет. Пять грудных позвонков, все поясничные и крестцовые — с сильно удлиненными телами, с короткими широкими невральными отростками и короткими, узкими спереди назад поперечными (их ширина у основания значительно меньше длины тел позвонков); крестцовые — с расширенными шероховатыми концами поперечных отростков. (Рис. 176—178.) Один вид. В СССР указан из разных мест Украины и Кавказа (подробно см. Рябинин, 1938, стр. 139—141). В. эоцен С. Америки. В настоящее время объем рода понимается значительно уже, чем раньше, поэтому сведения о находках в СССР, в Европе и Африке требуют проверки.

Platyosphys Kellog, 1936. Тип рода — *Zeuglodon paulsoni* Brandt, 1873; олигоцен, Украина (Чигирин). Поперечные отростки передних поясничных позвонков шире спереди назад, чем у других родов (их ширина у основания почти равна длине тел позвонков). Невральный канал крестцовых позвонков маленький, поперечные отростки их узкие, передние суставные широкие, сильно расходящиеся. Известны только позвонки. Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Prozeuglodon* Andrews, 1906 (в. эоцен Египта).

СЕМЕЙСТВО MICROZEUGLODONTIDAE STROMER, 1903

Размеры меньше, чем у Zeuglodontidae (длина скелета до 4 *м*). Предглазничное сужение имеется. Теменная область шире, чем у Zeuglodontidae, височная впадина короче и уже. В отличие от других Archaeoceti верхнезатылочная кость наклонена и вытянута в форме угла вперед, достигая вершиной уровня заднего края суставных впадин для нижней челюсти. Зубы — как у Zeuglodontidae, от которых отличаются раздвинутыми друг от друга заднекоренными. В. олигоцен. Один род. Уклоняющаяся группа, систематическое положение которой не вполне ясно; некоторыми относится к Odontoceti или к Mysticeti.

Microzeuglodon Stromer, 1903. Тип рода — *M. caucasicum* Stromer, 1903; в. олигоцен, Кавказ, западная часть Апшеронского п-ова. Один вид из одного района.

ПОДОТРЯД ODONTOCETI. ЗУБАТЫЕ КИТЫ

Череп большей частью резко асимметричный. Носовые отверстия далеко отодвинуты назад, — их задний край позади уровня передних краев глазниц; они обращены наверх. Носовые кости очень короткие, не покрывают назади носовых отверстий; носовые каналы направлены почти вертикально, предглазничное сужение лицевого отдела выражено резко; кроме ранних форм, череп позади глазниц сужен незначительно. Верхнечелюстные кости в заднем отделе надвинуты на надглазничные выросты лобных и покрывают их; верхнезатылочная сравнительно слабо выдвинута вперед, теменные, кроме самых древних, не выходят на верхнюю поверхность черепа. Решетчатые обонятельные раковины рудиментарны. Половины нижней челюсти прямые, тонкие, сплющенные в боковом направлении и сращены в симфизе, большей частью длинном; суставные головки направлены назад. Зубы всегда есть, разной формы, в разном числе. Головки и бугорки ребер — как у Archaeoceti. Грудная кость состоит из двух или более сегментов и сочленяется не менее, чем с тремя парами ребер. Кисть пятипалая. Рудимент бедренной кости почти всегда отсутствует. В. эоцен — ныне. 10 семейств: Agorophiidae, Squalodontidae, Platanistidae, Ziphiidae, Physeteridae, Eurhinodelphidae, Hemisyntrachelidae, Acrodelphidae, Monodontidae, Delphinidae.

СЕМЕЙСТВО DELPHINIDAE GRAY, 1821. ДЕЛЬФИНОВЫЕ

Лицевой отдел черепа большей частью значительно длиннее мозгового. Каменисто-барабанная кость не прирастает к черепу. Скуловой отросток височной кости рудиментарный. Передние концы крыловидных костей вздуты, содержат воздухоносные полости. Симфиз нижней челюсти не длиннее $^1/_3$ всей челюсти. Два или более передних шейных позвонков раздельны. Зубы большей частью простые, конические, однородные, покрытые эмалью, с одним корнем; их число часто увеличено, иногда до 65 с каждой стороны каждой челюсти. Локтевой отросток локтевой кости более или менее развит. Н. миоцен — ныне.

ПОДСЕМЕЙСТВО DELPHININAE GRAY, 1821

Лицевая часть черепа значительно длиннее мозговой. Зубы большей частью простые, конические. Межчелюстные кости впереди носового отверстия без вздутий. Н. миоцен — ныне.

Delphinus Linnaeus, 1758. Тип рода — *D. delphis* L., 1758; ныне. Череп сильно асимметричен. Лицевая часть значительно длиннее мозговой. Лобные кости позади носового отверстия сильно вздуты. Теменные кости выходят на верхнюю поверхность черепа очень узкой полосой; имеется высокий стреловидный гребень. Каждая из межчелюстных костей на верхней поверхности рострума несколько уже верхнечелюстной там же или по ширине равна ей. Наибольшая совместная ширина межчелюстных костей в области носового отверстия около $^1/_2$ наибольшей ширины всего черепа. Межчелюстные кости заходят назад не далее чем до уровня носового отверстия; впереди этого отверстия не образуют приподнятой площадки. Носовое отверстие округлое, большое; хоанальное — средней величины. Нёбная поверхность рострума с двумя продольными бороздами и валиком между ними. (Рис. 179.) Много видов. В СССР — С. Кавказ, п-ов Челекен. Н.—ср. плиоцен З. Европы; современные во всех морях.

Leptodelphis Kirpitschnikov, 1954. Тип рода — *L. stavropolitanus* Kirp., 1954; ср. сармат, С. Кавказ (Ставрополь). Асимметрия черепа очень слабая. Лицевая часть черепа несколько короче мозговой. Лобные кости позади носового отверстия вздуты. Каждая из межчелюстных костей на верхней поверхности черепа шире верхнечелюстной (там же). Наибольшая совместная ширина межчелюстных костей в области носового отверстия немногим больше $^1/_3$ наибольшей ширины всего черепа. Межчелюстные кости охватывают с боков носовое отверстие до его заднего конца; впереди этого отверстия образуют приподнятую площадку. Носовое отверстие узкое, спереди заостренное; хоанальное — маленькое. Нёбная поверхность рострума гладкая, без борозд и валика. (Рис. 180.) Один вид из одного местонахождения.

Anacharsis Bogatschev, 1956. Тип рода — *A. orbus* Bog., 1957; ср. сармат, С. Кавказ (Ставрополь). Близок к *Delphinus*; отличается от него более дифференцированным

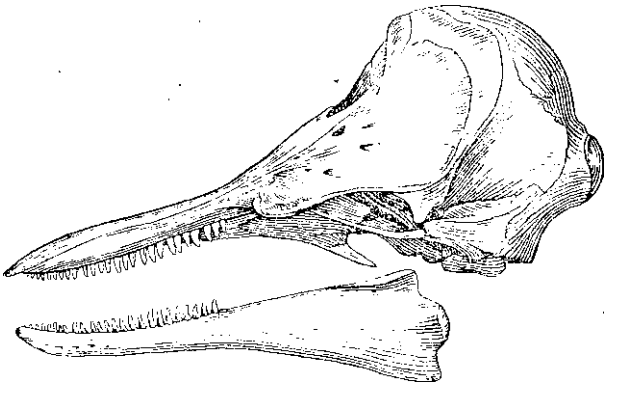


Рис. 179. *Delphinus delphis* L. Современный
Череп, × $^1/_5$ (Weber, 1928)

в разных отделах позвоночным столбом, более широкими остистыми и поперечными отростками туловищных позвонков и более короткой кистью с широко раздвинутыми пальцами. Один вид из одного местонахождения. Изучен слабо.

Sarmatodelphis Kirpitschnikov, 1954. Тип рода — *S. moldavicus* Kirp., 1954; в. отдел ср. сармата, Молдавия (окр. Кишинева). Асимметрия и пропорции черепа — как у *Leptodelphis*. Наибольшая совместная ширина межчелюстных костей в области носового отверстия около половины наибольшей ширины всего черепа. Нёбная поверхность рострума с продольным гребнем. Известен только череп очень плохой сохранности. (Рис. 181.) Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Delphinavus* Lull, 1914 (н. миоцен С. Америки); *Protodelphinus* Dal Piaz, 1922, *Iniopsis* Lydekker, 1893 (н. миоцен Европы). Из ср. миоцена С. Америки: *Kentriodon* Kellogg, 1927; *Delphinodon* Leidy, 1869; *Agabelus* Cope, 1875; *Belosphyus* Cope, 1875; *Ixacanthus* Cope, 1868; *Tretosphys* Cope, 1868; *Liolithax*

Kellogg, 1931; *Oedolithax* Kellogg, 1931; *Lamprolithax* Kellogg, 1931; *Nannolithax* Kellogg, 1931; *Platylithax* Kellogg, 1931; *Loxolithax* Kellogg, 1931; *Grypolithax* Kellogg, 1931. *Stereodelphis* Gervais (1848—1852) (ср. миоцен Европы). Из в. миоцена Европы: *Delphinopsis* Müller, 1853; *Macrochirifer* Brandt, 1874; *Pithanodelphis* Abel, 1905; *Ceterhinops* Leidy, 1877 (в. миоцен С. Америки); *Steno* Gray, 1866 (н.—ср. плиоцен Европы, ныне — все океаны, кроме полярных областей); *Prodelphinus* Gervais, 1880 (ныне, Атлантический океан); *Grampus* Gray, 1828 (ныне, моря, за исключением полярных); *Tursiops* Gervais, 1855 (*Tursio* Gray, 1843 nec Fleming, 1822) (в. плиоцен Европы, ныне — все моря, за исключением полярных); *Lagenorhynchus* Gray, 1846 (ныне — все моря, за исключением полярных); *Cephalorhynchus* Gray, 1846 (ныне — южные моря); *Orcinus* Fitzinger, 1860 (*Orca* Gray, 1846, nec Wagler, 1830) (ср. плиоцен Европы, ныне — все моря); *Pseudorca* Reinhardt, 1862 (в. плиоцен Европы, Японии; ныне — все моря); *Orcaella* Gray, 1866 (ныне, Ю. Азия); *Globicephala* Lesson, 1828 (плейстоцен С. Америки; ныне — все моря, за исключением полярных); *Lissodelphis* Gloger, 1841 (=*Tursio* Wagler, 1830, nec Flemming, 1822); ныне — все океаны.

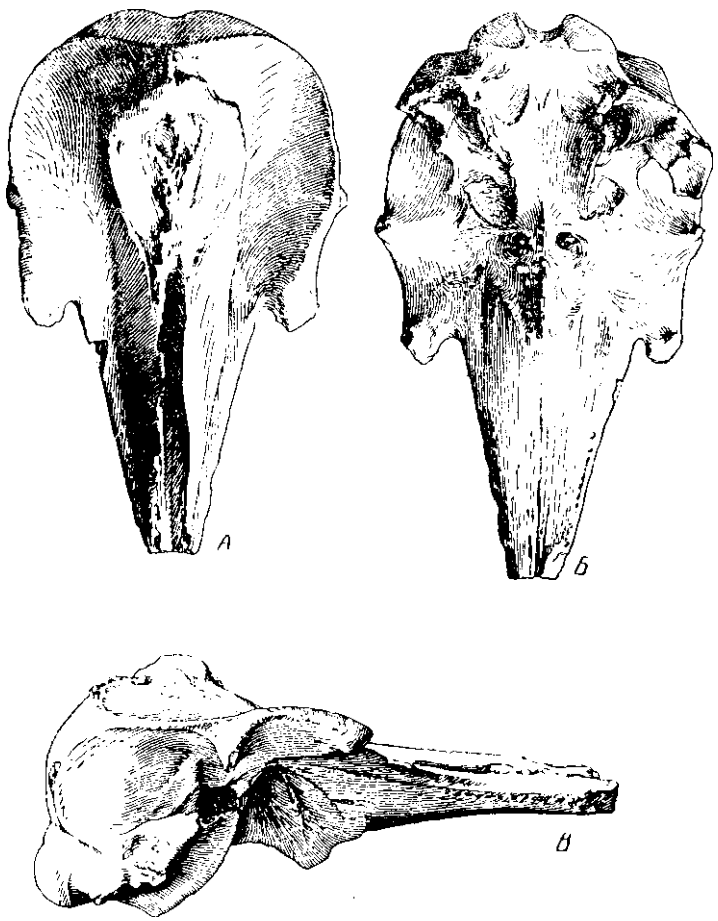


Рис. 180. *Leptodelphis stavropolitanus* Kirpitschnikov
Череп. × ок. $\frac{1}{4}$. Ср. сармат С. Кавказа,—Ставрополь (Кирпичников, 1954)
А – сверху, *Б* – снизу, *В* – сбоку

ПОДСЕМЕЙСТВО PHOCAENINAE BRAVARD, 1825

Лицевая часть черепа короче мозговой. Зубы долотообразны (сдавлены с боков), зубчатые, с явственной шейкой между коронкой и корнем. Межчелюстные кости впереди носового отверстия образуют пару больших вздутий. В. миоцен — ныне.

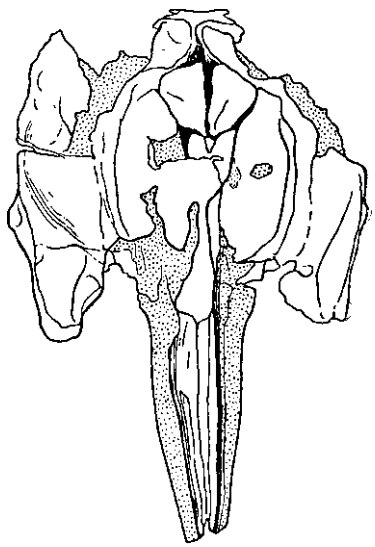


Рис. 181. *Sarmatodelphis moldavicus* (Simionescu)
Череп. Ср. сармат Молдавии, окрестности Кишинева (Кирпичников, 1954)

Palaeophocaena Abel, 1905. Тип рода — *P. andrussovi* Abel, 1905; миоцен Таманского п-ова. Известен обломок мозговой части черепа. Лобные кости позади носового отверстия вздуты слабо. Межчелюстные кости охватывают носовое отверстие с боков до его заднего конца. Теменные кости выходят на верхнюю поверхность черепа широкой поло-

сой. Остальные признаки неизвестны. Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Protophocaena* Abel, 1905 (в. миоцен Европы); *Phocaenopsis* Huxley, 1859 (плейстоцен Н. Зеландии), *Phocaena* Cuvier, 1817 (ныне — моря, за исключением полярных); *Neophocaena* Palmer, 1899 (ныне — Индийский океан и западная часть Тихого океана).

ПОДОТРЯД MYSTICETI. БЕЗЗУБЫЕ КИТЫ

Череп слабо асимметричен. Носовые отверстия несколько менее отодвинуты назад, чем у Odontoceti, их задний край несколько впереди уровня задних краев глазниц; они обращены наверх. Носовые кости несколько длиннее, чем у Odontoceti, и частично покрывают сзади носовые отверстия; носовые каналы направлены наклонно; предглазничное сужение мозгового отдела выражено умеренно; кроме ранних форм, череп позади глазниц не сужен. Верхнечелюстные кости задними отделами не покрывают надглазничных выростов лобных или покрывают только их передние части; верхнезатылочная наклонна и сильно выдвинута вперед, закрывая теменные на верхней поверхности черепа. Решетчатые обонятельные раковины хорошо развиты. Половины нижней челюсти изогнуты выпуклостью наружу, округлы в сечении, не сращены в симфизе; суставные головки направлены вверх. Зубы отсутствуют (закладываются, но не прорезаются; заменены цедильным аппаратом из роговых пластин). Кроме древних форм, все ребра сочленяются только с поперечными отростками позвонков (бугорками); головки не выражены. Грудная кость цельная, сочленяется только с передней парой ребер. Кисть чаще четырехпалая. Имеются рудименты бедренной и берцовой костей. (Рис. 182, 183.) Ср. олигоцен — ныне.

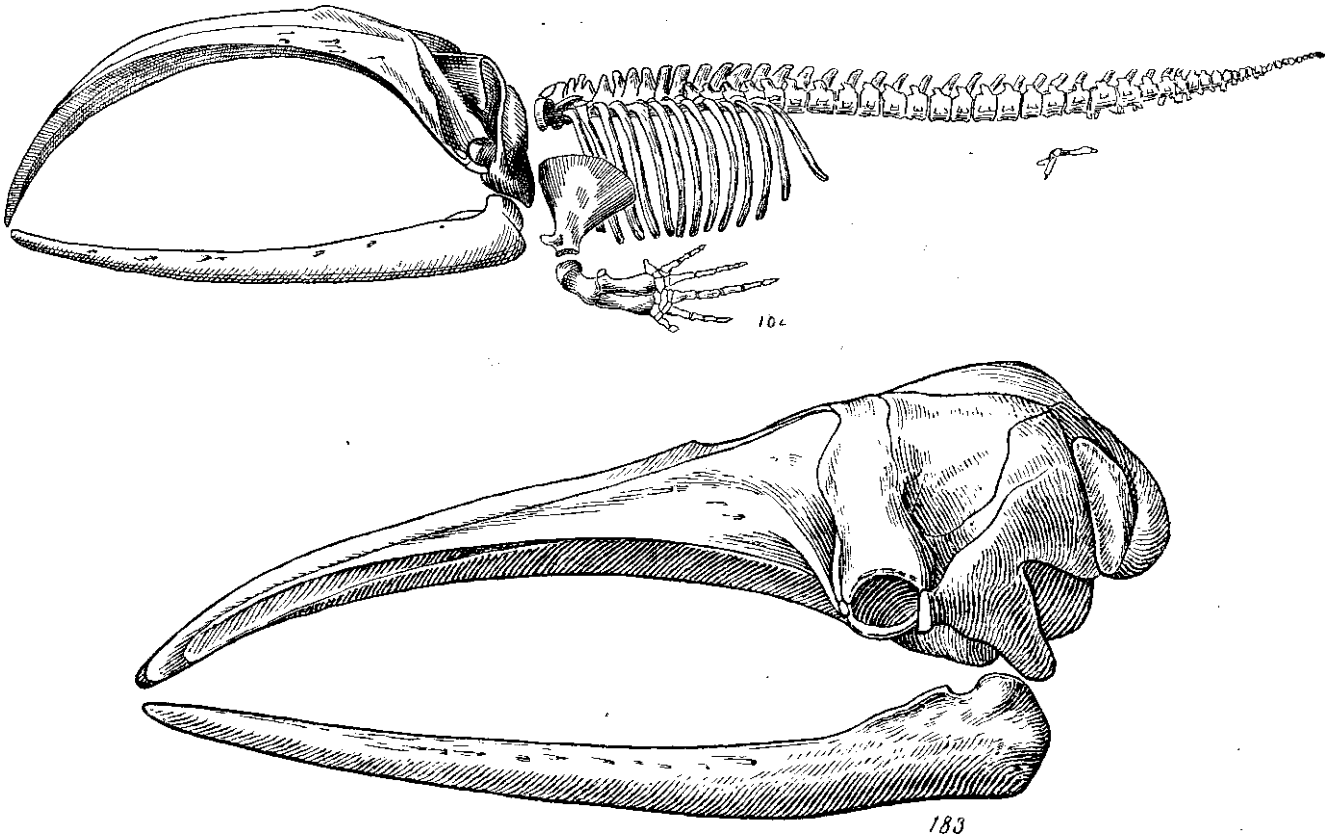


Рис. 182—183. *Balaena* L.

Рис. 182 — *B. mysticetus* L. Современный. Скелет, × ок. 1/95. Рис. 183—*B. sieboldi* Gray. Современный. Череп, × ок. 1/33 (Weber, 1928)

Четыре семейства: Cetotheriidae, Rhachianectidae, Balaenopteridae и Balaenidae, с большим числом родов.

СЕМЕЙСТВО CETOTHERIIDAE CABRERA, 1926. ЦЕТОТЕРИИ [1]

Размеры не более 10 *м;* кости нередко с более или менее сильным пахиостозом (стр. 280, прим.). Лицевой отдел черепа широкий, уплощенный, — в ширину такой же или несколько

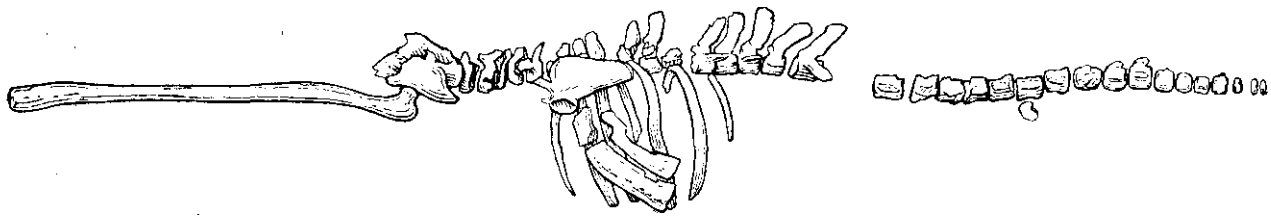


Рис. 184. *Cetotherium mayeri* Brandt
Скелет, × ок. 1/95. Сармат С. Кавказа, Дагестана (колл. ПИН, № 329)

больше, чем в высоту, и по длине раза в два больше мозгового отдела. Верхнечелюстные кости позади покрывают переднюю часть над-

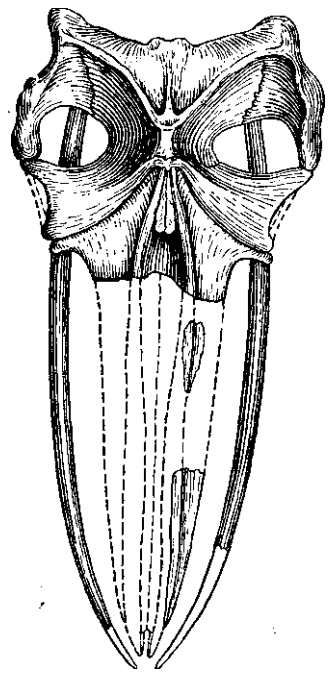


Рис. 185. *Cetotherium mayeri* Brandt
Череп, × 1/7. В. плиоцен С. Кавказа (Брандт, 1873)

глазничных выростов лобных костей. Теменные почти или вполне выходят на верхнюю поверхность черепа, целиком находятся позади носовых, верхнечелюстных и межчелюстных костей, не заходят вперед них. Треугольная верхнезатылочная площадка не простирается вперед за уровень глазниц, а иногда — даже за уровень передних краев суставных впадин чешуй височных костей. Надглазничные выросты лобных костей направлены в стороны и вперед и лишь немного спускаются ниже уровня верхней поверхности межглазничной области. Нижняя челюсть тонкая, с сильно выпуклыми в стороны горизонтальными ветвями. Все шейные позвонки свободные. Ср. олигоцен — н. плиоцен.

Cetotherium Brandt, 1873. Тип рода — *C. rathkei* Brandt, 1873; в. миоцен (сармат), Крым. Длина черепа около 1/4 длины всего скелета. Пахиостоз незначительный. Носовые кости не заходят вперед далее передних краев надглазничных выростов лобных костей. Надглазничные выросты широкие, лишь очень малая часть их прикрыта впереди задними отделами верхнечелюстных костей. Задние отделы верхнечелюстных и межчелюстных костей не достигают позади заглазничного сужения. Треугольная верхнезатылочная площадка в ширину раза в два больше, чем в длину, ее боковые стороны вогнуты, вершина далеко не достигает уровня задних краев глазниц и едва достигает уровня передних краев суставных впадин для нижней челюсти. Мыщелки задней челюсти состоят из двух округлых неравных частей, разделенных неглубокой впадиной; венечные отростки очень маленькие. Первые шесть ребер с головкой и бугорком, широкие, остальные — только с бугорком (причленяются только к поперечным отросткам позвонков), тонкие, заостренные на концах. Плечевая кость короче предплечья, локтевая — с хорошо выраженным локтевым отростком. Кисть четырехпалая. (Рис. 184, 185.) Несколько видов. В. миоцен (сармат) Крыма, юга Украины, Кавказа. В. миоцен З. Европы.

Кроме того: *Pachycetus* Van Beneden, 1883 (ср. олигоцен Европы); *Cetotheriopsis* Brandt, 1871 (в. олигоцен Европы, н. мио-

[1] Характеристика преимущественно по Келлогу, 1931.

цен Ю. Америки); *Aglaocetus* Kellogg, 1934, (н. миоцен Ю. Америки); *Cophocetus* Packard and Kellogg, 1934 (ср. миоцен С. Америки); *Mauicetus* Benham, 1939 (н. миоцен Н. Зеландии); *Peripolocetus* Kellogg, 1931 (ср. миоцен С. Америки); *Tiphyocetus* Kellogg, 1931 (ср. миоцен С. Америки); *Cephalotropis* Cope, 1896 (в. миоцен С. Америки); *Herpetocetes* Van Beneden, 1872 (в. миоцен Европы); *Isocetus* Van Beneden, 1880 (в. миоцен Европы); *Mesocetus* Van Beneden (ср.—в. миоцен Европы); *Metopocetus* Cope, 1896 и *Mixocetus* Kellogg, 1934 (в. миоцен С. Америки); *Parietobalaena* Kellogg, 1924 (? ср.—в. миоцен С. Америки); *Rhegnopsis* Cope, 1896, *Siphonocetus* Cope, 1895, *Tretulias* Cope, 1895 и *Ulias* Cope, 1895 (в. миоцен С. Америки); *Amphicetus* Van Beneden, 1880 и *Heterocetus* Van Beneden, 1880 (н. плиоцен С. Америки). Из СССР описаны Брандтом по фрагментарным остаткам, преимущественно позвонков, кроме *Cetotherium*, три рода или подрода: *Eucetotherium*, *Plesiocetopsis* и *Cetotheriomorphis*, реальность и систематическое положение которых требуют проверки.

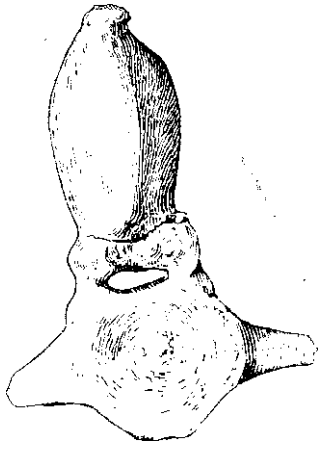


Рис. 186. *Pachyacanthus suessi* Brandt

Грудной позвонок, × 2/3. Сармат п-ова Мангышлак (Домбровский, 1936)

РОД НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ В ПРЕДЕЛАХ ОТРЯДА

Pachyacanthus Brandt, 1873. Тип рода — *P. suessi* Brandt, 1873; в. миоцен (сармат), окр. Вены. Череп неизвестен. Размеры небольшие. Пахиостоз позвонков и ребер выражен сильнее, чем у всех китообразных: очень утолщены верхние дуги позвонков, суживающие спинномозговой канал до узкой горизонтальной щели; сильно вздуты остистые отростки, имеющие во фронтальном сечении грушевидное очертание, и поперечные. Ребра округлые, вздутые. Н. сармат п-ова Мангышлак, в. сармат Венского бассейна. (Рис. 186.) Около пяти видов. Ближе всего к сем. Cetotheriidae подотр. Mysticeti; некоторыми относится к сиреновым.

ЛИТЕРАТУРА

Богачев В. В., 1928. Остатки кита и рыбы из диатомовых отложений Апшеронского полуострова. Азербайдж. нефт. хоз. 1928, № 6 (77). — 1956. Сарматский дельфин *Anacharsis orbus* из окрестностей Ставрополя Кавказского. Мат. по изуч. Ставр. края, вып. 8, стр. 237—254. — 1959. Остатки китообразного из олигоцена станицы Цимлянской. Тр. Ин-та минер. рес. АН Укр. ССР, вып. 40—42.

Вебер В. В., 1928. Находка скелета ископаемого китообразного в майкопской свите Кабристана. Вестн. Геол. ком. 1928, т. II, № 9—10.

Домбровский Б. С., 1927. Две находки остатков ископаемых китообразных из рода *Pachyacanthus* Brandt на Кавказе. Тр. Геол. музея АН СССР, т. II.

Кирпичников А. А., 1951. О дельфинах из отложений апшеронского яруса. Докл. АН СССР, т. LXXIX, № 6, стр. 1021—1024. — 1952_1. Два новых вида дельфинов из сармата СССР. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLVII, стр. 181—190. — 1952_2. О происхождении черноморского дельфина *Phocaena phocaena relicta* Abel. Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5, стр. 722—726. Клейненберг С. Е., 1958. К вопросу о происхождении китообразных. Докл. АН СССР, т. CXXII, № 5, стр. 950—952.

Рябинин А. Н., 1929. Дельфин из плиоцена п-ова Челекена. Изв. Геол. ком. — 1934. Новые материалы по остеологии *Cetotherium mayeri* Brandt из верхнего сармата Северного Кавказа. Тр. Всес. геологоразв. объед. ССР, вып. 350. — 1937. Монтированный скелет *Cetotherium mayeri* Brandt. Ежег. Всерос. Палеон. об-ва, т. XI. — 1938. *Microzeuglodon* aff. *caucasicum* Lyd. из верхнемайкопских отложений Кабристана. Пробл. палеонтологии.

Спасский П. И., 1954. Остатки китообразных из сарматских отложений города Дербента. Тр. Ест.-истор. музея им. Зардаби АН Азерб. ССР, вып. VIII, стр. 188—225. Баку.

Федоровский А., 1911—1912. Находка ископаемого китообразного в Змиевском уезде Харьковской губ. Тр. Об-ва испыт. природы при Харьк. ун-те, т. XIV.

Abel O., 1905. Eine Stammtype der Delphiniden aus dem Miocän der Halbinsel Taman. Jahresb. d. k. k. geol. Reichsanst., Bd. LV, H. 2. — 1913. Die Vorfahren der Bartenwale. Denksch. k. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl., Bd. XC, SS. 154—224. — 1924. Die Eroberungszüge der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit. Jena. Allen G., 1921. A New Fossil Cetaceen. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., vol. LXV, Cambridge.

Beneden P., 1880—1886. Description des ossements fossiles d'Anvers. Ann. Mus. d'Hist. Nat., Belgique, vol. IV—XIII. Beneden P. et Gervais P., 1877—1886. Ostéographie de Cetacés vivants et fossiles. Paris.

Brandt J., 1873—1874. Untersuchungen über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europa's. Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, VII ser., t. XX, XXI.

Fraas E., 1904. Neue Zeuglodonten aus den unteren Mitteleocän vom Mokattam bei Cairo. Geol. Palaeon. Abhandl., Jena, N. F., Bd. 6, SS. 1—24.

Howell A., 1930. Aquatic Mammals. London. Baltimora, p. 338.

Kellog R., 1928. The History of Whales-their Adaptation to Life in the Water. Quart. Rev. Biol., vol. III, pp. 29—76, 174—208. — 1936. A review of the Archaeoceti. Carnegie Inst. Wash., Publ. No. 482, pp. 1—336. Kükental W., 1891. On the Adaptation of Mammals to Aquatic Life. Ann. Mag. Nat. Hist., London. — 1893. Vergleichendanatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Denkschr. med.-naturwiss. Gesell, Jena.

Lydekker R., 1892. On *Zeuglodon* and other Cetaceen remains from the Tertiary of the Caucasus. London.

Packard E. and Kellogg R., 1934. A new Cetothere from the Miocene Astoria formation of Newport, Oregon. Carneg. Inst. Washington, Publ., No. 447. pp. 1—62.

Sliyper E., 1936. Die Cetaceen, vergleichendanatomisch und systematisch. Capita zoologica, La Haye, vol. VII, pp. 1—590. Stromer E., 1903. Zeuglodon-Reste aus dem oberen Mitteleocän des Fayum. Beitr. Paläont. Oesterr.-Ungarns u. Orients. Bd. 15.

Winge H., 1921. A review of the interrelationschips of the Cetacea. Smithson. Misc. Coll.

ОТРЯД CARNIVORA. ХИЩНЫЕ[1]

Характеристика. Относительная длина мозговой и лицевой частей черепа различна. Стреловидный гребень черепа развит или отсутствует. Слуховые пузыри у древних отсутствуют или снизу открыты, у более поздних цельные, плоские или вздутые. Заглазничное сужение большей частью значительное; верхние заглазничные отростки есть почти всегда, нижние — только у более поздних форм, глазница позади почти всегда без костной дуги. Пропорции нижней челюсти различны, венечный отросток высокий. Резцы почти всегда в полном числе, расположены большей частью в поперечном ряду. Клыки большие, заостренные, с одним корнем. Передикоренные, кроме P^4, большей частью с одним-тремя расположенными в продольный ряд бугорками, заднекоренные, кроме M_1, чаще широкие, бугорчатые, иногда отсутствуют; нередко имеется с каждой стороны одна-две пары противолежащих крупных режущих коренных зубов (так называемых плотоядных), занимающих разное положение в ряду. Конечности от коротких до длинных, четырехпятипалые, стопо- или пальцеходящие; ключица имеется или отсутствует. Плечевая кость с отверстиями на нижнем конце или без них, локтевая свободная, немногим тоньше лучевой, лучевая — с нерасчлененной верхней поверхностью. Ладьевидная, полулунная и центральная кости запястья у древних форм раздельны, у более поздних — слиты. Бедренная кость чаще без третьего вертела, малая берцовая цельная, свободная. Астрагал иногда с задним отверстием; его блок с неглубокой бороздой; имеется ясная косо направленная шейка, выпуклая головка сочленяется только с ладьевидной костью заплюсны, редко также и с кубовидной. Ладьевидная и кубовидная кости заплюсны раздельны. Последние фаланги уплощенные, ногтевидные, иногда расщепленные на конце сагиттальной щелью, или узкие, заостренные, когтевидные. Первые пальцы иногда несколько противопоставляются. От н. палеоцена до ныне. Два подотряда: Creodonta и Fissipedia.

История развития. Большая изменчивость всех признаков, отраженная в характеристике, объясняется длительностью существования отряда и значительной радиацией ветвей. Близкие к предкам хищных пантотерии были уже в достаточной степени хищными животными (стр. 66), с режущими треугольными заднекоренными зубами. Какие-то их потомки в верхнем мелу или нижнем палеоцене трансформировались в хищных в собственном смысле слова. Более древняя группа последних, подотр. Creodonta, еще сохраняет ряд архаических признаков: слаборазвитый и почти гладкий большой мозг и небольшую мозговую коробку, часто длинную морду; слуховые пузыри, за немногими исключениями, снизу кожистые, неокостеневающие; конечности короткие, пятипалые, ключица большей частью хорошо развита; за немногими исключениями, все кости запястья раздельны, астрагал с задним отверстием, когти не имеют резкого заострения на конце. Однако уже в этом подотряде выражены черты животных, питающихся, хотя бы частично, живой добычей: крупные клыки, сильный стреловидный гребень (частично объясняется небольшой мозговой коробкой, см. стр. 17), резкое заглазничное сужение, высокий венечный отросток нижней челюсти, челюстной сустав, допускающий только вертикальные движения. Заднекоренные зубы, вначале широко треугольные на верхней челюсти и широкие, четырехугольные на нижней, у более поздних представителей креодонтов, перешедших к питанию теплокровной добычей, приобретают

[1] В. И. Громова — общая часть, Creodonta, Fissipedia (общая часть), Mustelidae, Feloidea; Н. М. Яновская — Miacoidea, Canidae; И. А. Дуброво — Ursidae.

характер продольных лезвий, совместно действующих, как ножницы. Уже в палеоцене появляются выделившиеся из подотряда креодонтов настоящие хищники (Fissipedia); за исключением древнейших представителей (Miacidae) они обладают рядом более прогрессивных черт строения: сравнительно крупным большим мозгом, у более поздних порезко выражены (отличаются от креодонтов тем, что они в числе одной пары и иного положения в зубном ряду) [1].

Промежуточное положение между двумя подотрядами занимают представители сем. Miacidae, известного со среднего палеоцена. Сохраняя еще примитивные признаки, как неокостеневшие слуховые пузыри, раздельные

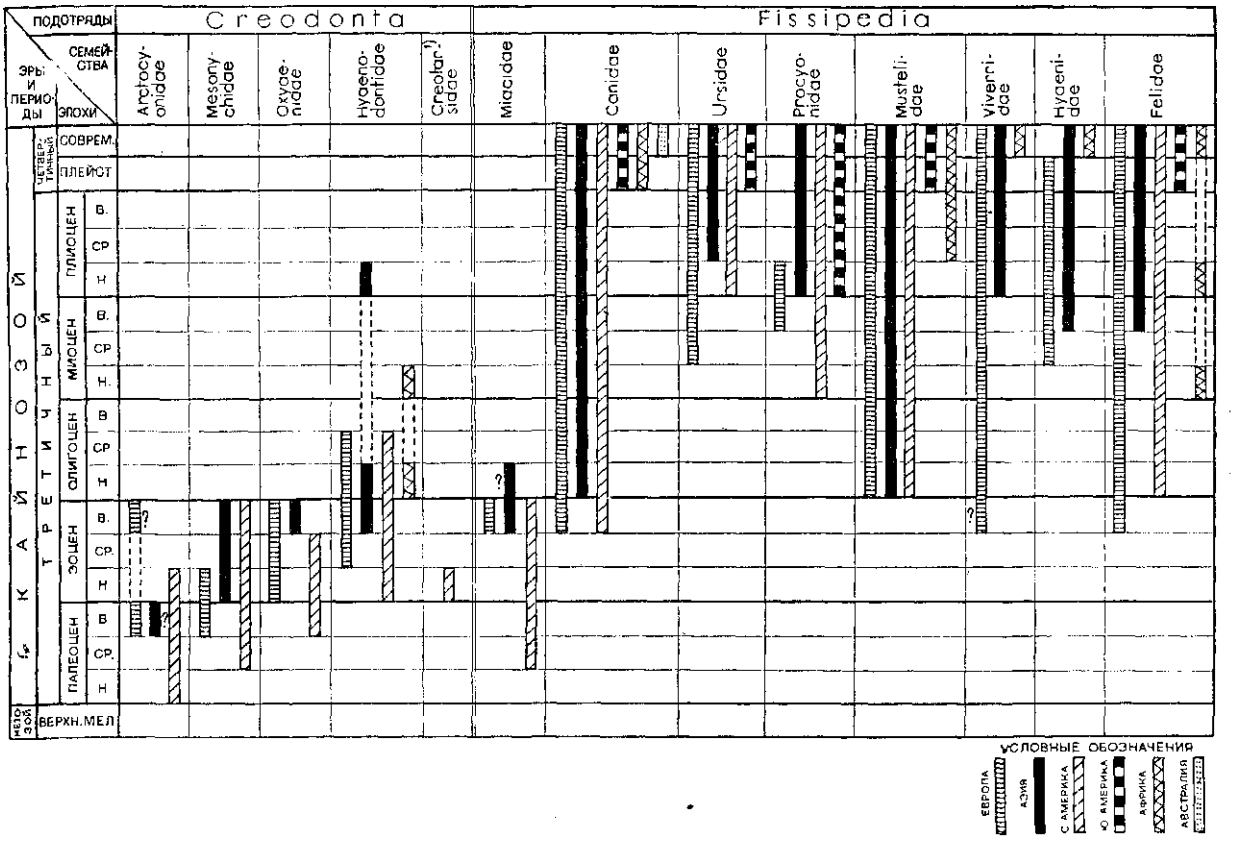


Рис. 187. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Carnivora

[1]) семейство отнесено к отряду предположительно. Знак вопроса слева от колонки означает сомнительность геологического возраста; справа—неуверенность в принадлежности к данному семейству

крытым извилинами, более крупной мозговой коробкой, высоко развитым слуховым аппаратом — с цельными костными слуховыми пузырями. В основной линии развития конечности делаются более приспособленными для быстрого бега (при погоне за добычей и для схватывания ее): они делаются длиннее, внутренние запястные кости первого ряда и центральная сливаются (меньшее разнообразие движений кисти), когти делаются все более острыми. Череп и зубы сохраняют все типичные для группы черты, у высокоразвитых хищников даже в усиленной степени; их лицевая часть сильно укорачивается (о значении этого см. стр. 15—17); плотоядные зубы кости запястья, несколько противопоставляющиеся большие пальцы, они в то же время имеют более крупный, чем креодонты, большой мозг и лишь одну пару плотоядных зубов с каждой стороны, представленных, как у Fissipedia, P^4 и M_1 (у креодонтов, когда они есть, то их большей частью по две пары и самые крупные из них $\frac{M^1}{M_2}$ или $\frac{M^2}{M_3}$). Промежуточное положение миацид — причина того, что их по-

[1] От этой основной линии развития отошли ветви, частично вернувшиеся ко всеядному образу жизни, с ослабленными характерными для хищников признаками (подробно — в описании подотряда).

мещали то в группу креодонтов (в частности, крупнейший знаток ископаемых хищных — Мэттью), то — в Fissipedia (впервые — Уортмен, 1901; позже — Симпсон, 1945 и др.). Поскольку генеалогическая связь между Miacidae и древнейшими Fissipedia несомненна, принципы филогенетической систематики говорят в пользу второго взгляда, которого и придерживается большинство палеонтологов в новейшее время. Геологическое и географическое распространение дано на рис. 187.

ПОДОТРЯД CREODONTA. ПРИМИТИВНЫЕ ХИЩНИКИ

Мозговая полость маленькая; большой мозг почти гладкий, не покрывает мозжечка, а иногда и обонятельных долей. Стреловидный гребень черепа хорошо развит, лицевой отдел большей частью длинный — почти равен по длине мозговому. Нижних заглазничных отростков нет. Барабанная кость кольцевидная, костного слухового канала нет, костные слуховые пузыри почти всегда отсутствуют. Плотоядных зубов или нет и все зубы бугорчатые или плотоядные; зубы представлены M^1_2 или M^2_3; нередко и остальные заднекоренные, кроме M^3, режущие. Конечности короткие, большей частью, пятипалые, с раздвинутыми пальцами. Ключица имеется. Плечевая кость большей частью с внутренним, а иногда и со средним, надмыщелковыми отверстиями. Ладьевидная, полулунная и центральная кости запястья почти всегда раздельны. Бедренная кость большей частью с третьим вертелом. Астрагал имеет заднее отверстие, нижней поверхностью головки сочленяется с ладьевидной и кубовидной костями. Последние фаланги большей частью расщепленные; сжатые с боков или уплощенные, ногтевидные или копытовидные. Н. палеоцен — н. плиоцен. Пять семейств: Arctocyonidae, Tshelkariidae, Mesonychidae, Oxyaenidae, Hyaenodontidae. Некоторыми (Gregory and Hellman, 1939) выделяется шестое семейство — Palaeonyctidae (ниже включено в качестве подсемейства в сем. Oxyaenidae).

Строение и изменение зубов и история развития подотряда. Наиболее архаичный тип коренных зубов имеют из креодонтов представители древнейшего сем. Arctocyonidae (рис. 188, *А*). Это усложненный тип зубов Pantotheria (рис. 21—24), большей частью с развитыми промежуточными бугорками и зачаточным гипоконом на верхних и с удлиненным и расширенным талонидом на нижних. Режущих плотоядных зубов нет. Сходный тип коренных зубов имеют некоторые насекомоядные (см. рис. 27), приматы и представители других млекопитающих. Во всех этих случаях зубы всеядного типа: они имеют как режущие, так и дробящие элементы. Близки к Arctocyonidae и Tshelkariidae, хотя нижние коренные у них изменены. Своеобразное уклонение в строении коренных зубов наблюдается в сем. Mesonychidae (рис. 188,*Б*): на верхних исчезают протоконуль, метаконуль и гипокон, три основных бугра делаются очень массивными и тупыми; на нижних сильно редуцируется передний отдел — параконид, исчезает метаконид и суживается и делается режущим задний отдел — талонид; нижние зубы также в основном превращаются в массивный, тупой конус с небольшим режущим задним отделом. Плотоядных зубов нет и в этом случае. Такие зубы хорошо приспособлены к дроблению костей крупных животных, как у гиен (из Fissipedia), что заставляет предполагать у мезонихид сходный с последними образ жизни; в отличие от мезонихид у гиен прекрасно развит режущий аппарат (см. стр. 220).

Наиболее ясно выражен режущий характер коренных зубов у двух других семейств подотряда: Oxyaenidae (рис. 188, *Г*) и Hyaenodontidae (рис. 188, *В, Д—Ж*). В их развитии наблюдается постепенное изменение исходных почти равнобедренно-треугольных зубов в режущие плотоядные. При этом задненаружный отдел зуба вытягивается назад и метастиль превращается в продольное лезвие; внутренний выступ, несущий протокон, передвигается вперед (зуб делается асимметрично-треугольным), укорачивается и на высших стадиях эволюции исчезает; пара- и метакон также приобретают продольно-режущий характер и сливаются, превращаясь в одно лезвие, иногда разделенное на вершине выемкой. Одновременно на нижних коренных уменьшается и совсем исчезает метаконид; параконид, напротив, повышается и становится в один продольный ряд с протоконидом, причем оба они образуют продольное лезвие, разделенное на вершине выемкой на границе обоих элементов. В то же время уменьшается, а под конец и исчезает талонид; парные верхние и нижние зубы представляют собой превосходный режущий аппарат, напоминающий ножницы.

Преобразованию примитивного треугольного зуба в режущий плотоядный подвергаются разные коренные зубы: у оксиенид сильнее всего — M^1 и M_2, хотя на ранних стадиях этим процессом захвачены частично также P^4 и

M_1, и M_1 иногда даже больше, чем M_2 (подсем. Palaeonyctinae); эти зубы позже снова упрощаются (см. рис. 194); M^3, а позже и M^2, так же как и M_3, исчезают. У гиенодонтид трансформируются $M^{1,2}$ и $M_{2,3}$; все эти зубы и на высших стадиях сохраняют режущий

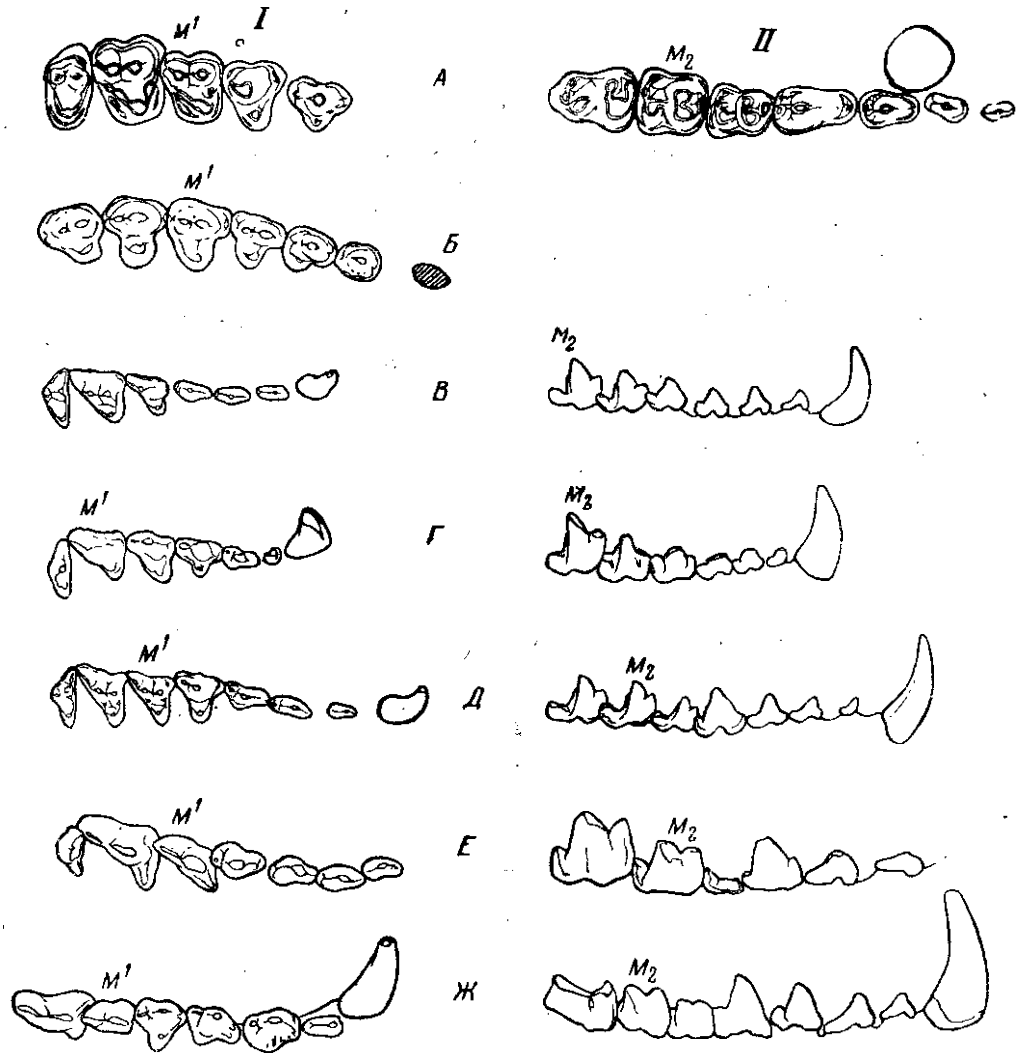


Рис. 188. Строение коренных зубов Creodonta разных типов. Схемы

I—верхние зубы, *II*—нижние. *А—Eoconodon* (Arctocyonidae), ×0,7 (Matthew, 1937); *Б—Pachyaena* (Mesonychidae), ×0,3; *В—Thinocyon* (Hyaenodontidae), ×1; *Г—Oxyaena* (Oxyaenidae), ×3/8; *Д—Sinopa*, ×3/4; *Е—Pterodon*, ×3/8; *Ж—Hyaenodon* (Hyaenodontidae), ×3/8 (Matthew, 1909)

характер, но сильнее всего он выражен большей частью на M^2 и M_3, которые у поздних форм делаются к тому же более крупными, чем предшествующие; M^3 уменьшается и исчезает. В обоих случаях наиболее специализована задняя пара заднекоренных зубов.

Резцы у более древних креодонтов в полном числе, небольшие, мало различающиеся по величине, расположены в поперечном ряду. У высокоспециализованных форм, с ярко выраженным хищным типом коренных зубов, резцы претерпевают изменения (например, у родов *Patriofelis, Sarcastodon, Pterodon*; рис. 194, 198). Из нижних I_1 и I_3 уменьшаются в размерах, становятся впереди или позади I_2, иногда исчезают. Из верхних редуцируются или исчезают I^1 и I^2, а I^3 иногда сильно увеличивается.

Креодонты произошли в верхнем мелу или нижнем палеоцене от ветви эутерий, давшей также начало кондиляртрам, копытным и ряду родственных им отрядов (когорта хищнокопытных — Ferungulata). Как и все древнейшие эутерии, это вначале были небольшие животные, с относительно крупной головой на коротких стопоходящих ногах с пятью раздви-

нутыми пальцами. Исходной группой креодонтов следует считать сем. Arctocyonidae, с его примитивными зубами всеядного типа и пятипалыми стопоходящими конечностями. От этой древнейшей известной с нижнего палеоцена группы позже ответвляются другие. В среднем палеоцене появляются представители Mesonychidae, развивающие конечности, значительно специализованные к бегу — с удлиненной кистью и стопой; третий и четвертый пальцы у них крупнее остальных, в чем имеется как бы параллелизм с парнопалыми; первый палец редуцирован, последние фаланги — широкие, напоминающие копыта. Бегательные конечности и мощные, хотя и недифференцированные, коренные с большими буграми показывают, что мезонихиды были страшными хищниками, возможно, не брезговавшими и падалью. Некоторые из них (*Andrewsarchus*) достигали огромной величины, большей, чем какие бы то ни было другие хищники. С верхнего палеоцена из арктоционид выделяются еще более приспособленные к хищному пищевому режиму группы: Oxyaenidae и Hyaenodontidae (известны только с нижнего эоцена). В их зубах с каждой стороны дифференцируется по одной или по две пары «плотоядных» зубов, режущий характер которых с течением времени усиливается. Конечности их также изменены в направлении приспособления к бегу, хотя и не так значительно, как у мезонихид, и при том — с уклоном в непарнопалость (третий палец длиннее других). С течением времени представители обоих семейств делаются крупнее; у некоторых (*Pterodon, Patriofelis, Sarcastodon*) череп приобретает ярко выраженный хищный облик — сильно укорачивается морда и раздвигаются в стороны скуловые дуги (о значении см. на стр. 17), другие, напротив, несмотря на резко хищный зубной аппарат, до конца сохраняют длинный узкий череп с относительно длинной мордой (*Hyaenodon*).

Креодонты, вместе с примитивными настоящими хищными сем. Miacidae, представляют собой преобладающую группу хищников палеоцена и эоцена; лишь некоторые гиенодонтиды заходят в олигоцен, один род (*Metapterodon*) достигает низов миоцена и один — даже низов плиоцена (*Dissopsalis*). Позже они уступают место более высокоорганизованным хищным — высшим группам Fissipedia. Невозможность для креодонтов выдержать конкуренцию с последними, помимо более низкого развития центральной нервной системы, вероятно, зависела отчасти от менее выгодного расположения плотоядных зубов: близость их к заднему концу челюстей препятствовала такому значительному увеличению их в длину, как у наиболее хищных представителей Fissipedia — у кошек и гиен; у последних плотоядные зубы $\frac{P^4}{M_1}$ имеют позади, на месте вытесняемых ими $\frac{M^1 - M^3}{M_2 - M_3}$ большое пространство, дающее возможность значительного их удлинения.

СЕМЕЙСТВО ARCTOCYONIDAE TROUESSART. 1885 (PROCREODI MATTHEW, 1909)

Пропорции черепа и нижней челюсти различны. P однокоренные или отсутствуют. Плотоядных зубов нет. Верхние заднекоренные треугольные; кроме трех основных бугров, на них большей частью имеются прото- и метаконуль, а также зачаточный гипокон, развивающийся из заднего воротничка. Пара- и метастиль выражены слабо. На нижних заднекоренных метаконид развит не менее, чем протоконид, параконид немногим ниже, чем протоконид, талонид широкий, с ясным энтоконидом. Конечности всегда пятипалые, стопоходящие, с пальцами почти одинаковой длины; первый немногим короче других, слегка противопоставляется. Третьи фаланги узкие, когтевидные, большей частью нерасщепленные. Н. палеоцен — н. эоцен С. Америки; в. палеоцен Европы. Три подсемейства: Oxyclaeninae, Arctocyoninae и Triisodontinae, с большим числом родов.

Hyracolestes Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *H. ermineus* Matt. et Grang., 1925; в. палеоцен, Монголия (Гашато). Известны только нижние зубы в части челюсти. Челюсть умеренной высоты. Клыки небольшие. P_4 высокий, заостренный, с рудиментарным задним зубцом; передние P ма-

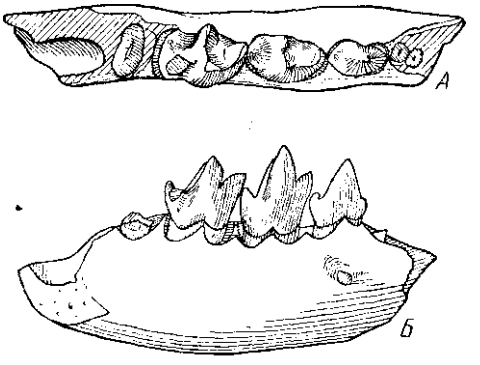


Рис. 189. *Hyracolestes ermineus* Matthew et Granger
Нижние коренные зубы, ×2. *А*—сверху, *Б*—сбоку. В. палеоцен Монголии, Хашиату (Matthew et Granger, 1925)

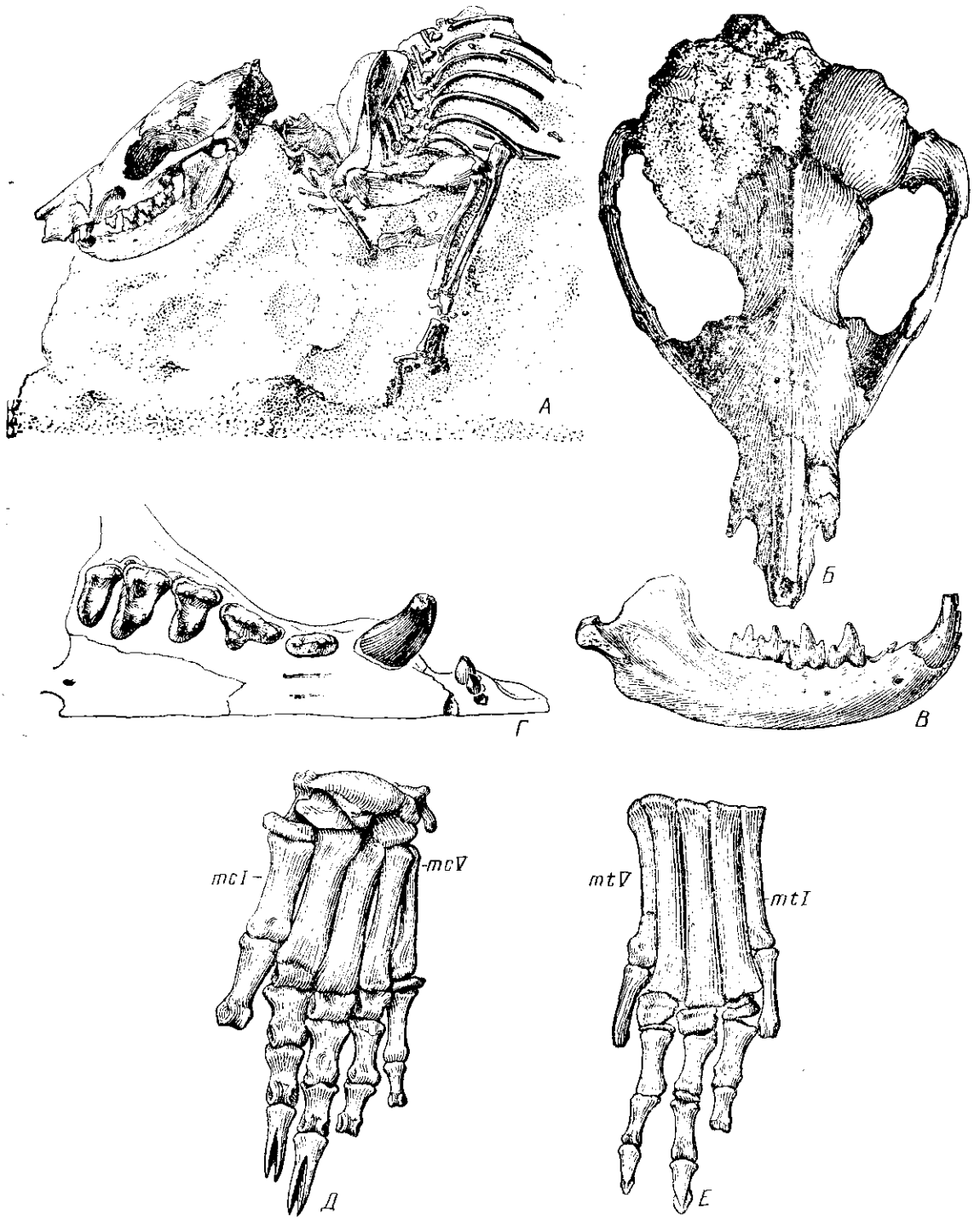


Рис. 190. *Tshelkaria rostrata* Gromova

А – передняя часть скелета, ×3/4; Б—череп сверху, ×1,5; В—нижняя челюсть сбоку, ×1,5; Г—правые верхние коренные зубы, ×3; Д—левая кисть, Е—правая стопа, × ок. 2. Ср. олигоцен Казахстана. Челкар-Тениз (колл. ПИН, № 478—332)

ленькие, P_1, возможно, отсутствует. Тригонид заднекоренных с тремя зубцами, из которых протоконид самый высокий; талонид маленький, в виде поперечного гребня. M_3 не меньше, чем M_2. (Рис. 189.) Один вид из одного местонахождения. К сем. Arctocyonidae и даже к отр. Carnivora отнесен предположительно; возможно, уклоняющаяся форма Insectivora.

СЕМЕЙСТВО TSHELKARIIDAE GROMOVA, 1959

Череп короткий и широкий; нижняя челюсть умеренной высоты и массивности. P_1 и M_3^3 отсутствуют. Плотоядных зубов нет. Верхние заднекоренные, а иногда и P^4, треугольные, сильнее, чем у других креодонтов, сжаты спереди назад и расширены поперечно; имеют большей частью по четыре бугорка, из которых на M^2 мета- и гипокон редуцированы или исчезают; пара- и метастиль, как правило, сильно развиты. На нижних заднекоренных, а иногда и на P_4, прото- и метаконид — в виде двух почти одинаковой высоты конусов, лежащих рядом, поперечно к оси зуба; параконид в виде ступеньки впереди главных конусов: талонид короткий, с вертикальной пластинкой по заднему краю, разделенной на вершине на гипо- и энтоконид. Конечности[1] пятипалые, стопоходящие[2]; кости кисти значительно короче и шире костей стопы; первые пальцы укорочены. Третьи фаланги кисти узкие, длинные, когтевидные, глубоко расщепленные, стопы — короче и шире, нерасщепленные. Н. (?) и ср. олигоцен.

Tshelkaria Gromova, 1959. Тип рода — *T. rostrata* Grom., 1959; ср. олигоцен, Казахстан (Челкар-Тениз). Межчелюстные кости впереди резцов вытянуты в треугольный выступ. Нижних резцов два. P^3 моляризован частично, P^4 — вполне. M^2 редуцирован незначительно, мета- и гипокон у него имеются. P_4 моляризован вполне. Ширина P_4—M_2 в середине немногим больше, чем в заднем отделе. M_2 короче, чем M_1. Конусы прото- и метаконида отвесны; разделение пластинки талонида на два конуса ясное. (Рис. 190.) Два вида. Ср. олигоцен Казахстана, Монголии.

Didymoconus Matthew et Granger, 1924. Тип рода — *D. colgatei* Matt. et Grang., 1924; ср. олигоцен, Монголия (Хзанда-Гол). Выступа черепа впереди резцов нет. P^3 не моляризован, P^4 моляризован вполне. M^2 редуцирован значительно, мета- и гипокон у него отсутствуют. P_4 моляризован вполне. Ширина P_4—M_2 в середине заметно больше, чем в заднем отделе. Длина M_1 и M_2 почти одинакова. Конусы прото- и метаконида заметно отклонены назад; разделение пластинки талонида на два конуса слабое. (Рис. 191 *А—Г.*) Два вида. Ср. олигоцен Монголии.

Ardynictis Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *A. furunculus* Matt. et Grang., 1925; н. (?) олигоцен, Монголия (Эргиль-Обо). Выступа черепа впереди резцов нет. Нижних резцов три. P^3 слабо моляризован, P_4 — не вполне. В отличие от других родов гипокона на P^4—M^2 нет; на M^2 метакон очень маленький: P_4 не моляризован. Ширина M_1 и M_2 в середине значительно больше, чем в заднем отделе. M_2 шире и длиннее, чем M_1. Конусы прото- и метаконида отвесны, выше, чем у других родов; пластинка талонида как у *Didymoconus*. (Рис. 191, *Д, Е.*) Один вид из одного местонахождения.

СЕМЕЙСТВО MESONYCHIDAE COPE, 1875 (ACREODI MATTHEW, 1909)

Череп (полностью неизвестен) умеренной длины и ширины; пропорции нижней челюсти средние. P^1 с одним корнем. Плотоядных зубов нет. Верхние заднекоренные треугольные, с тремя массивными тупыми буграми. M^3 уменьшен или отсутствует. Пара- и метастиль конусовидные, отодвинуты от пара- и метакона наружу. Метаконид нижних заднекоренных почти или совсем отсутствует, параконид низкий; талонид большей частью узкий, режущий, без энтоконида. Конечности пальцеходящие, пальцы тесно сближены, третий и четвертый длиннее других, первые укорочены или исчезают. Астрагал со сравнительно глубоким блоком. Третьи фаланги широкие, копытовидные, расщепленные. Ср. палеоцен — в. эоцен.

Mesonyx Cope, 1872. Тип рода — *Mesonyx obtusidens* Cope, 1872; ср. эоцен, С. Америка (Вайоминг). Лицевой отдел черепа по длине почти равен мозговому, широкий. Ряд верхних резцов расположен почти поперечно к оси черепа; резцы плотно сближены, I^3 крупнее других, M^3 отсутствует; пара- и метакон P^4—M^2 одинаковой величины. Параконид нижних коренных выражен хорошо, метаконид отсутствует. Зубы массивные. Конечности относительно длинные, первых пальцев нет. Плечевая кость без наружного надмыщелкового отверстия. (Рис. 192.) Надежен

[1] Известны только у *Tshelkaria*.
[2] Задние, возможно, полустопоходящие.

один вид — *M. obtusidens* Cope. Ср. эоцен С. Америки; н. эоцен Азии (Монголия, Ю. Гоби, Наран-Булак).

Andrewsarchus Osborn, 1924. Тип рода — *A. mongoliensis* Osborn, 1924; в. эоцен (формация шара-мурун), Внутренняя Монголия (Китай). Череп в два-три раза крупнее, чем у *Mesonyx* (длина — 834 *мм*); лицевой отдел в полтора раза длиннее мозгового, узкий. Ряд верхних резцов расположен вкось к оси черепа; между I^1—I^1 обеих сторон значительный промежуток, I^2 крупнее других. M^3 не меньше, чем M^2, с двумя буграми. Нижняя челюсть и посткраниальный скелет неизвестны. (Рис. 193.) Один вид. В. эоцен (формация шара-мурун) Китая.

Кроме того: *Microclaenodon* Scott, 1892 (ср. палеоцен С. Америки); *Dissacus* Cope, 1881 (ср. палеоцен — н. эоцен С. Америки; в. палеоцен — н. эоцен Европы); *Hapalodectes* Matthew, 1909 (н. эоцен С. Америки); *Pachyaena* Cope, 1874 (н. эоцен С. Америки, Европы); *Synoplotherium* Cope, 1872 (ср. эоцен С. Америки); *Harpagolestes* Wortman; 1901 (ср. и в. эоцен С. Америки); *Chadronia* Cook, 1954 (н. олигоцен С. Америки) отнесена к сем. Mesonychidae предположительно.

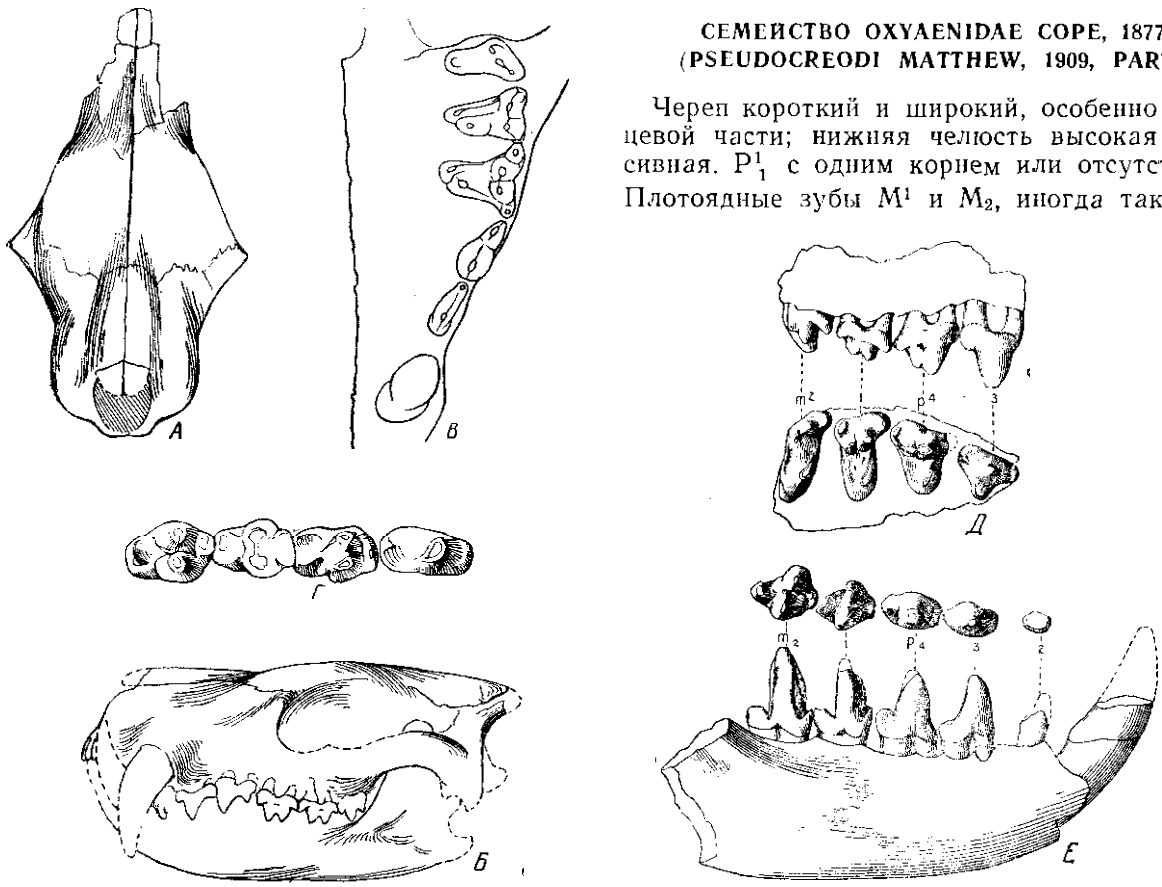


Рис. 191

Didymoconus colgageti Matthew Granger. Часть черепа, ×1/5. *А*—сверху, *Б*—сбоку, *В*—зубы верхней челюсти, ×2, *Г*—нижние коренные зубы, ×2. Ср. олигоцен Монголии (Matthew and Granger, 1924). *Ardynictis furunculus* Matthew et Granger ×2,25. *Д*—часть верхней челюсти с P^3—M^2, *Е*—часть нижней челюсти (правой) с С—M_3. Ср. олигоцен Монголии (Matthew and Granger, 1925)

СЕМЕЙСТВО OXYAENIDAE COPE, 1877 (PSEUDOCREODI MATTHEW, 1909, PART.)

Череп короткий и широкий, особенно в лицевой части; нижняя челюсть высокая и массивная. P^1_1 с одним корнем или отсутствуют. Плотоядные зубы M^1 и M_2, иногда также M_1 и частично P^4, метастиль которого также удлинен. M^2 бугорчатый, округлый, вытянут поперечно или отсутствует, M_2 нет. Талонид нижних заднекоренных короткий или, у поздних форм, отсутствует (на M_2). Конечности пятипалые, стопоходящие или полустопоходящие, с короткими раздвинутыми пальцами, из которых третий лишь немногим длиннее четвертого. Астрагал с очень мелким блоком. Третьи фаланги сплющены сверху вниз, расщепленные. От в. палеоцена до в. эоцена. Два подсемейства: Palaeonictinae и Oxyaeninae.

ПОДСЕМЕЙСТВО OXYAENINAE TROUESSART, 1885

M_2 больше, чем M_1; M^1 и P^4 с удлиненным метастилем. Угловой отдел нижней челюсти очень небольшой.

Sarcastodon Granger, 1938. Тип рода — *S. mongoliensis* Grang., 1938; в. эоцен (формация ирдын-манга), Китай (Внутренняя

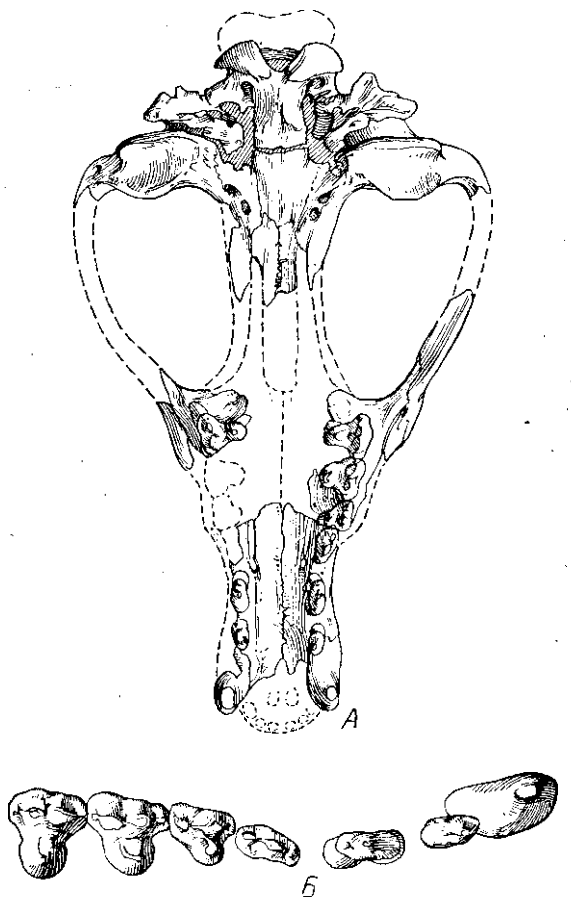


Рис. 192. *Mesonyx obtusidens* Cope
А—череп, ×1/5; *Б*—верхние коренные зубы, ×2/3. Ср. эоцен С. Америки (Matthew, 1909)

Монголия). Крупнее других родов подсемейства[1]; череп очень высокий и короткий, особенно в лицевой части, скуловые дуги широко раскинуты в стороны; нижняя челюсть очень массивная. Резцы специализованы: $I^1_{1,3}$ отсутствуют, I^3 очень крупный и массивный, I_2 рудиментарный. Клыки очень массивные. P и M^2 отсутствуют; переднекоренные короткие и очень широкие; P^2 с одним корнем; M^1 с зачаточным протоконом и очень длинным метастилем; M_2 с зачаточными метаконидом и талонидом или без них. (Рис. 194.) Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Oxyaena* Cope, 1874, *Dipsalidictides* Denison, 1938 и *Protopsalis* Cope, 1880 (н. эоцен С. Америки); *Patriofelis* Leidy, 1870 (ср. эоцен С. Америки).

[1] А также всех Carnivora, за исключением *Andrewsarchus*.

СЕМЕЙСТВО HYAENODONTIDAE LEIDY, 1869 (PSEUDOCREODI MATTHEW, 1909, PART.)

Пропорции черепа и нижней челюсти различны. P^1_1 почти всегда с двумя корнями. Плотоядные зубы M^2 и M_3, очень редко M^1 и M_2 (у Limnocyoninae). P^4 с коротким метастилем. M^3 бугорчатый, вытянут поперечно или отсутствует. Талонид нижних заднекоренных короткий, иногда отсутствует (на M_3). Конечности большей частью пятипалые, у поздних форм первый палец задней — укорочен, иногда отсутствует; пальцеходящие или полупальцеходящие, с более или менее удлиненными, раздвинутыми пальцами, из которых третий заметно длиннее четвертого. Третьи фаланги сплющены в боковом направлении, расщепленные. Астрагал с мелким блоком. От н. эоцена до н. миоцена. Четыре подсемейства: Proviverrinae, Hyaenodontinae, Limnocyoninae, Machaeroidinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО HYAENODONTINAE TROUESSART, 1885

Верхний клык не удлинен саблевидно. Плотоядные зубы M^2 и M_3; $M^{1,2}$ и $M_{2,3}$ в виде режущих лезвий, длина которых больше ширины. На верхних заднекоренных выступ внутрь, несущий протокон, маленький или отсутствует, пара- и метакон на значительном протяжении слиты, метастиль длинный. Нижние заднекоренные без метаконида или с его рудиментом, M_3 с маленьким талонидом или без него. Первые пальцы задней конечности иногда сильно укорочены, третьи фаланги относительно широкие. Ср. эоцен — н. миоцен.

Hyaenodon Laizer et Parieu, 1838. Гиенодонт. Тип рода — *H. leptorhynchus* Laiz. et Parieu, 1838; н. олигоцен, Франция. Череп длинный и узкий, с длинным лицевым отделом, с прямой и тонкой скуловой дугой; сочленение с нижней челюстью расположено очень низко — ниже уровня верхнего зубного ряда; нёбные и крыловидные кости позади коренных зубов загибаются к средней линии черепа, где вполне или почти сходятся, продолжая далеко назад костное нёбо. Костные слуховые пузыри иногда имеются. Нижняя челюсть длинная, тонкая, с очень длинным симфизом. Резцы и переднекоренные в полном

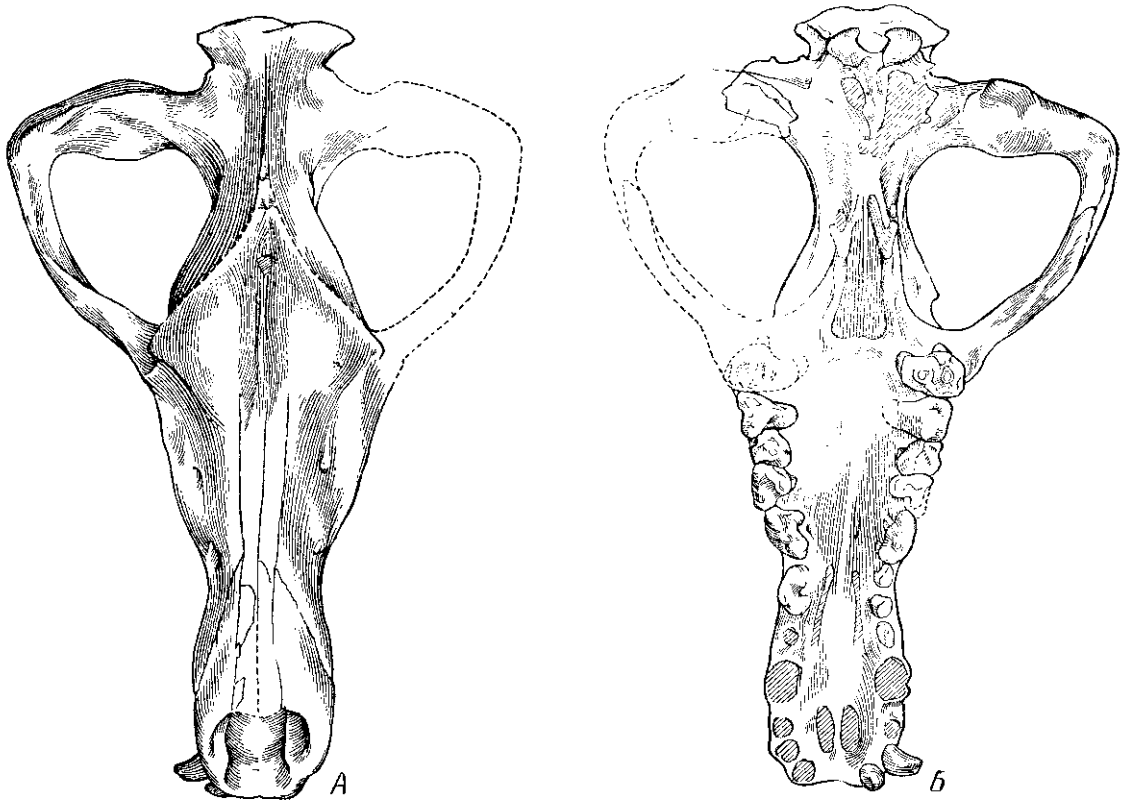


Рис. 193. *Andrewsarchus mongoliensis* Osborn
Череп, × ок. 1/8. *А*—сверху, *Б*—снизу. В. эоцен Китая (Osborn, 1924)

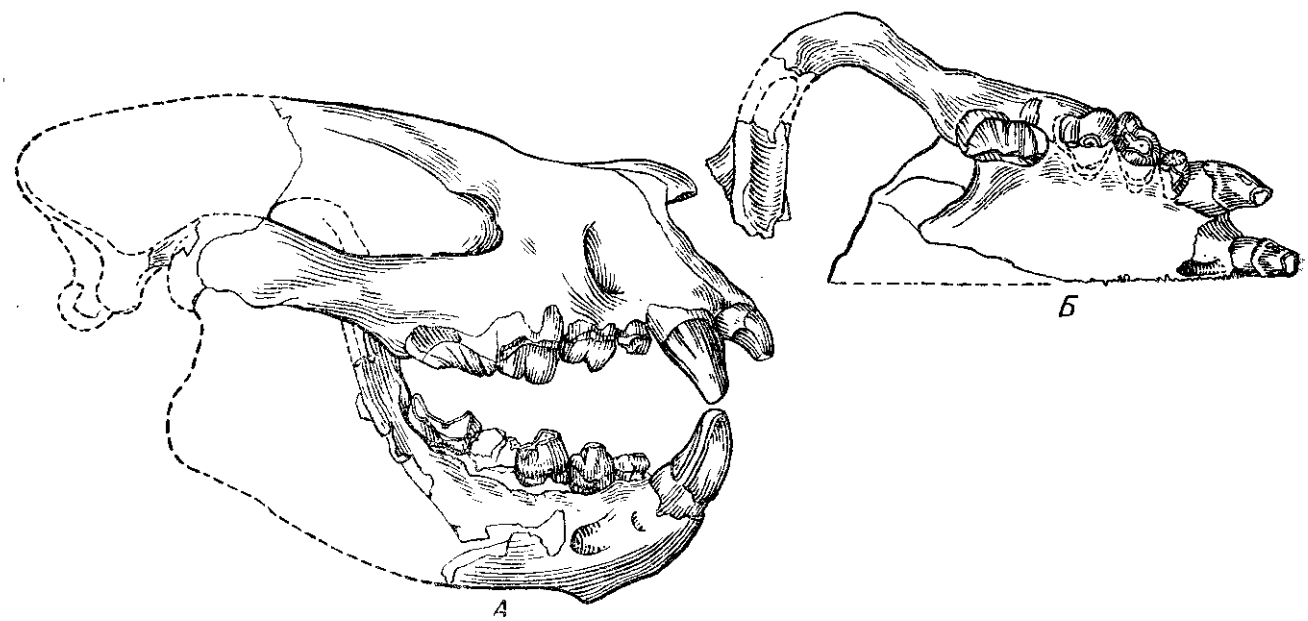
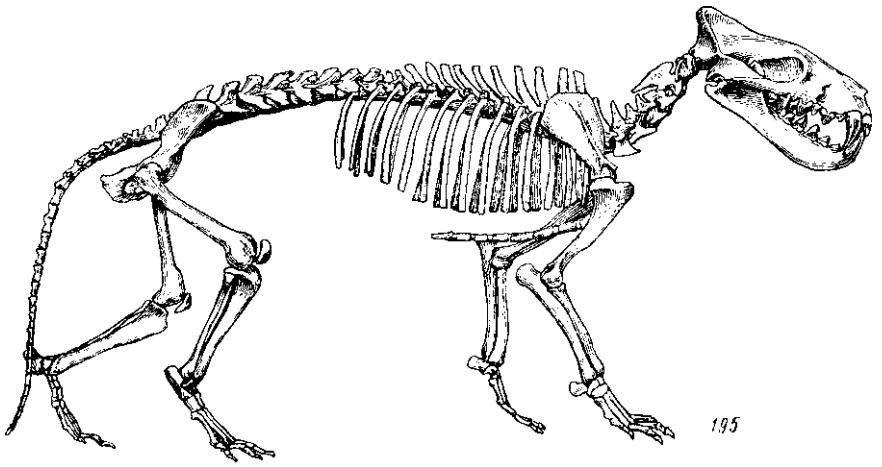
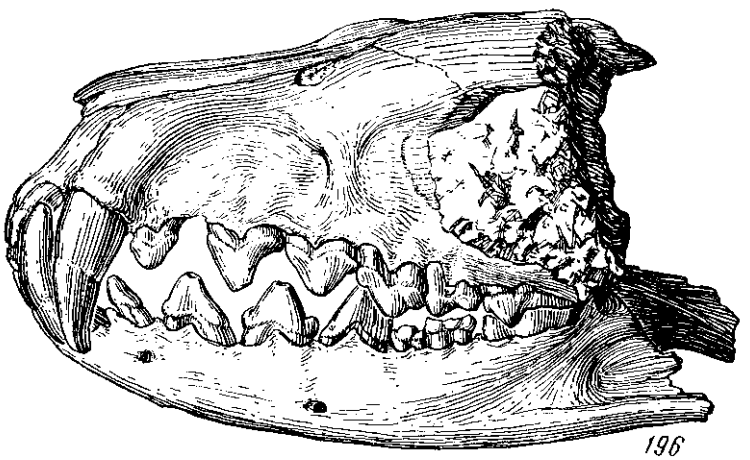


Рис. 194. *Sarcastodon mongoliensis* Granger
А—череп сбоку, ×1,5. *Б*—верхняя челюсть снизу, ×1/5. В. эоцен Китая (Granger, 1938)

числе. M^3 отсутствует; пара- и метакон на M^1 слиты почти, на M^2 — вполне. Передний внутренний выступ верхних М, несущий протокон, маленьким талонидом, M_3 — с зачаточным или без него; метаконида на М нет. Параконид M_3 значительно короче протоконида и иногда значительно ниже его. В запястье ладьевидная, полулунная и центральная кости иногда срастаются. Первые пальцы значительно короче других. (Рис. 195—197.) Большое число видов. В СССР — *H. aymardi* Filhol, ср. олигоцен (индрикотериевые слои) Казахстана, окрестности оз. Челкар-Тениз. В. эоцен — ср. олигоцен Европы, Азии, С. Африки и С. Америки.


195


196

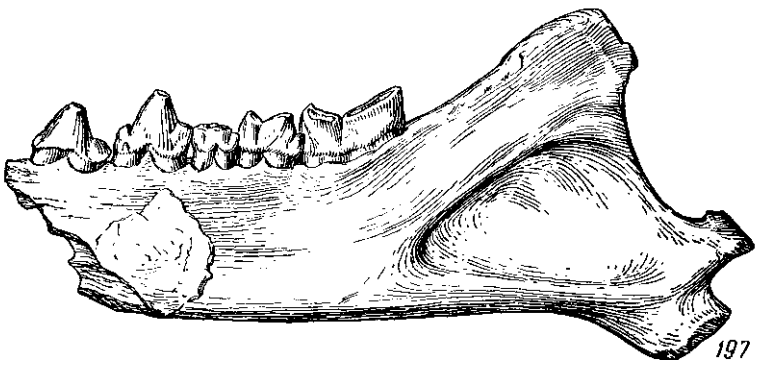

197

Рис. 195—197. *Hyaenodon* Laizer et Parieu

Рис. 195—*H. horridus* Leidy. Скелет, ×0,1. Н. олигоцен С. Америки (Scott, 1936). Рис. 196—*H. leptorhynchus* Laizer et Parieu. Часть черепа, ×ок. $^3/_5$. Рис. 197—*H. heberti* Filhol. Нижняя челюсть снаружи, ×ок. $^3/_4$. В. эоцен—н. олигоцен Европы (Filhol, 1876—1877)

Pterodon De Blainville, 1839. Тип рода — *P. dasyuroides* De Bl., 1839; в. эоцен, окрестности Парижа.

Череп короткий и массивный, с коротким лицевым отделом, с массивной, изогнутой скуловой дугой. Сочленение с нижней челюстью расположено выше уровня верхнего зубного ряда. Соединения нёбных и крыловидных костей менее далеко простирается назад, чем у *Hyaenodon*. Нижняя челюсть короткая, массивная, с длинным симфизом. Резцы сокращены в числе: I^2 и I_1 отсутствуют; P^1 часто исчезает; M^3 бугорчатый, расположен поперечно; пара- и метакон M^1 и M^2 довольно глубоко раздельны. Передний внутренний выступ верхних заднекоренных довольно большой, несет небольшой протокон и иногда зачаточные прото- и метаконул. P^4 с внутренним выступом, сдвинутым от середины вперед, рудиментарный или отсутствует, метастиль сильно удлинен; P^4 симметричный, с большим срединным внутренним выступом. $M_{1,2}$ с очень

Все нижние заднекоренные с довольно большим талонидом и иногда с рудиментом метаконида. Параконид M_3 лишь немногим короче

протокопида и почти одинаковой с ним высоты. Ладьевидная, полулунная и центральная кости запястья всегда раздельны. (Рис. 198.) В. эоцен—н. олигоцен. Широко распространен в З. Европе, Азии, С. Америке и С. Африке.

Кроме того: *Propterodon* Martin, 1906 (ср. эоцен З. Европы; в. эоцен Азии); *Apterodon* Fischer, 1881 (н. олигоцен Европы и Африки); *Hemipsalodon* Cope, 1885 (н. олигоцен С. Америки); *Dasyurodon* Andreae, 1887 (ср. олигоцен З. Европы); *Metapterodon* Stromer, 1926 (н. миоцен Африки).

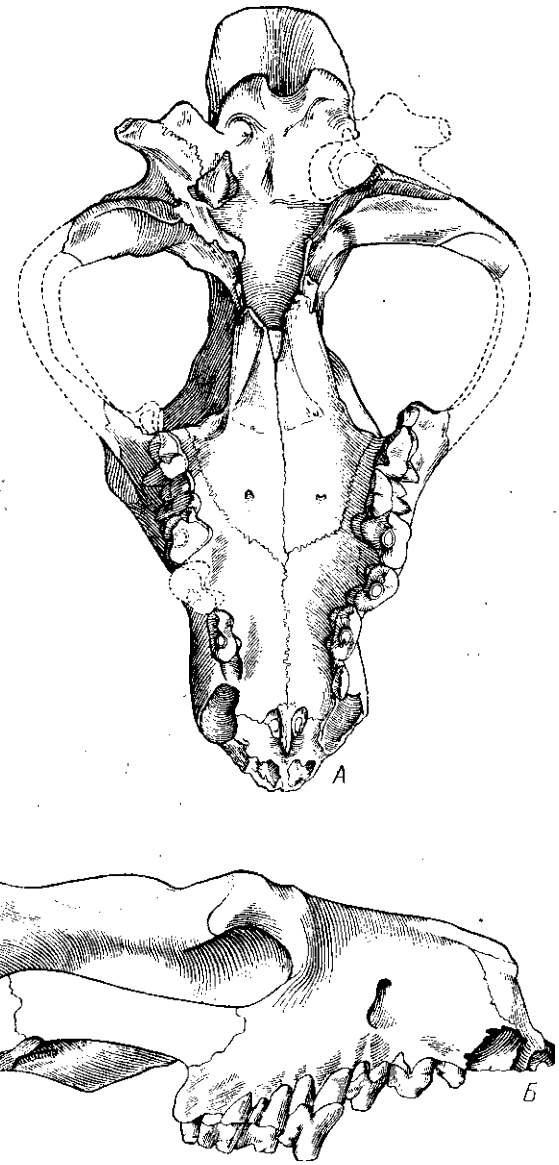


Рис. 198. *Pterodon hyaenoides* Matthew et Granger

Череп, $\times\frac{1}{3}$. *А*—снизу, *Б*—сбоку. В. эоцен Китая (Matthew et Granger, 1925)

ЛИТЕРАТУРА

Громова Вера, 1952. О примитивных хищниках из палеогена Монголии и Казахстана. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, XLI, стр. 51—77. — 1960. О новом семействе (Tshelkariidae) примитивных хищников (Creodonta) из олигоцена Азии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. LXXVII, стр. 41—78.

Cope E., 1880. On the genera of the Creodonta. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. 19, pp. 76—82.

Denison R., 1938. The broad-skulled Pseudocreodi. Ann. New York Acad. Sc., t. XXXVII, art. 3.

Granger W., 1938. A giant Oxyaenid from the upper Eocene of Mongolia. Amer. Mus. Nov. No. 969.

Martin R., 1906. Revision der obereocänen und unteroligocänen Creodonten Europas. Revue Suisse Zool., Bd. 14, SS. 405—598. Matthes H., 1954. Beiträge zur Kenntnis der Hyaenodontidae Creodonta. Paläont. Zschr., Bd. 28, Nr. 1/2, SS. 45—85. Matthew W., 1906. The osteology of Sinopa, a Creodont Mammal of the middle Eocene. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 30, pp. 203—233. — 1909. The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. IX, pt. VI, pp. 201—567. — 1915. A Revision of the lower Eocene Wasatch and Wind-River Faunas. Pt. I. Creodonta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 34, pp. 4—103. — 1937. Paleocene Faunas of the San Juan Basin, New Mexico. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. XXX, pp. 1—510. Matthew W. and Granger W., 1924, New carnivora from the tertiary of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 104, pp. 1—9. — 1925_1. New Mammals from the Shara Muran Eocene of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 196, pp. 1—11. — 1925_2. New creodonts and rodents from the Ardyn Obo formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 193, pp. 1—7. — 1925_3. Fauna and correlation of the Gashato formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 189, pp. 1—12.

Osborn H., 1924. Andrewsarchus giant Mesonychid of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 146, pp. 1—5.

Simpson G., 1935. New Paleocene Mammals from the Fort Union of Montana. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 83, No. 2981, pp. 222—244. — 1937. The Fort Union of the grazy Mountain Field, Montana, and its Mammalian Faunas. U. S. Nat. Mus., Bull. 169, pp. 1—287.

Wortman J., 1901—1902. Studies of the Eocene Mammalia in the Peabody Museum. Pt. I. Carnivora. Amer. Journ. Sc., vol. 11, pp. 333—348; vol. 12, pp. 281—296, 377—382, 421—432; vol. 13, pp. 39—46, 115—128, 197—206, 433—448; vol. 14, pp. 17—23.

ПОДОТРЯД FISSIPEDIA. НАСТОЯЩИЕ ХИЩНИКИ

Мозговая полость почти всегда большая; большой мозг покрыт извилинами и покрывает мозжечок и обонятельные доли (кроме Miacoidea). Стреловидный гребень черепа развит в разной степени, лицевой отдел различной длины. Барабанная кость различной формы,

образует небольшой костный канал; костные слуховые пузыри имеются (кроме Miacoidea). Плотоядные зубы представлены P^1 и M_1 или ясно выраженных плотоядных зубов нет (вторичная редукция при всеядности). M^3 большей частью отсутствует; M^1, M^2, M_2 и M_3 бугорчатые, иногда их нет. Конечности четырех- и пятипалые, со слабо раздвинутыми пальцами. Ключица отсутствует или рудиментарна. Нижние отверстия плечевой кости имеются или их нет. Ладьевидная, полулунная и центральная запястья почти всегда (кроме Miacoidea) слиты в одну кость. Бедренная кость большей частью без третьего вертела. Астрагал, как правило, без заднего отверстия; головка его сочленяется только с ладьевидной костью. Последние фаланги нерасщепленные, узкие, когтевидные. В. эоцен — ныне.

Три надсемейства: Miacoidea, Canoidea и Feloidea.

Строение, приспособления. Fissipedia — группа, более других млекопитающих приспособленная к питанию крупными теплокровными животными. Это сказывается особенно ясно на строении их зубов и конечностей.

Уже у древнейших Fissipedia, у Miacidae, а также у ранних членов происшедших от них групп — Canidae и Viverridae — в каждой половине челюсти имеется по паре режущих по принципу ножниц плотоядных зубов, ясно отличающихся от лежащих позади них, еще хорошо развитых бугорчатых. (Рис. 199, *А*.) В отличие от креодонтов этих зубов имеется по одной паре в каждой половине челюсти и они представлены P^4 и M_1 (ср. стр. 184). Кроме того, верхний плотоядный зуб развился у настоящих хищных из нейтрального треугольного зуба арктоционид, по-видимому, на той стадии, когда его наружный бугор еще не был разделен на пара- и метакон, а потому передний отдел его лезвия следует называть амфиконом (у креодонтов на плотоядных зубах раздельные пара- и метакон)[1]. Задняя часть лезвия, как у креодонтов, представляет собой метастиль; протоконовый выступ уменьшен, зубец протокона низкий. Нижний плотоядный зуб построен по тому же типу, как у креодонтов (рис. 188): у примитивных еще хорошо выражены все бугорки тригонида и талонида, но параконид уже передвигается несколько вперед по сравнению с его положением у Arctocyonidae и соединяется гребнем с протоконидом, а метаконид и талонид уменьшаются в размерах. Этот тип зубной системы можно назвать всеядным, так как в нем имеются как режущий, так и дробящий или давящий отделы.

Если исключить уклоняющиеся случаи обратного возврата к преимущественно растительной пище, как у медведей, барсуков, некоторых виверрид и др., питания водными животными, как у выдры, морских бобров, и такие случаи упрощенных и редуцированных зубов, как у *Proteles* (из Hyaenidae), питающегося термитами, то режущие плотоядные зубы имеются у всех Fissipedia. В некоторых ветвях сохраняется всеядный характер зубной системы (у Canidae, Procyonidae, многих Viverridae; рис. 199, *А*). В других ветвях хищный характер зубов прогрессирует, достигая высшего проявления у кошек и поздних гиен, перешедших на исключительно мясную пищу. (Рис. 199, *Б*.) При этом развитие зубов идет по следующему пути. На верхних: 1) на P^4 удлиняется лезвие амфикона+метастиль, а в крайних случаях вытягивается лезвиеобразно и парастиль и уменьшается выступ внутрь протокона и его зубец, вплоть до полного исчезновения; 2) заднекоренные уменьшаются в числе и размерах, а позже и совсем исчезают. На M_1 вытягивается лезвие параконида+протоконид, которые располагаются по одной продольной прямой, и уменьшаются метаконид и талонид до полного исчезновения; M_2 и M_3 сокращаются в числе и величине и под конец исчезают. Таким путем дробящая часть коренных зубов редуцируется и, в конце концов, утрачивается. Иначе идет развитие зубов в случае возврата к питанию сначала смешанной, затем — преимущественно растительной пищей, а также при переходе к питанию рыбой или моллюсками и другими водными животными (рис. 199, *В*.) Плотоядные зубы укорачиваются и теряют режущие лезвия, а заднекоренные (кроме M_1), напротив, удлиняются; в крайних случаях (у Ursidae, рис. 199, *Г*) очень длинными делаются последние зубы ряда, на которых в задней части исходного четырехбугорчатого зуба вырастают длинные пятки (талон и талонид); вся жевательная поверхность заднекоренных покрывается многочисленными мелкими бугорками, напоминая зубы свиней. Таким образом, наиболее эффективная в механическом отношении часть зубного ряда (вблизи прикрепления жевательных мышц) делается дробящей и давящей. Коренные зубы хищников разных типов см. также на рис. 200.

Одним из наиболее характерных и постоянных признаков хищных являются крупные, большей частью заостренные, клыки, значение

[1] Некоторые ученые допускают и у Fissipedia на P^4 наличие пара- и метакона, называя метаконом передний отдел лезвия метастиля.

которых для схватывания и умерщвления добычи очевидно. В некоторых случаях, а именно у саблезубых кошек (у Nimravinae, а особенно у Machairodontinae), верхние клыки достигают гигантских размеров и делаются саблевидно изогнутыми, заостренными и зазубренными по краям (рис. 247, 248). Для пользования ими как орудием умерщвления необходимо было необычайно широкое открывание пасти — опускание нижней челюсти, достигавшее, по новейшим данным (B. Kurtén, 1952), угла в 100° по отношению к положению ее при сомкнутых челюстях. Такое раскрывание пасти вызвало целый ряд изменений в строении черепа и нижней челюсти: спускание суставной поверхности для нижней челюсти на

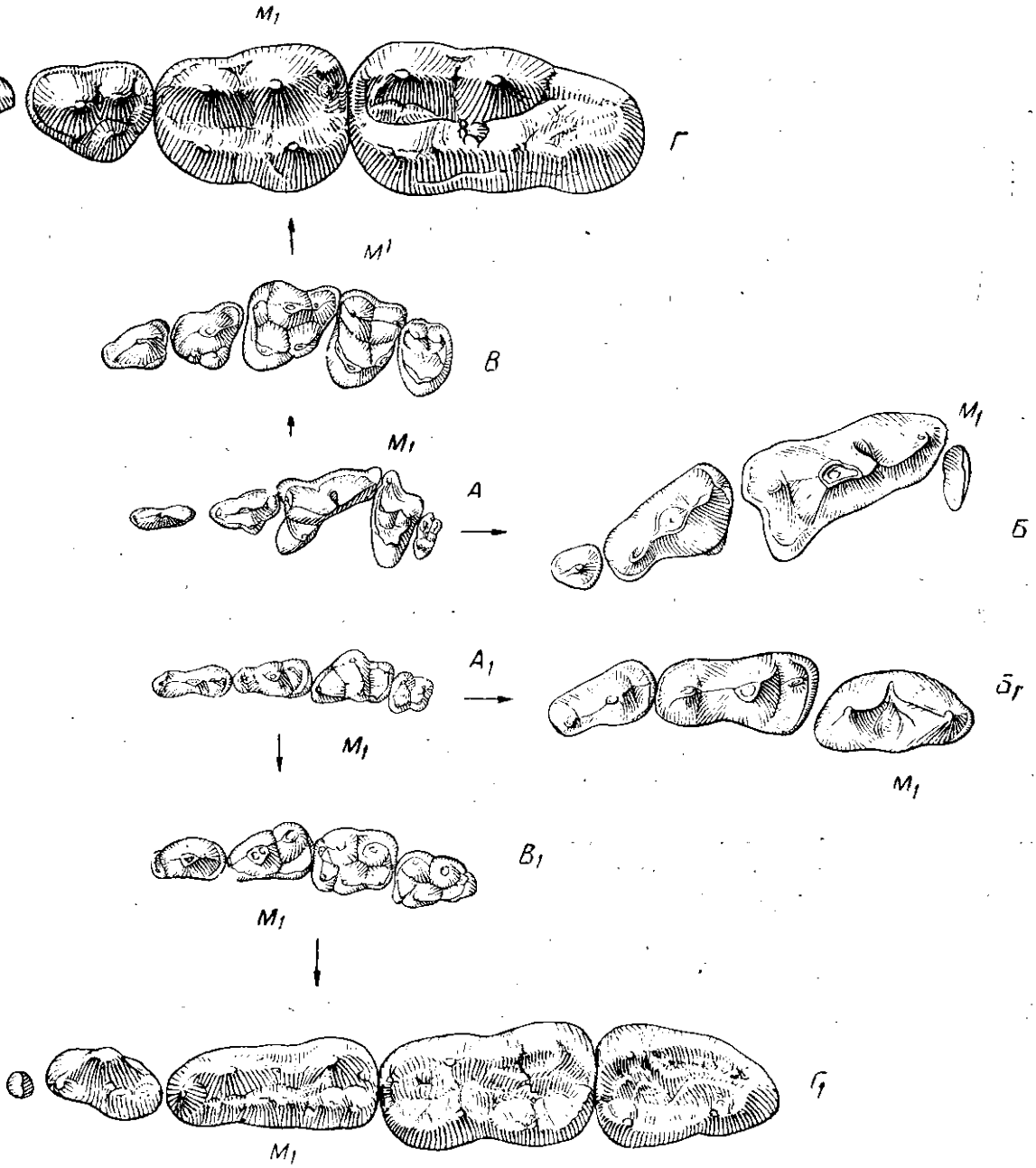


Рис. 199. Изменение коренных зубов Fissipedia в зависимости от пищи
А–Г—верхние зубы; *А'–Г'*—нижние. *А—Genetta* из Viverridae; *Б—Felis* из Felidae; *В—Bdeogale* из Viverridae; *Г—Ursus* из Ursidae (Gregory, 1951)

черепе, снижение положения верхнего плотоядного зуба, подъем заднего отдела стреловидного гребня, сближение скуловых дуг,

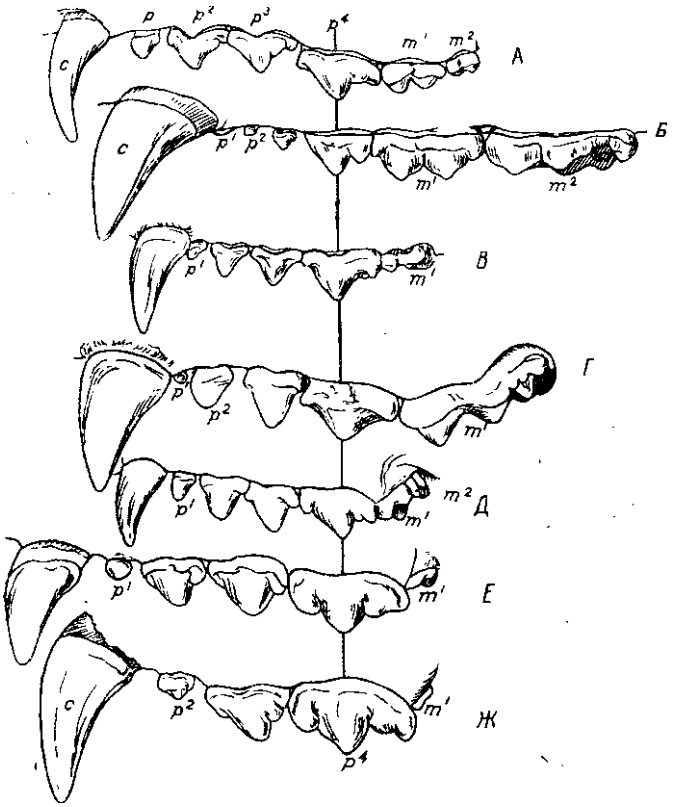


Рис. 200. Верхние зубы Fissipedia разных типов
А—Canis, Б—Ursus, В—Martes, Г—Meles, Д—Herpestes, Е—Hyaena, Ж—Felis (Weber, 1928)

уменьшение высоты венечного отростка челюсти и др.[1] Способ употребления саблезубыми кошками их верхних клыков многократно об-

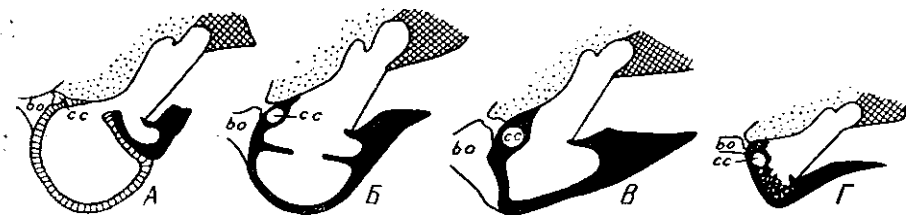


Рис. 201. Строение слуховой области Fissipedia
А—Felis (Felidae); *Б—Chrysocyon* (Canidae); *В—Ursus* (Ursidae); *Г—Putorius* (Mustelidae). *bo*—основная затылочная кость, *cc*—канал для сонной артерии. Зачерчена барабанная часть слухового пузыря; заштрихована—энтотимпанальная; покрыта точками каменистая кость, покрыта клетками—височная (Weber, 1928)

суждался в литературе. Есть мнение, что эти клыки служили кошкам для вспарывания живота мертвых животных; саблезубые хищники предполагаются при этом трупоедами (Bohlin, 1940, 1947, Быстров); более вероятно пользование ими, как кинжалом, при умерщвлении крупных животных: при широко раскрытой пасти резким движением головы вниз клыки втыкались в часть тела, повреждение которой легко могло вызвать смерть — в шею или в живот (Симпсон, 1941; Куртен, 1955).

Параллельно с изменениями в ту или иную сторону строения зубной системы, у хищников меняется и строение конечностей. В случае питания быстробегающими животными — зайцами, легкими копытными — в конечностях также развиваются приспособления к быстрому бегу (волки, лисицы, кошки), хотя они никогда не достигают той степени, как у лошадиных или антилоп; в частности, никогда число пальцев не бывает меньше четырех, кисть и стопа не испытывают такого значительного удлинения, кости предплечья сохраняют значительную взаимную подвижность и т. п. Хищники, перешедшие к питанию водными животными и к длительному пребыванию в воде (выдра, морской бобр), приобретают конечности более или менее приспособленные к плаванию (стр. 31), хотя в значительно меньшей степени, чем у ластоногих. Хищники, питающиеся преимущественно плодами, а частично — насекомыми и другими мелкими животными, имеют относительно короткие, пятипалые стопоходящие конечности, — в результате, вероятно, обратного развития: медведи, барсуки. Нейтральный, более архаичный, промежуточный тип конечностей сохраняют формы, питающиеся преимущественно мелкими грызунами, частично — плодами и насекомыми, как большинство куньих.

Для систематики Fissipedia существенное значение имеет строение слуховых пузырей (рис. 201), характеризующее три крупные ветви подотряда (надсемейства). В некоторых случаях (у Miacoidea и очень немногих Viverridae) слуховые пузыри остаются неокостеневшими и барабанная полость прикрыта снизу только перепонкой. При этом барабанная кость в форме полукольца окружает наружное слуховое отверстие. Это — наиболее примитивное строение, сходное с таковым у Insectivora, Creodonta и других архаичных групп. У большинства форм слуховые пузыри окостеневают полностью, но бывают сложены разными костями (см. рис. 201). У Canoidea

[1] Анализ механического значения этих изменений см. у Куртена, 1952.

(рис. 201, *B*) они состоят исключительно из разрастающейся вдоль их нижней поверхности барабанной кости, принимающей чашевидную форму, у Feloidea (рис. 201, *A*) барабанная кость образует лишь передненаружный отдел стенки пузырей, их задневнутренний отдел образован развившейся из особого окостенения энтотимпанальной костью (*os bullae*); граница между обоими отделами часто обозначена на поверхности пузырей ложбинкой, внутри — костной перегородкой.

Для разделения Fissipedia на семейства пригодно, в числе других признаков, присутствие или отсутствие так называемого алисфеноидного канала (рис. 202), пронизывающего у некоторых групп обращенную в височную ямку пластинку клиновидной кости и служащего для прохождения верхнечелюстной артерии. В других случаях эта артерия проходит по поверхности той же пластинки. Функциональное значение того и другого устройства неясно.

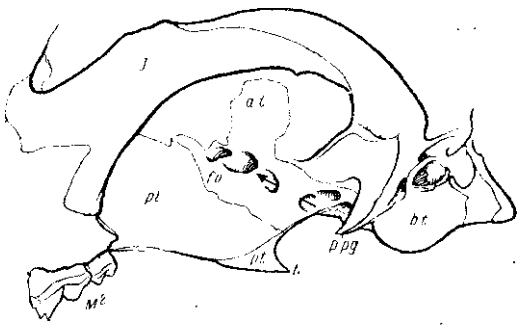


Рис. 202. Височная область черепа собаки
a. t—височное крыло клиновидной кости (крылоклиновидная кость); *f. o*—зрительное отверстие; стрелкой показан алисфеноидный канал. Остальные обозначения, как на рис. 1

Для схватывания и удержания добычи у хищников развиваются острые загнутые вниз когти. Соответственно удлинены и заострены третьи фаланги пальцев. Прочное соединение рогового когтя с когтевой фалангой достигается не расщеплением на конце фаланги, как у креодонтов, а укреплением когтя внутри особого выроста фаланги — воротничка (рис. 203), который достигает огромных размеров у кошек (*B*). В связи с тем, что у многих виверрид и почти у всех кошек роговые когти очень длинные, так что нормальное положение их затрудняло бы хождение, а верхушки когтей подвергались бы повреждению при ударах о грунт, у этих животных развиваются втяжные когти, в обычном состоянии откинутые назад, где они поддерживаются особыми эластичными связками. В этом положении нога опирается преимущественно на особый выступ в основной части третьей фаланги (рис. 204, *a*). Для возможности откидывания далеко назад третьей фаланги, нижний конец второй фаланги у кошек и виверрид делается асимметричным, сильно выступает в сторону, чего не бывает у других хищников (рис. 203 *A*, *Б*).

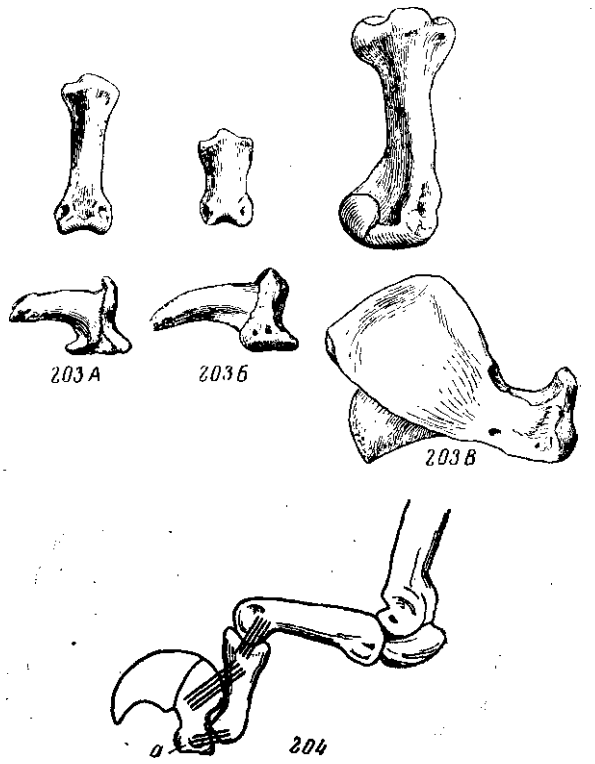


Рис. 203. Вторые (верхний ряд) и третьи (нижний ряд) фаланги хищных
A—волк, *Б*—гиена, *B*—тигр.

Рис. 204. Палец *Felis* со втяжным когтем. Схема (Weber, 1928)

НАДСЕМЕЙСТВО MIACOIDEA SIMPSON, 1931 (CREODONTA EUCREODI MATTHEW, 1909)

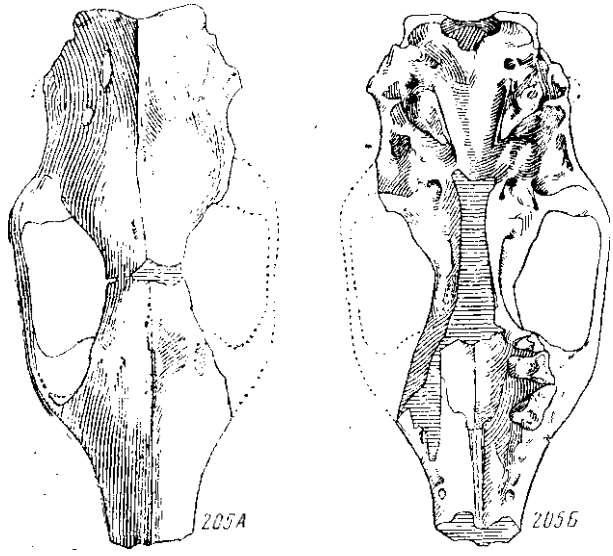
В отличие от всех других представителей подотряда слуховые пузыри не окостеневают, большой мозг невелик и почти не имеет извилин, ладьевидная, полулунная и центральная кости запястья в большинстве случаев (кроме *Vulpavus* и *Palaearctonyx*) не сращены в одну кость и бедренная кость имеет третий вертел. Барабанная кость кольцевидная. Строение обонятельных раковин неизвестно. Клыки и когти, как у *Canoidea*. Ср. палеоцен — н.? олигоцен. Одно семейство.

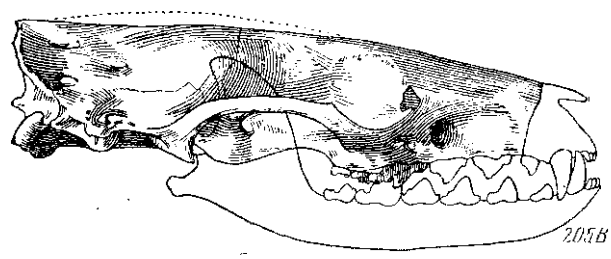
СЕМЕЙСТВО MIACIDAE COPE, 1880. МИАЦИДОВЫЕ

Ср. палеоцен—н.? олигоцен. Два подсемейства: Viverravinae и Miacinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО VIVERRAVINAE MATTHEW, 1909

Череп несколько удлиненный по отношению к ширине. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{2}{2}$. Внутренний выступ на P^4 большой, парастиль хорошо развит. Ряд переднекоренных по отношению к





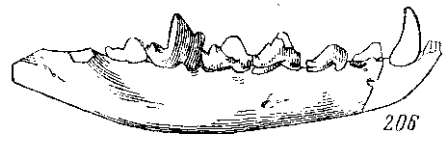


Рис. 205—206. *Viverravus minutus* Wortman

Рис. 205. Череп, ×1,5. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку. Рис. 206—нижняя челюсть, ×1,5. Ср. эоцен С. Америки (Matthew, 1909)

ряду заднекоренных длиннее, чем у Miacinae. Нижние заднекоренные удлиненные, овальные. Талонид на M_1 почти всегда в виде продольного гребня. Плечевая кость с низким дельтовидным гребнем и значительным большим бугром. Бедренная кость со слабо выступающим, удлиненным третьим вертелом и длинным, узким желобом для коленной чашки. Астрагал с узкой головкой и сравнительно глубоким блоком, последний с хорошо развитыми внутренним и внешним килями. Малая берцовая кость сочленяется с пяточной. Пальцеходящие, пальцы расположены сжато. Палеоцен — ?н. олигоцен.

Viverravus Cope, 1875. Тип рода — *V. gracilis* Cope, 1875; ср. эоцен С. Америки (Вайоминг). Верхние заднекоренные не имеют промежуточных бугорков (конулей). M^1 с маленьким гипоконом; парастиль соединен с параконом; передняя часть протокона расширена в виде гребня, задняя не развита. Нижние коренные с коротким, заостренным, почти режущим талонидом. (Рис. 205, 206.) Около пяти видов. Н. — ср. эоцен С. Америки; н. олигоцен Азии; в. эоцен З. Европы.

Кроме того: *Didimictis* Cope, 1875 (ср. палеоцен — в. эоцен С. Америки); *Ictidopappus* Simpson, 1935 (ср. палеоцен С. Америки); *Plesiomiacis* Stock, 1935 (в. эоцен С. Америки).

ПОДСЕМЕЙСТВО MIACINAE TROUESSART, 1885

Череп относительно широкий, мало удлинен. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$. Внутренний выступ на P^4 меньше, чем у Viverravinae; парастиль очень маленький или отсутствует. Ряд переднекоренных зубов по отношению к заднекоренным короче, чем у Viverravinae. Нижние заднекоренные зубы почти округлые. Талонид на M_1 почти всегда чашеобразный. Плечевая кость с высоким дельтовидным гребнем и слаборазвитым большим бугром. Бедренная кость с низким и широким третьим вертелом и широким, коротким желобом для коленной чашки. Астрагал с широкой головкой и плоским блоком, без внутреннего киля. Малая берцовая кость не сочленяется с пяточной. Стопоходящие, пальцы широко расставлены. Н. — в. эоцен.

Miacis Cope, 1872. Тип рода — *Miacis parvivorus* Cope, 1872; ср. эоцен С. Америки (Вайоминг). Парастиль на P^4 и M^1 имеется. На верхних коренных есть метаконули, паракон больше метакона. M^1 с маленьким гипоконом. Талонид на М низкий, короткий. M_2 и M_3 маленькие. (Рис. 207, 208.) Несколько видов. Н. — в. эоцен С. Америки; в. эоцен Азии и Европы.

Кроме того: *Uintacyon* Leidy, 1871 (н. — в. эоцен С. Америки); *Tapocyon* Stock,

1934 (в. эоцен С. Америки); *Vulpavus* Marsh, 1871 (н. — ср. эоцен С. Америки); *Vassacyon* Matthew, 1909 (н. эоцен С. Америки); *Oödectes* Wortman, 1901 (ср. эоцен С. Америки); *Palaearctonyx* Matthew, 1909 (ср. эоцен С. Америки); *Pleurocyon* Peterson, 1919 (в. эоцен С. Америки); *Vulpavoides* Matthes, 1952 и *Pugiodens* Matthes, 1952 (ср. эоцен З. Европы).

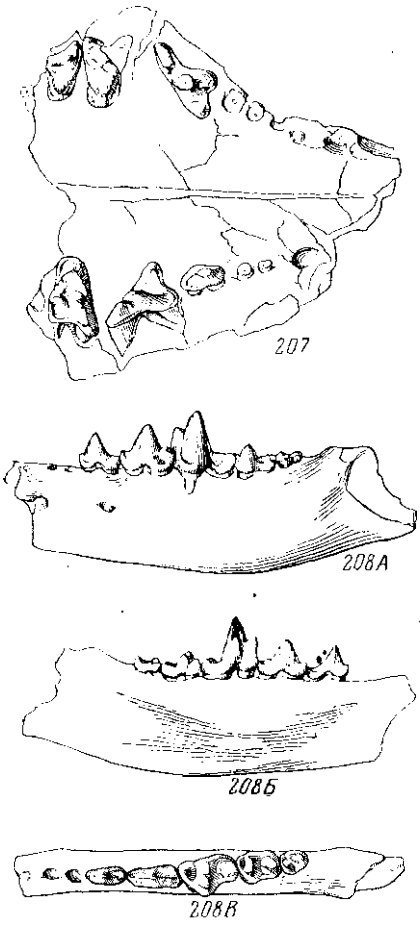


Рис. 207—208. *Miacis exiguus* Matthew et Granger
рис. 207—верхняя челюсть с зубами. Рис. 208—нижняя челюсть, ×1. *А*—снаружи и изнутри, *В*—сверху. Н. эоцен С. Америки (Matthew and Granger, 1915)

НАДСЕМЕЙСТВО CANOIDEA SIMPSON, 1931 (ARCTOIDEA AUCT.)

Барабанная кость чашевидная, образует всю нижнюю стенку слухового пузыря (рис. 201,*Б*), энтотимпанальная кость отсутствует. Слуховые пузыри вздутые или уплощенные. Верхнечелюстная обонятельная раковина большая, ветвистая, закрывает собой спереди остальные раковины носовой полости. Клыки в разрезе овальные, без режущих краев и высотных борозд. M^3_3 часто имеются. Когти не втяжные (кроме *Ailurus*). В. эоцен—ныне. Четыре семейства: Canidae, Ursidae, Procyonidae и Mustelidae.

СЕМЕЙСТВО CANIDAE GRAY, 1821. СОБАЧЬИ

Лицевой отдел черепа длинный и узкий: его длина большей частью значительно больше $^1/_2$ длины мозгового отдела и больше или равна ширине черепа у передних краев глазниц. Слуховые пузыри у ранних сравнительно небольшие, у поздних — большие, вздутые. Костное нёбо не продолжается или слабо продолжается за задние края верхних зубных рядов. Алисфеноидный канал имеется. Горизонтальные ветви нижней челюсти относительно длинные и тонкие. $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4-2}{4-1}\,M\frac{3-2^*}{4-2}$. Клыки длинные и тонкие; плотоядные зубы большие, режущие; P^4 с маленьким внутренним протоконовым выступом, расположенным в переднем отделе зуба, имеет три корня, большей частью длиннее, чем M^1. Верхние заднекоренные широкие, их ширина почти всегда больше длины; M^1 с внутренним отделом почти всегда более коротким, чем наружный; M^2_2 всегда имеется. M^3 имеется только у древних; M_2 средней длины; M_3 небольшой, иногда отсутствует. Конечности у ранних стопоходящие, у поздних пальцеходящие; число пальцев V—V или V—IV. Первый палец, если имеется, значительно короче других. Плечевая кость у ранних с внутренним надмыщелковым отверстием, у поздних без него, но со средним надмыщелковым отверстием. Локтевая кость значительно тоньше лучевой. Кисть и стопа длинные и узкие; третьи фаланги заостренные. Хвост длинный. В. эоцен — ныне. Шесть подсемейств: Caninae, Simocyoninae, Amphicyonodontinae, Amphicyoninae, Borophaginae и Otocyoninae.

ПОДСЕМЕЙСТВО CANINAE GILL, 1872

Лицевой отдел черепа узкий и длинный: его длина более $^2/_3$ длины мозгового отдела и обычно больше ширины черепа у передних краев глазниц. Слуховые пузыри большие, вздутые, касаются яремных отростков. Сосцевидные отростки небольшие. $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{2}{3-2}$. Плотоядные зубы крупные; длина P^4 равна или немногим меньше (редко слегка больше)

* Четыре нижних заднекоренных только у *Otocyon*.

длины M^1+M^2. Внутренний выступ P^4 короткий, расположен впереди от вершины амфикона; парастиля на P^4 нет, в редких случаях есть очень маленький; M^1 почти всегда с гребнеобразным гипоконом; M^3 отсутствует; M_1 с большим параконидом и небольшим метаконидом; M_3 почти всегда имеется, небольшой. Конечности стройные, пальцеходящие или полустопоходящие. Число пальцев V—V или V—IV. Плечевая кость у древних с внутренним надмыщелковым отверстием, у поздних без него. В. эоцен — ныне.

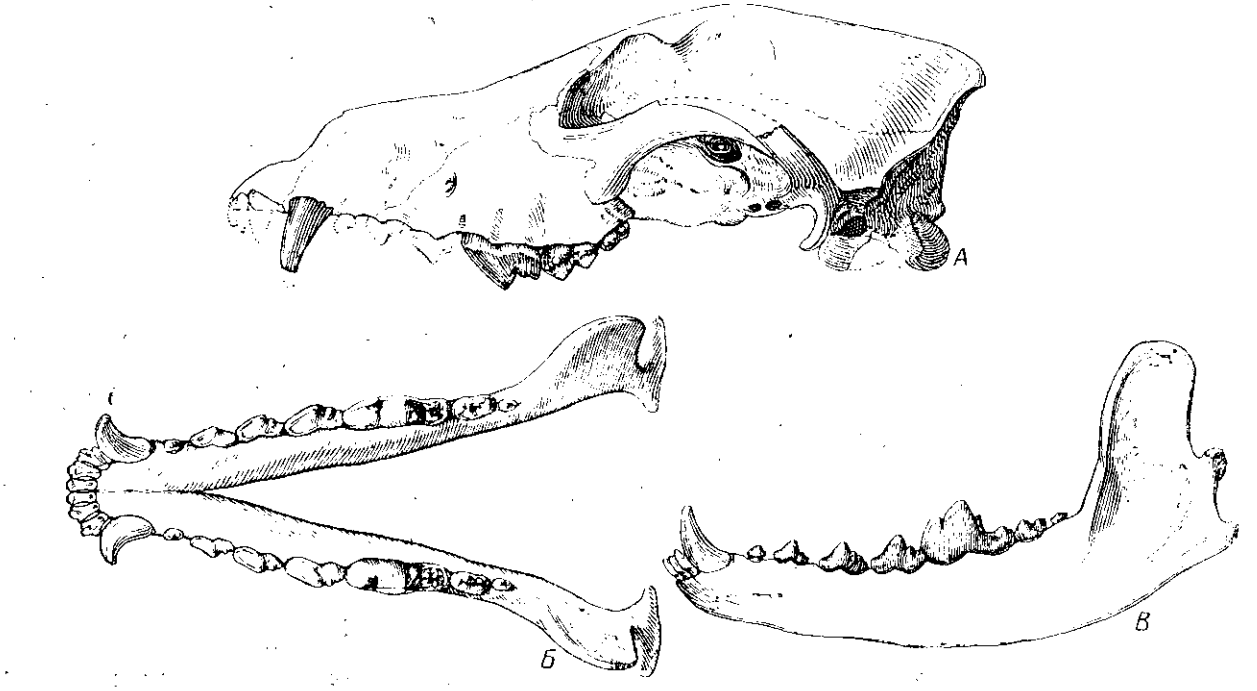


Рис. 209. *Canis lupus* L. $\times 1/2$
А—череп, *Б, В*—нижняя челюсть (сверху и сбоку). Плейстоцен Апшеронского п-ова, Бинагады (колл. ПИН, № 341—30, 31)

Canis Linnaeus, 1758. Собаки, волки. Тип рода — *C. familiaris* L., 1758. Домашняя собака[1]. Длина лицевого отдела черепа больше ширины его на уровне передних краев глазниц. Передний конец черепа относительно слабо сужен: длина его от заднего края подглазничного отверстия до заднего края альвеолы клыка почти равна или немного больше ширины черепа в области клыков. Затылочный гребень высокий, стреловидный — длинный; теменные гребни сходятся (у взрослых) почти всегда впереди уровня передних краев скуловых отростков височных костей. Линия профиля на уровне середины глазниц не вздута. Яремные отростки притупленные, короткие и широкие, верхние заглазничные сверху выпуклые или уплощенные, слегка загнуты вниз, короткие, тупые. Угловой отросток нижней челюсти расположен ниже уровня ряда коренных зубов, суставный валик — почти на его уровне. В основании коронки резцов, особенно верхних — небольшая выступающая назад пятка. Верхние клыки направлены прямо вниз. Длина P^1 большей частью не меньше длины M^1+M^2. Верхние заднекоренные в ширину значительно больше, чем в длину, с гребневидным гипоконом и часто с метаконулем; передний край M^1 выпуклый. M^2 большой: его длина и ширина значительно больше половины длины и ширины M^1. Метаконид на M_1 хорошо развит; талонид не уже тригонида, со срединной впадиной, с гипо- и энтоконидом и иногда с зачаточным гипоконулидом. M_2 длинный: значительно длиннее $^1/_3$ M_1, с метаконидом, немногим более низким, чем протоконид, или одной с ним высоты. M_3 имеется. Конечности пальцеходящие, число пальцев V—IV. Плечевая кость без внутреннего надмыщелкового отверстия. (Рис. 1 и 209.) Много видов. Плиоцен Кавказа (Апшеронский п-ов — Лок-Батан; Ростов-на-Дону, Таганрог), Украины (Одесса); в. плейстоцен — в СССР везде. В. плиоцен — ныне С. Америки, плиоцен — ныне Европы, Азии.

[1] Диагноз охватывает только диких представителей рода; домашние крайне изменчивы и для палеонтолога не имеют существенного значения.

Vulpes Frisch, 1775. Лисицы. Тип рода — *Canis vulpes* L., 1758; совр., Швеция. Бо́льшая часть признаков — как в диагнозе *Canis*. Отличия: передний конец черепа сильнее сужен: длина от заднего края подглазничного отверстия до заднего края альвеолы клыка значительно больше ширины черепа на уровне клыков; стреловидный гребень ниже и короче: теменные гребни сходятся позади уровня передних краев скуловых отростков височных костей; яремные отростки на конце заостренные и слегка загнуты вперед, верхние заглазничные отростки сверху со впадиной или плоские, почти не загнуты вниз, длинные, заостренные; задняя пятка на коронке резцов или отсутствует, или выражена очень слабо; размеры почти всегда меньше, чем у представителей рода *Canis*. (Рис. 210.) Много видов. В СССР — ископаемые в ср. плиоцене Кавказа (Косякинский карьер), Молдавии (бассейны рек Сальчи, Кагула и Прута), в в. плиоцене Украины (Одесса), в плейстоцене — повсеместно. В. миоцен — ныне С. Америки; плиоцен — ныне З. Европы; плейстоцен — ныне Азии.

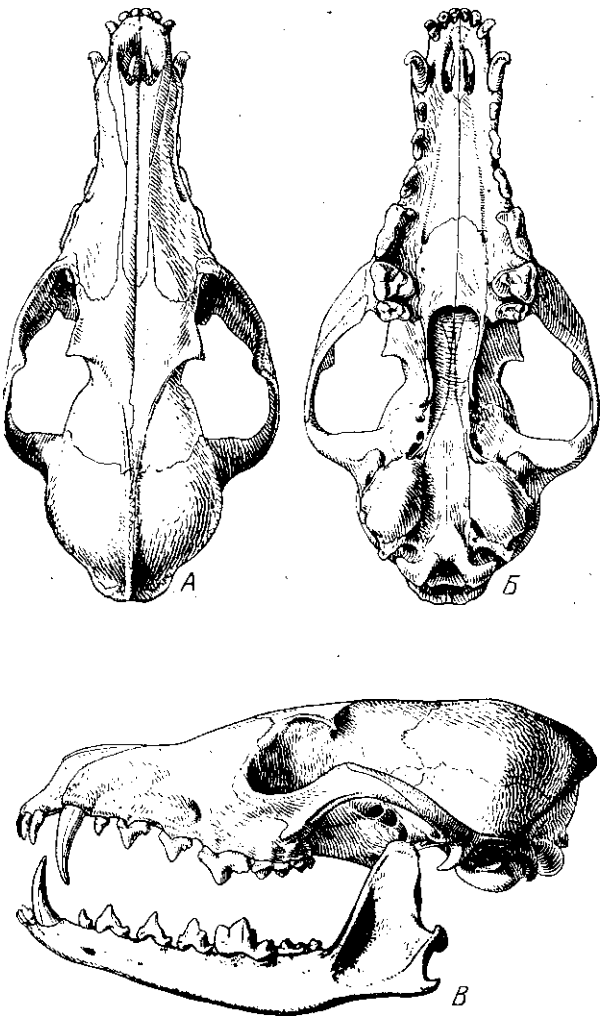


Рис. 210. *Vulpes vulpes* (L.). Современный
Череп, × ок. $\frac{1}{2}$. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку (Новиков, 1956)

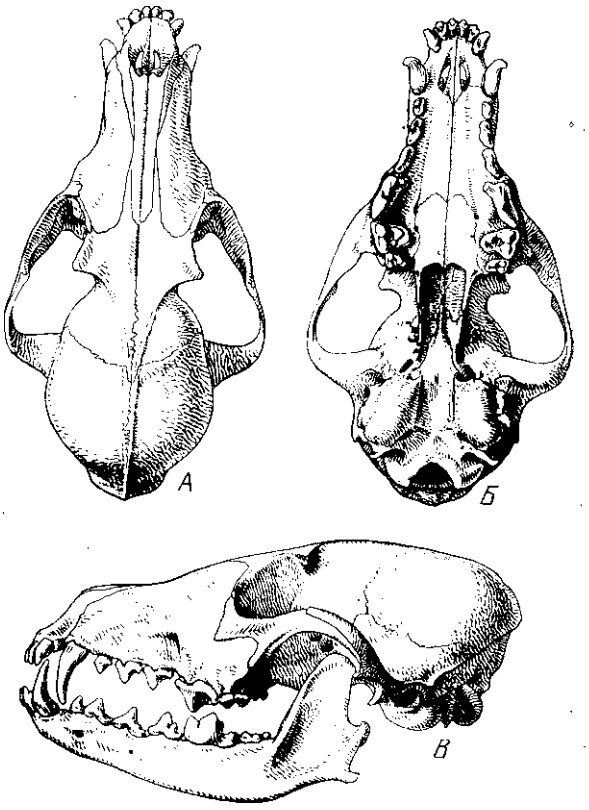


Рис. 211. *Alopex lagopus* (L.). Современный
Череп, × ок. $\frac{1}{2}$. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку (Новиков, 1956)

Alopex Kaup, 1829. Полярная лисица, песец. Тип рода—*Canis lagopus* L., 1758. Совр. С. Скандинавия. Бо́льшая часть признаков — как в диагнозе *Vulpes*. Отличия: как правило, более низкие затылочный и стреловидный гребни; менее суженный передний конец морды — расстояние от заднего края подглазничного отверстия до заднего края альвеолы клыка лишь немногим больше или не больше ширины черепа на уровне клыков; верхние заглазничные отростки более короткие, притупленные и не вогнутые сверху; линия профиля против середины глазницы слегка вздута; задние пятки в основании коронок резцов выражены значительно сильнее, клыки несколько короче. (Рис. 211.) Несколько ви-

дов. В СССР ископаемые — в в. плейстоцене Сибири, Европейской части и Крыма, Ю. и Ср. Урала и Украины. Плейстоцен — ныне Европы, Азии, С. Америки.

Nyctereutes Temmink, 1838—1839. Енотовидная собака. Тип рода — *Canis procyonoides* (Gray), 1834, соврем. Пропорции лицевого отдела черепа — как у *Cuon*. Затылочный и стреловидный гребни и яремные отростки — как у *Canis*. Линия профиля на уровне середины глазниц слегка вздута. Заглазничные отростки сверху плоские, притупленные. В отличие от всех других родов на нижней челюсти, под угловым отростком и впереди него, по нижнему краю челюсти, имеется большой округлый выступ; этот выступ на уровне, а суставный валик значительно выше уровня зубного ряда. Задняя пятка в основании коронки резцов почти не выражена. В отличие от всех других родов, боковая лопасть коронки I_3 — в форме маленького угла (у других большая, округлая). Верхние клыки направлены вниз и наружу. P^4 короткий: его длина около $^2/_3$ длины M^1+M^2; оба верхних заднекоренных в ширину и длину почти одинаковы; их строение и относительная длина — как у *Canis*. M_2 около $^1/_2$ длины M_1; строение M_1 и M_2 — как у *Canis*. M_3 имеется. (Рис. 212.) Один вид. В СССР в плейстоцене Кавказа (в. палеолит), ныне в Приморском крае и акклиматизирована в ряде мест Сибири, Урала, Средней Азии, Алтая, Украины, Крыма. В. плиоцен — плейстоцен З. Европы; в. плиоцен — ныне Азии.

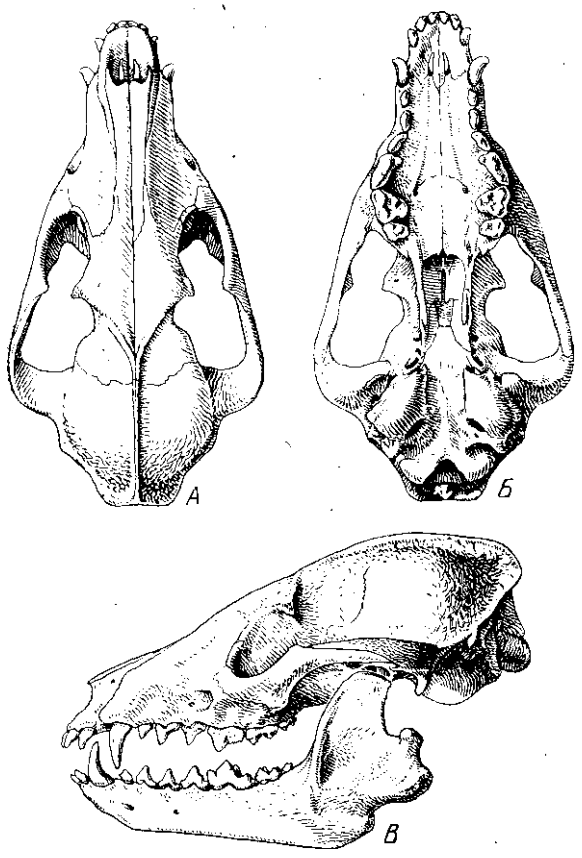


Рис. 212. *Nyctereutes procyonoides* (Gray). Современный
Череп, × ок. $^1/_2$. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку (Новиков, 1956)

Cuon Hodgson, 1837 (*Cyon* Agassiz, 1846). Красный, или горный, волк. Тип рода — *Cyon alpinus* Pallas, 1811; современный. Лицевой отдел черепа относительно короткий: его длина примерно равна ширине на уровне передних краев глазниц. Суженность лицевого отдела, черепные гребни, яремные и заглазничные отростки, строение нижней челюсти и длина P^4 — как у *Canis*. Линия профиля лба на уровне середины глазницы слегка вздута. Задняя пятка в основании коронок резцов выражена слабо. Верхние клыки направлены прямо вниз. M^1 в ширину и длину почти одинаков, без гипокона и метаконуля; его передний край прямой или слегка вогнутый. M^2 небольшой: его длина и ширина не больше или немногим больше $^1/_2$ длины и ширины M^1. Метаконид на M_1 очень маленький, иногда почти исчезающий, талонид уже тригонида, без срединной впадины, без энтоконида и гипоконулида. M_2 короткий: его длина не более $^1/_3$ длины M_1, с очень низким метаконидом. M_3 отсутствует. Конечности — как у *Canis*. (Рис. 213.) Несколько видов. В СССР — в плейстоцене Сибири (Нижнеудинские пещеры), Украины (Кодак, близ Днепропетровска), Ю. Урала (Усть-Катав); ныне — Памир, Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Тарбагатай, Алтай, Ю. Прибайкалье, Уссурийский край, Ср. Амур. Плиоцен — плейстоцен З. Европы (Италия, Франция, Испания, Швейцария, Чехословакия, Германия, Австрия, Монако); плейстоцен — ныне Азии.

Кроме того: *Procynodictis* Wortman et Matthew, 1899 (в. эоцен С. Америки); *Cynodictis* Bravard et Pomel, 1850 (в. эоцен — и. олигоцен Европы); *Pseudocynodictis* Schlosser, 1911 (н.—в. олигоцен С. Америки); *Daphoenus* Leidy, 1850 (н.—в. олигоцен С. Америки); *Nothocyon* Matthew, 1899 (н. олигоцен — н. миоцен С. Америки); *Cynodesmus* Scott, 1893 (н. миоцен С. Америки); *Mesocyon* Scott, 1890 (в. олигоцен — н. миоцен С. Америки); *Tomarctus* Cope, 1873

(н. миоцен — н. плиоцен С. Америки); *Alopecodon* Viret, 1933 (ср. миоцен Европы); *Tephrocyon* Merriam, 1906 (ср. миоцен — н. плиоцен С. Америки); *Leptocyon* Matthew, 1918 (н. плейстоцен С. Америки); *Aenocyon* Marriam, 1918 (плейстоцен С. Америки); *Theriodictis* Marcerat, 1891 (плейстоцен Ю. Америки); *Sivacyon* Pilgrim, 1932 (плейстоцен Азии), *Fennecus* Desmarest, 1804 (ныне, С. Африка); *Urocyon* Baird, 1857 (плейстоцен — ныне С. Америки, ныне, Ю. Америка); *Dusicyon* H. Smith, 1839 (плейстоцен — ныне Ю. Америка); *Chrysocyon* H. Smith, 1839 (ныне, Ю. Америка).

ПОДСЕМЕЙСТВО SIMOCYONINAE ZITTEL, 1893

Лицевой отдел черепа короткий и широкий, его длина почти в два раза меньше длины мозгового отдела и равна ширине черепа в области передних краев глазниц. Слуховые пузыри небольшие, мало вздутые, отделены от яремных отростков большими сосцевидными отростками. $I\frac{3}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{4-2}{4-1}M\frac{2}{2}$. Плотоядные зубы небольшие; длина P^4 меньше длины M^1+M^2. Внутренний выступ P^4 смещен назад, расположен лишь слегка впереди от вершины амфикона или против нее; парастиль на P^4 есть; M_3^3 всегда отсутствуют; M_1 с небольшим параконидом и сравнительно большим метаконидом. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием. Ср. олигоцен — ныне. 15 родов.

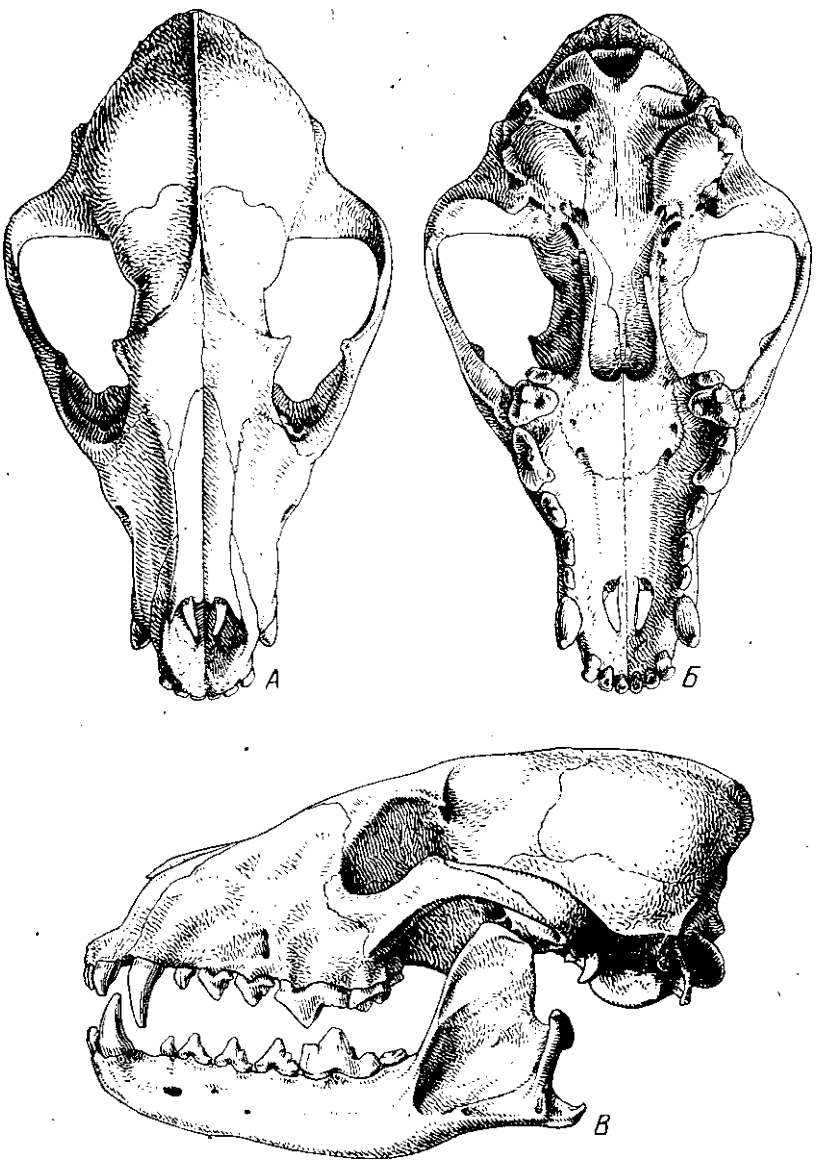


Рис. 213. *Cuon alpinus* Pallas. Современный
Череп, × ок. 1/2. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку (Новиков, 1956)

Simocyon Wagner, 1858 (*Pseudocyon* Wagner, 1857). Тип рода — *S. primigenius* Roth et Wagner, 1732; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Череп высокий в лобной области, но с низким и очень широким затылком. Скуловые дуги очень широки и раздвинуты. Затылочный гребень большой. Нижняя челюсть короткая, мощная. $I\frac{3}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{2}{2-1}M\frac{2}{2}$. P^1 маленький, примыкает к клыку; P_2^2 и P_3^3 отсутствуют; P^4 на 1/3 длиннее, чем M^1; M^2 относительно крупный, его длина и ширина равна 2/3 длины и ширины M^1; внутренний отдел M^2 несколько более длинный, чем наружный. M_1 с высоким протоконидом, без энтоконида, с довольно высоким метаконидом и с небольшим гребнеобразным гипоконидом. Талонид M_1 составляет 1/3 всей длины зуба. (Рис. 214, 215.) В СССР — мэотис Молдавии (Чобручи). Плиоцен Европы.

Кроме того: *Brachyrhynchocyon* Loomis, 1936 (*Brachicyon* Loomis, 1931) (ср. олигоцен С. Америки); *Haplocyon* Schlosser, 1901 (в. олигоцен — н. миоцен Европы); *Haplocyonoides* Hürzeler, 1940 (н. миоцен Европы); *Temnocyon* Cope, 1878 (в. олигоцен — н. миоцен С. Америки); *Enhydrocyon* Cope, 1879, *Philotrox* Merriam, 1906 (н. миоцен С. Америки); *Thaumastocyon* Stehlin et Helbing, 1925 (ср. миоцен С. Америки); *Euoplocyon* Matthew, 1924, *?Ischyrocyon* Matthew, 1904 (в. миоцен С. Америки); *Araeocyon* Thorpe, 1922 (н. плиоцен С. Америки); *Metarctos* Gaudry, 1860 (н. плиоцен Европы), *Protocyon* Giebel, 1855 (плейстоцен Ю. Америки); *Speothos* Lund, 1839 (плейстоцен — ныне Ю. Америки); *Lycaon* Brookes, 1827 (ныне, Африка).

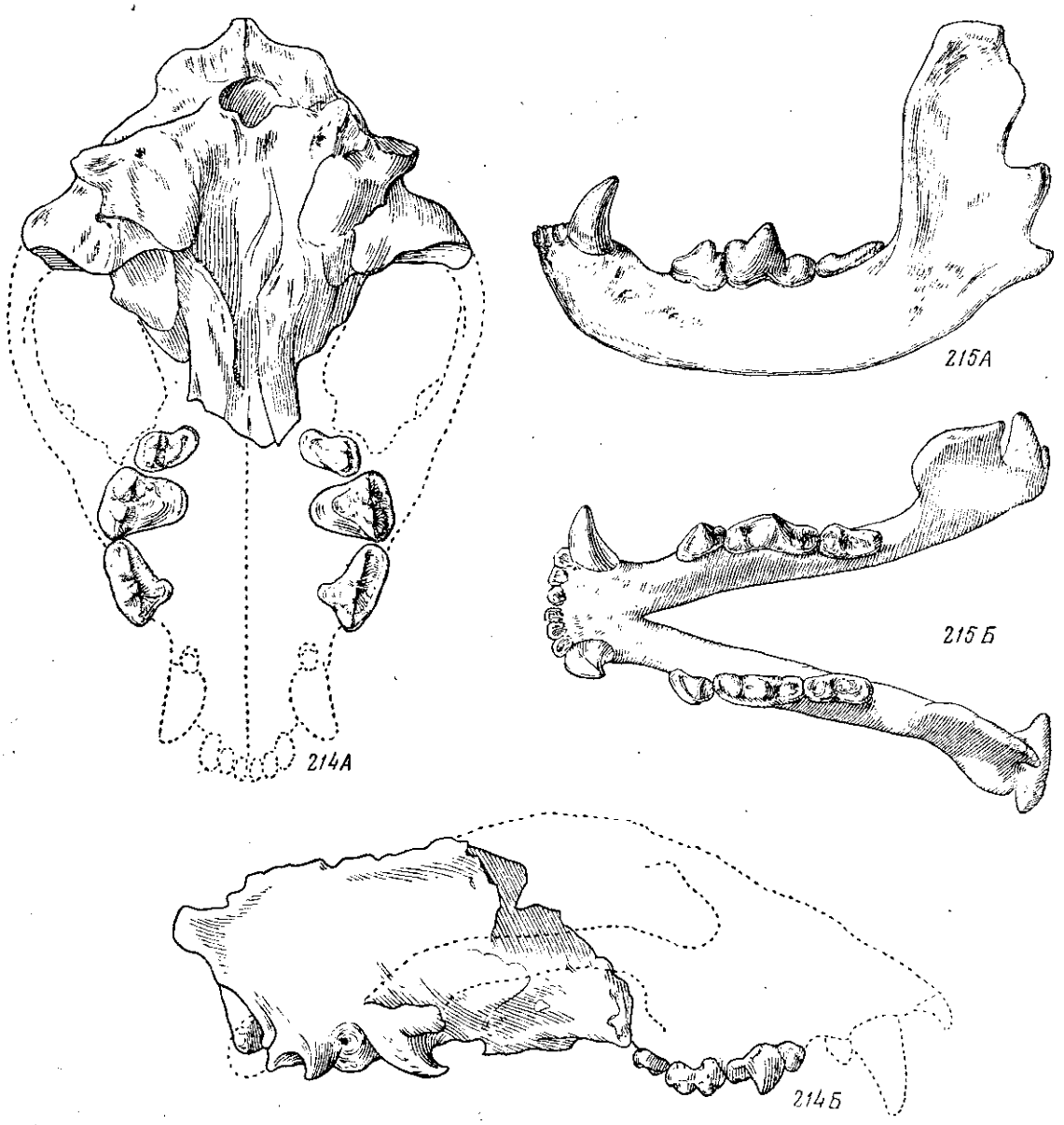


Рис. 214—215. *Simocyon primigenius* (Roth et Wagner)

Рис. 214. Череп. *А*—снизу, *Б*—сбоку. Рис. 215. *А, Б*—нижняя челюсть (сбоку и сверху), $\times^3/_5$. В. миоцен или н. плиоцен Пикерми, Греция (Pilgrim, 1931), с дополнениями и исправлениями по черепу из Молдавии, Чобручи

ПОДСЕМЕЙСТВО AMPHICYONINAE TROUESSART, 1885

Лицевой отдел черепа длинный и узкий, его длина составляет около $^2/_3$ длины мозгового отдела черепа и больше ширины черепа в области передних краев глазниц. Слуховые пузыри небольшие, мало вздутые, отделены от яремных отростков большими сосцевидными. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3-2}{3-2}$. Плотоядные зубы сравнительно небольшие, длина P^1 лишь немного больше длины M^1 и значительно меньше длины M^1+M^2; внутренний протоконовый выступ на P^4 относительно длинный, низкий, расположен слегка впереди от вершины амфикона, почти против него; парастиль на P^4 небольшой или отсутствует; M^1 с сильным задневнутренним воротничком; M_3^3 большей частью присутствуют, их нет только у некоторых поздних форм; M_1 с относительно большим метаконидом. Конечности массивные, полустопоходящие. Число пальцев V—V. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием. В. эоцен — н. плиоцен.

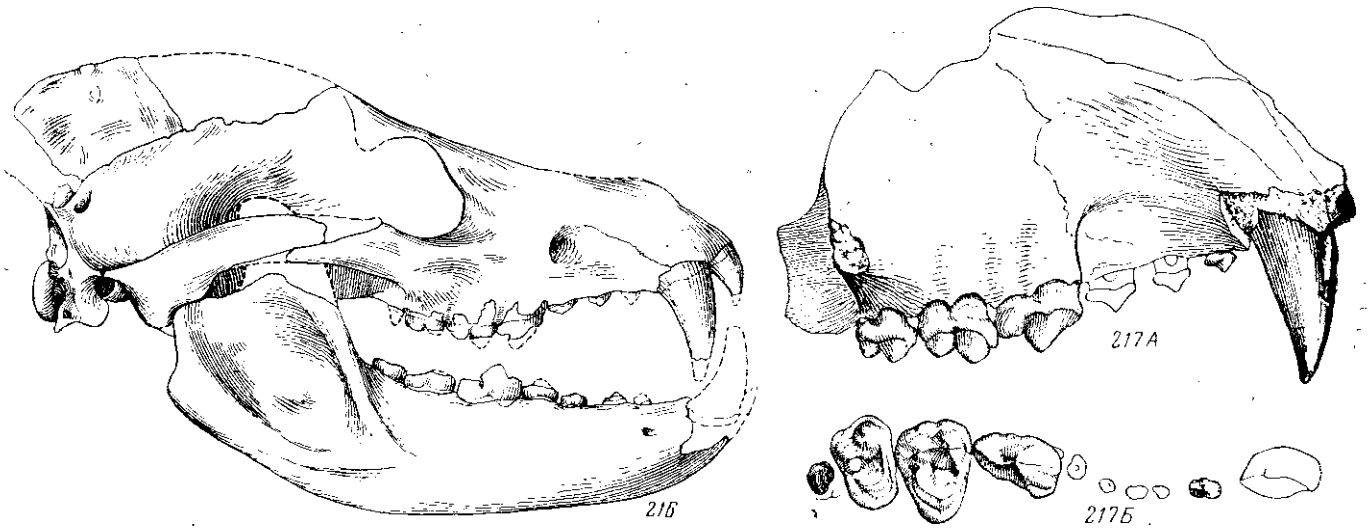


Рис. 216—217. *Amphicyon* Lartet

Рис. 216. *A. sinopius*. Череп, $\times^1/_4$. Миоцен С. Америки (Matthew, 1924). Рис. 217. *A. major* Blainville, $\times^1/_3$. *А*—часть черепа, *Б*—верхнечелюстные зубы. Ср. миоцен Франции (Grasse, 1955, по Blainville)

Amphicyon Lartet, 1836. Тип рода — *A. major* Blainville, 1842; в. миоцен, З. Европа. Череп длинный и сравнительно узкий, особенно в лицевом отделе: расстояние от заднего края подглазничного отверстия до заднего края альвеолы клыка больше ширины черепа между клыками. Затылок узкий и относительно высокий. Передние P небольшие и отделены друг от друга диастемой. P^1 небольшой, его длина равна длине M^1; внутренний выступ на P^4 расположен впереди от вершины амфикона, но несколько позади переднего края зуба; парастиль на P^4 слабый или отсутствует. Верхние заднекоренные большие, широкие, их ширина значительно больше длины. M^1 с внутренним отделом более коротким, чем наружный. M^2 короче, чем M^1, с внутренним отделом по длине почти равным наружному. M^3 всегда присутствует, маленький. M_1 и M_2 небольшие. M_1 с большим метаконидом и гребенчатыми гипоконидом и энтоконидом. M_3 всегда имеется. (Рис. 216, 217.) В СССР н.—ср. миоцен Украины и Казахстана и ср. плиоцен Кавказа. В. олигоцен — н. плиоцен Европы; ср.—в. миоцен С. Америки, в. миоцен — н. плиоцен Азии.

Кроме того: *Pseudamphicyon* Schlosser, 1887 (в. эоцен — н. олигоцен Европы); *Pseudocyon* Lartet, 1851 (в. олигоцен — ср. миоцен Европы); *Paradaphaenus* Peterson, 1899, *Pericyon* Thorpe, 1922, *Daphoenodon* Peterson, 1909, *Mammocyon* Loomis, 1936 (н. миоцен С. Америки); *Amphicynopsis* Viret, 1929, ?*Tomocyon* Viret, 1929 (ср. миоцен Европы); *Pseudarctos* Schlosser, 1899 (ср. — в. миоцен Европы); *Vishnucyon* Pilgrim, 1932 (н. плиоцен Азии); *Arctamphicyon* Pilgrim, 1932 (ср. плиоцен Азии).

СЕМЕЙСТВО MUSTELIDAE SWAINSON, 1835. КУНЬИ

Лицевой отдел черепа короткий, широкий: его длина от $^1/_3$ до $^1/_2$ длины мозгового и равна или меньше ширины у переднего края

глазниц. Слуховые пузыри вздутые или уплощенные. Костное нёбо большей частью далеко простирается назад за задние края зубных рядов. Алисфеноидный канал отсутствует. Пропорции горизонтальных ветвей нижней челюсти различны. $I\frac{3}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{4-2}{4-2}M\frac{2-1}{2-1}$. P^4 с протоконовым внутренним выступом разной величины, в среднем или переднем отделе зуба; с тремя корнями; с большим амфиконом и более низким метастилем; парастиль не удлинен; соотношение длины P^4 и M^1 различно. *Верхние заднекоренные широкие: их* ширина, как правило, больше длины; M^1 с внутренним отделом почти всегда более длинным, чем наружный, M^2 очень маленький или его нет, M^3 отсутствует. M_2 также большей частью мал, иногда его нет, M_3 всегда отсутствует. Конечности короткие, пальце- или стопоходящие, иногда плавательные; все пятипалые. Плечевая кость большей частью с внутренним и без среднего надмыщелковых отверстий. Локтевая и лучевая кости мало отличаются по массивности. Кисть и стопа короткие, с пальцами почти одинаковой длины, третьи фаланги большей частью заостренные. Хвост длинный. Н. олигоцен — ныне. Шесть подсемейств: Mustelinae, Mellivorinae, Melinae, Mephitinae, Leptarctinae, Lutrinae. Выделение в особое подсемейство *Perunium* и *Eomellivora* (Орлов, 1947) недостаточно обосновано.

ПОДСЕМЕЙСТВО MUSTELINAE GILL, 1872

Костное нёбо почти всегда далеко простирается назад за уровень заднего края коренных зубов. Слуховые пузыри большей частью слабо вздуты, далеко не достигают впереди суставных поверхностей для нижней челюсти. Зубы с преобладанием режущего типа. P_1 большей частью отсутствуют, P^4 длинный, с коротким протоконовым выступом. M^1 значительно короче, чем P^4, трех- или двухбугорчатый, с высоким внутренним воротничком, в ширину значительно больше, чем в длину. M^2, кроме самых древних, отсутствует. Метаконид на M_1 маленький, ниже протоконида, или отсутствует; талонид короткий — его длина менее половины длины всего зуба; острый или чашевидный. M_2 имеется. Конечности, кроме рода *Gulo*, пальцеходящие.

Palaeogale Meyer, 1846 (*Bunaelurus* Cope, 1873). Тип рода—*P. minuta* Gervais, 1848—1852; олигоцен, З. Европа. Размеры мелкие: длина черепа около 5 *см*. Череп относительно длиннее и у́же, чем у более поздних родов. Слуховые пузыри короткие, сильно вздутые, костных слуховых каналов нет; яремные и сосцевидные отростки не достигают уровня нижних поверхностей слуховых пузырей. Крючковидные отростки крыловидных костей как у *Mustela*. В отличие от других представителей подсемейства задний край костного нёба не заходит назад за задние края коренных зубов. P^1 всегда, а часто так-

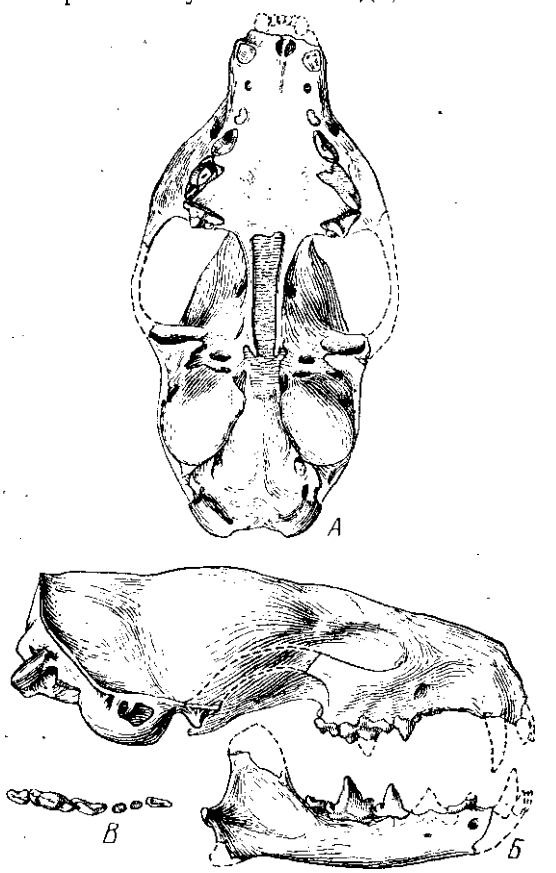


Рис. 218. *Palaeogale lagophaga* (Cope), ×ок. 1
А — череп, *Б* — череп с нижней челюстью, *В* — нижние коренные зубы. Ср. олигоцен С. Америки (Scott and Jepsen, 1936)

же P_1, имеются. Внутренний выступ P^4 широкий (спереди назад) у основания, суживается внутрь; направлен несколько вперед; оси обоих P^4 сходятся вперед, как у *Mustela*. M^1 большой: его наружная (наибольшая) длина не меньше $^1/_2$ длины P^4; треугольный, с вершиной, обращенной внутрь, снаружи много длиннее, чем внутри, с большой осью, направленной почти поперечно. В отличие от других мустелин часто имеется M^2 — очень маленький, округлый. M_1 очень узкий: его ширина раза в $2^1/_2$ меньше длины; без метаконида; талонид у́же тригонида, короткий (его длина около $^1/_3$ длины всего зуба), с режущей поверхностью. M_2 имеется, удлиненный, слабо

режущий, без метаконида, с тремя продольно расположенными неясными зубцами. (Рис. 218.) Около 10 видов. Ср. олигоцен Казахстана (оз. Челкар-Тениз); ср. олигоцен (формация хзанда-гол) Монголии (Ло). Ср. олигоцен С. Америки, н. олигоцен — н. миоцен Европы.

Mustela Linnaeus, 1758. Хорьки, горностаи, ласки, норка. Тип рода — *M. erminea* L., 1758; совр., Швеция. Размеры мелкие: длина черепа 3—8 *см*. Яремные и сосцевидные отростки черепа не спускаются ниже уровня слуховых пузырей, которые умеренно вздуты; их нижняя поверхность переходит в поверхность слуховых каналов постепенно; костные каналы короткие. Диаметр подглазничного отверстия примерно равен диаметру альвеолы клыка или в $1^1/_2$—2 раза меньше его. Крючковидные отростки крыловидных костей почти никогда не соединены костной перемычкой со слуховыми пузырями. P^1_1 отсутствует. Внутренний выступ P^4 без зубца (протокона), по направлению внутрь не суживается: его длина в основании не больше, чем вблизи вершины. Оси обоих P^4 по направлению вперед сходятся под углом в 45—90°. M^1 маленький: его внутренняя (наибольшая) длина меньше половины длины P^4, наружный воротничок (парастиль?) в виде полулунного бугорка, протокон конусовидный; большая ось почти всегда скошена к средней линии нёба, отклонена внутренним концом назад [1]. Метаконид M_1 отсутствует, талонид у́же, чем тригонид; его длина несколько меньше $^1/_3$ длины зуба; поверхность талонида почти всегда не вогнута [2], со срединным бугорком или гребешком. (Рис. 219.) Современных разделяют на четыре подрода: *Mustela, Putorius, Kolonocus, Lutreola*. Много видов. В СССР мэотис Молдавии (Тараклия, Чимишлия), плиоцен Закавказья (Нурнус) и Одессы («катакомбы»), в. плейстоцен Европейской части, Крыма, Кавказа. В. миоцен — ныне Европы, Азии, С. Америки; ныне в Ю. Америке и Африке.

Martes Frisch, 1775. Куницы. Тип рода — *Mustela martes* L., 1758; соврем., Швеция. Размеры средние: длина черепа 7—13 *см*. Яремные отростки спускаются слегка, а сосцевидные — не спускаются ниже уровня слуховых пузырей, которые умеренно вздуты; их нижняя поверхность круто поднимается наружу к нижней поверхности слуховых каналов и резко от них отграничена; слуховые каналы длиннее, чем у *Mustela*. Диаметр подглазничного отверстия примерно равен диаметру альвеолы клыка. Крючковидные отростки крыловидных костей — как у *Mjstela*. P имеются. Внутренний выступ P^4 с острым зубцом (протоконом), форма его — как у *Mustela*. M^1 относительно большой: его внутренняя длина равна или больше половины длины P^4, наружный воротничок не имеет формы бугорка, протокон полулунный. Направление осей

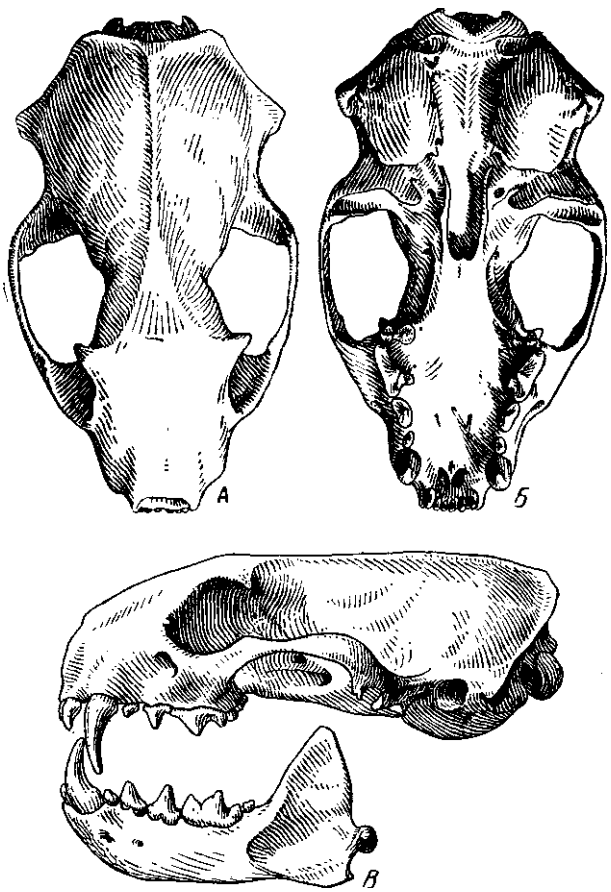


Рис. 219. *Mustela ewersmanni* L. Современный
Череп, × 1. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — сбоку

P^4 и M^1 — как у *Mustela*. M_1 с маленьким метаконидом [1], талонид почти одной ширины с тригонидом, слабо вогнутый, его длина — как у *Mustela*. (Рис. 220.) Несколько видов. В СССР — в. миоцен или н. плиоцен Казахстана (Павлодар), в. плейстоцен Европейской части, Кавказа, Крыма. В. миоцен — ныне Европы и Азии, в. плиоцен — ныне С. Америки.

Vormela Blasius, 1884. Перевязка. Тип рода — *Mustela peregusna* Güld., 1770; соврем., побережье Дона. Размеры мелкие: длина черепа 5,2—5,7 *см*. Яремные и сосце-

[1] Кроме *M. lutreola* (ось перпендикулярна).
[2] Кроме *M. lutreola*.

[1] У разных видов развит различно.

видные отростки черепа слегка спускаются ниже уровня прилежащих частей слуховых пузырей; слуховые пузыри — как у *Martes*. Костные каналы короткие. Диаметр подглазничного отверстия в 2—2$^1/_2$ раза меньше диаметра альвеолы клыка. Крючковидные отростки крыловидных костей соединены кост-

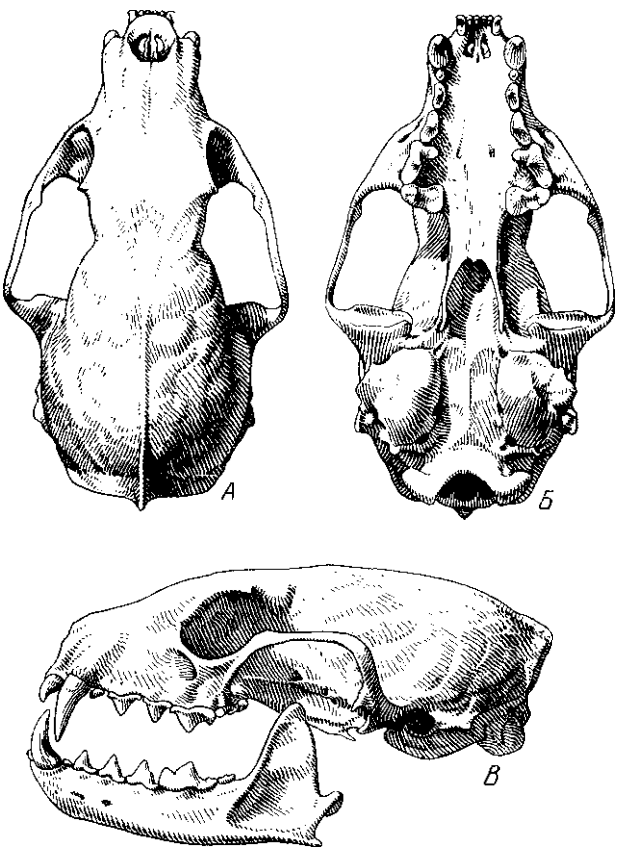


Рис. 220. *Martes martes* L. Современный
Череп, × $^3/_4$. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — сбоку (Новиков, 1956)

ным мостиком со слуховыми пузырями. P^1_1 отсутствуют. Внутренний выступ P^4 без зубца (протокона), треугольный, суживается (спереди назад) внутрь. Оси P^4 и M^1 — как у *Mustela*, также и строение и размеры M^1, но протокон на нем почти не выражен. M_1 с маленьким метаконидом, талонид его почти одной ширины с тригонидом, уплощенный, его длина меньше $^1/_3$ длины зуба. (Рис. 221.) Один вид. В СССР — ср. плейстоцен Закавказья (Апшеронский п-ов, Бинагады); ныне в Европе и Азии.

Perunium Orlov, 1947. Тип рода *P. ursogulo* Orlov, 1947; в. миоцен (мэотис), Молдавия (Гребеники). Размеры крупные: длина черепа около 20 *см*. Яремные и сосцевидные отростки черепа не спускаются до уровня нижней поверхности слуховых пузырей. Сосцевидные отростки значительно выступают в стороны, как у *Gulo*. Слуховые пузыри сильно вздутые, конические, поднимаются к поверхности костных слуховых каналов постепенно; слуховые каналы короткие. Диаметр подглазничного отверстия примерно равен диаметру альвеолы клыка. Крючковидные отростки нёбных костей неизвестны. P^1_1

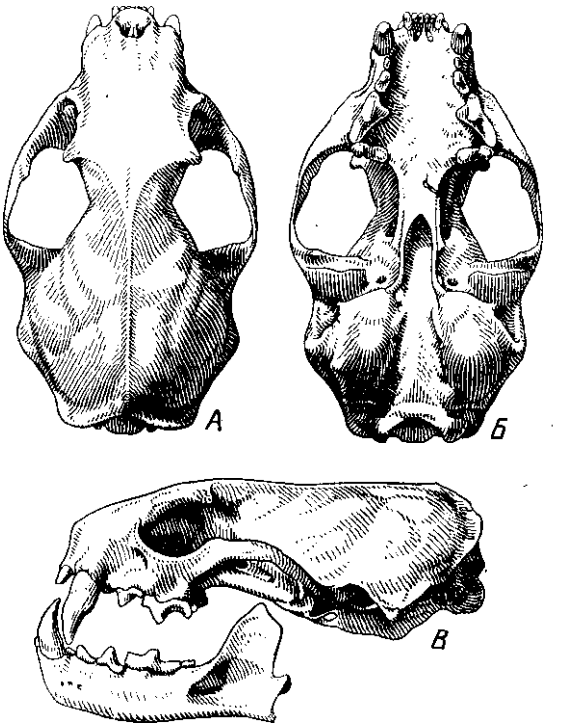


Рис. 221. *Vormela peregusna* (Güld). Современный
Череп, × 1. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — сбоку (Новиков, 1956)

имеются, очень маленькие; оси обоих P^4 по направлению вперед сходятся; M^1 большой: его внутренняя длина больше половины длины P^4; большие оси перпендикулярны к оси черепа. M_1 без метаконида; его талонид маленький — его длина около одной трети длины зуба, с режущим продольным гребнем; M_2 — с гребневидно сплющенным продольно срединным конусом. (Рис. 222.) Один вид из одного местонахождения.

Plesiogulo Zdansky, 1924. Тип рода — *Lutra brachygnatha* Schlosser, 1903; н. плиоцен, Китай. Размеры крупные: длина черепа 15—16 *см*. Слуховые пузыри большие, уплощенные, костный слуховой канал короткий. Яремные отростки короткие, не спускаются до уровня нижней поверхности слухо-

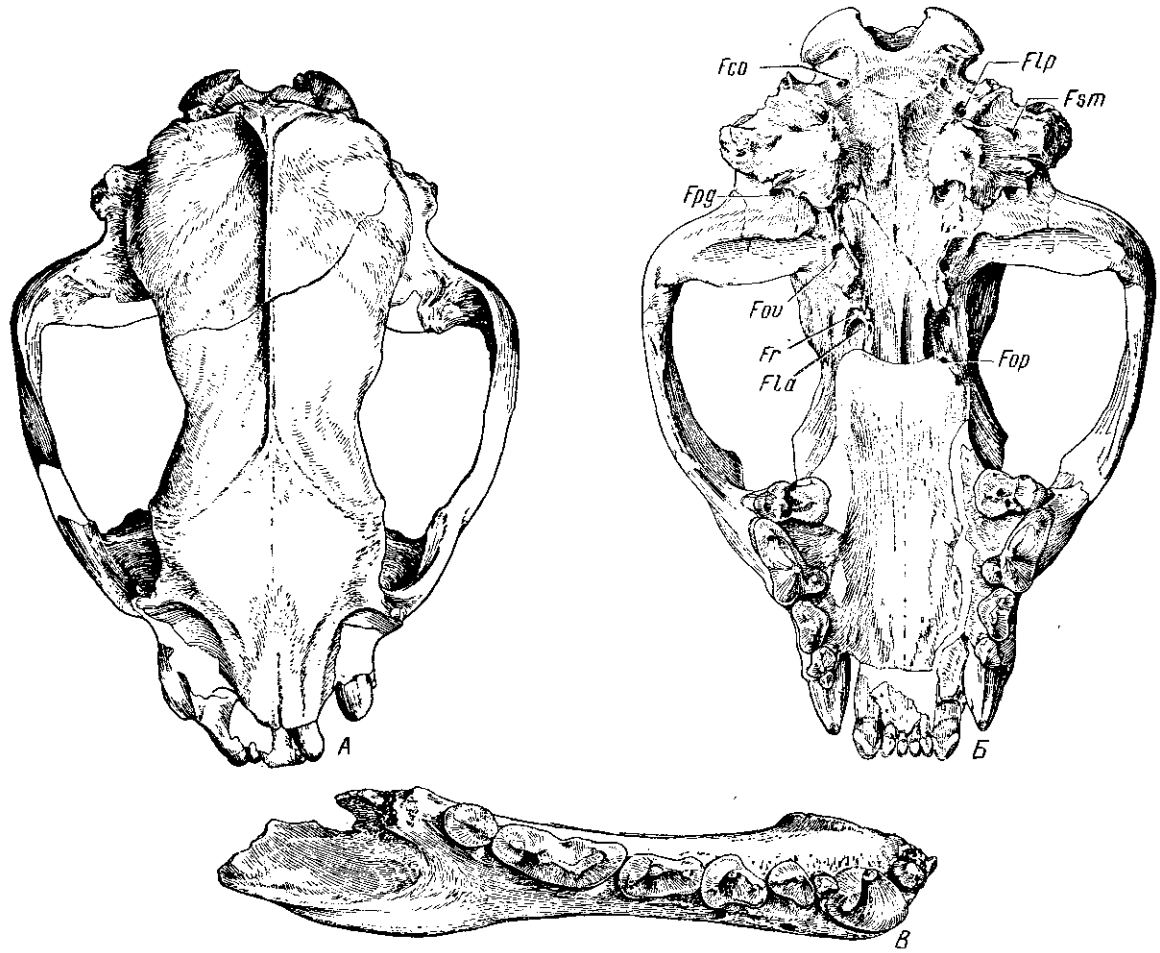


Рис. 222. *Perunium ursogulo* Orlov

Череп, × ок. $^1/_4$. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — нижняя челюсть, × $^2/_3$. Мэотис Молдавии (с оригинала, Орлов, 1947). Колл. ГИН АН УССР

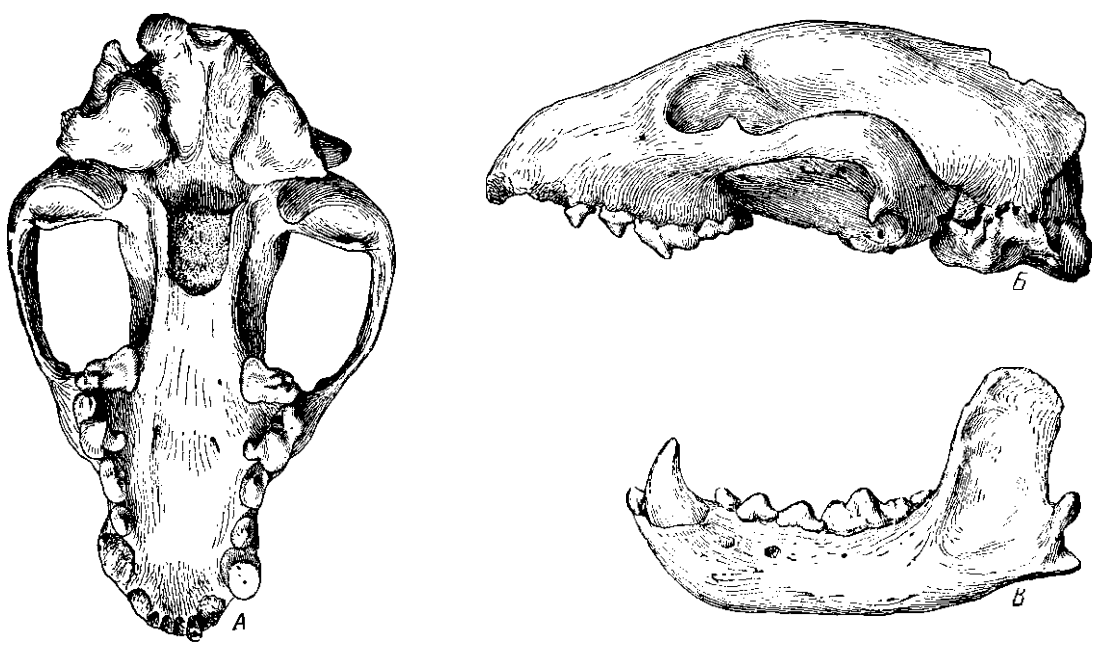


Рис. 223. *Plesiogulo brachygnathus* (Schlosser)

Череп, × $^1/_4$. *А* — снизу, *Б* — сбоку, *В* — нижняя челюсть, × $^2/_3$. Н. плиоцен Китая (Zdansky, 1924)

вых пузырей, загнуты назад. Форма сосцевидных отростков и размеры подглазничного отверстия неизвестны. Крючковидные отростки крыловидных костей не сращены со слуховыми пузырями. P^1_1 отсутствуют; оси обоих

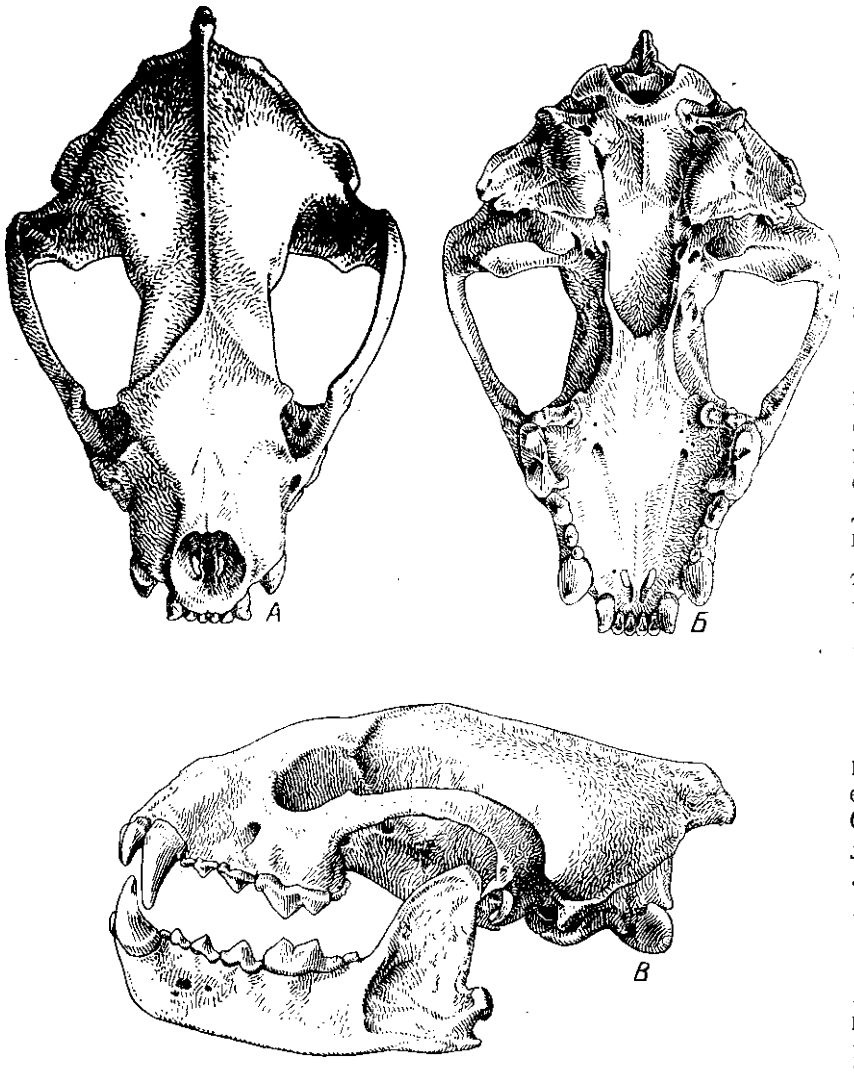


Рис 224. *Gulo gulo* L. Современный.
Череп, × ок. 2/3. *А* — сверху, *Б* — снизу, *В* — сбоку (Новиков, 1956)

P^4 сходятся вперед под углом около 60°. M^1 большой: его внутренняя длина значительно больше половины длины P^4, большая ось почти перпендикулярна к оси черепа; метакон больше паракона, протокон полулунный, расположен против паракона. M_1 с небольшим метаконидом, его талонид большой, нережущий, слабо вогнутый, его длина меньше 1/3 длины всего зуба. (Рис. 223.) Два вида. В СССР — в. миоцен или н. плиоцен С. Казахстана (Павлодар). Н. плиоцен Азии, ср. плиоцен С. Америки.

Gulo Frisch, 1775. Росомахи. Тип рода — *Mustela gulo* L., 1758; совр., Лапландия. Размеры крупные: длина черепа 14—16 *см*. Яремные и сосцевидные отростки черепа спускаются до уровня самых нижних точек поверхности слуховых пузырей; в отличие от других родов, кроме *Perunium*, сосцевидные очень массивные, сильно выступают в стороны: ширина черепа на их уровне почти в два раза превышает длину от затылочных мыщелков до задних краев суставных впадин[1]. Стреловидный гребень позади нависает в форме выступа над затылочной поверхностью[2]. Слуховые пузыри вздуты слабо, поднимаются наружу к нижней поверхности костных слуховых каналов постепенно и граница между ними неясна; слуховые каналы длинные. Диаметр подглазничного отверстия в 2—2 1/2 раза меньше диаметра альвеолы клыка. Крючковидные отростки крыловидных костей не соединены костным мостиком с поверхностью слуховых пузырей. P^1 есть, P_1 — имеется или отсутствует. Внутренний выступ P^4 не несет зубца (протокона); его форма — как у *Mustela*. Оси обоих P^4 почти параллельны, оси M^1 — перпендикулярны к средней линии нёба. M^1 очень уменьшен — его длина — около 1/3 длины P^4; строение — как у *Martes*. M_1 без метаконида, его талонид уплощенный, уже тригонида и очень короткий: его длина — около 1/4 и менее длины всего зуба. (Рис. 224.) Несколько видов. Плейстоцен — ныне Европы, Азии, С. Америки. В СССР ископаемая форма — в ср. плейстоцене Апшеронского п-ова (Бинагады), Закавказья и Европейской части (верхнепалеолитические стоянки).

Кроме того: *Mustelavus* Clark, 1936 (н. олигоцен С. Америки); *Plesictis* Pomel, 1846 (н. олигоцен — н. миоцен Европы; н. олигоцен С. Америки); *Plesiogale* Pomel, 1847 (в. олигоцен — н. миоцен Европы; н. олигоцен

[1] У других родов — лишь немногим больше.
[2] У других родов признак отсутствует.

Азии; ср. олигоцен С. Америки); *Oligobunis* Cope, 1881, *Promartes* Riggs, 1942, *Paroligobunis* Peterson, 1906, *Aelurocyon* Peterson, 1906 и *Megalictis* Matthew, 1907 (н. миоцен С. Америки); *Ischyrictis* Helbing, 1930 (н.—в. миоцен Европы); *Laphyctis* Viret, 1933 (ср. миоцен Европы); *Pseudictis* Schlosser, 1887 (в. миоцен Европы); *Proputorius* Filhol, 1890 (миоцен Европы; н. плиоцен Азии); *Brachypsalis* Cope, 1890 (в. миоцен — ср. плиоцен С. Америки); *Plionictis* Matthew, 1924 (ср. — в. миоцен С. Америки); *Miomustela* Hall, 1930 (в. миоцен С. Америки); *Sinictis* Zdansky, 1924 (н. плиоцен—? плейстоцен Азии; н. плиоцен Европы); *Cernictis* Hall, 1935 (ср. плиоцен С. Америки); *Canimartes* Cope, 1892 и *Trigonictis* Hibbard, 1941 (в. плиоцен С. Америки); *Stipanicicia* Reig, 1956 (плейстоцен Ю. Америки) и восемь современных родов.

ПОДСЕМЕЙСТВО MELLIVORINAE GILL, 1872

Костное нёбо далеко простирается назад за уровень зубного ряда. Слуховые пузыри слегка вздуты, большие, удлиненные, почти достигающие суставных поверхностей для нижней челюсти. Зубы с преобладанием режущего типа. P_1^1 у более поздних отсутствует. P^4 длинный, с коротким и широким внутреннним выступом. M^1 короче, чем P^4, у поздних двухбугорчатый (без мета- и гипокона), в ширину больше, чем в длину. M_1 без метаконида, талонид его режущий, очень короткий, — его длина менее одной трети длины всего зуба. M_2 у более поздних отсутствует. Конечности полустопоходящие. Н. плиоцен — ныне.

Eomellivora Zdansky, 1924. Тип рода *E. wimani* Zdansky, 1924; н. плиоцен, С. Китай. Очень крупные, с высоким лицевым отделом и выпуклым лбом. Нижняя челюсть массивная. Остальные признаки черепа неизвестны. Зубы плотно сближенные, с относительно высокими коронками. P_1^1 имеются. Переднекоренные расширенные, P^2 и P^3 треугольные, P^4 — с внутренним выступом, суженным в основании; M^1 с тремя зубцами, из которых метакон рудиментарный. M_1 длинный, M_2 имеется, овальный. (Рис. 225.) Несколько видов. В СССР — мэотис Одесской обл. (Новая Еметовка) и Молдавии (Чимишлия). В. миоцен — плиоцен В. Европы, Азии, С. Америки.

Кроме того: *Mellivora* Storr, 1780, (ср. плиоцен Азии; ныне — Африка.)

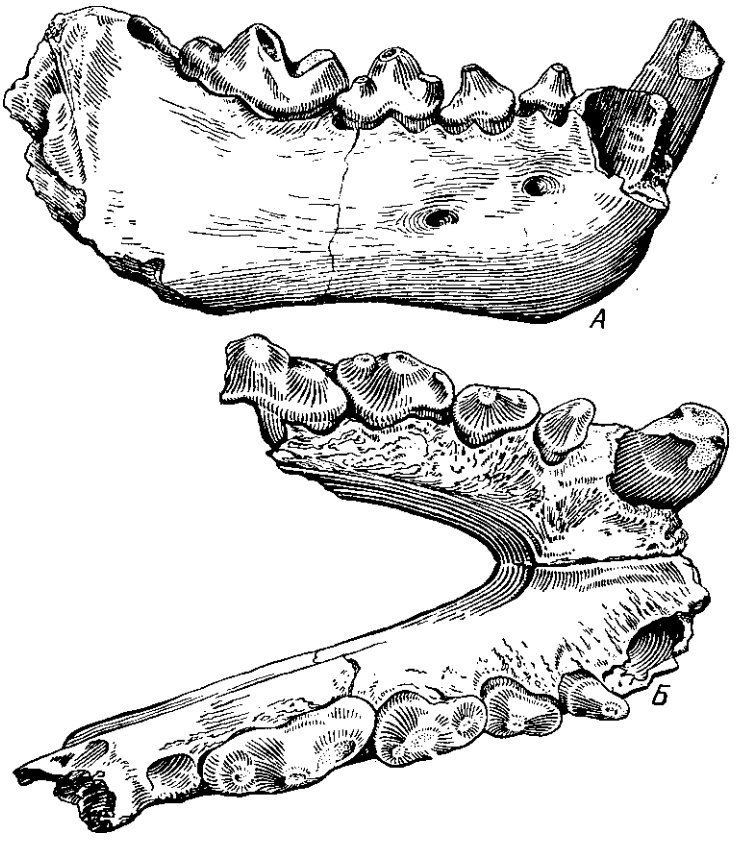


Рис. 225. *Eomellivora* aff. *wimani* Zdansky.
Нижняя челюсть, × 2/3. *А* — сбоку, *Б* — сверху (Орлов, 1947)

ПОДСЕМЕЙСТВО MELINAE BURMEISTER, 1850

Костное нёбо далеко простирается назад за задний край коренных зубов. Слуховые пузыри большие, почти всегда уплощенные, и не достигают впереди суставных впадин для нижней челюсти[1]. Зубы с преобладанием бугорчатого типа. Число переднекоренных полное или P_1^1 отсутствуют. P^4 относительно короткий; у древних — с внутренним выступом коротким и простым, у более поздних — с широким и длинным, нередко снабженным двумя-тремя зубцами. M^1 длиннее, чем P^4, равен ему или немногим короче, часто с полулунным протоконом, высоким внутренним воротничком и дополнительными мелкими бугорками; соотношение его длины и ширины

[1] Кроме рода *Taxidea* — со вздутыми и приближенными к суставной впадине слуховыми пузырями.

различно. Метаконид M_1 большой, не ниже протоконида; талонид длинный, — его длина равна или больше половины длины всего зуба; чашевидный, окруженный валиком с зубцами. M_2 имеется. Конечности стопо- или полустопоходящие. Ср. миоцен — ныне.

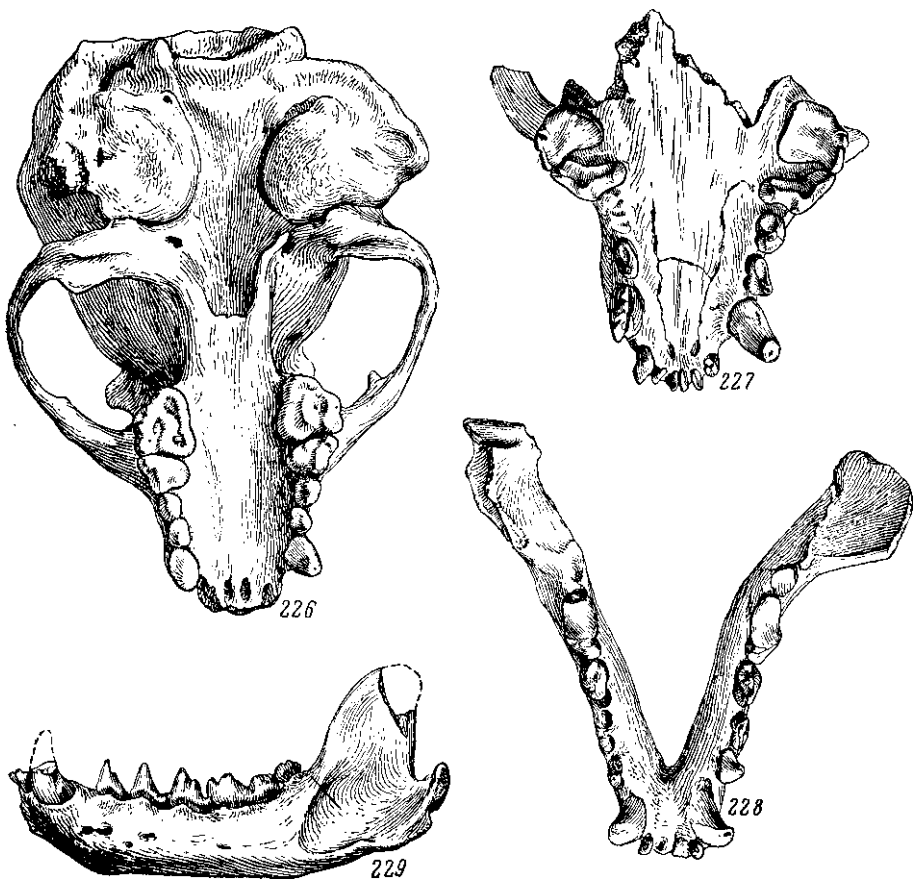


Рис. 226—229

Рис. 226—*Parataxidea sinensis* Zdansky. Череп, × ок. 1. Н. плиоцен Китая (Zdansky, 1924). Рис. 227 — *P. crassa* Zdansky. Часть черепа, × ок. 1. (Колл. ПИН, № 2346/166). Рис. 228 — *P. crassa* Zdansky, нижняя челюсть, × ок. 1 (колл. ПИН, № 2346/168). Рис. 229 — *P. crassa* Zdansky. Нижняя челюсть, × ок. 1 (колл. ПИН, № 2346/275). В. миоцен или н. плиоцен В. Казахстана, г. Павлодар (с оригиналов. Орлов, 1941)

Parataxidea Zdansky, 1924. Тип рода — *P. sinensis* Zdansky, 1924; н. плиоцен, Китай. Скуловые дуги очень широко раскинуты в стороны. P_1^1 отсутствуют. P^4 в очертании косотреугольный, с длинным внутренним выступом против передней части зуба, снабженным двумя зубцами; M^1 в длину и ширину почти одинаков и по длине почти равен P^4 или больше него; у него паракон и метакон развиты в равной степени. P_4 с задним бугорком, M_2 по длине около $^1/_3 M_1$. (Рис. 226—229.) Несколько видов. В СССР — в. миоцен или н. плиоцен С. Казахстана (Павлодар). В. миоцен — н. плиоцен Европы, Азии.

Meles Brisson, 1862. Барсук. Тип рода — *Ursus meles* L., 1758; соврем., Швеция. Скуловые дуги раскинуты в стороны умеренно. P_1^1 большей частью есть. P^4 в очертании почти равнобедреннотреугольный, с внутренним выступом умеренной длины, почти против середины зуба, с двумя зубцами и иногда с поперечным гребнем, спускающимся вниз от амфикона; M^1 в длину несколько больше, чем в ширину, и в $1^1/_2$—2 раза длиннее, чем P^4; его метакон меньше паракона; нижние переднекоренные от переднего к заднему увеличиваются. P_4 без заднего бугорка, с низкой пяткой; длина M_2 около $^1/_2$ длины M_1. (Рис. 230.) Несколько видов. В СССР — плейстоцен Апшеронского п-ова (Бинагады), Крыма и Закавказья (в. палеолит). Н. плиоцен — ныне Европы, Азии.

Parameles Rostshin, 1949. Тип рода — *P. ferus* Rost., 1949; в. плиоцен, Одесса («катакомбы»). Сходен с *Meles* по основным признакам его диагноза. Отличия: затылок шире и ниже, лицевой отдел черепа короче, сосцевидные отростки сильнее отклонены в стороны; клыки длиннее, тоньше и острее, верхний плотоядный зуб (P^4) трапециевидный в очертании, с тремя зубцами на внутреннем выступе; M^1 длиннее — в длину раза в два больше, чем в ширину, и в два и более раза длиннее, чем P^4; число мелких бугорков на нем больше; P_3 меньше, чем P_2. Один вид, известен из одного местонахождения.

Кроме того: *Stromeriella* Dehm, 1950 (н. миоцен Европы); *Trochictis* Meyer, 1842 (ср. миоцен — н. плиоцен Европы); *Trochotherium* Fraas, 1870 и *Promeles* Zittel, 1890 (в. миоцен — н. плиоцен Европы); *Plesiomeles* Viret et Crusafont-Pairó, 1955 (в. миоцен Испании); *Arctomeles* Stach, 1951 (в. плиоцен Польши); *Melodon* Zdansky, 1924 (в. миоцен — н. плиоцен Азии); *Parame-*

les Joung et Liu, 1950 (н. плейстоцен Азии)[1], *Taxidea* Waterhouse, 1839 (в. плиоцен и ныне С. Америки) и четыре современных рода в Азии.

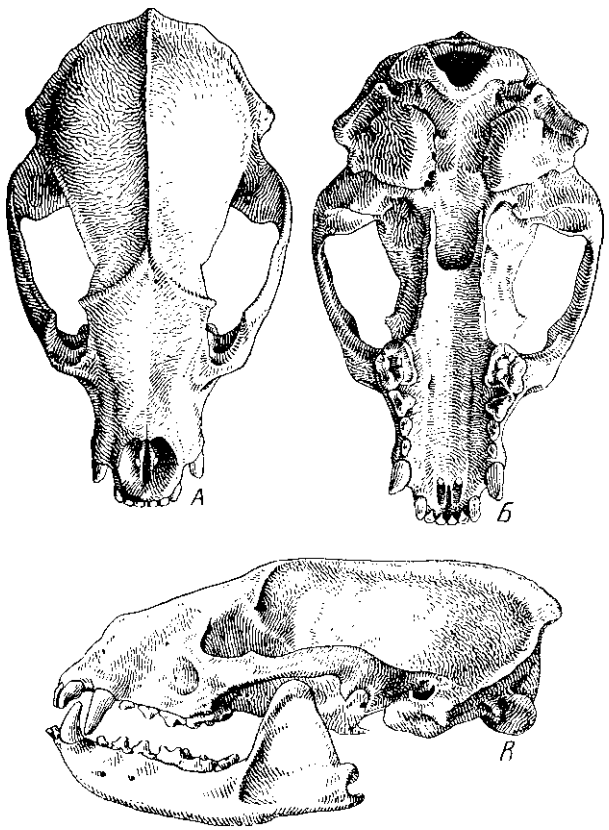


Рис. 230. *Meles meles* L. $\times^3/_4$. Современный
А — череп сверху; *Б* — снизу, *В* — сбоку с нижней челюстью (Новиков, 1956)

ПОДСЕМЕЙСТВО MEPHITINAE GILL, 1872

Задний край нёба не выступает назад за задний край коренных зубов или выступает за него недалеко. Слуховые пузырн вздуты слабо. Зубы смешанного, режущебугорчатого типа. P почтн всегда, а иногда и P отсутствуют. P^4 умеренно длинный, с внутренним выступом удлиненным, но узким; M^1 короче или длиннее, чем P^4, с длиной большей или меньшей, чем ширнна. Метаконид на M_1 имеется, небольшой, ниже, чем параконид, талонид короткий, — его длина меньше или около половины длины всего зуба; чашевидный, иногда с зубчиками по краю. M_2 имеется. Конечности большей частью пальцеходящие. Ср. миоцен — наст. время.

[1] Гомоним *Parameles* Rostshin, 1949, подлежит переименованию.

Promephitis Gaudry, 1861. Тип рода — *P. larteti* Gaudry, 1861; н. плиоцен, Греция (Пикерми). Задний край нёба на уровне задних краев M^3. Число P у разных видов различно. Длина P^4 больше ширины и больше длины M^1; длина M^1 меньше его ширины; длина талонида M_1 меньше половины длины зуба. (Рис. 231.) Несколько видов. В СССР — мэотис Одесской области (Ново-Елизаветовка, Гребеники). В. миоцен (мэотис) — в. плиоцен Европы; н. плиоцен Азии.

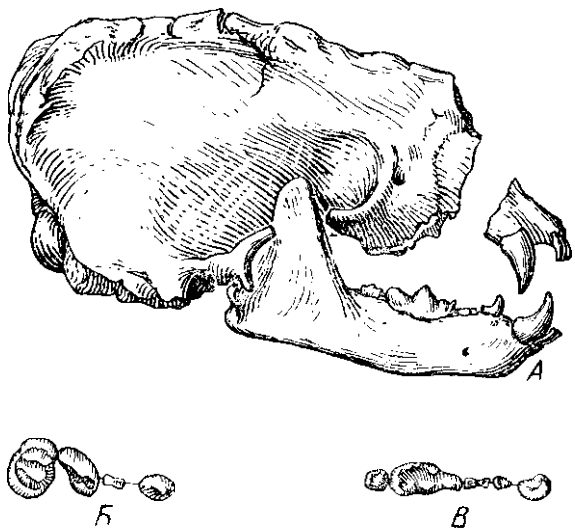


Рис. 231. *Promephitis larteti* Gaudry, $\times 1$
А — череп, *Б* — верхние коренные зубы, *В* — нижние коренные зубы. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикерми (Gaudry, 1862—1867)

Кроме того: *Trocharion* Major, 1903 (ср. миоцен — н. плиоцен Европы); *Pliogale* Hall, 1930 и *Martinogale* Hall, 1930 (н. плиоцен С. Америки); *Brachyprotoma* Brawn, 1908 и *Osmotherium* Cope, 1896 (плейстоцен С. Америки); *Mephitis* Cuvier, 1800 (скунс) (плейстоцен и ныне С. Америки). *Spilogale* Gray, 1865 (в. плиоцен — ныне С. Америки); *Conepatus* Gray, 1837 (плейстоцен — ныне С. Америки и современный, Ю. Америка).

ПОДСЕМЕЙСТВО LUTRINAE BAIRD, 1857

Костное нёбо далеко простирается назад за уровень зубного ряда. У некоторых форм в отлнчие от других лицевой отдел черепа очень сильно укорочен, мозговая коробка очень широкая и низкая, сильно суженная позади глазниц. Слуховые пузыри уплощенные, далеко не достигают впереди суставных впадин для нижней челюсти. Зубы с преобладанием бугорчатого типа. Нижних резцов два-три. P часто отсутствуют; P^4 у поздних значительно укорочен, с длинным и широким внут-

ренним выступом. M^1 у древних треугольный, трехбугорчатый, значительно короче, чем P^4, у более поздних — четырехугольный, иногда четырехбугорчатый, немногим короче или не короче, чем P^4. M_1 с метаконидом, немногим более низким, чем параконид, с низким тригонидом и широким талонидом, длина которого от $^1/_3$ до $^1/_2$ длины зуба; у древних талонид гребневидный, у поздних—чашевидный, с зубцами по краю. M_2 имеется. Конечности короткие, расширенные, особенно кисть и стопа (приспособлены к плаванию). В. олигоцен — ныне.

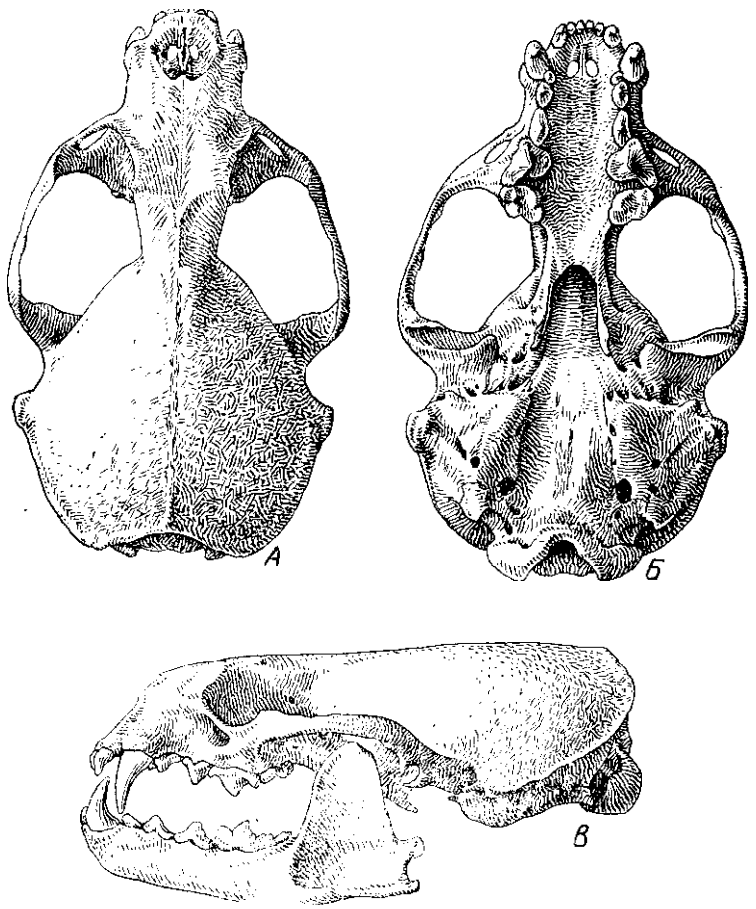


Рис. 232. *Lutra lutra* L. Современный
Череп. × $^1/_3$. *А* – сверху, *Б* – снизу, *В* – сбоку с нижней челюстью (Новиков 1956)

Lutra Brisson, 1762. Выдра. Тип рода — *Mustela lutra* L., 1758; соврем., Швеция. Лицевой отдел черепа короткий, меньше $^1/_2$ длины мозгового; мозговая коробка сильно сжата позади глазниц, низкая, уплощенная; верхняя линия профиля прямая; подглазничное отверстие вдвое больше альвеолы клыка. Нижних резцов три. Коренные зубы сравнительно высокие, с острыми зубцами. P^1 сдвинут внутрь от клыка, иногда отсутствует; P_1 нет. Внутренний выступ P^4 длинный: его длина около $^2/_3$ длины зуба. M^1 поперечноовальный, с четырьмя буграми; его длина — $^2/_3$ и более его ширины и около $^2/_3$ длины P^4. M^2 отсутствует. Нижние P, иногда кроме P_4, без добавочных зубцов позади. P_4 позади слабо расширен. M_1 с талонидом примерно одинаковой длины и ширины; его талонид позади с гребневидным гипоконидом. M_2 маленький, овальный, его ширина не меньше или больше длины. (Рис. 232.) В СССР — ср. сармат (Кишинев); в. плейстоцен (указана для Дона, возможна везде). Н. плиоцен или в. миоцен — ныне З. Европы и Азии; в. плиоцен — ныне С. Америки; современная Ю. Америки, Африки.

Кроме того: *Potamotherium* Geoffroy, 1833, *Paralutra* Roman et Viret, 1934 (в. олигоцен — ср. миоцен Европы); *Sthenictis* Peterson, 1910, *Mionictis* Matthew, 1924, *Lutravus* Furlong, 1932 (миоцен — плиоцен С. Америки); *Sivalictis* Pilgrim, 1932, *Vishnuonyx* Pilgrim, 1932, *Sivaonyx* Pilgrim, 1931 (плиоцен Азии); *Nesolutra* Bate, 1935 (плейстоцен о-ва Мальта); *Cyrnaonyx* Helbing, 1935 (плейстоцен Европы); *Enhydriodon* Falconer, 1868 (плиоцен Европы, Азии, Африки); шесть современных родов.

СЕМЕЙСТВО URSIDAE GRAY, 1825. МЕДВЕЖЬИ

Лицевой отдел черепа средней длины и нешироким: его длина около $^1/_2$ длины мозгового отдела и обычно больше ширины у переднего края глазниц. Слуховые пузыри небольшие, слабо вздутые или плоские. Костное нёбо у древних форм не заходит назад за зубы, у поздних — далеко продолжается за них. Алисфеноидный канал имеется. Горизонтальные ветви нижней челюсти относительно короткие и высокие. $I\frac{3-2}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4-1}{4-1}M\frac{2}{3}$. I^1 отсутствует только у *Melursus*. Клыки массивные. Плотоядные зубы у древних длинные, режущие, у более поздних укорачиваются и теряют режущий характер. Заднекоренные, кроме M_1, у поздних удлиняются. P^4 с внут-

ренним протоконовым выступом разной величины, перемещающимся у поздних форм к заднему концу зуба; у ранних форм с тремя, у поздних — с двумя корнями. Соотношение длины P^4 и M^1 различно. Верхние заднекоренные у древних короткие, широкие, у поздних длинные; M^1 с изменчивым соотношением длины внешнего и внутреннего краев. M^2 всегда есть, большой, M^3 отсутствует. $M_{2,3}$ всегда есть, длинные. Конечности короткие, стопоходящие. Плечевая кость обычно без среднего и внутреннего надмыщелковых отверстий. Локтевая и лучевая кости почти одинаково массивны. Кисть и стопа обычно короткие, широкие, всегда пятипалые с пальцами почти одинаковой длины. Третьи фаланги притупленные. Хвост обычно короткий. Ср. миоцен — ныне.

Ursavus Schlosser, 1899. Тип рода—*Cephalogale breverhinus* Hofmann, 1887; в. миоцен, Германия (Фойтсберг). Переднекоренные не сокращены в числе. P^4 без парастиля или иногда с ним, с внутренним выступом в средней или передней части зуба. Задний конец P^4 за подглазничным отверстием. P^4 короче M^1. Длина и ширина M^1 почти одинаковы. M^2 короткий, длина его немного больше ширины и значительно меньше длины P^4+M^1, с небольшой пяткой, сужнвается назад постепенно. P_4 широкий. M_1 значительно длиннее M_2. M_3 короче P_4. Признакн черепа неизвестны. Несколько видов. В СССР — ср. миоцен С. Кавказа (Беломечетская); ср. миоцен — н. плиоцен Европы; ср. миоцен С. Америки (?).

Agriotherium Wagner, 1837 (*Hyaenarctos* Falconer et Cautley, 1840). Тип рода — *Ursus sivalensis* Falc. et Cautl., 1836; в. плиоцен (в. сивалик, вероятно, горизонт пинджор), Индия (Сиваликские холмы). Стреловидный гребень высокий. Профиль лба очень слабо вогнутый. Нёбо очень немного продолжается назад за зубы, широкое (ширина его у передних концов M^1 значительно больше длины M^1+M^2), расширяющееся вперед: ширина у передних концов P^4 больше, чем у задних M^2. Переднекоренные сокращены в числе: отсутствуют P^1_1. P^4 с парастилем и хорошо развитым внутреннним выступом в средисй части зуба. Задний конец P^4 за подглазиичным отверстием. P^4 иесколько длиннее M^1. Длина M^1 больше его ширины. M^2 короткий, длина его немного меньше ширины и значительно меньше длины P^4+M^1; без пятки, назад не суживается. P_4 узкий (ширина его около $^1/_2$ длины), с одним конусом (протоконидом) и простой пяткой. M_1 длиннее M_2, M_3 короче P_4. (Рис. 233.) Несколько видов. В СССР — ср. или в. плиоцен Одессы («катакомбы»); ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер) [1]; н.—в. плиоцен З. Европы, н.—ср. плиоцен С. Америки, ср. плиоцен — плейстоцен Азии.

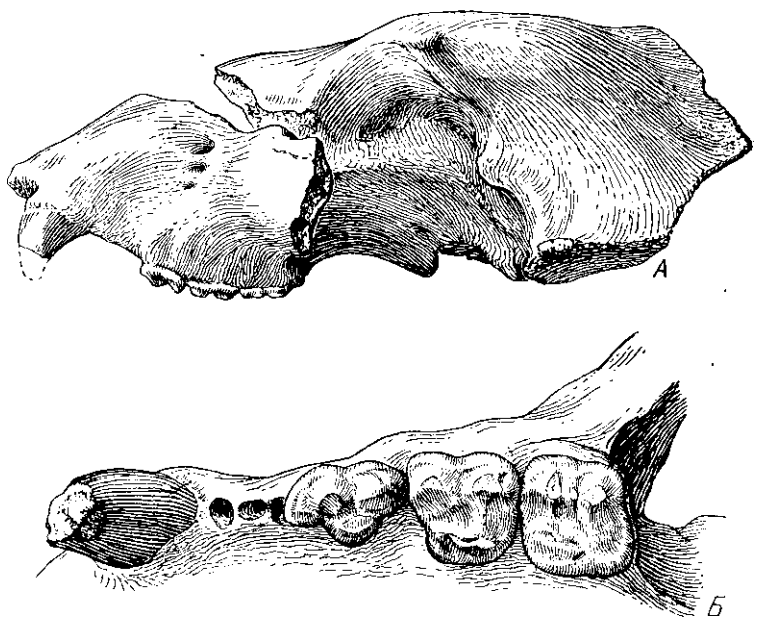


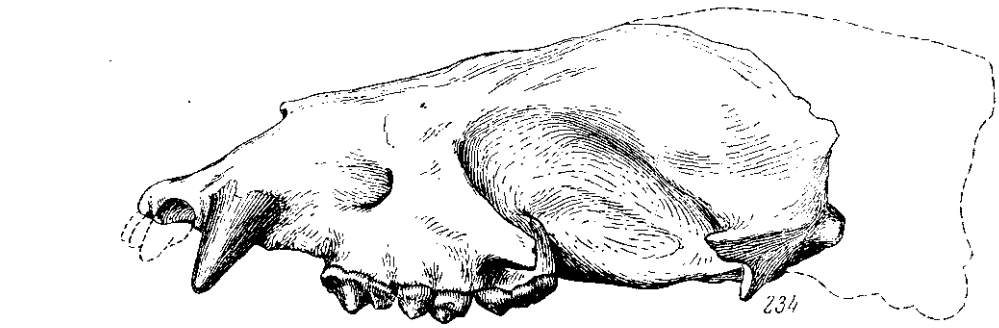
Рис. 233. *Agriotherium sivalensis* (Falconer et Cautley)
А — череп, × ок. $^1/_4$. *Б* — верхняя челюсть с С, P^4 — M^2, × $^1/_2$. В. плиоцен Индии, Сиваликские холмы (Falconer a. Cautley, 1847)

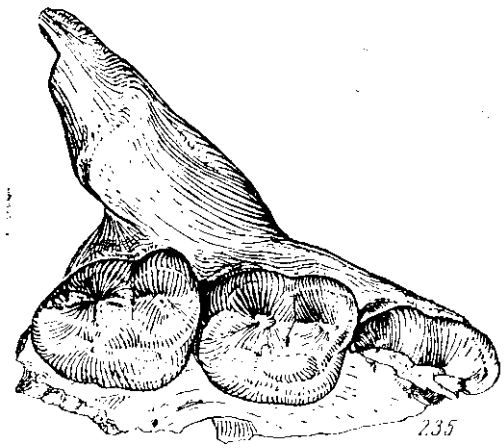
Indarctos Pilgrim, 1913. Тип рода—*I. salmontanus* Pilgrim, 1913; н. плиоцен (ср. сивалик, горизонт док—патан), С. Индия, Салт Ранж. Стреловидный гребень высокий. Профиль лба почти прямой. Размах мыщелков неизвестен. Носовые кости кончаются на уровне заднего края клыков. Нёбо не продолжается назад за зубы; широкое (ширина у передних краев M^1 больше длины M^1+M^2); расширяющееся вперед: ширина у передних краев P^4 больше, чем у задних M^2. Переднекоренные не сокращены в числе. P^4 с небольшим парастилем, с хорошо развитым внутренним выступом в средней части зуба. Задний конец P^4 за подглазничным отверстнем. P^4 равен или длиннее M^1. Длина M^1 немного больше его ширины. M^2 короткий, — длина его немного больше ширины и значительно меньше

[1] Н. К. Верещагин, 1954.

длины P^4+M^1; с небольшой пяткой, суживается назад постепенно. P_4 широкий (ширина его около $^2/_3$ длины). M_1 длиннее M_2. Соотношение длины M_3 и P_4 изменчиво. (Рис. 234—236.) Много видов. В СССР — ср. плио-

носовых костей — впереди переднего края P^4. Нёбо далеко продолжается назад за зубы, неширокое (ширина его у передних краев M^1 почти равна длине M^1+M^2), не расширяющееся вперед. Три передние P малы и с воз-





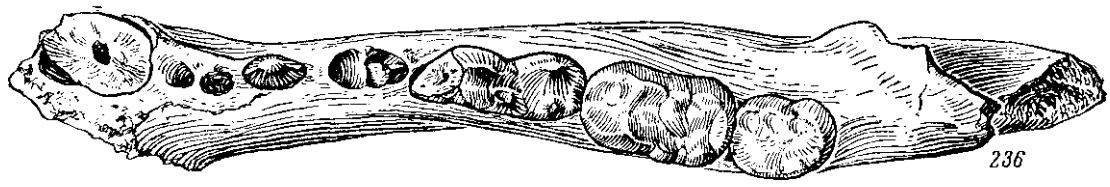


Рис. 234—236. *Indarctos* sp.

Рис. 234—череп, $\times^1/_3$. Н. плиоцен—о-в Самос (Helbing, 1932). Рис. 235—верхняя челюсть с P^4-M^2, $\times^2/_3$. Неоген Одесской обл.—г. Ананьев (колл. ПИН, № 355—92). Рис. 236—нижняя челюсть с C, P_2, M_1-M_3. $\times 1$. Ср. (?) плиоцен С. Кавказа, Косякинский карьер (колл. ПИН № 225—253)

цен, окрестности Ставрополя (Косякинский карьер). Н. плиоцен Европы и С. Америки; ср. плиоцен Азии.

Ursus Linnaeus, 1758. Тип рода — *U. arctos* L., 1758; соврем., Швеция. Стреловидный гребень невысокий. Профиль лба большей частью слабо вогнутый. Размах затылочных мыщелков обычно меньше длины $P^4—M^2$. Носовое отверстие округлое, с примерно равными высотой и шириной. Передний край

растом легко выпадают, особенно P_2^2. P^4 — без парастиля, с большим виутренним выступом в задней части зуба, несущим протокон; расположен далеко впереди подглазничного отверстия. P^4 короче M^1; длина M^1 значительно больше его ширины. M^2 длинный: длина его почти вдвое больше ширины и очень немногим меньше или не меньше длины P^4+M^1, с длинной пяткой, суживается назад постепенно. P_4 узкий (ширина его немногим боль-

ше $^1/_2$ длины), с одним зубцом (протоконидом) и простой пяткой. M_1 по длине примерно равен M_2, M_3 обычно почти в два раза длиннее P_4. (Рис. 237.) Много видов. В СССР — ор. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер); плейстоцен (повсеместно) — ныне. Н. плиоцен — ныне в Европе, плейстоцен — ныне в С. Америке и Азии.

Spelaearctos Geoffroy, 1836. Пещерный медведь. Тип рода—*Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794; плейстоцен, Европа. Профиль лба большей частью резко вогнутый. Носовое отверстие овальное или грушевидное, с высотой значительно больше ширины; передний край носовых костей почти против передних краев P^4. Отсутствуют $P^{1,2}_{1-3}$ и обычно P^3. P_4 широкий (ширина его около $^2/_3$ длины), с тригонидом (прото-, пара- и метаконид) и гипоконидом на широкой пятке. M_1 несколько длиннее M_2. Остальные признаки, как в диагнозе рода *Ursus*. (Рис. 238—240.) Несколько видов. В СССР н.—ср. плейстоцен Европейской части, Урал (на севере до Среднего Урала), Западной Сибири (Омский район). Н.—ср. плейстоцен Европы, Азии (Китай). Некоторыми принимается за подрод рода *Ursus*.

Thalarctos Gray, 1825 (*Thalassarctos* Gray, 1825)[1]. Белый или полярный медведь. Тип рода — *Ursus maritimus* Phipps, 1774; соврем., Шпицберген. Профиль лба от слабо вогнутого до почти прямого. Размах затылочных мыщелков больше длины P^4—M^2. Нёбо широкое (ширина у передних краев M^1 больше длины M^1+M^2), слегка расширяющееся вперед; ширина его у передних краев P^4 больше, чем у задних M^2; отсутствуют P^2_2, а иногда и P_3, но в виде исключения могут сохраняться все. P^4 с очень маленьким внутренним выступом в задней части зуба; M^2 значительно короче P^4+M^1, с короткой пяткой, резко суживается к заднему концу. M_1 несколько длиннее M_2; M_3 немного длиннее P_4. Остальные признаки, как в диагнозе рода *Ursus*. (Рис. 241.) Один вид. Плейстоцен (?) — ныне, острова и побережье Ледовитого океана (в Сибири до 70° с. ш., в С. Америке до 55° с. ш.). Некоторыми исследователями принимается за подрод рода *Ursus*.

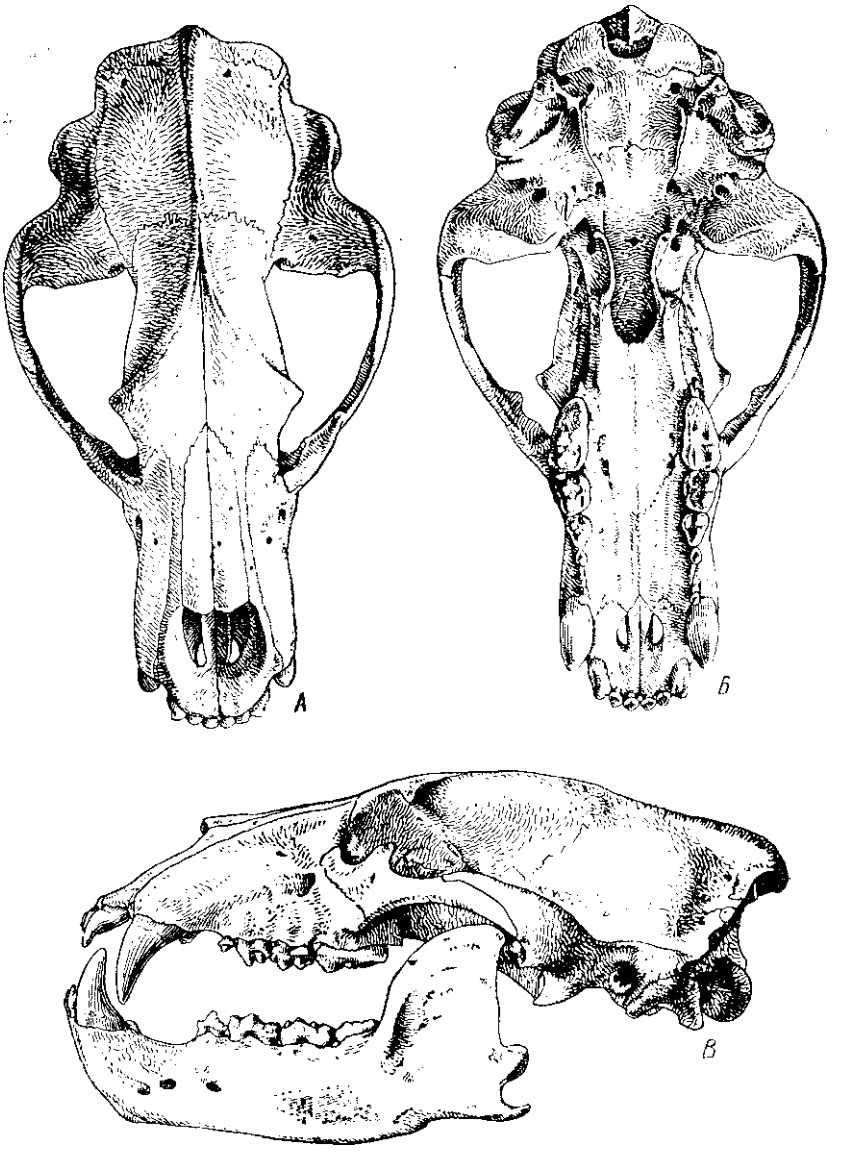


Рис. 237. *Ursus arctos* L. Современный
Череп, $\times^1/_4$. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*- сбоку (Новиков, 1956)

Кроме того: *Plionarctos* Frick, 1926 (н. плиоцен С. Америки); *Arctodus* Leidy, 1954 и *Tremarctotherium* Kraglievich, 1926 (плейстоцен С. Америки); *Arctotherium* Bravard, 1957 и *Pararctotherium* Amegi-

[1] Первое название — в июне 1825 г., второе — в ноябре 1825 г.

no, 1904 (плейстоцен Ю. Америки); *Tremarctos* Gervais, 1855 (ныне, Ю. Америка); *Selenarctos* Heude, 1901 (ныне, Азия);

ставляет его наружную или переднюю часть н 2) энтотимпанальной, которая составляет его внутреннюю или заднюю часть. Слуховые

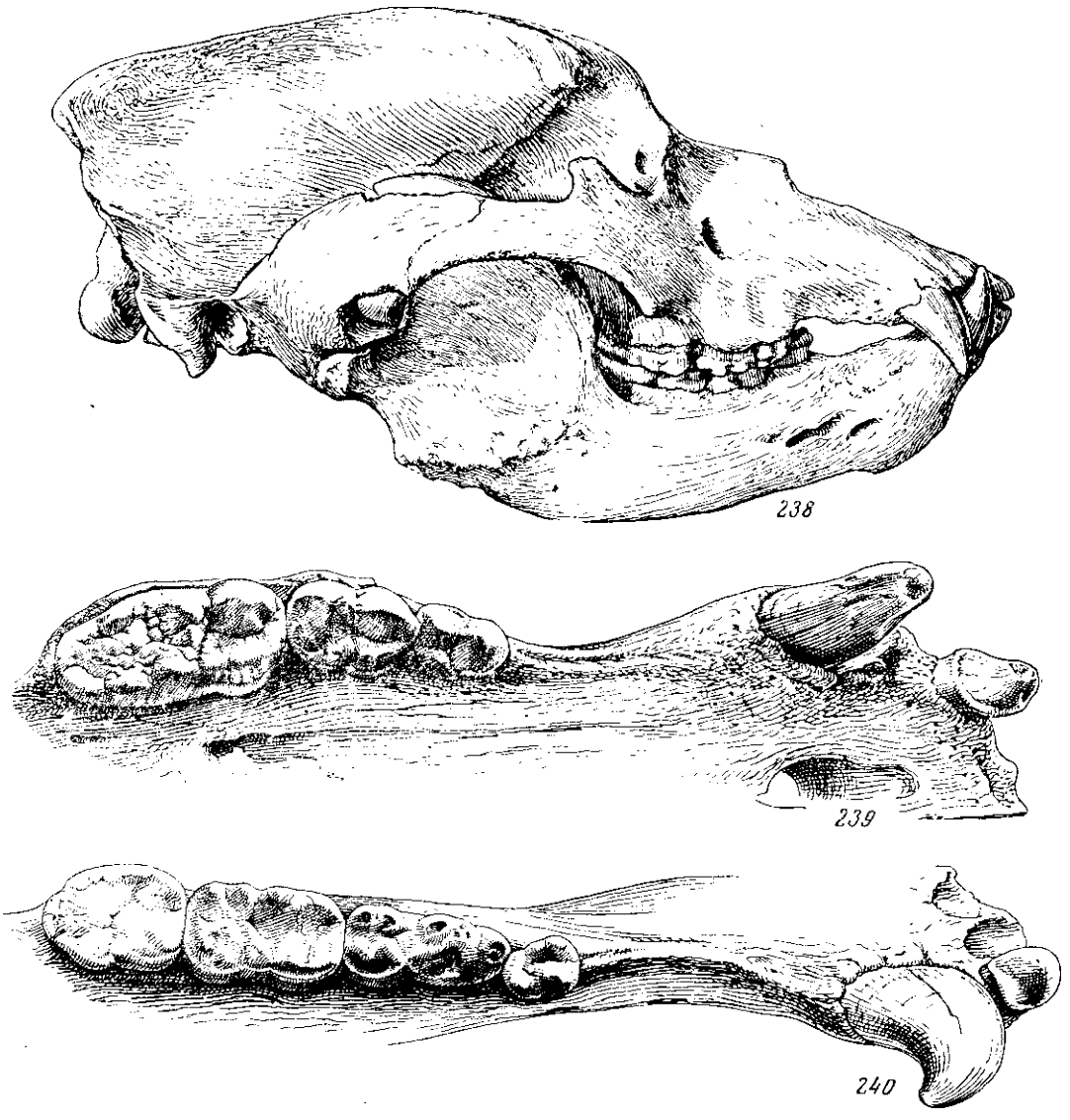


Рис. 238—240. *Spelaearctos spelaeus* (Rosenmüller)

Рис. 238—череп с нижней челюстью, × 1/3. Ср. плейстоцен С. Кавказа, окр. г. Краснодара (колл. ПИН, № 2283—362). Рис. 239—верхние I^3, C, P^4, M^{1-2}, × 2/3. Рис. 240—нижние I_3, C, P_4—M_3, × 2/3. Плейстоцен Австрии, Грац

Helarctos Horsfield, 1825 (в. плиоцен Европы, плейстоцен — ныне Азии); *Melursus* Meyer, 1793 (плейстоцен — ныне Азии).

НАДСЕМЕЙСТВО FELOIDEA SIMPSON, 1931 (=AELUROIDEA FLOWER, 1869)

Барабанная кость имеет форму полукольца. Слуховые пузыри образованы двумя костями (рис. 201,*A*): 1) барабанной, которая составляет его наружную или переднюю часть и 2) энтотимпанальной, которая составляет его внутреннюю или заднюю часть. Слуховые пузыри вздутые. Верхнечелюстная обонятельная раковина маленькая, скрученная, не закрывает собой спереди всех остальных раковин носовой полости. Клыки в разрезе округлые, часто сплющенные, с режущим задним краем и высотными бороздами. M_3^3 всегда отсутствуют. Когти часто втяжные. В. эоцен — ныне. Три семейства: Viverridae, Hyaenidae и Felidae.

СЕМЕЙСТВО VIVERRIDAE GRAY, 1821. ВИВЕРРОВЫЕ

Череп почти всегда узкий и длинный. Слуховые пузыри образованы почти в равной степени барабанной и энтотимпанальной костями или преимущественно энтотимпанальной, иногда в отличие от других Feloidea не вполне окостеневшие (у рода *Nandinia*). Костный слуховой канал умеренно длинный или короткий. Алисфеноидный канал большей частью имеется. $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4-3}{4-3}\ M\frac{2}{2}$. Клыки большей частью длинные, острые, часто с высотными бороздками. Из переднекоренных иногда отсутствуют только $P\frac{1}{1}$. M^1 почти всегда крупный, треугольный; M^2 почти всегда есть. Плотоядные зубы большей частью слабо специализованы (кроме *Cryptoprocta, Fossa* и некоторых других родов); P^4 почти всегда с сильным внут-

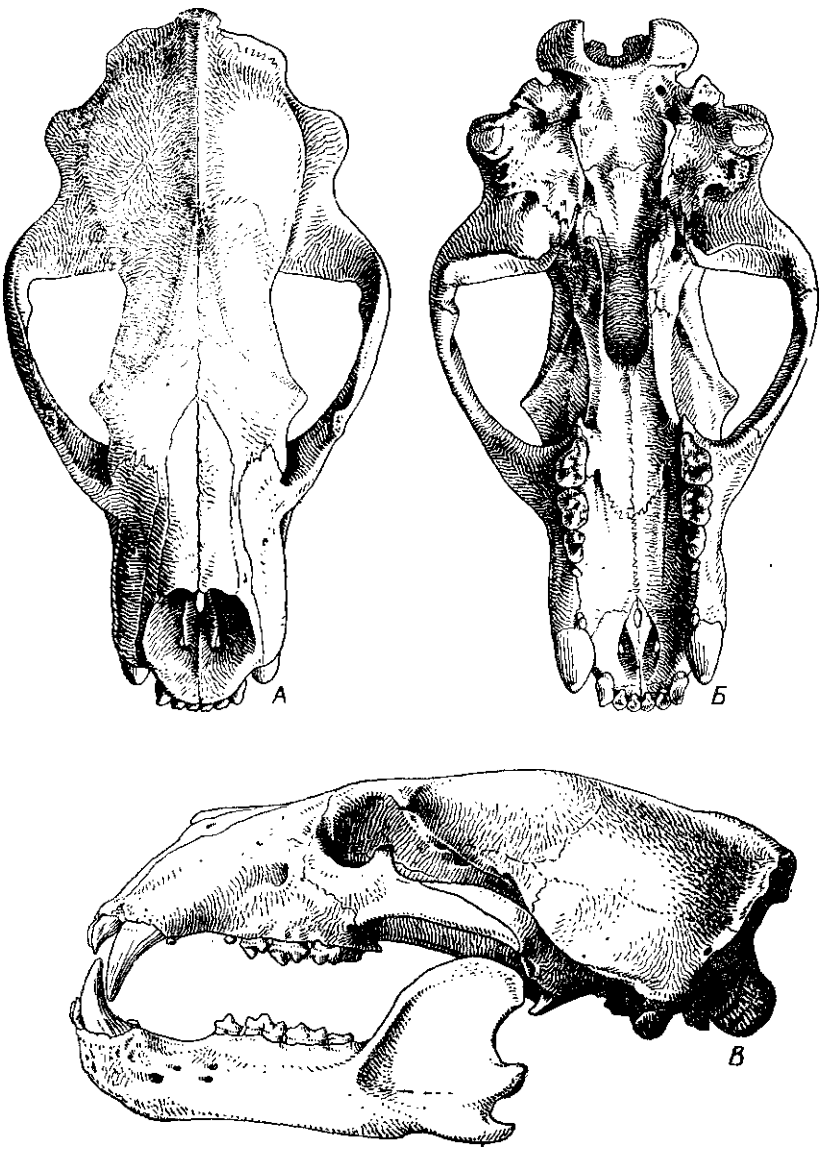


Рис. 241. *Thalarctos maritimus* (Phipps). Современный
Череп, ×1/3. *А*—сверху, *Б*– снизу, *В*—сбоку (Новиков, 1956)

ренним выступом, с небольшим лезвием метастиля; широкий и короткий — не длиннее, чем M^1+M^2; M_1 почти всегда без продольного лезвия, с широким тригонидом и длинным талоинидом. M_2 всегда есть. Конечности, как правило, короткие; четырех-пятипалые, стопо- или полупальцеходящие. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием или без него, без среднего. Вторые фаланги с симметричным или асимметричным нижним концом, третьи — умеренно сплющенные, с небольшим воротничком; когти невтяжные или слабо втяжные. В. эоцен или н. олигоцен — ныне. Семь подсемейств: Stenoplesictinae, Viverrinae, Paradoxurinae, Hemigalinae, Galidiinae, Herpestinae, Cryptoproctinae. Значительно отличается систематика Viverridae у Грегори и Гельмана (1939): в семейство включена часть миацид (стр. 198), число подсемейств увеличено до 11, Cryptoproctinae перенесены в сем. Felidae и т. д. Здесь приведено расчленение, принятое в сводке Симпсона 1945 г.

ПОДСЕМЕЙСТВО STENOPLESICTINAE SCHLOSSER, 1923

Череп длиный и узкий; зубы резко выраженного хищного типа (сходны с Felidae): P^4 узкий — ширина около $^1/_2$ длины, с острым

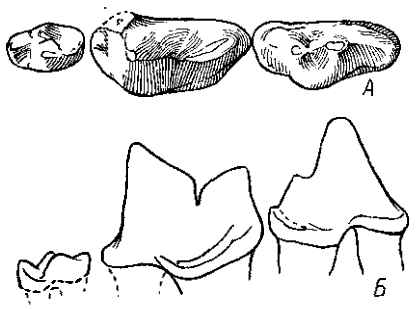


Рис. 242. *Palaeoprionodon gracilis* Matthew et Granger
P_4—M_2, ×2,5. *А*—сверху, *Б*—сбоку. Ср. олигоцен Монголии (Matthew and Granger, 1924)

метаконом и небольшим внутренним (протоконовым) выступом. M^1 треугольный, короткий, вытянутый в ширину; его паракон значительно крупнее метакона, воротничок едва заметен, парастиль хорошо развит. На M_1 параконид перемещен вперед от протоконида, оба сужены и вытянуты, образуя режущее лезвие; метаконид небольшой, расположен против заднего края протоконида, талонид маленький — его длина меньше $^1/_4$ длины всего зуба, чашевидный. M^2 и M_3 отсутствуют. Кости конечностей длинные, тонкие; особенно в части плюсны; астрагал с глубокой бороздой блока. В. эоцен или н. олигоцен — н. миоцен.

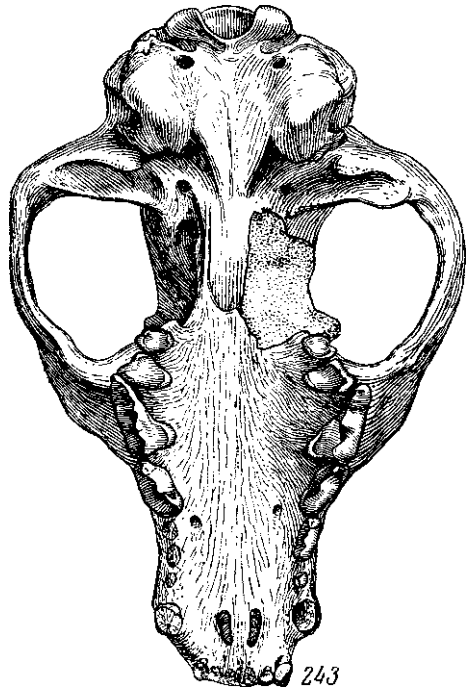
Palaeoprionodon Filhol, 1880. Типа рода — *P. lamandini* Filhol.; в. эоцен или н. олигоцен, Франция (Керси). P_2 значительно меньше, чем P_3 и P_4, одинаковые по величине. Метаконид M_1 сращен с протоконидом, талоинид очень маленький; M_2 вытянутый, с четырьмя зубцами; талонид не обособлен. (Рис. 242.) Два вида. В. эоцен или н. олигоцен З. Европы; ср. олигоцен (формация хзанда-гол) Монголии (вид *P. gracilis*, отнесенный к этому роду предположительно).

СЕМЕЙСТВО HYAENIDAE GRAY, 1869. ГИЕНОВЫЕ

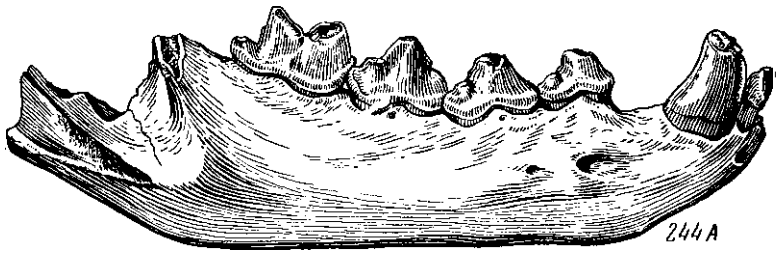
Череп от узкого, длинного до короткого, широкого. Слуховые пузыри образованы преимущественно барабанной костью; костный слуховой канал умеренно длинный. Алисфеноидный канал большей частью отсутствует. $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4-3}{4-3}$ $M\frac{2-0}{2-1}$. Клыки массивные, почти всегда без режущих краев и высотных борозд. Из переднекоренных отсутствуют иногда только P_1^1. M^1 и M^2 у более поздних форм уменьшаются и исчезают. Плотоядные зубы резко выраженного режущего типа: P^4 с коротким, иногда рудиментарным, внутренним выступом, с длинным зубцом парастиля и сильно удлиненным в форме лезвия метастилем; часто длиннее, чем M^1+M^2. M_1 — также с лезвием, состоящим из пара- и протоконида; метаконид у более примитивных большой, позже уменьшается и исчезает; талонид имеется, маленький, иногда едва заметный. M_2 у более поздних отсутствует. Иногда (у *Proteles*) коренные зубы все однородные, упрощенные, сплюснуто-конические. Конечности длинные, пальцеходящие, передние длиннее задних; передние почти всегда (кроме *Proteles*), а задние всегда четырехпалые. Плечевая кость без внутреннего, но со средним надмыщелковым отверстием. Вторые фаланги с симметричным нижним концом, третьи — слабо сплющенные, низкие (высота около $^1/_2$ длины), с очень коротким воротничком в основании и небольшим задневнутренним выступом; когти невтяжные (рис. 203 *Б*). Ср. миоцен — ныне. Три подсемейства: Protelinae, Ictitheriinae, Hyaeninae.

ПОДСЕМЕЙСТВО ICTITHERIINAE TROUESSART, 1897

Череп длинный, узкий; стреловидный гребень развит слабо, затылочная кость низкая и широкая, в очертании полукруглая. Число верхних переднекоренных полное; вторые заднекоренные имеются, относительно большие. $\frac{3}{3}$ увеличены по сравнению с $I^{1,2}_{1,2}$ незначительно; клыки длинные, тонкие. Нижние переднекоренные, кроме P_1, длинные, низкие; P_4 с большими задним и передним зубцами. P^4 со значительным внутренним выступом, M^1 большой, треугольный, M^2 имеется, развит различно. M_1 с большим метаконидом и с талонидом длиной около $^1/_3$—$^1/_4$ длины всего зуба; M_2 имеется, округлый, длиной около $^1/_4$ M_1 и больше. Один род.



243



244А

244Б

Рис. 243—244.

Рис. 243—*Ictitherium robustum* Nordmann. Череп снизу $\times^3/_5$. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикерми (Gaudry, 1867). Рис. 244—*Ictitherium hipparionum* (Gervais). Нижняя челюсть, $\times^3/_4$. *А*—сбоку, *Б*—сверху. В. миоцен или н. плиоцен. Казахстан—Павлодар (с оригинала, Орлов, 1941)

Ictitherium Wagner, 1848. Тип рода—*I. viverrinum* Roth et Wagner, 1848; н. плиоцен, Греция, Пикерми. (Рис. 243, 244.) Несколько видов. В СССР — в в. (?) сармате Крыма и Одесской обл., в мэотисе Украины и Молдавии и в в. миоцене или н. плиоцене С. Казахстана (Павлодар). В. миоцен (в. сармат) — н. плиоцен З. Европы, Азии.

ПОДСЕМЕЙСТВО HYAENINAE MIVART, 1882

Череп у древних — длинный и узкий, у более поздних — укороченный, широкий, особенно в лицевом отделе; стреловидный гребень от умеренного до очень высокого; затылочная кость умеренной высоты или, у поздних, очень высокая, узкая, треугольная. I^3_3 иногда увеличены сильно, клыки большие, массивные. P^1_1 у более поздних отсутствуют, остальные переднекоренные от сравнительно длинных и низких до очень коротких, высоких и массивных; передний зубец на P_4 очень мал или отсутствует. Внутренний выступ P^4 развит различно, M^1 разной величины, M^2 нет. M_1 с заточным метаконидом, иногда без него; его талонид маленький — с длиной меньше $^1/_4$ длины зуба. M_2 очень мал или отсутствует. Ср. миоцен — ныне.

Lycyaena Hensel, 1862. Тип рода *Hyaena chaeretis* Gaudry, 1861; н. плиоцен, Греция, Пикерми. Череп средней длины и ширины; стреловидный гребень развит умеренно, затылок в очертании полукруглый, средней высоты; затылочный гребень слабо выступает назад. I^3_3 увеличены незначительно. Число переднекоренных у более ранних видов полное, у более поздних P_1 исчезает. Переднекоренные, кроме P^1 и P^4, длинные, узкие и низкие, часто разделены промежутками, расположены на одной прямой. P^4 умеренно длинный, с большим внутренним выступом; M^1 крупный. M_1 с метаконидом, также умеренно длинный, его талонид относительно большой, с тремя зубцами, M_2 у ранних видов имеется. Несколько видов. В. миоцен —

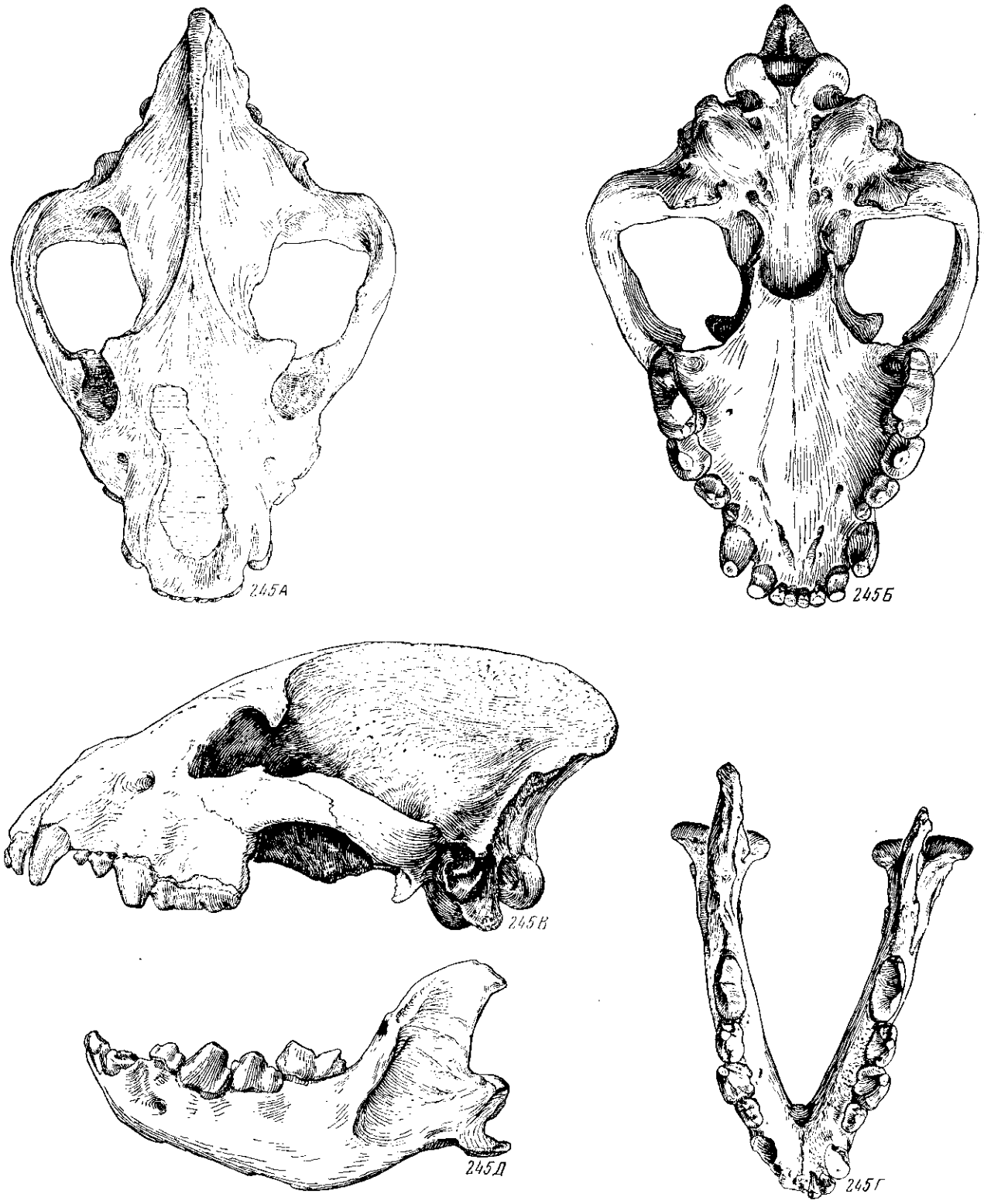


Рис. 245. *Crocuta spelaea* (Goldfuss)

Череп, ×1,3. *А*—сверху; *Б*—снизу, *В*—сбоку, *Г*, *Д*—нижняя челюсть (сверху и сбоку). Плейстоцен СССР—Казань (слепок, ПИН)

ср. плиоцен З. Европы, Азии; мэотис Украины (Ново-Елизаветовка) и Молдавии (Тараклия, Чимишлия).

Crocuta Kaup, 1828. Тип рода — *Canis crocuta* Erxleben, 1777; соврем., Африка. Череп короткий, широкий, особенно в лицевой части; суживается вперед постепенно; стреловидный гребень очень высокий, затылок в форме высокого и узкого треугольника; затылочный гребень сильно выступает назад. I^3_3 сильно увеличены по сравнению с I^1_1 и I^2_2. P^1 маленький или отсутствует, P_1 нет. Остальные переднекоренные, кроме P^4, короткие, широкие и высокие, большей частью плотно сближенные, иногда расположены косо, кулисообразно. P^4 очень длинный, его задняя лопасть (метастиль) почти всегда длиннее средней (амфикона), а в некоторых случаях лишь немногим короче двух передних, вместе взятых (парастиль+амфикон). Внутренний выступ P^4 хорошо развит, направлен медиально и несколько вперед или (у *C. eximia*) рудиментарен. M^1 очень маленький, с двумя корнями; с возрастом выпадает. M_1 очень длинный, его талонид маленький, иногда едва заметный с одним зубцом. M_2 отсутствует. (Рис. 245.) Несколько видов.

Некоторые выделяют часть видов в подрод *Percrocuta* Kretzoi (тип *H. eximia* Roth et Wagner, н. плиоцен, Пикерми, Греция).

В СССР — ср. миоцен Кавказа (Беломечетская, *Crocuta* sp.?), в. сармат и мэотис Украины и Молдавии (*C. eximia*, ср. или в. плиоцен Одессы и повсеместно в плейстоцене. В. миоцен—плейстоцен З. Европы, Азии, соврем. — в Африке.

Hyaena Brisson, 1762. Тип рода — *Canis hyaena* L., 1766; соврем. Бо́льшая часть признаков — как в диагнозе *Crocuta*. Отличия: череп внезапно суживается на уровне P^4; задние Р, кроме P^4, ниже и длиннее, их передние и задние зубцы сильнее развиты; P^4 короче, его задняя лопасть не длиннее средней и всегда значительно короче двух передних, вместе взятых; парастиль крупнее, внутренний выступ P^4 всегда хорошо развит, направлен медиально. M^1 относительно большой, с тремя корнями, всегда присутствует; M_1 короче и шире с более крупным, чем у *Crocuta*, талонидом, с одним-тремя зубцами. (Рис. 246.) Несколько видов. Ср. плиоцен Молдавии. Ср. плиоцен — плейстоцен З. Европы; плейстоцен и ныне Азии, ныне в Африке.

Кроме того: *Hyaenictis* Gaudry, 1861 (н. плиоцен Европы) и *Leecyaena* Joung et Liu, 1948 (плиоцен Китая и Ю. Африки). Родовая систематика гиен разработана недостаточно. Имеются формы со смешанными признаками *Crocuta* и *Hyaena*, например, современная *H. brunnea*, среднеплиоценовая *H. borissiaki* Khom. и др.

СЕМЕЙСТВО FELIDAE GRAY, 1821. КОШАЧЬИ

Череп у поздних форм высокий, широкий и короткий, особенно в лицевой части. Слуховые пузыри образованы преимущественно энтотимпанальной костью. Костный слуховой канал очень короткий. Алисфеноидный канал, кроме самых древних, отсутствует. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{3-2}{3-1}M\frac{1}{2-1}$. Клыки длинные, острые, верхние иногда огромные; часто с режущими краями и высотными бороздками. M^1 маленький, поперечный, расположен внутри от P^4; M^2 и M^3 отсутствуют. Переднекоренные у поздних форм сокращены в числе: не только P^1_1, но иногда и P_{23} исчезают. Плотоядные зубы сходны с зубами Hyaenidae, но M_1 большей частью без метаконида и талонида; M_2 маленький или его нет. Конечности большей частью длинные, примерно одинаковой длины, пальцеходящие; передние пяти-, задние четырехпалые. Плечевая кость всегда с внутренним надмыщелковым отверстием, без среднего. Вторые фаланги асимметричные, с вытянутым в сторону нижним блоком; третьи фаланги — сильносплющенные, почти всегда с очень широким костным воротничком (рис. 203*B*); когти втяжные (рис. 204) (кроме рода *Acinonyx*). В. эоцен — ныне. Четыре подсемейства: Proailurinae, Nimravinae, Machairodontinae, Felinae, Hyaenaelurinae (относится к сем. Felidae предположительно).

ПОДСЕМЕЙСТВО MACHAIRODONTINAE GILL, 1872

У поздних представителей повышается затылок, увеличивается сосцевидный отросток черепа и уменьшается яремный; суставная впадина спускается до уровня зубного ряда или ниже его; скуловые дуги слабо раскинуты в стороны, венечный отросток нижней челюсти делается ниже. Нижняя челюсть позади клыка расширена в высоту, часто выступает вниз в виде вогнутого снаружи подбородочного отростка или лопасти (для помещения верхнего клыка при закрытой пасти); передняя поверхность резцовой части челюсти часто уплощена и отделена от ее боковых поверхностей гребешком или двугранным углом. Зубы большей частью с мелкими зубчиками по вершинам гребней. Резцы у более поздних конические, крупные; верхние клыки также увеличены, иногда до огромных размеров, за-

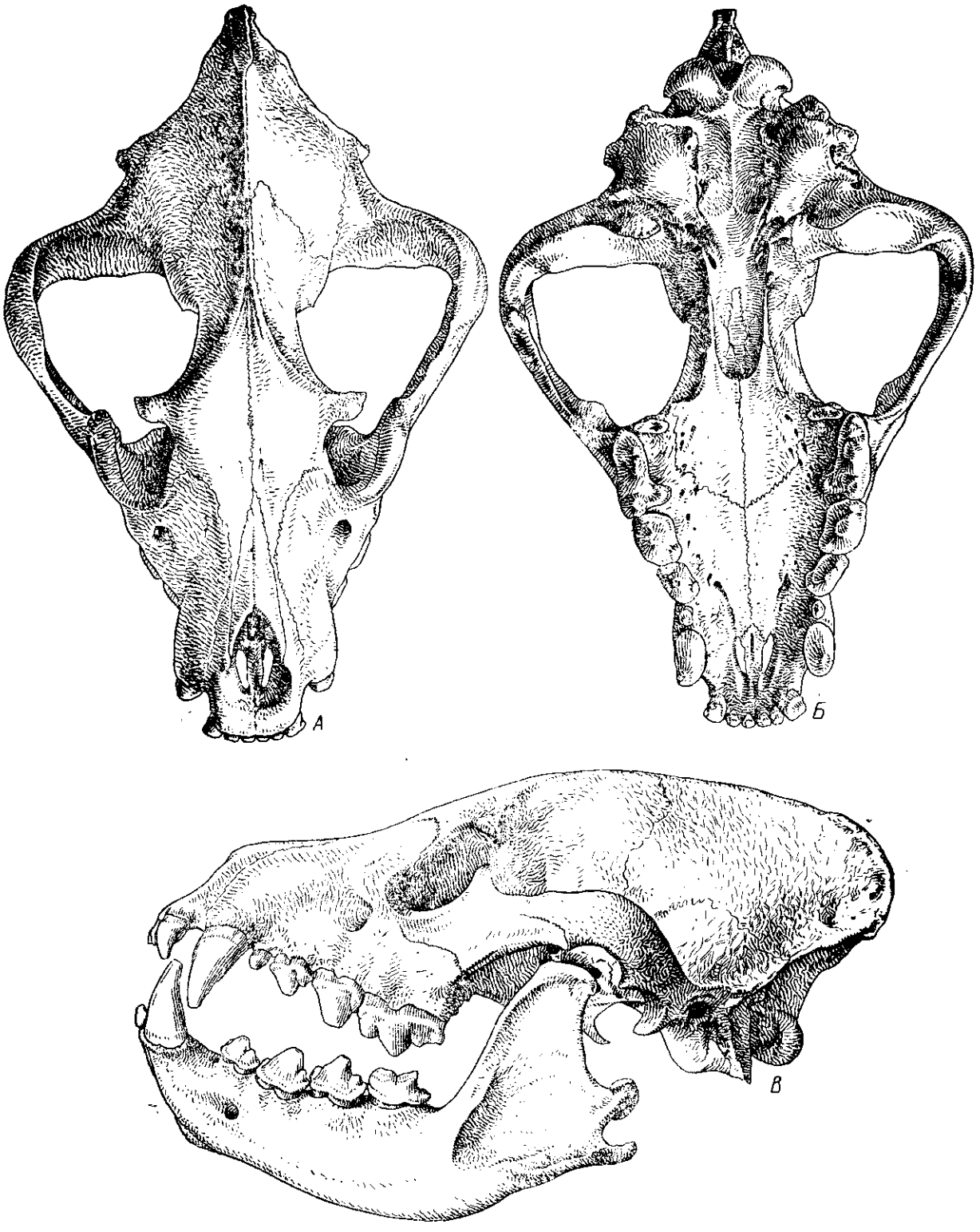


Рис. 246. *Hyaena hyaena* L. Современный
Череп, $\times^1/_2$. *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку (Новиков, 1956)

зубрены по краям, саблевидно сплющены; нижние клыки у поздних уменьшаются; боковые поверхности клыков без высотных бороздок. P^3 часто с большим передним зубцом; на P^4, кроме самых древних, внутренний выступ сильно уменьшен или отсутствует, парастиль

На верхнем плотоядном зубе впереди парастиля имеется дополнительный маленький зубец (эктопарастиль); внутренний выступ маленький или отсутствует. M^1 разной величины и формы; M_1 без метаконида и талонида. M_2 отсутствует. (Рис. 248.) Много видов. В СССР—

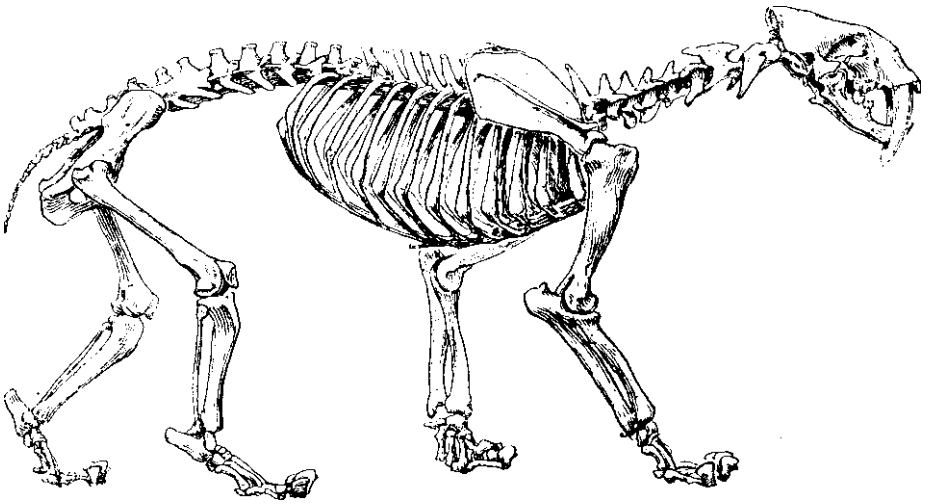


Рис. 247. *Smilodon californicus* Bovard
Скелет, $\times 1/_{12}$. Плейстоцен С. Америки (Merriam and Stock, 1932)

и амфикон большие, метастиль развит различно. Метаконид и талонид M_1 у поздних исчезают. Конечности относительно массивные и короткие, большой палец задней — длинный. (Рис. 247.) Н. олигоцен — плейстоцен.

Machairodus Kaup, 1883 (*Megantereon* Croiz. et Job., 1828; *Homotherium* Fabrini, 1890; *Paramachairodus* Pilgrim, 1913; *Epimachairodus* Kretzoi, 1929) [1]. Махайрод, саблезубый тигр. Тип рода — *M. aphanistus* Kaup, 1883; в. миоцен (в. сармат?) или н. плиоцен, Германия (Эппельсгейм). Лицевой отдел черепа удлинен; передняя поверхность нижней челюсти отделена углами от боковых, подбородочный выступ имеется или отсутствует. Переднекоренные сокращены в числе до $P\frac{2}{2}$; P_3 и P_4 с большими дополнительными зубцами, их главный конус несколько загнут назад. Верхние клыки очень большие, сильно сплющенные, саблевидные, с режущими зазубренными краями.

в. сармат и мэотис Украины и Молдавии, в. плиоцен Приазовья, в. миоцен или н. плиоцен Казахстана (Павлодар), Семипалатинская обл. (возраст точно неизвестен). В. миоцен — в. плиоцен З. Европы, Азии, Африки.

Кроме того: *Hoplophoneus* Cope, 1874 и *Dinictis* Leidy, 1854[1] (н. олигоцен — н. миоцен С. Америки); *Pogonodon* Cope, 1880 * (н. миоцен С. Америки); *Eusmilus* Gervais,

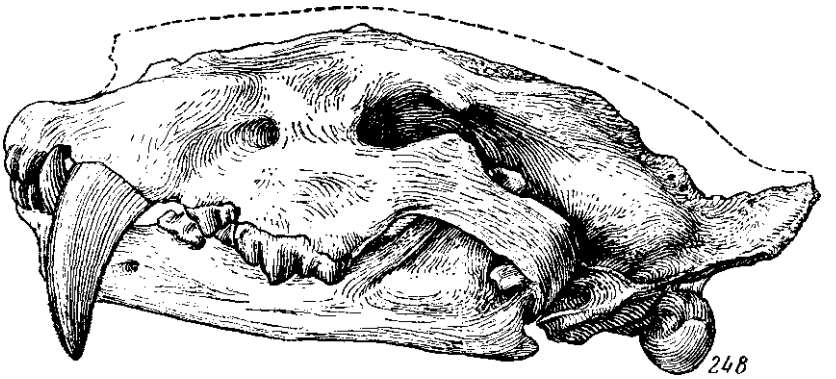


Рис. 248. *Machairodus aphanistus* Kaup
Череп, $\times 1/_3$. Мэотис Молдавии—Тараклия (с оригинала, Рябинин, 1929)

[1] Расчленение рода на несколько родов, предлагаемое Пилгримом, Крецоем и др., не может быть проверено на доступном материале; род принимается в прежнем, широком объеме.

* Роды *Dinictis* и *Pogonodon* автор считает более правильным отнести в подсем. Machairodontinae (отличие от Симпсона, 1945).

1875 (олигоцен Европы, С. Америки); *Sansanosmilus* Kretzoi, 1929 (ср. миоцен Европы; н. плиоцен Азии); *Ailuromachairodus* Kretzoi, 1929 (миоцен Европы); *Ischyrosmilus* Merriam, 1918 (плиоцен С. Америки); *Homotherium* Fabrini, 1890 (в. плиоцен и плейстоцен Европы); *Smilodon* Lund, 1842 (плейстоцен С. и Ю. Америки).

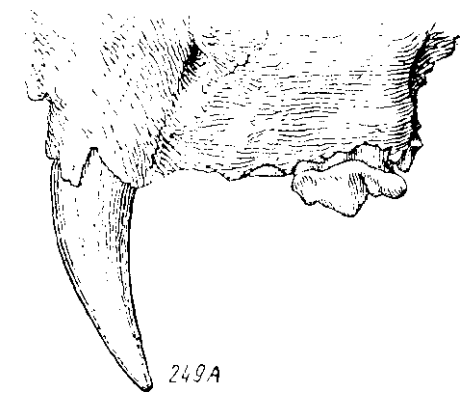
ПОДСЕМЕЙСТВО NIMRAVINAE TROUESSART, 1885

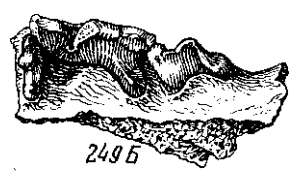
Во многих признаках сходно с признаками подсем. Machairodontinae, но характерные для последнего черты выражены слабее. В частности, не понижена суставная впадина на черепе, нет лопастей по нижнему краю нижней челюсти, резцы небольшие, расширенные, неконические, верхние клыки увеличены умеренно, на P^4 парастиль небольшой, а внутренний выступ значительный; M_1 с небольшим метаконидом и талонидом, у древних иногда имеется M_2. В. эоцен — в. плиоцен.

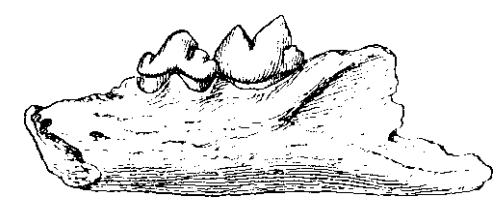
Aelurogale Filhol, 1872. Тип рода — *A. intermedia* Filh., 1872; в. эоцен — ср. олигоцен, Франция (фосфориты Керси). Подбородочная площадка хорошо выражена. Нижние клыки сближены, вытесняют из нормального положения резцы или даже сокращают их в числе. $P\frac{3}{4-3}$. Парастиль P^4 зачаточный. P^2 одно-, двухкорневой, P_3 и P_4 с одной задней лопастью, без второго зубчика на заднем воротничке. На M_1 лезвия пара- и протоконида образуют тупой угол, открытый внутрь, талонид хорошо развит. M_2 есть. Два вида. В. эоцен (?) Франции и Монголии (Солонкёр).

Pseudaelurus Gervais, 1848—1852. Тип рода — *Felis quadridentata* Blainv.; ср. миоцен, Франция. Подбородочной площадки нет. Нижние клыки не сближены, резцы расположены свободно. Парастиль P^4 развит сильнее, а талонид M_1 — меньше, чем у *Aelurogale*. P_3 и P_4 имеют, кроме задней лопасти, второй задний зубчик на воротничке. M_2 нет. (Рис. 249, 250.) Несколько видов. В СССР указан в в. миоцене (сармате) Одесской обл. (Исаево); принадлежность к данному роду не вполне надежна. Н. — в. миоцен З. Европы; н. миоцен — ср. плиоцен С. Америки; н. миоцен Африки.

Кроме того: *Eofelis* Kretzoi, 1929 (в. эоцен — ср. олигоцен Европы); *Dinailurictis* Helbing, 1922 (ср. олигоцен Европы); *Metailurus* Zdansky, 1924 (в. миоцен — н. плиоцен Азии); *Nimravus* Cope, 1879, *Dinaelurus* Eaton, 1922, *Archaelurus* Cope, 1879 (в. олигоцен — н. миоцен С. Америки).







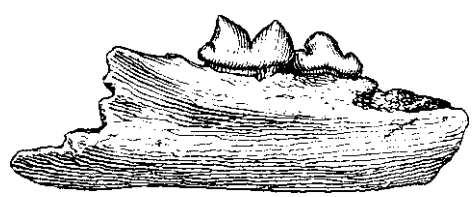


Рис. 249—250. *Pseudaelurus quadridentatus* (Blainville)
Челюсти, $\times \frac{2}{3}$. Рис. 249. *А, Б* — верхняя, с P^3—M^1. Рис. 250. *А, Б* — нижняя, с P_4, M_1, снаружи и изнутри. Ср. миоцен Франции (Gaillard, 1899)

ПОДСЕМЕЙСТВО FELINAE TROUESSART, 1885

Лицевой отдел черепа большей частью короткий, затылок низкий; сосцевидный и яремный отростки черепа примерно одинаковой, небольшой длины; суставная впадина для нижней челюсти выше уровня зубного

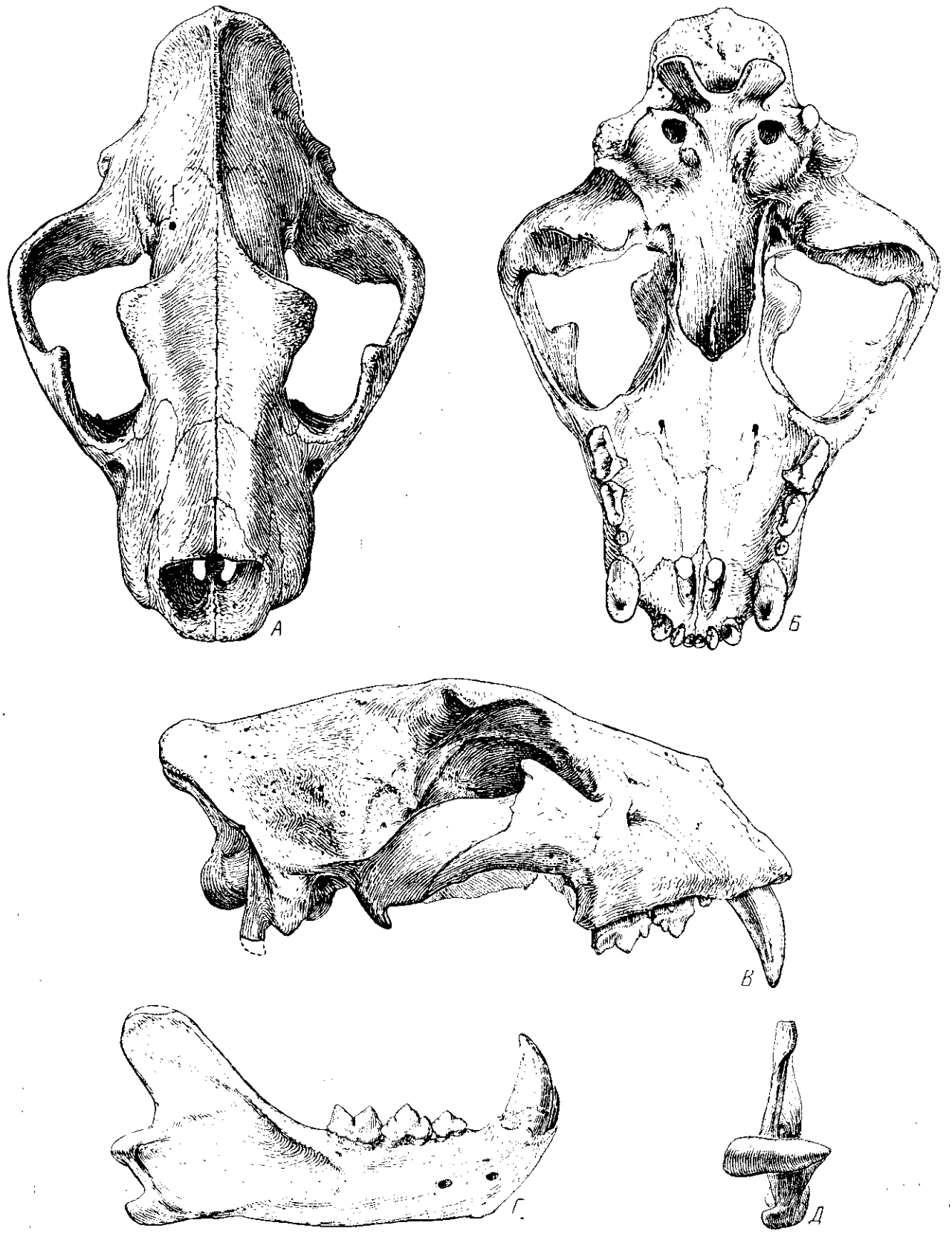


Рис. 251. *Felis spelaea* Goldfuss, ×ок. 1/3

А—череп сверху, *Б*- снизу, *В*—сбоку; *Г*, *Д*—нижняя челюсть (сбоку и сзади). Плейстоцен СССР—Пермская обл. (Рябинин, 19[illegible] с дополнениями по Dawkins and Sandford)

ряда; венечный отросток нижней челюсти высокий. Расширенные площадки и отростки нижней челюсти позади клыков отсутствуют, передняя поверхность ее резцового отдела закруглена. Зубы почти всегда без мелких зубчиков по краям гребней. Резцы и верхние клыки у более поздних уменьшаются, нижние клыки увеличиваются, сравниваясь в размерах с верхними. На боковых поверхностях клыков одна-две высотные бороздки. Передний зубец на P^3 имеется или отсутствует; P^4 почти всегда с ясным внутренним (протоконовым) выступом и сравнительно слабым парастилем. Конечности относительно тонкие, стройные; большой палец задней конечности — маленький. В. миоцен (в. сармат) — ныне.

Felis Linnaeus, 1758. Кошки. Тип рода—*F. catus* L., 1758. Домашняя кошка. Череп от короткого, широкого, до умеренно удлиненного, низкого и узкого. Подглазничное отверстие большое: его диаметр почти всегда не меньше $^1/_2$ диаметра альвеолы верхнего клыка (кроме рыси, с очень маленьким отверстием). P^4 почти всегда с небольшим внутренним выступом. Конечности средней длины и массивности или тонкие, стройные. Третьи фаланги с большим костным воротничком, когти втяжные. (Рис. 251.) Насчитывают 20 и более подродов, некоторыми принимаемых за роды. Очень много видов. В СССР — ископаемые: в. миоцен (мэотис) Одесской обл., ср. плиоцен Молдавии и Кавказа, в. плиоцен Одессы («катакомбы»); плейстоцен — повсеместно. В. миоцен — ныне З. Европы, Азии, С. Америки; ныне в Африке; в прирученном состоянии повсюду.

Acinonyx Brookes, 1828 (*Cynailurus* Wagler, 1830). Гепард. Тип рода — *Felis jubatus* Schreber, 1776; соврем., Туркменистан. Череп очень короткий, особенно в лицевой части, высокий. Подглазничное отверстие очень маленькое: его диаметр значительно меньше $^1/_2$ диаметра альвеолы верхнего клыка. P^4 почти без внутреннего выступа. Конечности длинные и тонкие; воротничок на третьих фалангах небольшой, когти невтяжные или слабовтяжные. (Рис. 252.) Два вида. В. плейстоцен Аншеронского п-ова (Бинагады). Плиоцен З. Европы; ныне в Ю.-В. Азии и Африке.

Кроме того: *Sivaelurus* Pilgrim, 1913, *Vishnufelis* Pilgrim, 1932 и *Dinofelis* Zdansky, 1926 (н. плиоцен Азии); *Sivapanthera* Kretzoi, 1929 (плейстоцен Азии).

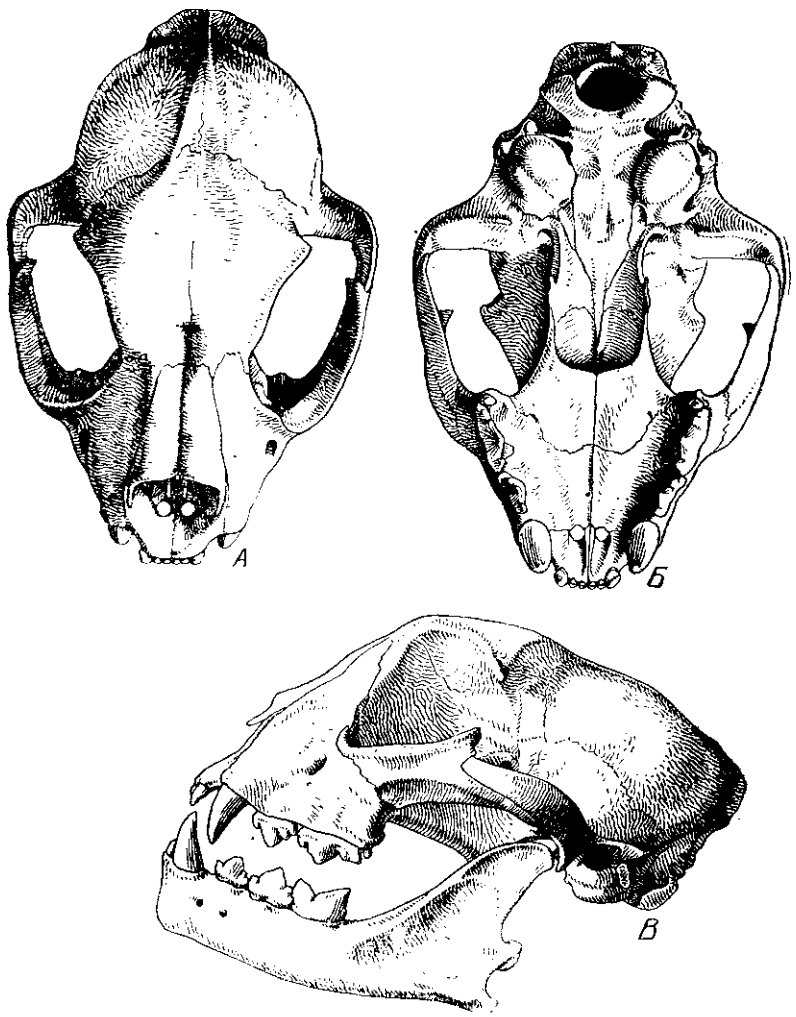


Рис. 252. *Acinonyx jubatus* (Schreber)
Череп, × ок. $^1/_2$. Современный (Новиков, 1956) *А* —сверху, *Б* -снизу, *В*--сбоку

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев А. В. и Золотарев Н. Т., 1935. Новые данные по систематике и распространению красного волка *Cyon*, Carnivora, Mammalia). Изв. АН СССР, № 3, Отд. мат. и естеств. наук, стр. 425—429.

Бируля А. А., 1910. Таблица для определения родов сем. Mustelidae по краниологическим признакам. Ежег. Зоол. музея АН, т. XV, стр. 318—335. — 1913. Таблица для определения родов сем. Viverridae по кра-

ниологическим признакам. Ежег. Зоол. музея АН, т. XVIII, стр. 125—144. — 1930$_1$. Заметка о метаподиях пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Rosenm.). Докл. АН СССР, стр. 655—658. — 1930$_2$. Предварительное сообщение о хищниках (Carnivora) из четвертичных отложений Крыма. Докл. АН СССР, стр. 139—144. Борисяк А. А., 1930. *Ursus spelaeus rossicus* nom. nov. Докл. АН СССР, стр. 102—104. — 1931$_1$. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Северного Кавказа. Тр. Палеозоол. ин-та, т. 1, стр. 137—227. — 1931$_2$. Копальний ведмідь з лесу України. Всеукр. АН, Збірн. пам. Тутковського, т. II, стр. 1—7. Бурчак-Абрамович Н. О., 1935. Череп бурого ведмідя *Ursus arctos arctos* L. з четвертинних покладів околиць с. Збранки (Овруччина). Укр. АН «Четвертинный період», вип. 10, стр. 97—105.

Верещагин Н. К., 1947. Новая раса бурого медведя из бинагадинского асфальта *Ursus arctos binagadensis* subsp. nov. Докл. АН СССР, т. LV, № 4, стр. 351—353. — 1951$_1$. Хищные (Carnivora) из бинагадинского асфальта. Тр. Естеств.-историч. музея им. Зардаби, вып. IV, стр. 28—127. — 1951$_2$. Остатки собаки и бобров из нижнего плейстоцена Западного Кавказа. Докл. АН СССР, т. LXXX, № 5, стр. 821—824.

Габуния Л. К., 1958. Об ископаемых остатках хищников из чокрака Беломечетской. Vert. Palas, t. II, № 4, стр. 249—253. Громов И. М., 1948. Новые данные о прежнем распространении камышевого кота на юге европейской части СССР. Докл. АН СССР, т. LXII, № 6, стр. 829—832.

Крокос В. И., 1933. *Hyaena eximia* Roth et Wagner з мэотичных покладів с. Гребінікі АМРСР. Журн. геол.-геогр. циклу ВУАН, № 4 (8), стр. 39—48.

Новиков Г. А., 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. Зоол. ин-т АН СССР, стр. 1—293.

Орлов Ю. А., 1939$_1$. Некоторые данные о строении зубов и конечностей *Ictitherium hipparionum* Gerv. Докл. АН СССР, т. XXII, № 8, стр. 535—537. — 1939$_2$. Некоторые данные о строении конечностей *Crocuta eximia* Roth. et Wagn. Докл. АН СССР, т. XXII, № 8, стр. 538—540. — 1939$_3$. О строении конечностей *Parataxidea crassa* Zd. Докл. АН СССР, т. XXII, № 8, стр. 532—534. — 1941$_1$. Perunіinae, новое подсемейство куниц из неогена Евразии (к филогении куниц). Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3, стр. 1—55. — 1941$_2$. Третичные хищники Западной Сибири. II. Барсуки Западной Сибири. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3, стр. 1—29. — 1941$_3$. Третичные хищники Западной Сибири. III. Куницы. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3, стр. 30—39. — 1941$_4$. Третичные хищники Западной Сибири. IV. Гиены. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3, стр. 40—60. — 1941$_5$. Третичные хищники Западной Сибири. V. Иктитерии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3, стр. 61—84. См. также: Orlov J. A., 1936.

Рябинин А. Н., 1919. Ископаемые львы Урала и Поволжья. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 168, стр. 1—24. — 1932$_1$. Заметка о позвонке пещерного льва из четвертичных отложений Западной Сибири. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. II, стр. 273—277. — 1932$_2$. Об остатках пещерных львов и гиены из четвертичных отложений Сибири. Бюлл. Инф. Бюро ассоциации для изуч. четверт. отложений Европы, № 1. Рощин А. Д., 1949. Новый род ископаемого животного сем. Mustelidae из плиоцена Одессы. Тр. Одесск. Гос. ун-та, т. VII, (60), стр. 97—108.

Сатунин К. А., 1908. Барсук и куница конца бронзового века на Кавказе. Изв. Кавк. музея, т. III. Слодкевич В. С., 1933. Остатки *Cuon* из четвертичных отложений Нижнеудинской пещеры. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. II, стр. 277—282. Смирнов Н. А., 1923—1924. О некоторых млекопитающих Западного Закавказья в каменном веке. Изв. Азерб. ун-та, № 3, стр. 141—149.

Хоменко И. П., 1932. *Hyaena borissiaki* sp. nov. из руссильонской фауны Бессарабии. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. I, стр. 6—134.

Черский И. Д., 1879. Описание некоторых ископаемых остатков млекопитающих животных, вырытых в Нижнеудинской пещере. Изв. Вост.-Сиб. Русск. геогр. об-ва, т. X, № 1—2, стр. 7—36.

Яцко И. Я., 1956. О находках гиен в древних карстовых пещерах г. Одессы. Ежег. Палеонт. об-ва, 1954—1955, т. XV, стр. 335—340.

Abel O., 1931. Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläolog. Monogr., Bd. VII, VIII, IX.

Bohlin B., 1940. Food habit of the Machaerodonts, with special regard to *Smilodon*. Bull. Geol. Inst Upsala, vol. 28, pp. 156—174. — 1947. The sabre-toothed tiger once more. Bull. Geol. Inst. Upsala, vol. XXXII. Bourguignat, 1875. Recherches sur les ossements de Canidae. Ann. Sc. Geol, t. VI. — 1896. Histoire des Felidae fossiles. Paris.

Colbert E., 1939. Carnivora of the Tung-Gur formation of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 76, pp. 47—81.

Ehrenberg K., 1935$_1$. Die eiszeitliche Höhlenhyäne und ihre lebenden Verwandten. Verh. d. Zool.-Botan. Ges. in Wien, Bd. LXXXV. — 1935$_2$. Die pleistozenen Bären Belgiens. Mem. Mus. Hist. Nat. Belgique, Nr. 64, SS. 1—124. Elliot D., 1883. A monograph of the Felidae. London. Ewer R., 1955. The fossil carnivores of the Transwaal Caves. I. The Hyanidae other than *Lycyaena*. II. The Lycyaenas. Proc. Zool. Soc. London, vol. CXXIV, pt. 4, II, pp. 815—856.

Falconer H. and Cautley P., 1836. Note on the *Ursus sivalensis*, a new fossil species, from the Sivalik Hills. Asiatic Researches, vol. XIX, pp. 193—200 Frick C., 1926. The Hemicyoninae and an American Tertiary bear. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 56, pp. 1—119.

Gidley J., 1923. Observations on the miocene species *Ursus*. Journ. of Mammals, Baltimor, vol. IV, pp. 240—243. Grassé P., Bourlière F., Viret J., 1958. Ordre des Fissipèdes. In Traité de Zoologie (Direct. P. Grassé), t. XVII, fasc. I, pp. 194—291. Gregory W. and Hellman M., 1939. On the evolution and Major Classification of the Civets (Viverridae) and allied Fossil and Recent Carnivoren. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. LXXXI, No. 3, pp. 309—392. Gromova Vera, 1959. Première decouverte d'un chat primitif au paléogene d'Asie Centrale. Vert. Palas., vol. III, n°2, pp. 59—72.

Helbing H., 1928. Carnivoren des oberen Stampien. Abhandl. Schweiz. Paleon. Ges., Bd. 47, SS. 1—83. — 1932. Über einen Indarctos-Schädel aus dem Pontien der Insel Samos. Abh. Schweiz. palaeont., Ges. 52, SS. 1—18. — 1936. Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. A. Mustelidae. Palaeontogr., suppl. 8, SS. 1—56. Heller F., 1949. *Ursus* (*Plionarctos*) *Stehlini* Kretzoi, der kleine Bär aus den altdiluvialen Sanden von Mauer. Sitzb. Heidelb. Ak. Wiss., Abh. XI, SS. 451—508. Hürzeler J., 1940. Zur Revision der europäischen Hemicyoniden. Verh. Naturf. Ges. Basel, Bd. 55, SS. 131—157. Hooijer D., 1947. Pleistocene remains of *Panteru tigris* (L) subsp. from Wanhsien, Szechwan, China. Amer. Mus. Nov., No. 1346, pp. 1—17. Hough J., 1950. The habits and adaptation of the oligocene saber tooth carnivore, *Hoplophoneus*. Prof. Paper U. S. Geol. Surv., No. 221, pp. 125—137.

Kormos Th., 1931. *Pannonictis pliocaenica* gen. et sp. nov. A new giant Mustelid from the late Pliocene of Hungary. Ann. Inst. Regii Hungarici Geol., vol. 29.

fasc. 9, pp. 167—177. Kraglievich L., 1926. Los arctoterios norteamericanos (*Tremarctotherium* gen. nov.) en relation con los de Sud America. Ann. Mus. Wac. Hist. Nat. Buenos Aires, vol. XXXIV, pp. 1—16. Koby F., 1949. Reduction de la prémolaire supérieure chez *Ursus spelaeus*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges., Lausanne, vers, 126. Kurten B., 1954. The type collection of *Ictitherium robustum* (Gervais ex Nordmann). Acta Zool. Fennica, vol. 86, pp. 1—26. — 1955. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth. Acta Zool. Fenn., vol. 90, No. 1. — 1956. The Status and Affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. Amer. Mus. Nov., No. 1764, pp. 1—42. — 1957_1. *Percrocuta* Kretzoi (Mammalia, Carnivora), a group of Neogene hyaenas. Ac. Zool. Cracov., t. II, No. 1, pp. 376—404. — 1957_2. The Bears and Hyaenas of the Interglacials. Quaternaria, t. IV, pp. 1—13. — 1959. On the Bears of the Holsteinian interglacial. Acta Univ. Stockholm., vol. II, No. 5, pp. 73—102.

Lavocat R., 1951. Revision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. «Sciences et avenir», Paris. pp. 3—153.

Marinelli W., 1938. Der Schädel von *Smilodon* nach der Funktion des Kieferapparates analisiert. Palaeobiologica, Bd. 6, Lief. 2, SS. 246—272. Matthew W., 1910. The phylogeny of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXVIII, pp. 289—316. — 1930. The phylogeny of dogs. Journ. Mammal., vol. II, pp. 117—138. Matthew W. and Granger W., 1924. New Carnivora from the Tertiary of Mongolia. Ann. Mus. Nov, No. 104, pp. 1—9. Merriam J., 1903. Pliocene and quarternary Canidae. University of California, Publ. 1903. — 1913. Notes on the Canid genus *Tephrocyon*. Berkeley Univers. Cal. Pub. Bull. Dept. Geol., No. 7, pp. 359—372. — 1925. Relationship and Structure of the shortfaced bear, *Arctotherium*, from the Pleistocene. Publ. Carn. Inst. Wash., No. 347, art. I, pp. 1—35. Merriam J. and Stock Ch., 1932. The Felidae of Rancho la Brea. Publ. Carneg. Inst. Wash., pp. 1—231. Mivart, S. 1890 Monograph of the Canidae. Orlov J., 1936. Tertiäre Raubtiere des westlichen Sibiriens. I. Machairodontinae. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. V, стр. III—152.

Pilgrim G., 1931. Catalogue of the pontian Carnivora of Europe. Brit. Mus. (Nat. Hist.). London, pp. 1—174. — 1932. The fossil Carnivora of India. Mem. Geol. Surv. India, new ser., vol. XVIII, pp. 1—232. — 1932-1933. The Genera *Trochictis*, *Enhydrictis* and *Trocharion*, with Remarks on the Taxonomy of the Mustelidae. Proc. Zool. Soc. London, pp. 845—867. Pei Wen-Chung, 1934. On the Carnivora from locality I of Choukoutien. Pal. Sin., Ser. C, vol. VIII, Fasc. I, pp. 7—166.

Reynolds S., 1902. The cave Hyaena. Palaeontol. Soc., vol. LVI.

Schaub S., 1925. Über die Osteologie von Machaerodus cultridens Cuv. Eclogae Geol. Helvetidae, Bd. XIX, Nr. 1. Schlosser M., 1899. Über die Bären und Bärenähnliche Formen des Europäischen Tertiärs. Palaeontographica, Bd. XLVI, SS. 95—147. Soergel W., 1930. Die Bedeutung variationsstatistischer Untersuchungen für die Säugetier-Paläontologie. Neues Jahrb. f. Min., Geol. und Pal., Bd. LXIII, Abt. B, SS. 349—450. Scott W., 1898. Notes on the Canidae of the White River Oligocene. Trans. Amer. Phil. Soc. Philadelph., vol. XIX. Scott W. and Jepsen G., 1936. The Mammalian Fauna of the White River oligocene. Pt. I. Insectivora and Carnivora. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. XXVIII, pt. I, pp. 1—153. Simpson G. G., 1946. *Palaeogale* and allid early Mustelids. Amer. Mus. Nov., No. 1320, pp. 1—14. Stach J., 1951. *Arctomeles* pliocaenicus, nowi rodzaj i gaturek. Acta geol. Polonica, vol. II, pp. 130—157. — 1954. Nyctereutes (Canidae) w Pliocenie Polski. Acta geol. Polonica, vol. IV, pp. 191—206.

Teilhard de Chardin P., 1914, 1915. Les carnassieres des Phosphorites de Querey. Ann. plaéont., t. IX, pp. 103—195. — 1945. Les Mustélidés de Chine. Inst. Géo-Biol. Peking, n°12, pp. 1—56. Teilhard de Chardin P. and Leroy P., 1945. Les Félidae de Chine. Inst. Geo-Biol. Peking, n° 11, pp. 1—70. Thenius E., 1948. Fischotter und Bisamspitzmaus aus dem Altquartär von Hundsheim. Sitzungsber. Österr. Ak. Wiss. math.-nat., Bd. CLVII, Nr. 6—10. SS. 187—202. — 1949_1. Die Lutrinen der steierischen Tertiärs. Sitzber. Österr. Acad. Wiss., Bd. CLVIII, pt. 4, SS. 299—322. — 1949_2. Uber die Gehörregion von *Indarctos* (Ursidae, Mammalia). Sitzungsber. Öst. Ak. Wiss. math.-nat. Kl., Abt. I, Bd. 158, Hf. 9—10, SS. 647—653. — 1949_3. Die Carnivoren von Göriach (Steiermark). Sitzungsber. Öst. Ak. Wiss. math.-nat. Abt. I, Bd. 158, Hf. 9—10, pp. 695—762. — 1949_4. Zur Herkunft der Simocyoniden (Canidae, Mammalia). Sitzungsber. Österr. Akad. Wissensch., Abt. I, Bd. 158, Hf. 9 u. 10, SS. 799—810. — 1954_1. Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung *Cuon*. Neues Jarb. Geol. u. Paläont. Abh. 99, Hf. 2, SS. 230—286. — 1954_2. Zur Abstammung der Rotwölfe (Gattung *Cuon* Hodgson). Osterreich. Zool. Zeitschr., Bd. V, Hf. 3, SS. 378—387.

Viret J., 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de Mammifères villafranchiens. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, fasc. IV, pp. 1—183.

Weitzel K., 1952. *Indarctos* und *Ursavus* aus den Unterpliozänen Dinotherien-Sanden Rheinhessen. Notizbl. Hessisch. Landes f. Bodenforschung, Bd. VI (3), SS. 7—14.

Zdansky O., 1924. Jungtertiäre Carnivoren Chinas. Pal. Sin., Ser. C, vol. II, fasc. I, pp. 16—28. — 1925. Quartäre Carnivoren aus Nord-China. Pal. Sin., Ser. C, vol. 2, pt. 2, pp. 1—26. — 1927. Weitere Bemerkungen über fossile Carnivoren aus China. Pal. Sin., Ser. C, vol 4, pt. 4, pp. 1—28. — 1934. On the Carnivora from locality I of Choukoutien. Pal. Sin., Ser. C, vol. VIII, Fasc. I, pp. 8—166.

ОТРЯД PINNIPEDIA. ЛАСТОНОГИЕ [1]

Характеристика. Череп почти всегда тонкостенный. Мозговая коробка большей частью широкая и низкая; лицевой отдел черепа короткий: его длина меньше длины мозгового отдела, иногда равна лишь половине ее. Стреловидный и затылочный гребни хорошо развиты или отсутствуют. В отличие от большинства млекопитающих слёзные кости отсутствуют. Глазницы почти всегда большие, позади без костной дуги; нижние заглазничные отростки имеются, верхние есть или их нет. Скуловые дуги большей частью тонкие, не раскинуты в стороны. Слуховые пузыри

[1] Авторы — Б. А. Трофимов, В. И. Громова.

цельные, образованные барабанной и энтотимпанальной костями, большие, вздутые или уплощенные. В отличие от большинства млекопитающих очень сильно развита верхнечелюстная обонятельная раковина, оттесняющая другие раковины в глубину носовой полости. Нижняя челюсть большей частью слабая, тонкая, с небольшим угловым отростком, с довольно длинным венечным и с суставным валиками выше уровня ряда коренных зубов; ее половины не сращены (кроме Odobenidae). $I\frac{3-1}{2-0}C\frac{1}{1}P\frac{4-1}{4-1}M\frac{2-1}{1}$. Внутренние резцы и передние P большей частью отсутствуют, pd не прорезаются или очень рано выпадают. Резцы конические. Клыки большие, заостренные, верхние иногда в виде огромных бивней (у моржей). Переднекоренные однозубчатые или сходные с заднекоренными, граница между ними часто неразличима (в толковании числа P и M нет единства мнений). Заднекоренные с одним или двумя корнями, большей частью узкие, однотипные, часто с тремя расположенными продольно зубцами, из которых средний выше других (сходны с зубами Tricuspidonta, стр. 64), иногда — в виде широкого конуса или цилиндра. Конечности плавательные, пятипалые, укороченные и расширенные в плече и бедре и удлиненные в голени, кисти и стопе, превращенные в ласты. На передней конечности часто длиннее других первый палец, на задних — первый и пятый. Задние конечности, в отличие от всех млекопитающих, как правило, повернуты вокруг продольной оси, подошвенной поверхностью внутрь, вытянуты назад и прижаты к хвосту. Ключица отсутствует; плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием или без него. Локтевая свободна, не утоньшена; ладьевидная, полулунная и центральная кости запястья слиты в одну. Половины таза не сращены, соединены связками на очень коротком протяжении. В отличие от большинства млекопитающих у ластоногих вертлужные впадины обращены в стороны. Бедренная кость без третьего вертела; малая берцовая цельная, не сращена с большой. Астрагал без заднего отверстия, с плоским, слабовыпуклым или слабовогнутым блоком. Третьи фаланги когтевидные или ногтевидные. Хвост почти всегда короткий (кроме рода *Semantor*). Н. миоцен — ныне. Четыре семейства: Semantoridae, Otariidae, Odobenidae и Phocidae.

Положение в системе, приспособления. Долгое время ластоногих считали подотрядом хищных. Однако, несмотря на значительное сходство с наземными хищниками, ластоногие отличаются от них многими особенностями, возникшими в процессе длительного приспособления к водному образу жизни, и образуют хорошо обособленную древнюю группу млекопитающих, заслуживающую выделения в особый отряд. Это — водные хищные животные, с пятипалыми конечностями, приспособленными для плавания, лишь в незначительной степени сохранившие способность передвигаться по суше. Ластоногие имеют вальковатое, удлиненное тело, что, как и у рыб, способствует лучшему обтеканию при плавании. Шея не отделяется резко от головы и от туловища, а бо́льшая часть конечностей скрыта в кожно-жировом мешке туловища, из которого выступают только кисть и стопа. Полушария головного мозга большие, с многочисленными извилинами, что указывает на значительное развитие высшей нервной деятельности. В связи с этим хорошо развиты высшие органы чувств: глазницы очень большие, сильно суживающие череп в межглазничной области, слуховые пузыри у более специализованных форм очень крупные (наружные раковины имеются только в сем. Otariidae). У питающихся пелагическими животными череп тонкостенный, легкий; вес тела облегчается также толстым слоем подкожного жира, одновременно защищающего животное от охлаждения и заменяющего собой шерсть, непригодную для этой цели в водной среде.

Передние конечности ластоногих служат органом управления движением в воде и частично — для передвижения по суше. В связи с этим лопатка и плечо широкие, а кисть обладает подвижностью в разных направлениях; внешне она сходна с кистью китообразных, ихтиозавров и частично с плавниками рыб. Первые пальцы, как основные волнорезы, увеличены. Главное значение для поступательного движения в воде имеют задние конечности, вытянутые назад, с подошвенной поверхностью стопы, обращенной внутрь, поставленной вертикально. Они длиннее, чем передние, и имеют более развитые перепонки между пальцами; сложенные вместе, они внешне несколько напоминают хвостовой плавник рыб. Сочленение голени с астрагалом почти плоское, допускающее вращательное движение вокруг продольной оси конечности, что имеет значение при плавании. В стопе увеличены первый и пятый пальцы, служащие для укрепления плавательной перепонки. В отличие от китообразных хвост не принимает активного участия в плавании и сильно укорочен.

В связи с характером пищи (рыбы, моллюски) произошло вторичное упрощение зубов. Число резцов и коренных уменьшено, ко-

ренные приобрели однообразную форму: или (у ушастых и настоящих тюленей) в виде сжатого с боков конуса, обычно с дополнительными зубцами впереди и сзади него (разрезание рыбы), или (у моржей) — в виде широкого конуса или цилиндра с плоской жевательной поверхностью (раздавливание раковин моллюсков).

Приспособление к водному образу жизни у ластоногих в целом выражено слабее, чем у китообразных, и в разной степени у разных групп отряда. Ушастые тюлени изменились менее других: они еще имеют наружные уши, их ноги способны подгибаться вперед, под туловище, при передвижении по суше; у моржей ноги также сохранили эту способность, но наружные уши у них отсутствуют; более всего приспособлены к водной среде настоящие тюлени, конечности которых, превращенные в ласты, уже не способны подворачиваться под туловище.

История развития. Эволюция ластоногих известна слабо вследствие скудного ископаемого материала и его разрозненности: от древних форм не найдено ни одного целого скелета и почти неизвестно целых черепов. Древнейшие — нижнемиоценовые — ластоногие уже высокоспециализованы. Если не принимать в расчет черты водной специализации, то ластоногие во многом близки к Carnivora. Некоторые ученые считают (Уортмен, 1899), что они произошли непосредственно от эоценовых креодонтов сем. Oxyaenidae (*Patriofelis* или близких к нему). С другой стороны, имеются черты строения, позволяющие считать их предками примитивных Fissipedia из группы Arctoidea. Мэтью (1915) сближает ластоногих с эоценовыми насекомоядными типа Pantolestidae, не утверждая, однако, филогенетическую связь между ними. Майварт (Mivart, 1892) на основании строения черепа считает возможным их происхождение, по крайней мере Phocidae, от выдровых (Lutrinae). Открытие в неогене З. Сибири ластоногого *Semantor macrurus* (Орлов, 1931) отчасти подтверждает последнее мнение: позвоночный столб, длинный хвост и некоторые метаподии семантора напоминают те же части скелета выдр, а некоторые кости конечностей и таз — тюленей. Учитывая молодой геологический возраст семантора и некоторые черты специализации особого рода, его нельзя считать прямым предком ластоногих, — он представляет собой параллельную им ветвь развития. Тем не менее, сочетание его признаков говорит в пользу происхождения тюленей от выдрообразных предков. Возможно, что ластоногие двоякого происхождения: моржи и, вероятно, ушастые тюлени — от медведеобразных, настоящие тюлени — от выдрообразных древних хищников.

Геологическое и географическое распространение семейств дано на рис. 253.

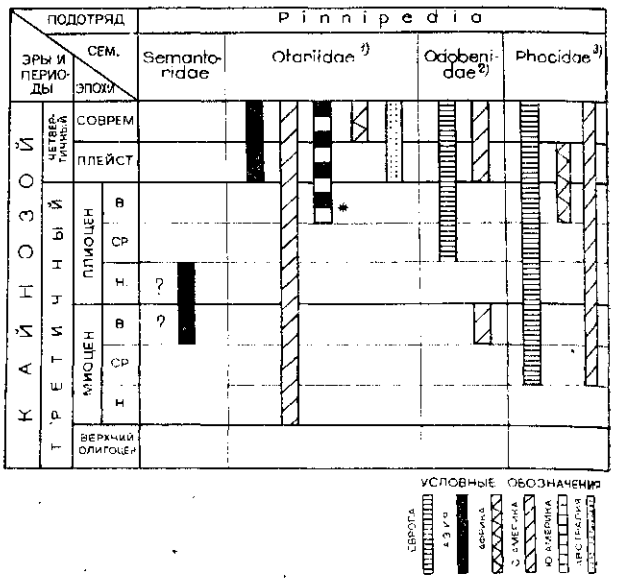


Рис. 253. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Pinnipedia. Знак вопроса слева от колонки означает неточность геологического возраста. Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи. Цифры означают современные формы, живущие: 1) в Атлантическом и Тихом океанах, 2) в арктической области, 3) во всех морях.

СЕМЕЙСТВО SEMANTORIDAE ORLOV, 1931. СЕМАНТОРЫ

В отличие от других Pinnipedia плечевая кость с головкой, вытянутой спереди назад, с очень высоким, узким и длинным дельтовидным гребнем (занимает $^2/_3$ длины кости); вертлужные впадины таза обращены вниз более, чем у других; бедро с более сильным большим вертелом и менее укорочено; большая и малая берцовые относительно более короткие; хвост длинный; сочленение большой берцовой с астрагалом более свободное, блок астрагала более выпуклый (спереди назад). I и V плюсневые и фаланги не удлинены. Третьи фаланги когтевидные. Один род.

Semantor Orlov, 1931. Тип рода — *S. macrurus* Orlov, 1931; в. миоцен или н. плиоцен, З. Казахстан (Павлодар). Известны только задняя часть скелета и плечевая кость. (Рис. 254.) Один вид из одного местонахождения.

СЕМЕЙСТВО OTARIIDAE GILL, 1866. УШАСТЫЕ ТЮЛЕНИ

Череп и скелет средней массивности; стреловидный гребень и верхние заглазничные отростки имеются. Скуловые дуги тонкие; сосцевидный отросток увеличен умеренно. Слуховые пузыри плоские, тонкостенные.

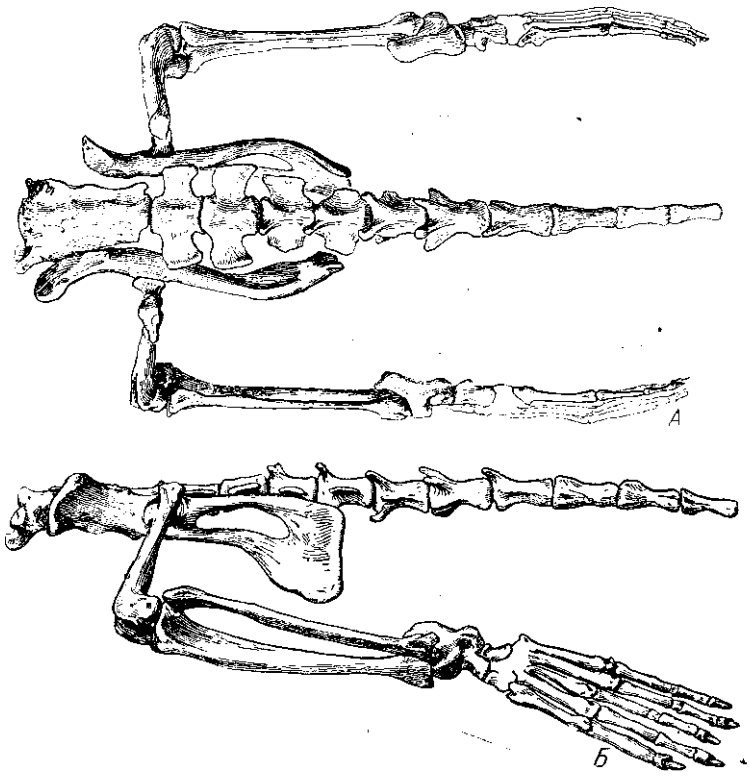


Рис. 254. *Semantor macrurus* Orlov
Задняя часть скелета, ×1/4. *А*—сверху, *Б*—сбоку. В. миоцен или н. плиоцен Казахстана, Павлодар (с оригинала. Орлов, 1931)

Алисфеноидный канал есть. Нижняя челюсть тонкая, ее половины не сращены. $I\frac{3}{2}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{2-1}{1}$; молочные зубы прорезаются и некоторое время функционируют. Передне- и заднекоренные однозубчатые, заостренные, иногда с зачаточными передним и задним зубцами. Задние конечности могут подворачиваться вперед, под туловище; их пальцы почти одинаковой длины. Блок астрагала почти плоский. Имеются небольшие ушные раковины. Семь ископаемых и пять современных родов. В настоящее время — в Тихом океане и Антарктике; с н. миоцена — в С. Америке; с плиоцена — в Ю. Америке; с плейстоцена в Австралии, Н. Зеландии, Японии. В СССР современные: *Callorhinus* Gray, 1859 — котик и *Eumetopias* Gill, 1866 — сивуч.

СЕМЕЙСТВО ODOBENIDAE ALLEN, 1880 (=TRICHECHIDAE GRAY, 1821). МОРЖОВЫЕ

Череп и весь скелет массивные, толстостенные; стреловидный гребень и верхние заглазничные отростки отсутствуют. В отличие от черепов представителей других семейств лицевой отдел черепа моржовых, вмещающий *альвеолы бивней, сильно вздут* в обоих направлениях, высокий, глаза меньше, а межглазничное сужение шире. Скуловые дуги массивные, сосцевидный отросток сильно увеличен. Слуховые пузыри — как у Otariidae. Алисфеноидный канал есть. Нижняя челюсть мас-

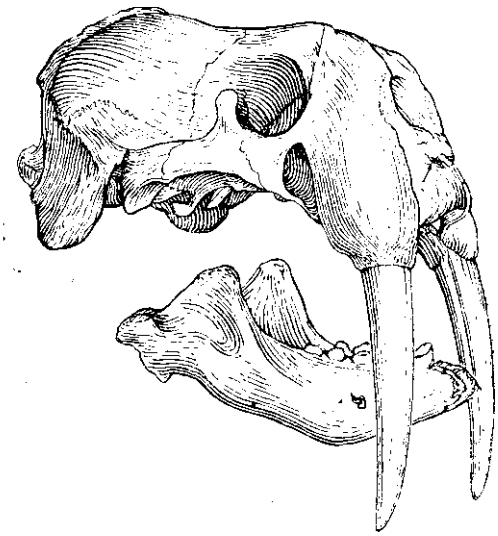


Рис. 255. *Odobenus rosmarus* (L.) Современный
Череп с нижней челюстью, × ок. 1/5. (Weber, 1928)

сивная, обе половины ее сращены. $I\frac{2-1}{0}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{1}{0}$; молочные зубы прорезаются и некоторое время функционируют. Верхние клыки у большинства превращены в огромные бивни, направленные вниз, с не замыкающимися очень долгое время корнями (длительный рост). Передне- и заднекоренные простые, овальные или округлые в сечении, с тупой коронкой и плоской жевательной поверхностью. Задние конечности могут подворачиваться вперед, под туловище; длина их пальцев — как у Otariidae. Блок астрагала с мелкой срединной бороздой. Третьи фаланги ногтевидные. Ушные раковины отсутствуют. В. миоцен — ныне.

Odobenus Brisson, 1762 (*Trichechus* Linnaeus, 1766). Морж. Тип рода — *Triche-*

chus rosmarus L., 1758; соврем., Атлантический океан. Верхних заглазничных отростков нет; глазницы среднего размера. Носовые кости позади срезаны прямо. Верхние клыки очень крупные (бивни). Лопатка относительно длинная и узкая. (Рис. 255.) Два вида. В СССР — плейстоцен (возможно, голоцен) побережья Охотского моря; плейстоцен С. Америки (Атлантика); ныне — во всех арктических морях.

Кроме того: *Prorosmarus* Berry et Gregory, 1906 (в. миоцен атлантического побережья С. Америки), *Trichecodon* Lankester, 1865 (ср. плиоцен и плейстоцен З. Европы) и *Alachtherium* Du Bus, 1867 (ср. плиоцен З. Европы).

СЕМЕЙСТВО PHOCIDAE GRAY, 1825. НАСТОЯЩИЕ ТЮЛЕНИ

Череп тонкостенный; стреловидный гребень и верхние заглазничные отростки отсутствуют. Скуловые дуги тонкие, сосцевидный отросток небольшой. Слуховые пузыри сильно вздуты, толстостенные. Алисфеноидный канал отсутствует. Нижняя челюсть — как у Otariidae. $I\frac{3-2}{2-1}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4-1}{4-1}\ M\frac{1}{1}$; молочные зубы не прорезаются. M, а частично и P, большей частью с тремя зубцами и часто — с выступом заднего воротничка. Задние конечности не подворачиваются вперед под туловище; их первый и пятый пальцы длиннее остальных. Астрагал со слегка выпуклым блоком; в отличие от других ластоногих (и всех млекопитающих) имеет позади блока длинный, направленный вверх, отросток. Третьи фаланги когтевидные. Ушные раковины отсутствуют. (Рис. 256.) Четыре подсемейства: Phocinae, Lobodontinae, Monachinae, Cystophorinae.

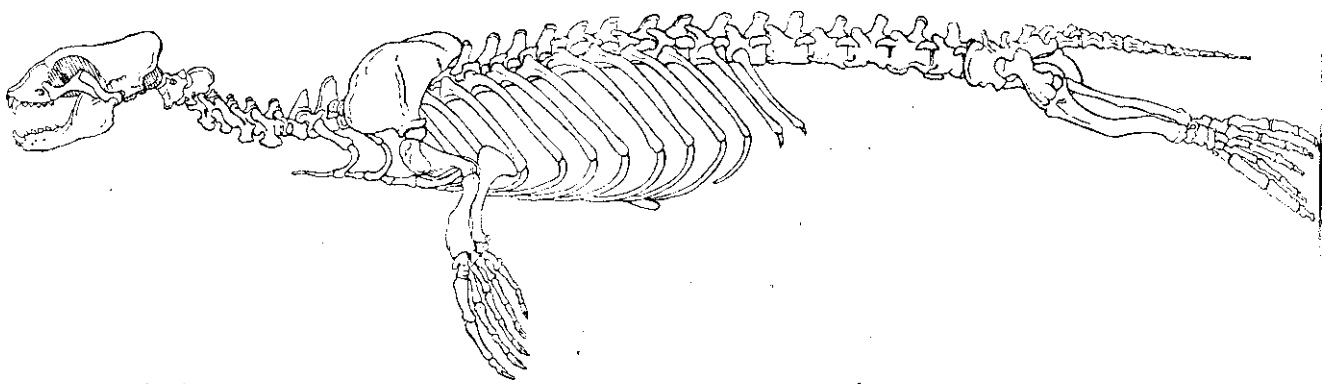


Рис. 256. *Monachus albiventer* Boddaert. Современный
Скелет, × ок. 1/12. (Cuvier, 1856)

ПОДСЕМЕЙСТВО PHOCINAE GILL, 1866

Носовые отростки межчелюстных костей высокие, длинные, как правило, достигают или почти достигают носовых костей. $I\frac{3}{2}C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}M\frac{1}{1}$ (в виде исключения число заднекоренных может быть увеличено). Когтевые фаланги и когти, особенно на передних ластах, очень крупные. Ср. миоцен — ныне.

Phoca Linnaeus, 1758. Тип рода *P. vitulina* L., 1758; соврем., Атлантический океан. Задний край нёба глубоко вырезан, по средней линии далеко не достигает области крючков крыловидных костей (*hamuli*). Костная носовая перегородка короткая, позади не доходит до половины длины нёбных костей. Скуловые кости короткие и высокие, их длина по средней линии примерно вдвое больше высоты (то и другое без отростков). Коренные зубы с хорошо развитой главной вершиной и от одного до четырех дополнительных, значительно меньших. (Рис. 257.) Несколько видов. В СССР — в. миоцен — н. плиоцен Молдавии, Украины, Кавказа (*Ph. pontica*[1], *Ph. sarmatica*, *Ph. bessarabica*); ср. миоцен — ныне в С. полушарии. Кроме типичного, подроды: *Pusa* Scopoli, 1777; *Histriophoca* Gill, 1873; *Pagophoca* Trouessart, 1904 (*Pagophilus* Gray, 1844).

Кроме того: *Miophoca* Zapfe, 1937 (ср. миоцен Европы); *Leptophoca* True, 1906 (ср. миоцен С. Америки); *Prophoca* Van Beneden, 1876 (в. миоцен Европы); *Callophoca* Van Beneden, 1876 (ср. плиоцен Европы); *Gryphoca* Van Beneden, 1876 (ср. плиоцен Европы); *Platyphoca* Van Bene-

[1] *Monochopsis* Kretzoi, 1951.

den, 1876 и *Phocanella* Van Beneden, 1876 (ср. плиоцен Европы); *Halichoerus* Nilsson, 1820 (соврем. в С. Атлантике); *Erignathus* Gill, 1866 (современный, северных морей).

Смирнов Н. А., 1918. Очерк русских ластоногих. Зап. Росс. Акад. наук, сер. VIII, т. XXIII; № 4. — 1929. Определитель ластоногих (Pinnipedia) Европы и Северной Азии. Изв. Отд. прикл. ихтиол., т. 17, вып. 3.

Howell A., 1930. Aquatic Mammals. Springfield, Illinois and London, pp. 338. — 1929. Contribution to the comparative anatomy of the eared and earless seals (Genera *Zalophus* and *Phoca*). Proc. U. S. Nat. Mus., vol. LXXIII, art. 15, pp. 1—142.

Kellogg R., 1922. Pinnipeds from the Miocene and Pleistocene deposits of California. Univ. Californ. Publ. Geol. Sc., vol. 13, pp. 23—132. — 1927. Fossil Pinnipeds from California. Carnegie Inst. Washingt. Publ., No. 346, pp. 25—37.

Orlov J., 1931. Über die Reste eines primitiven Pinnipediens aus den neogenen Ablagerungen Westsibiriens. Compt. Rend. Acad. Sci. USSR, Ser. A., Nr. 3, pp. 67—70. — 1933. *Semantor macrurus* (ordo Pinnipedia, fam. Semantoridae fam. nov.) aus den Neogen-Ablagerungen Westsibiriens. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. 2, стр. 165—268.

Taylor W., 1914. The problem of aquatic adaptation in the Carnivora as illustrated in the osteology and evolution of the Sea-Otter. Univ. Calif. Publ. Geol. Sc., t. 7.

Thenius E., 1949. Über die systematische und phylogenetische Stellung der Genera *Prometes* und *Semantor*. Sitzungsber. Osterr. Akad. Wiss. math.-nat. Kl., Abt. I, Bd. 158, Hf. 4.

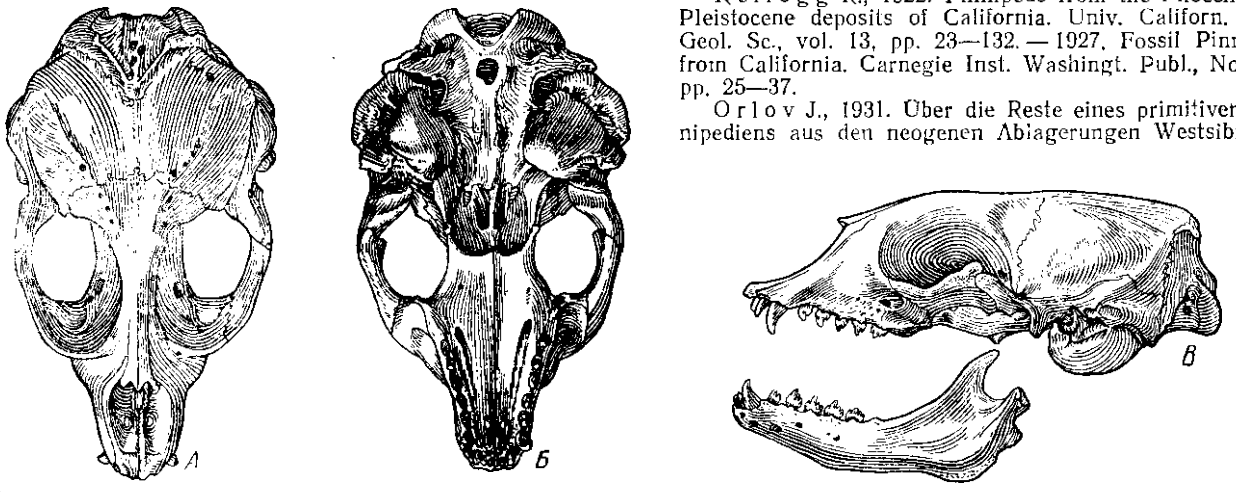


Рис. 257. *Phoca groenlandica* Fabricius. Современный
Череп, × ок. 1/3, *А*—сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку с нижней челюстью (Doutt, 1950)

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. К., 1924, 1926. Тюлени в сарматских отложениях Южной России. Журн. научн-иссл. кафедр в Одессе, № 5, стр. 1—9; № 10—11, стр. 11—15; т. 2, № 4, стр. 138—143.

Кирпичников А. А., 1953. Каспийский тюлень из нижнечетвертичных отложений побережья Азовского моря. Докл. АН СССР, т. XC, № 5, стр. 883—886. — 1955. Новые данные о семанторе. Вопросы геологии Азии, вып. 2, стр. 810—814. См. также: Orlov J. A. 1931.

ОТРЯД CONDYLARTHRA. КОНДИЛЯРТРЫ, ДРЕВНИЕ КОПЫТНЫЕ [1]

Характеристика. Мозговая полость черепа маленькая. Лицевой отдел черепа разной длины: длина его от половины длины мозгового до равной ей. Стреловидный и затылочный гребни имеются, развиты в различной степени. Глазница позади без костной дуги, широко открыта; нижних заглазничных отростков нет; верхние иногда зачаточные. Скуловые дуги массивные. Нижняя челюсть с высокой восходящей ветвью и длинным венечным отростком, без углового; суставный валик значительно выше коренных зубов. Зубная формула полная. Все резцы небольшие; клыки умеренно длинные, заостренные или мелкие, премоляровидные. Коренные зубы низкокоронковые, почти всегда с низкими, тупыми бугорками. $P^{1,2}$ простые, однобугорчатые, P^4, а иногда и P^3, округло-треугольные, с двумя-тремя бугорками. Верхние заднекоренные пяти-, шестибугорчатые, трех- или четырехугольные, иногда бугорки соединены гребнями, редко принимают лунчатую форму (у *Meniscotherium*). Передние нижние P почти всегда простые, P_4 иногда моляризован. Нижние заднекоренные четырех-пятибугорчатые, иногда с мелкими дополнительными бугорками; параконид часто редуцирован; основные бугорки обеих сторон чередуются или противостоят друг другу и соединены поперечными гребнями; талонид широкий, немногим ниже тригонида; иногда имеется третья зад-

[1] Автор — В. И. Громова.

няя доля M_3 (пятка) с гипоконулидом. Конечности короткие или умеренно длинные, пятипалые, стопо- или полупальцеходящие, средний палец длиннее других, первый и пятый иногда значительно укорочены. Ключицы нет; плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием, локтевая и лучевая раздельны, локтевая не утоньшена, иногда массивнее лучевой. Ладьевидная и полулунная кости запястья не сращены, центральная большей частью свободна, редко сращена с ладьевидной; ладьевидная и кубовидная заплюсны свободны. Бедренная кость с третьим вертелом, малая берцовая цельная, не сращена с большой. Астрагал большей частью с задним отверстием, длинной, скошенной шейкой и выпуклой головкой, сочленяющейся только с ладьевидной костью; блок его плоский или глубокий. Третьи фаланги от когтевидных до широких, ногте- или полукопытообразных, иногда расщеплены сагиттальной щелью. Первые пальцы не противопоставляются. (Рис. 258—261.) Шесть семейств: Hyopsodontidae, Phenacodontidae, Didolodontidae, Periptychidae, Meniscotheriidae и Tricuspiodontidae, с большим числом родов. Н. палеоцен — в. эоцен С. Америки; в. палеоцен и н. эоцен З. Европы и Ю. Америки; предположительно — в в. палеоцене Азии.

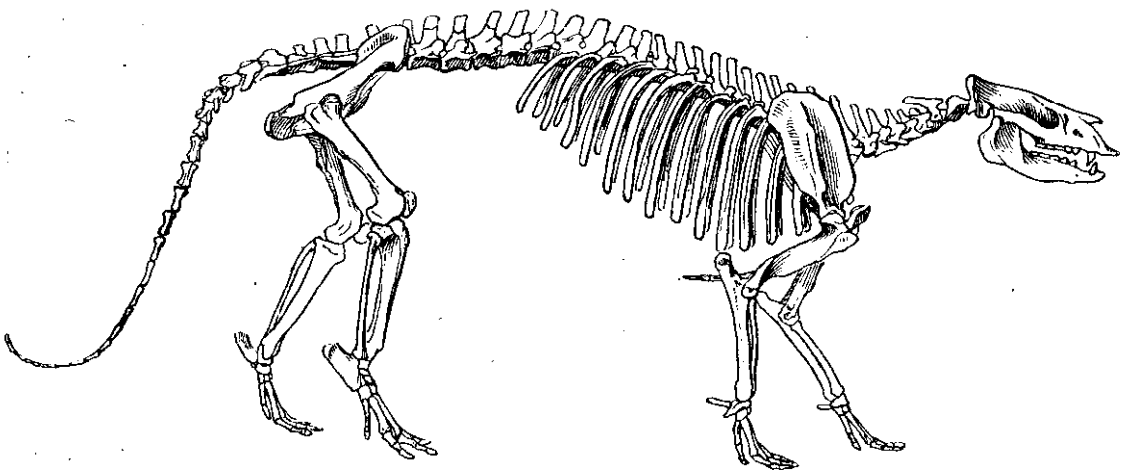
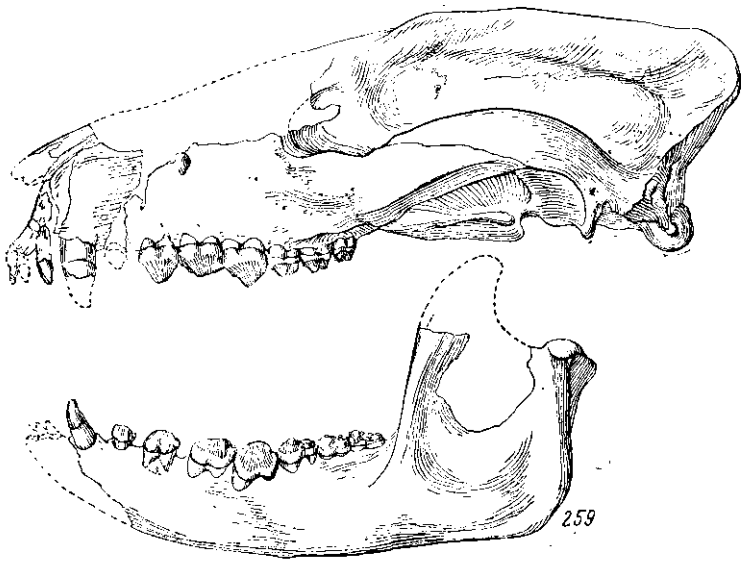


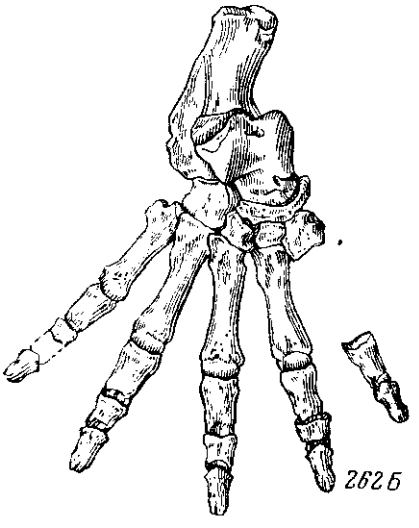
Рис. 258. *Phenacodus primaevus* Cope
Скелет, $\times^1/_{16}$. Н. эоцен, С. Америки (Abel, 1927)

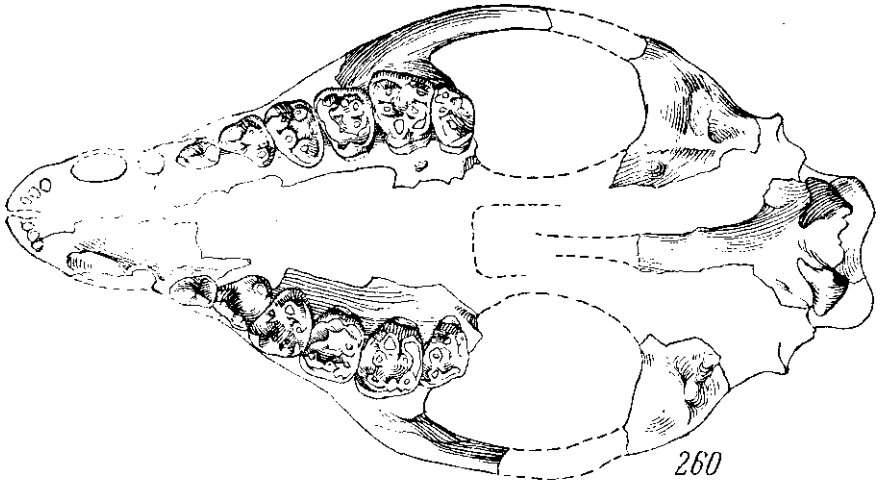
Положение в системе, история развития. Как и другие группы очень древнего корня, кондиляртры в целом не могут быть четко отграничены от других древних групп эутерий: насекомоядных, пантодонтов, хищников-креодонтов, приматов и др. Их всех объединяют примитивные черты: низкоорганизованный большой мозг, не покрывающий мозжечка и крупных обонятельных долей и почти лишенный поверхностных извилин, коренные зубы, еще ясно сохранившие у многих форм исходное для подкласса туберкуло-секториальное строение (стр. 25), небольшой рост, короткие ноги, длинный хвост, присутствие внутреннего надмыщелкового отверстия в плечевой кости и третьего вертела — в бедренной, свободные кости запястья, заднее отверстие в астрагале и др. Это сходство — причина того, что нет единства в понимании объема отряда; некоторые группы его иногда переносятся в другие отряды — насекомоядных, приматов и др. Тем не менее, всю группу объединяет общее направление эволюции: приспособление (при сохранении всеядности) к более жесткой растительной пище, чем у других древнейших эутерий, и к более быстрому бегу, — черты, получившие позже высокое развитие в отрядах парно- и непарнопалых. При этом у них отсутствуют признаки специализации более поздних хищников (режущие коренные зубы, острые, длинные клыки), приматов (укорочение морды, противопоставление большого пальца) и др.

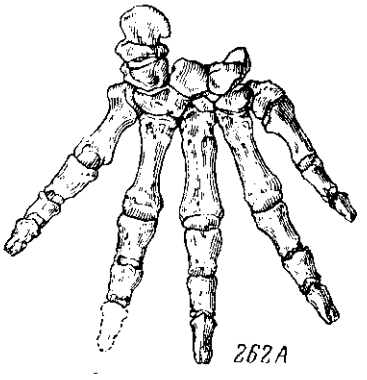
У большей части нижне- и среднепалеоценовых кондиляртр (напр., у *Mioclaenus* Cope, 1881, *Ectoconus* Cope, 1884) бугорки коренных зубов делаются ниже, чем у большинства Insectivora и Creodonta, и увеличиваются в числе; на верхних заднекоренных хорошо выражены прото- и метаконул, иногда имеется и гипокон, зубы принимают более округлое очертание и становятся длиннее. Их конечности в большинстве случаев еще короткие, стопоходящие, с пятью почти равными, широко раздвинутыми пальцами и

узкими, когтевидными конечными фалангами (рис. 262.) Однако уже у некоторых палеоценовых (*Tetraclaenodon* Scott, 1892) и растет, верхние, при сильном развитии гипокона, из треугольных делаются четырехугольными и шестибугорчатыми, нижние









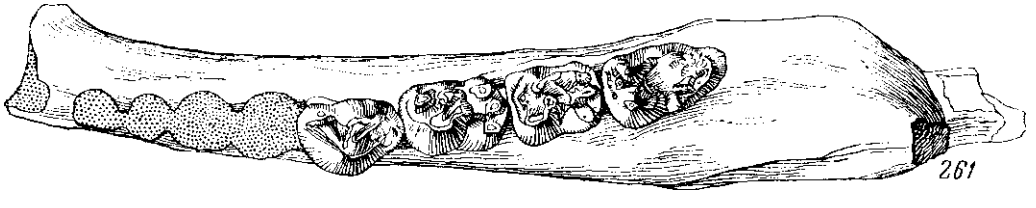


Рис. 259—262. Condylarthra

Рис. 259. *Periptychus coarctatus* (Cope). Череп сбоку, $\times 1/2$. Рис. 260. *Tetraclaenodon puercensis* (Cope). Череп снизу, $\times$ ок. 1. Рис. 261. *Periptychus rhabdoon* (Cope). Нижние коренные зубы, $\times$ ок. 1. Рис. 262. *Ectoconus majusculus* Matthew, $\times 3/8$. *А*—кисть, *Б*—стопа. Н. палеоцен Нью-Мексики (Matthew, 1937)

еще сильнее — у эоценовых форм *(Phenacodus, Ectocyon)* характерная для отряда эволюция идет дальше: задние переднекоренные моляризуются, число бугорков на заднекоренных (рис. 261) расширяются, особенно в части талонида, иногда бугорки противопоставляются и соединяются гребнями, тем напоминая зубы тапирообразных, или делаются лунчатыми,

как у жвачных; задний отдел M_3 вытягивается в пятку, несущую гипоконулид, и т. д. Одновременно делаются более бегательными ноги (*Tetraclaenodon, Phenacodus,* рис. 258); они удлиняются, особенно пясть и плюсна, делаются полупальцеходящими, в запястье центральная кость срастается с ладьевидной, астрагал приобретает более глубокий блок с острыми гребнями, первый и пятый пальцы укорачиваются, концевые фаланги делаются шире и т. д.

Кондилярты были мелкими (размерами от куницы до волка) всеядными животными со значительной примесью в пищевом режиме мягких плодов и листьев. Они, вероятно, появились еще в мезозое и вначале очень недалеко ушли от предковой группы, общей с хищными и другими отрядами той же когорты. Совокупность признаков поздних кондилярт позволяет предположить, что они дали начало копытным, в частности, южно-американским, а также непарнопалым, с которыми их роднит преобладающее развитие третьего пальца. Непосредственного предка отряда непарнопалых долгое время видели в фенакодусе (*Phenacodus* Cope, 1873; в. палеоцен — н. эоцен Европы, С. Америки), коренные зубы которого очень похожи на зубы древнейшего из семейства лошадиных — гиракотерия. Однако это исключается некоторыми чертами его строений, а также тем, что он жил в верхнем эоцене — в то время, когда уже существовали дифференцированные представители разных групп непарнопалых, — лошадиных, тапирообразных, носорогообразных, бронтотериев и др. Предполагался в. качестве предка непарнопалых также *Tetraclaenodon* Scott, 1892 (=*Euprotogonia* Cope, 1893), из ср. палеоцена С. Америки (рис. 260) с ногами, более приспособленными к бегу, чем у других современных ему кондилярт, но детальное изучение этого рода не подтвердило такого предположения. В настоящее время род кондилярт, давший начало стволу непарнопалых, не установлен.

Кондилярты богаче всего представлены в палеоцене и в. эоцене, особенно в С. Америке, где найдены также древнейшие их представители (в н. палеоцене). Для Африки их остатки неизвестны, также и для Азии, если не считать одного рода — *Phenacolophus,* принадлежность которого к отряду не вполне надежна. В Ю. Америку кондилярты перешли в в. палеоцене и образовали там своеобразную группу — сем. Didolodontidae, доживщую до верхнего миоцена (McKenna, 1956). На остальных материках к концу верхнего эоцена отряд вымирает.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 270.

Phenacolophus Matthew et Granger, 1925[1]. Тип рода — *Ph. fallax* Matt. et Grang., 1925; в. палеоцен, Монголия, Хашиату (Гашато). Имеются хорошо развитые стреловидный и затылочный гребни. Клыки, по-видимому, крупные. Верхние заднекоренные четырехугольные, почти квадратные, с намечающимися передним и задним поперечными гребнями, окруженные непрерывным воротничком. P_4 моляризован; нижние заднекоренные с четырьмя буграми, соединенными низкими поперечными гребешками; третья доля M_3 очень короткая, позади тупо обрезанная, с поперечным гребешком по заднему краю (см. рис. 263). Один вид, известен из одного местонахождения.

ЛИТЕРАТУРА

Granger W., 1915. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. Pt. 3: Order Condylarthra, families Phenacodontidae and Meniscotheriidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXIV, pp. 329—369.

Lavocat R., 1955. In: Grassé P. (Direct.). Traité de Zoologie, t. XVII (I). Paris, pp. 452—463. — 1958. Condylarthra. In: Piveteau J. (Direct.). Traité de Paléontologie, t. VI (2). Paris, pp. 1—27.

Matthew W., 1915_1. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. Pt. 2: Order Condylarthra, family Hyopsodontidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXIV, pp. 311—361. — 1915_2. The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 9. — 1937. Palaeocene Faunas of the San Juan Basin, New Mexico. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser., vol. 30. Matthew W., Granger W., 1925. Fauna and correlation of the Gashato formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 189, pp. 1—12. McKenna M., 1956. Survival of primitive Notoungulates and Condylarthra into miocene of Colombia. Amer. Journ. Sci., vol. 254, pp. 736—743.

Osborn H., Wortman J. L., 1892. Fossil Mammals of the Wahsatch and Wind River beds. Bull. Amer Mus. Nat. Hist., vol. IV, pp. 81—147.

Simpson G., 1929. Paleocene and lower Eocene Mammals in Europe. Amer. Mus. Nov., No. 354. — 1935_1. The Tiffany Fauna, upper Paleocene. III. Primates, Carnivora, Condylarthra and Ambiypoda. Amer. Mus. Nov., No. 817. — 1935_2. New Paleocene Fauna from the Fort Union of Montana. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 83. — 1937_1. Note on the Clark Fork, Upper Paleocene Fauna. Amer. Mus. Nov., No. 954. — 1937_2. The Fort Union of the Grazy Mountain field, Montana, and its Mammalian Faunas. Bull. U. S. Nation. Mus., vol. 169. — 1948. The Beginning of the Age of Mammals in South America. Pt. I. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 91.

Teilhard de Chardin P., 1922. Les mammifères de l'Eocène inférieur français et leurs gisements Ann. Paléont., t. II.

[1] Род отнесен к отряду Condylarthra предположительно; естественно, что и положение его в пределах отряда неизвестно. Известны только нижние коренные, верхние моляры и части некоторых костей конечностей.

ОТРЯД LITOPTERNA. ЛИТОПТЕРНЫ [1]

Характеристика. Мозговая коробка маленькая. Лицевой отдел черепа различной длины. Затылочный гребень хорошо развит, стреловидный имеется, или между двумя теменными остается узкая площадка (у *Macrauchenia*). Глазница позади замкнута костной дугой. Скуловые дуги средней высоты, не раскинуты в стороны. Слуховые пузыри уплощенные, костный слуховой канал отсутствует. Нижняя челюсть умеренно массивна, с высоким венечным отростком и широким, выступающим назад угловым отделом, без углового

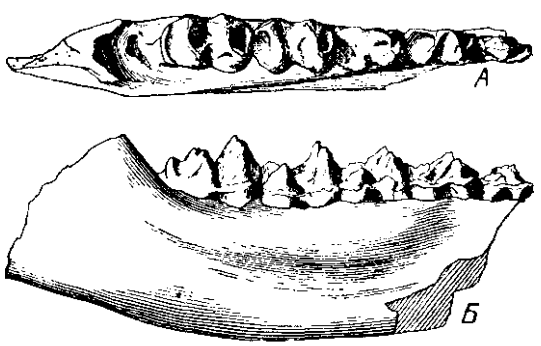


Рис. 263. *Phenacolophus fallax* Matthew et Granger

Часть нижней челюсти с P_3—M_3, $\times^3/_4$. *А*—сверху, *Б*—сбоку. В. палеоцен Монголии (Matthew and Granger, 1925)

отростка; ее половины сращены. Зубная формула полная, резцы почти одинаковой величины и зубы в непрерывном ряду или по паре резцов (I^2 и I_3) в верхней и нижней челюсти увеличены, иногда без корней (с постоянным ростом) и наверху остальные резцы и клыки отсутствуют, внизу I_2 и C сохраняются; наверху имеется послерезцовая диастема. Клыки всегда небольшие. Коренные большей частью низкокоронковые; за исключением самых древних форм, задние из P моляризованы. Верхние заднекоренные почти квадратные, с полулунными пара- и метаконом, соединенными в форме W, остальные три-четыре бугорка за немногими исключениями (*Macrauchenia*) не вполне связаны в поперечные гребни: протолоф образуется лишь при сильном стирании, металоф не образуется совсем. Нижние заднекоренные с двумя полулуниями почти равной длины, соединенными в форме W, внутри от заднего из них иногда рудиментарный столбик (энтоконид); третьей доли M_3 нет. (Рис. 264.) Конечности удлиненные, трех-, однопалые, пальце- или копытоходящие. Кости предплечья свободны или сращены. Бедренная кость с третьим вертелом, берцовые свободны, или сросшиеся на концах (*Macrauchenia*). Пяточная кость сочленяется с малой берцовой. Астрагал с глубокой бороздой блока и высокими гребнями, с длинной широкой шейкой и выпуклой спереди назад поверхностью головки, сочленяющейся только с ладьевидной костью. Пястные и плюсневые всегда раздельны, третьи фаланги копытообразные, иногда расщепленные посередине опорного края (рис. 264). В. палеоцен — плейстоцен Ю. Америки. Два семейства: Proterotheriidae и Macraucheniidae.

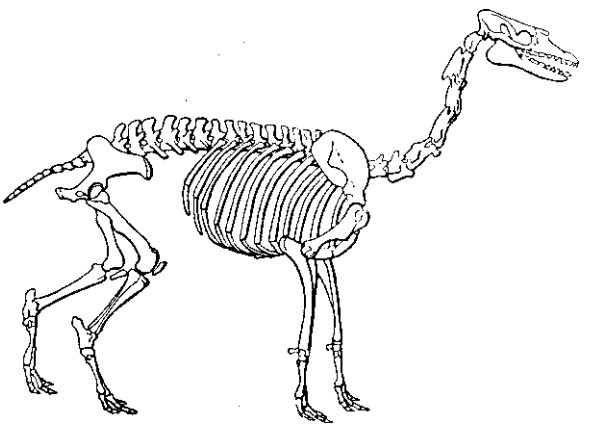


Рис. 264. Litopterna

Theosodon Ameghino. Скелет, × ок. $^1/_{18}$. Миоцен Ю. Америки (Scott, 1937)

Строение, история развития. Литоптерны — довольно большая группа исключительно южноамериканских млекопитающих, своеобразие которых оправдывает выделение в особый отряд. В строении черепа, зубов и конечностей имеется много черт конвергентного сходства с непарнопалыми, что сочетается у них с архаическими особенностями (маленький головной мозг, примитивное строение астрагала и пр.) и с признаками особой специализации. Зубная система с маленькими клыками и широкими, прогрессивно усложняющимися коренными зубами свидетельствует о растительноядности.

Литоптерны, по-видимому, произошли в палеоцене от каких-то кондиляртр. Древнейшие из них были небольшими животными, с простыми, немоляризованными переднекоренными и с заднекоренными, элементы которых еще слабо были связаны в гребни. Уже в палеоцене литоптерны разделились на две ветви с разным направлением эволюции. В одной

[1] Автор — Б. А. Трофимов.

из них, в сем. Proterotheriidae, прогрессивно развиваются формы, подобные лошадиным. Хорошо изученные трехпалый мио-плиоценовый *Diadiaphorus* (рис. 267, 268) и однопалый миоценовый *Thoatherium* (рис. 265, 269) имеют

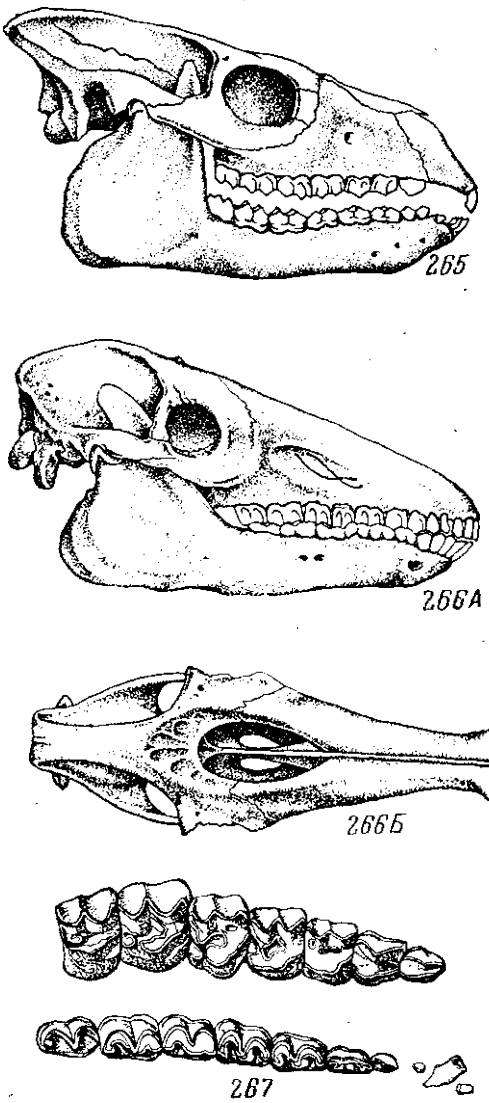


Рис. 265—267. Litopterna

Рис. 265. *Thoatherium* Ameghino. Череп, $\times$ 1/5. Н. миоцен Ю. Америки. Рис. 266. *Macrauchenia* Owen. Череп, $\times$ 1/8. *А* — сбоку, *Б* — сверху. Плейстоцен Ю. Америки. Рис. 267. *Diadiaphorus* Ameghino. Верхние и нижние зубы, $\times$ 1. Миоцен Ю. Америки (Romer, 1951)

удивительное сходство с эквидами. При этом однопалость *Thoatherium* была достигнута раньше (в н. плиоцене), чем у лошадей (в в. плиоцене) и редукция боковых пальцев зашла дальше, чем у последних. Однако это конвергентное сходство было лишь поверхностным: зубы *Thoatherium* были очень низкими и примитивными, фаланги пальцев были более удлинены, а пястные и плюсневые относительно короче, чем у лошадей, запястье и заплюсна построены по «инадаптивному» типу; все кости кисти и стопы отличаются от костей лошадей.

Другая ветвь литоптерн, сем. Macrauchenidae, лучше всего известна по самому позднему, плейстоценовому представителю — *Macrauchenia* (рис. 266). Череп, с клювообразно вытянутым узким лицевым отделом, далеко

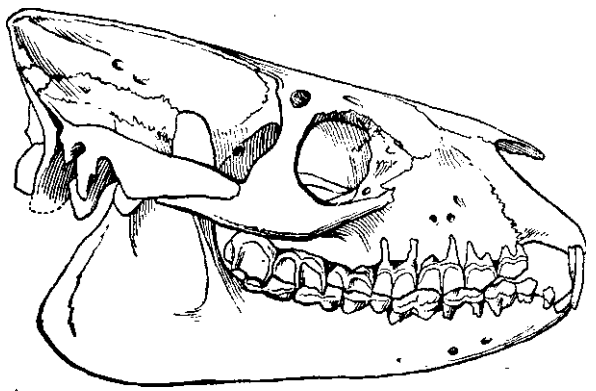


Рис. 268. *Diadiaphorus* Ameghino
Череп, $\times$ ок. 3/4. Миоцен Ю. Америки (Scott, 1937)

отодвинутым назад-наверх носовым отверстием и сильно укороченными носовыми костями, заставляет многих предполагать у макраухении присутствие хобота, что подтверждается глубокими впадинами позади носового отверстия (вероятные места начала мускулов, движущих хобот). Менее вероятно высказанное некоторыми предположение о водном образе жизни, с которым обычно также связано отодвигание назад носовых отверстий (для облегчения дыхания; см. китообразные, сиреновые, частично аминодонты и др.). Макраухении имели сложные, высококоронковые коренные зубы, сходные с зубами палеотериев (стр. 297), длинную шею и длинные трехпалые конечности с укороченными кистью и стопой; они достигали высоты верблюда, приближаясь к нему и по пропорциям тела.

Литоптерны не пережили плейстоцена (Proterotheriidae, возможно, даже плиоцена), когда, по-видимому, были истреблены высокоразвитыми хищниками, переселившимися в Ю. Америку после возобновления связи с С. Америкой.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 270.

СЕМЕЙСТВО PROTEROTHERIIDAE AMEGHINO, 1887

Лицевой отдел черепа короче мозгового. Стреловидный гребень имеется, высокий. Носовое отверстие на конце морды, носовые кости длиннее, чем у Macraucheniidae, носовой канал горизонтальный. Передний край глазницы против M^1. $I\frac{1}{2}C\frac{0}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$. I^2 и I_3 нередко удлинены в форме бивней, позади I_2 имеется диастема. Коронки коренных всегда низкие, на М с не вполне оформленными прото- и металофом. Конечности трехпалые с сильно укороченными и суженными боковыми пальцами, иногда однопалые (у *Thoatherium*). (Рис. 269.) Два подсемейства с 23 родами. В. палеоцен — ср. плиоцен Ю. Америки.

Рис. 269. *Thoatherium Ameghino*
Скелет задней н ги, уменьш.
Н. миоцен
Ю. Америки (Scott, 1937)

СЕМЕЙСТВО MACRAUCHENIIDAE GILL, 1872

Лицевой отдел черепа значительно длиннее мозгового, узкий. Иногда (у *Macrauchenia*) на месте стреловидного гребня между теменными костями — узкая площадка. Носовое отверстие отодвинуто назад, на верхнюю поверхность черепа, у поздних (*Macrauchenia*) — за уровень переднего края глазниц; носовые кости очень укорочены, носовой канал сильно наклонный или вертикальный. Передний край глазницы у поздних форм позади уровня зубного ряда. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$. Все резцы небольшие, зубы в непрерывном ряду. Верхние заднекоренные у поздних (*Macrauchenia*) с высокой коронкой и непрерывными поперечными гребнями. Шейные позвонки длинные, прогрессивно удлиняются. Конечности трехпалые, с боковыми пальцами почти одинаковой длины и массивности со средними. (Рис. 266.) Два подсемейства с 15 родами. В. палеоцен — плейстоцен Ю. Америки.

Геологическое и географическое распространение семейств отрядов Condylarthra и Litopterna дано на рис. 270.

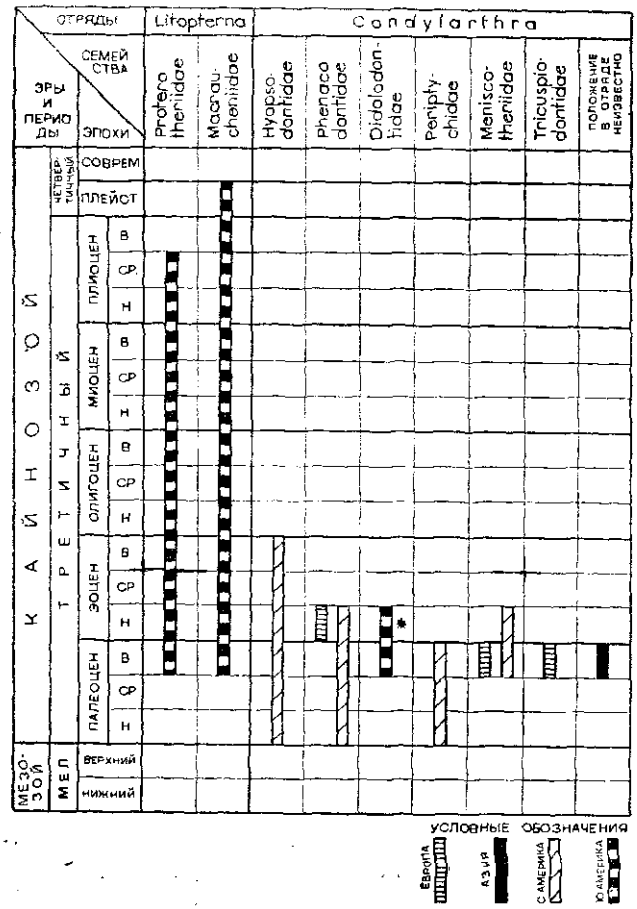


Рис. 270. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Condylarthra и Litopterna
Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

ОТРЯД NOTOUNGULATA (=TOXODONTIA). НОТОУНГУЛЯТЫ[1]

Характеристика. Лицевой отдел черепа по длине равен мозговому или короче его. Мозговая коробка сильно сужена в переднем отделе, низкая. Стреловидный и затылочный гребни развиты в разной степени. Заглазничные отростки различной величины, цельной дуги никогда не образуют. Скуловые дуги почти всегда высокие и массивные. Слуховые пузыри, образованные барабанной костью, большей частью вздутые; их полость связана с полостью дополнительных, надбарабанных (эпитимпанальных) пузырей, отсутствующих у других млекопитающих. Костный слуховой канал имеется, часто гребенчатый. Нижняя челюсть высокая, массивная, с широкой и высокой восходящей ветвью, без углового отростка; как правило, с длинным симфизом. Зубная формула у древних полная, с небольшими резцами одинаковой величины, без диастем; у более поздних часто вверху и внизу одна-две пары сильно увеличенных долотообразных резцов, иногда сходных с резцами грызунов; остальные резцы, клыки и передние переднекоренные уменьшены, иногда исчезают; между C и P развивается диастема. Коренные зубы у поздних высококоронковые, иногда без корней (постоянно растущие). Переднекоренные не бывают вполне молярнзованными. Верхние заднекоренные с эктолофом, косым протолофом и не всегда вполне оформленным металофом; в ширину *почти всегда больше, чем в* длину; протокон и гипокон не всегда вполне раздельны. Добавочные гребешки на основных гребнях развиты различно. Нижние заднекоренные с двумя гребешками, из которых задний значительно длиннее переднего (тригонида); передний угловидный или дуговидный, задний дуговидный или почти прямой, присоединяется к середине переднего; внутри от заднего — энтоконид, в форме поперечно вытянутого столбика, изолированного или присоединяющегося к середине заднего гребешка. Конечности почти всегда пальцеходящие; у примитивных — стройные, пятипалые, с наиболее развитым третьим пальцем, у поздних — иногда очень массивные, укороченные, трехпалые. Ключица, кроме более примитивных, отсутствует. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием; локтевая не менее массивна, чем лучевая, не сращена с нею. В запястье ладьевидная и полулунная кости раздельны, центральная сращена с ладьевидной. Бедренная кость большей частью с третьим вертелом, большая и малая берцовые свободны или сращены на концах. Астрагал чаще с плоским блоком, скошенной шейкой, с выпуклой или уплощенной головкой; внизу сочленяется с ладьевидной костью и нередко также с выступом пяточной. Все пястные и плюсневые кости свободны. Третьи фаланги большей частью широкие, копытообразные, иногда когтевидные. (Рис. 271, 272.) Палеоцен — плейстоцен Ю. Америки; н. эоцен С. Америки и в. палеоцен Азии. Четыре подотряда: Notioprogonia, Toxodonta, Typotheria и Hegetotheria.

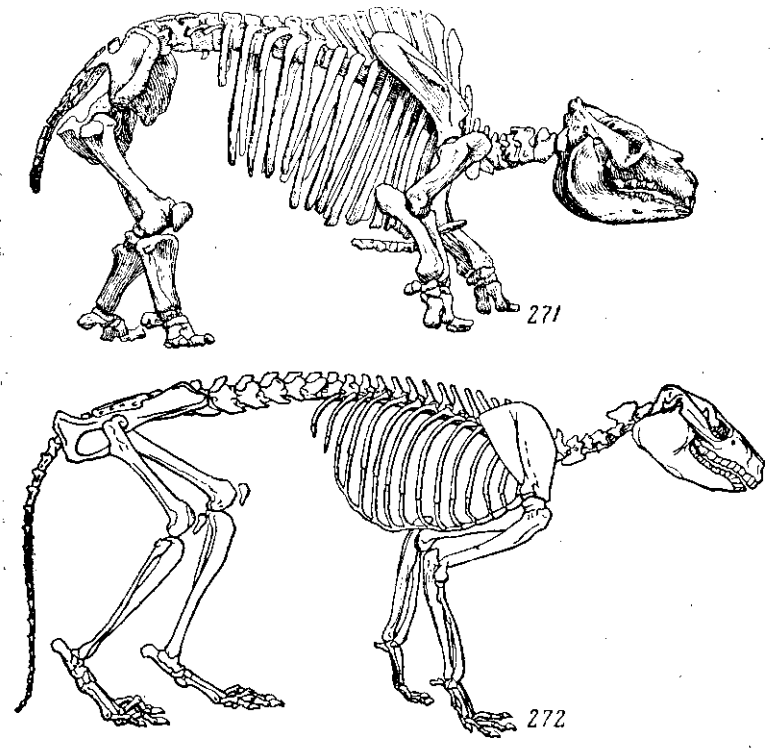


Рис. 271—272. Notoungulata

Рис. 271. *Toxodon burmeisteri* Ameghino. Скелет, ×ок. 1/20. Плейстоцен Ю. Америки (Lydekker, 1894). Рис. 272. *Protypotherium*. Скелет, ×ок. 1/4. Миоцен Ю. Америки (Scott, 1937)

Строение, история развития. Представители отряда разнообразны по

[1] Автор — Б. А. Трофимов.

строению скелета, в котором сочетаются архаические черты с признаками специализации, иногда высокой. Notoungulata — одна из древних групп, отделившаяся от основной ветви плацентарных млекопитающих в палеоцене или даже в мелу независимо от других групп копытных (кондилиртр, пантодонтов и др.). Корни отряда следует искать, вероятно, в Азии, так как в в. палеоцене здесь обнаружены древнейшие и самые примитивные представители (сем. Arctostylopidae подотр. Notioprogonia).

В начале палеогена нотоунгуляты вместе с некоторыми другими группами млекопитающих проникли через С. Америку в Южную, где, после разобщения в эоцене обоих материков, они, как и другие южноамериканские травоядные, оказались изолированными от нападения хищников и от конкуренции других травоядных, широко распространившихся в то время по Северному полушарию. В Ю. Америке нотоунгуляты образовали разветвленную, богатую формами группу, и просуществовали до плейстоцена, в то время как в Азии они не пережили палеоцена.

Древнейший подотр. Notioprogonia включает мелких примитивных представителей из палеоцена Азии и палеоцена — эоцена Ю. Америки; наиболее обычен и изучен лучше других *Notostylops*.

Более специализованы представители подотр. Toxodonta (в. палеоцен — плейстоцен Ю. Америки) по некоторым приспособительным чертам строения приближающиеся к формам более поздних копытных. Развитие у токсодонтов долотообразных резцов, высококоронковых коренных зубов, иногда — с цементом и постоянным ростом, сокращение пальцев до трех, утрата ключицы, срастание большой и малой берцовых костей и развитие копыт — все это аналогично признакам парно- и непарнопалых и свидетельствует о приспособлении к питанию жесткой растительной пищей и о довольно быстром передвижении в относительно мало облесённых ландшафтах. При этом более поздние представители подотряда были крупными, массивными животными.

В ином направлении шло развитие подотр. Typotheria (эоцен — плейстоцен Ю. Америки).

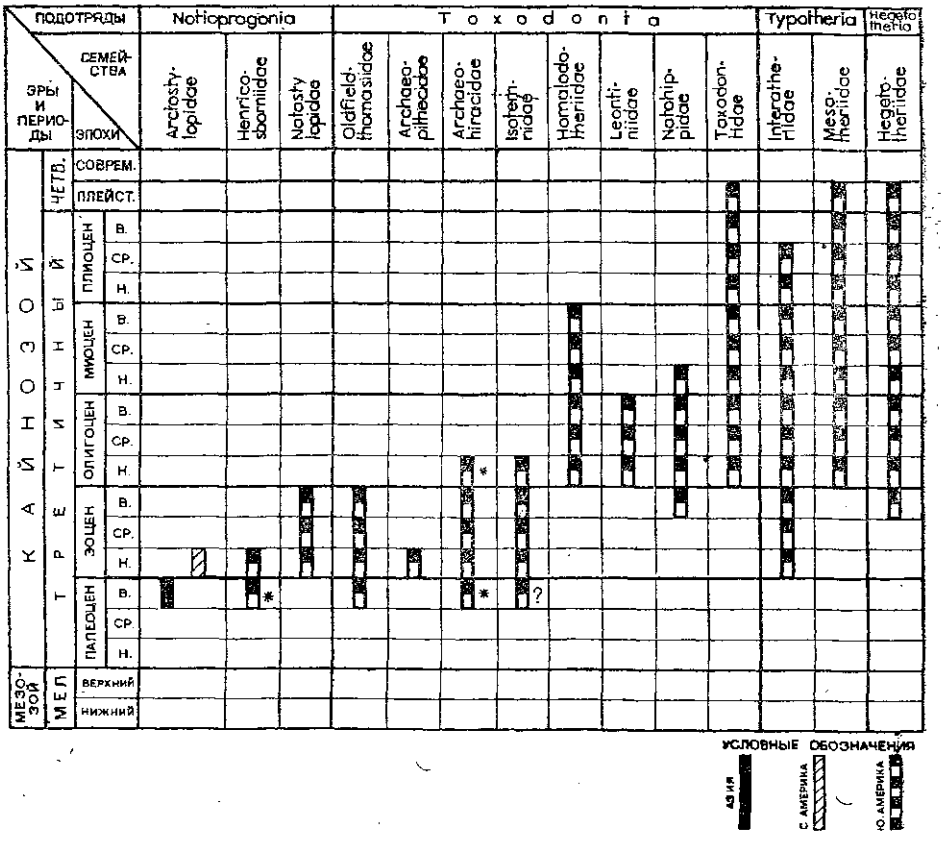


Рис. 273. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Notoungulata
Знак вопроса справа от колонки означает неуверенность в принадлежности к данному семейству. Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

Его многочисленные формы — преимущественно мелкие животные легкого сложения, по внешнему виду, а вероятно, и по биологии, напомнившие кроликов. Коренные зубы типотериев также приобрели высокую коронку и покрылись цементом, а у более поздних утратили корни. Первый верхний резец и 1—2 нижних увеличились наподобие резцов грызунов. Кисть и стопа различны — от стопо- до пальцеходящих. Обычно имеются четыре пальца, из которых третий и четвертый самые крупные. Третьи фаланги, по-видимому, были промежуточного типа между когтями и копытами.

У многих представителей подотр. Hegetotheria (эоцен — плейстоцен Ю. Америки) сохранились примитивные черты строения в зубах (полное число резцов, низкокоронковость). Подотряд заключает одно семейство с тринадцатью родами.

На других материках, кроме Азии (только в палеоцене) и Ю. Америки, нотоунгуляты неизвестны. Их расцвет имел место в миоцене. В плиоцене, когда в Ю. Америку, после ее соединения с Северной, произошло вторжение кошек и других высокоразвитых хищников, а также северных копытных, нотоунгуляты начали вымирать и в плейстоцене окончательно исчезли.

Геологическое и географическое распространение семейств дано на рис. 273.

ПОДОТРЯД NOTIOPROGONIA

Лицевой отдел черепа значительно короче мозгового, высокий; носовое отверстие на его конце. Стреловидный и затылочный гребни сильные. Костный слуховой канал короткий, почти горизонтальный. Нижняя челюсть сравнительно тонкая, с почти прямым зубным рядом. Передний край глазницы над передним краем M^1. Резцы небольшие, одинаковой величины, в полном числе. Коронки коренных низкие, без цемента. Верхние переднекоренные треугольные, *без ясного гипокона. Верхние* заднекоренные с сильным парастилем и не вполне оформленным металофом; кроше длинное, остальные гребешки слабы или отсутствуют. Гипокон на M^3 очень маленький или отсутствует. Тригонид заднекоренных с зачаточной передней ветвью (параконидом) *или без нее. Палеоцен — в. эоцен. Три* семейства: Arctostylopidae, Henricosborniidae, Notostylopidae.

СЕМЕЙСТВО ARCTOSTYLOPIDAE SCHLOSSER, 1923.

Переднекоренные почти или совсем не моляризованы. Передний гребешок нижних заднекоренных очень сокращен в длину — занимает не более $^1/_3$ длины зуба; задний — сильно удлинен. В. палеоцен — н. эоцен.

Palaeostylops Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *P. iturus* Matt. et Grang., 1925; в. палеоцен, Монголия, Хашиату (Гашато). Зубная формула полная; все зубы в непрерывном ряду. Клыки маленькие, резцевидные. Все переднекоренные не моляризованы: нижние — узкие, с тремя-четырьмя продольно расположенными зубцами, верхние — треугольные, с эктолофом и одним внутренним бугорком (на P^1 отсутствует), без поперечных гребней; на нижних заднекоренных задний гребешок занимает почти всю длину зуба, гребешок тригонида укорочен сильнее, чем у всех известных Notoungulata, сильно скошен; гребневидный энтоконид при стирании соединяется с задним гребешком. Верхние заднекоренные треугольные, внутри

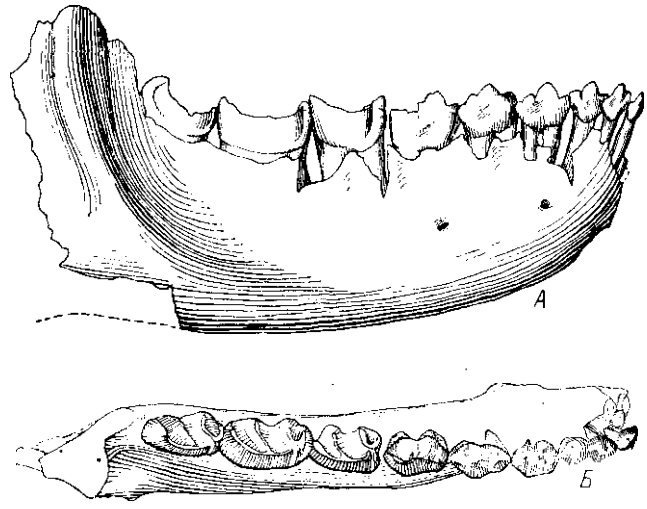


Рис. 274. Palaeostylops iturus Matthew et Granger
Нижняя челюсть, × ок. 1. *А*—сбоку, *Б*—сверху. Палеоцен Монголии (Matthew et Granger, 1925)

значительно короче, чем снаружи, с не вполне разделенными прото- и гипоконом и высоким внутренним воротничком. M^3 значительно меньше, чем M^1 и M^2, без гипокона и металофа. (Рис. 274.) Один вид, из одного местонахождения. *Arctostylops* Matthew, 1915 (н. эоцен, С. Америка).

ОТРЯД ASTRAPOTHERIA. АСТРАПОТЕРИИ[1]

Характеристика. Мозговая полость черепа маленькая; лицевой отдел раза в два короче мозгового. Стреловидный и затылочный гребни очень высокие. Лоб сильно вздут вследствие сильного развития воздушных полостей. Межчелюстные кости очень маленькие, но массивные; носовые кости сильно укорочены и задний край носового отверстия далеко отодвинут назад, на верхнюю поверхность черепа. Верхние и нижние заглазничные отростки короткие, не образуют заглазничной дуги. Нижняя челюсть с низкой, но массивной

[1] Автор — Б. А. Трофимов.

горизонтальной ветвью; венечный отросток низкий, углового нет; обе половины челюсти сращены. Верхние резцы мелкие или, у поздних форм, отсутствуют; нижние крупные, иногда двухлопастные. Верхние и нижние клыки большие, у поздних форм в виде огромных, постоянно растущих бивней. Коренные зубы с очень низкой коронкой; переднекоренные не моляризованы, у поздних сокращены до $\frac{2}{1}$ (молочных $\frac{4}{3}$), заднекоренные крупные, по общему типу строения — как у носорогов, с сильно скошенными поперечными гребнями; на верхних металоф значительно короче протолофа, на нижних задний отдел (талонид) гораздо длиннее переднего (тригонида). Конечности пятипалые, стопоили полустопоходящие. Плечевая кость без внутреннего надмыщелкового отверстия, локтевая массивнее лучевой, не сращена с нею. Бедренная кость с очень маленьким третьим вертелом; малая берцовая цельная. Астрагал с плоским блоком. Пясть и плюсна короткие, массивные, третьи фаланги короткие и широкие, копытообразные. (Рис. 275.) Н. эоцен — в. миоцен Ю. Америки. Два подотряда: Trigonostylopoidea с одним семейством и одним родом *Trigonostylops* и Astrapotherioidea с одним семейством и семью родами. Возможно, что Trigonostylopoidea представляют собой особый отряд (Симпсон, 1954).

Положение в системе, история развития. Астрапотерии принадлежат к числу млекопитающих, никогда не выходивших за пределы южноамериканского материка, так как они вымерли до образования (в в. плиоцене) Панамского перешейка. Как и другие южноамериканские копытные, они отличаются своеобразием строения. Их сближали с Litopterna и с Notoungulata, но более поздние исследования заставили признать в них самостоятельную ветвь, отошедшую от древних, архаических копытных.

У астрапотериев, особенно поздних, имеются черты конвергентного сходства с североамериканскими и евразиатскими аминодонтами из носорогообразных (стр. 319): укороченный лицевой отдел черепа, сокращенные переднекоренные и увеличенные заднекоренные с сильно скошенными поперечными гребнями, огромные постоянно растущие клыки — бивни, укороченные пятипалые кисть и стопа. Это наводит на мысль о сходном образе жизни представителей обеих групп — в болотистых местах, с частичным питанием подземными

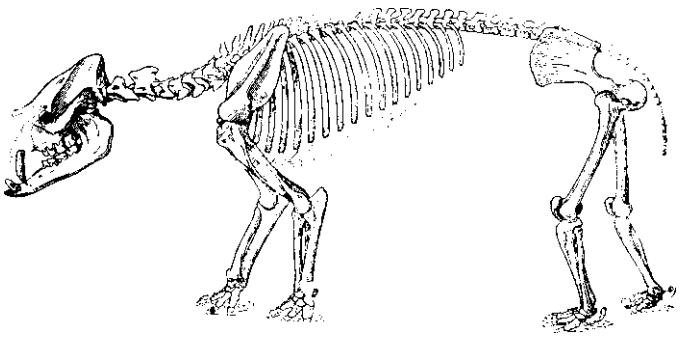


Рис. 275. *Astrapotherium magnum* Burmeister
Скелет, × ок. $\frac{1}{10}$. Олигоцен Ю. Америки (Scott, 1937)

частями растений. Сильно укороченные носовые кости говорят о присутствии хобота

Более древние, эоценовые, астрапотерии были небольшие, величиной с тапира; некоторые из них еще имели все верхние резцы, сравнительно небольшие клыки, полное число переднекоренных и неувеличенные заднекоренные; череп был более обычного для млекопитающих типа. Наиболее специализован доживший до в. миоцена *Astrapotherium* (рис. 275), достигавший величины крупного носорога.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 343.

ЛИТЕРАТУРА

Ameghino F., 1889. Contribucion al conocimiento de los Mamiferos fosiles de la Republica Argentina. Acta Acad. Nac. Cien. Cordoba, Buenos-Aires, vol. 6, pp. 1—1027. — 1906. Les Formations sédimentaires du Crétacés supérieur et du tertiaire de Patagonie. An. Mus. Nac. Hist. Nat., Buenos-Aires, 3 ser., vol. VIII, pp. 1—568. — 1913—1936. Obras completas y correspondenica cientifica. La Plata, Imp. gouvern., vol. XXIV.

Cabrera A., 1937. Notas sobre el suborden Typotheria. I-IV. Notas d. Museo de la Plata, vol. II, Paleont., No. 8, pp. 17—43. — 1939. Los generos de la familia Typotheriidae. Physis, Buenos-Aires, vol. 14, pp. 359—372. Castellanos A., 1931—1941. A proposito de los generos *Plohophorus, Napachithus* y *Panochthus*. Publ. Fac. Cien. Univ. Nac. Litoral. Santa Fe Argentina, Ser. Tec. Cien., No. 6—9, pp. 1—592.

Gaudry A., 1906, 1909. Fossiles de Patagonie, Étude sur une portion du monde antarctique. Ann. Paléont., vol. I, pp. 1—100.

Lavocat R., 1955. Ordre des Litopternes. Ordre des Notongulés. Ordre des Astrapotheriens. In: Grassé P. Traité de Zoologia, t. XVII, vol. I, Paris. Pp. 465—483. — 1958. Litopterna. Notoungulata. Astrapotheria. In: Piveteau J. Traité de Paléontologie. Paris. Pp. 31—58; 60—121; 130—138.

Patterson B., 1940. An adianthine Litoptern from the Deseados formation of Patagonia. Public. Field. Mus. Nat. Hist., Geol. ser., vol. VIII, pp. 13—20. Paulo Couto (C. de), 1952. Fossil Mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 10, pp. 358—394.

Scott W., 1910. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Part. I. Litopterna. Princeton Univ. Exp. Patagonia, vol. VII, pp. 1—156. — 1912. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Order Taxodonta. Rept. Princeton Univ. Exped. Patagonia, vol. VI, pp. 111—239. — 1928. Astrapotheria of the Santa Cruz Beds. Rept. Princeton Univ. Exped. Patagonia, vol. VI, Pt. IV, pp. 301—342. — 1937. The Astrapotheria. Proceed. Amer. Phil. Soc., vol. LXXVII, pp. 309—393. Selve J., 1923. *Macrauchenia patagonica*. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, vol. XIX, pp. 1—21. Simpson G., 1940. Review of the Mammal-bearing Tertiary of South America. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. LXXXIII, pp. 649—709 — 1942. Early Cenozoic Mammals of South America. Proc. 8-th Amer. Sci. Congr., No. 4, pp. 303—332. — 1948. The beginnings of the age of Mammals in South America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXLI, pp. 1—232. Sinklair W., 1909. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Pt. IV. Astrapotheria. Rept. Princeton Univ. Exped. Patagonia, vol. VI, pt. I, pp. 1—110.

ОТРЯД TUBULIDENTATA. ТРУБКОЗУБЫ [1]

Характеристика. Мозговая полость черепа маленькая, лицевой отдел длинный: значительно длиннее мозгового. Стреловидного гребня нет, затылочный низкий. Барабанная кость кольцевидная, не сращена с черепом; костных слуховых пузырей и костных слуховых каналов нет. Межчелюстные кости короткие. Передний отдел черепа вытянут в трубку (за счет носовых и верхнечелюстных костей). Слёзные кости большие. Имеются небольшие верхние заглазничные отростки, заглазничной костной дуги нет. Скуловые дуги цельные, тонкие. Задний край костного нёба лишь немного заходит назад за уровень M^3; в его заднем отделе два больших боковых отверстия. Обонятельные раковины в большем числе и более сложного строения, чем у других млекопитающих. Нижняя челюсть тонкая и низкая, с небольшим угловым отростком, поднятым значительно выше уровня зубного ряда, с очень длинным венечным и высоко поднятым, но коротким суставным; обе половины ее не сращены. Постоянных резцов, а у взрослых и клыков, нет; переднекоренных $\frac{5}{5}$, заднекоренных — $\frac{3}{3}$. Молочных $pd\frac{6}{6}$ предполагается, что столько же было и P, из которых P_1^1 не развиваются; сохранившиеся P принято обозначать, как 2; 3; 4; 5; 6 (вверху и внизу). P_{2-4}^{2-4} очень маленькие и рано выпадают, иногда выпадают и P_5^5. Коренные зубы без эмали, покрыты цементом, с высокой коронкой, без корней и пульпарной полости, с постоянным ростом; состоят из многочисленных шестигранных дентиновых призм, пронизанных в центре цилиндрическими пульпарными каналами. Жевательная поверхность плоская, на M, а иногда и на P_6^6, перетянутая поперечно бисквитообразно и выступающая в форме поперечных тупых двугранных углов. Переднекоренные мельче заднекоренных. Конечности короткие, передние четырех-, задние пятипалые, полустопоходящие. Ключица большая, плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием. Локтевая и лучевая свободны; локтевая не менее массивна, чем лучевая, с очень длинным локтевым отростком. Ладьевидная и полулунная в запястье раздельны, свободной центральной нет. Бедренная кость с третьим вертелом, обе берцовые на верхнем конце сращены. Астрагал с задним отверстием, сочленяется только с ладьевидной костью. Ладьевидная и кубовидная в заплюсне раздельны. Кисть и стопа очень большие; второй и третий пальцы длиннее других, почти одной длины. Третьи фаланги крупные, широкие, ногтевидные, слабо заостренные; наверху с высоким продольным гребнем. Хвост длинный и мощный (Рис. 276—279.) Одно семейство с одним родом. В. миоцен — ныне.

Положение в системе, биология, происхождение. Трубкозубы имеют ряд архаических признаков, свидетельствующих об очень древнем происхождении группы: небольшой, почти гладкий головной мозг, примитивное строение слуховой области, внутреннее надмыщелковое отверстие плечевой кости и третий вертел бедренной, заднее отверстие на астрагале и др. Долгое время трубкозубов соединяли в один отряд с неполнозубыми и панголинами. Действительно, между ними имеется ряд сходных особенностей (особенно у трубкозубов с муравьедами и панголинами): отсутствие резцов и клыков, редукция нижней челюсти, утрата эмали на коренных зубах, трубкообразная морда, вмещающая длинный язык, огромные когти, сильные мускульные гребни на плечевой кости, длинный локтевой отросток, длинный хвост и т. д. Однако это — конвергентное сходство, имеющее основание в сходном образе жизни: все они роют норы и разрывают термитные жилища, вылавливая термитов длинным червеобразным языком; при этом длинный мускулистый хвост представляет собой опору при подъеме на задние конечности. У трубкозубов имеются и значительные отличия как от неполнозубых, так и от панголинов (см. диагнозы). Tubulidentata — очень древняя ветвь,

[1] Автор — В. И. Громова.

отошедшая в палеоцене (или в мелу?) от плацентарных где-то вблизи Condylarthra или даже от какого-то из представителей этой группы; с некоторыми из кондиляртр у трубкозубов имеется значительное сходство (например, с родом *Ectoconus*).

История трубкозубов совершенно неизвестна. Джепсен (1932) связывал их с описанным им нижнеэоценовым североамериканским родом *Tubulodon*, у которого, как и у трубкозуба, дентин зубов пронизан трубочками, но распределение и микроструктура трубочек у обоих родов совершенно различна; и в остальном их строении нет сходства, которое бы позволило выводить *Orycteropus* от *Tubulodon*. Известные верхнемиоценовые и нижнеплиоценовые трубкозубы — уже высокоспециализованные животные, отличающиеся от современных лишь как виды (размерами, пропорциями).

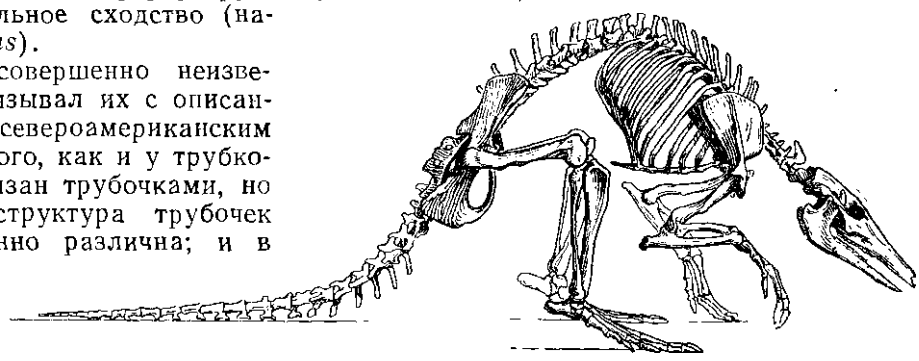
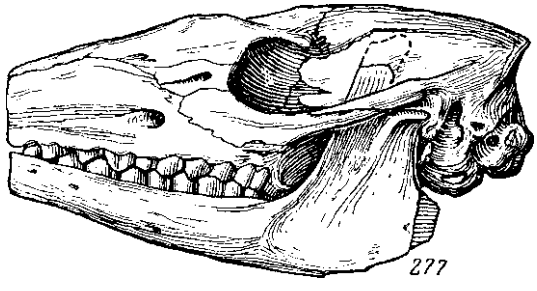
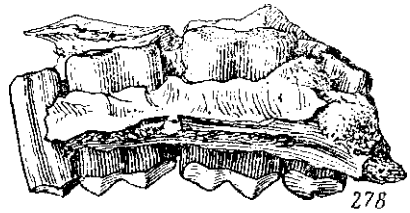


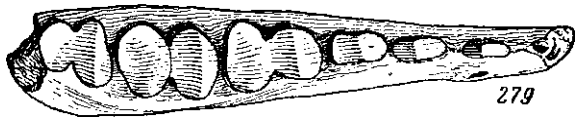
Рис. 276. *Orycteropus gaudryi* F. Major
Скелет, × ок. 1/7. Н. плиоцен о-ва Самос (Colbert, 1941)



277



278



279

Рис. 277—279. *Orycteropus gaudryi* F. Major
Рис. 277—череп, ×2/3. Н. плиоцен Европы (Abel, 1914). Рис. 278—фрагмент верхней челюсти с зубами, ×3/2. Рис. 279—фрагмент нижней челюсти с зубами, ×3/2. Мэотис Молдавии—окрестности Тирасполя (колл. ПИН, № 355—89)

Семейство Orycteropidae Gray, 1821 (Orycteropodidae Bonaparte, 1850). Н. миоцен — ныне.

Orycteropus Geoffroy, 1795. Трубкозуб. Пять—шесть видов. Тип рода — *O. afer* Pallas; совр., Ю. Африка. (Рис. 277—279.) Ископаемый (*O. gaudryi* Major, 1888) известен в СССР — из в. миоцена (мэотис) Молдавии (Чобручи, Тирасполь), С. Армении (гора Сахенди) и из ср. миоцена С. Кавказа (Беломечетская). Из в. миоцена — н. плиоцена З. Европы (Пикерми, Самос, Перпиньян), Ю. Азии (Индия, Марага) и С. Африки (Алжир); *Myorycteropus* Macinnes, 1956 (н. миоцен Африки).

Род *Tubulodon* Jepsen, 1932 (н. эоцен С. Америки) лишь с сомнением относят к тому же отряду.

ЛИТЕРАТУРА

Бурчак-Абрамович Н. О. Ископаемый трубкозуб (*Orycteropus gaudryi* F. Major) в пределах СССР и смежных стран. Изв. АН Армянской ССР, 1950, т. III, № 10. стр. 950—954.

Габуния Л. К., 1956. О находке остатков ископаемого трубкозуба (*Orycteropus* sp.) в среднемиоценовых отложениях Беломечетской (Северный Кавказ). Докл. АН Азербайджанской ССР, т. XII, № 3, стр. 203—206.

Colbert E. H., 1951. A study of *Orycteropus gaudryi* from the Island from Samos. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 78, pp. 305—350.

Helbing H., 1933. Ein Orycteropusfund aus dem unteren Pliocaen des Roussilion. Ecl. geol. Helv., v. 26, N 2, SS. 256—267. Neuvelmans B., 1939. Le problème de la Denition de l'Oryctérope. Bull. Mus. Roy. d'Hist. Nat de Belgique, t. XV, No. 40, pp. 1—30.

Lamberson C., 1942. Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note XV. *Plesiorycteropus madagascariensis* Filhol. Bull. Acad. Malgache, No. 5, t. 25, pp. 25—53.

Sonntag Ch., Woollard H. and Le Gros Clark B., 1925, 1926. A monograph of Orycteropus afer. Proc. Zool. Soc. London, pp. 331—437; pp. 445—485.

ОТРЯД PANTODONTA. ПАНТОДОНТЫ [1]

Характеристика. Бо́льшая часть признаков — как в диагнозе Dinocerata. Отличается расположением суставного валика нижней челюсти значительно выше уровня коренных зубов. Зубная система полная, иногда сокращено число верхних резцов. Верхние клыки от небольших до очень длинных, саблевидных; нижние также различны по величине и форме: большие, конические или маленькие, резцеобразные. Коренные у большинства с низкими коронками; P всегда проще,

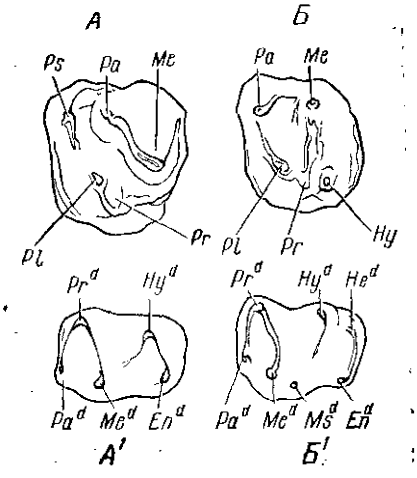


Рис. 280. Строение коренных зубов Pantodonta и Dinocerata. Схемы
А, *Б* – верхние коренные, *А*¹, *Б*¹ – нижние, *А* – *Coryphodon* (Pantodonta); *Б* – *Uintatherium* (Dinocerata). Обозначения – как на рис. 3

чем M. Верхние заднекоренные с W-образной фигурой или с двумя скошенными или поперечными гребнями, сложение которых из элементов своеобразно и у других млекопитающих не повторяется (рис. 280, *А*); нижние — с двумя V-образными или также с двумя поперечными гребнями. Хвостовые позвонки иногда (у *Barylambda*) с нижними (гемальными) дугами. Конечности короткие или умеренной длины, пятипалые; у ранних форм — задние стопоходящие, передние — полупальцеходящие, у поздних — все пальцеходящие. Ключица хорошо развита, плечевая кость — с внутренним надмыщелковым отверстием, локтевая свободна, массивнее лучевой; в запястье центральная свободна или сращена с ладьевидной, ладьевидная и полулунная раздельны; бедренная кость с третьим вертелом; малая берцовая свободна, не утоньшена; астрагал с мелким блоком, без шейки, опирается на ладьевидную и кубовидную кости. Третьи фаланги ногте-копытовидные. Ср. палеоцен — ср. олигоцен. Четыре семейства: Coryphodontidae, Archaeolambdidae, Pantolambdodontidae и Barylambdidae.

История развития, биология. Пантодонты в настоящее время признаются самостоятельным отрядом. Вероятно, они произошли от Condylarthra, из которых к ним наиболее близки Periptychidae. Древнейший представитель отряда (*Pantolambda*) известен из ср. палеоцена С. Америки. В Азии (Монголия) обнаружены архаические представители в в. палеоцене (*Procoryphodon*) и в н. эоцене (*Archaeolambda*). Начиная с в. палеоцена группа, по-видимому, развивается независимо в Азии и в С. Америке, причем в С. Америке она ограничена двумя семействами (Coryphodontidae и Barylambdidae), в то время как в Азии присутствуют три: Coryphodontidae (роды, отличные от американских), Archaeolambdidae и Pantolambdodontidae. Присутствие в палеоцене архаических и притом разных пантодонтов в Азии и С. Америке заставляет предполагать или азиатское происхождение отряда или, если оно американское, — раннюю миграцию в Азию и затем самостоятельное развитие его ветвей на обоих материках. В Европе пантодонты известны только из н. эоцена и притом только из Англии. Эти формы близки к американским *Coryphodon*, от которых могут быть отделены только в видовом отношении. Это подтверждает существующее предположение, что в палеоцене и эоцене существовала связь С. Америки через Гренландию и Исландию с Британскими островами; последние в то время были отделены проливом от Европейского материка, что и помешало корифодонтам проникнуть далее на юг и восток — в Европу и Африку.

Образ жизни и приспособления в разных ветвях отряда были, по-видимому, различны. Ранние формы (Barylambdidae) были несколько сходны с гигантскими наземными ленивцами группы Megalonychidae. Другие, как можно предполагать, были всеядно-насекомоядными животными (*Archaeolambda*); Coryphodontidae, и, из них особенно *Eudinoceras* с их тапирообразными зубами, вели, подобно тапирам, полуводный образ жизни и питались мягкой водной растительностью.

Дольше всего, до середины олигоцена, пантодонты существовали в Азии; в других местах они не пережили нижнего эоцена. Раннее вымирание группы, вероятно, объясняется, как и для диноцерат, крайней прими-

[1] Автор — К. К. Флёров.

тивностью их головного мозга и, в связи с этим, несовершенством нервно-психической деятельности.

Геологическое и географическое распространение семейств дано на рис. 281.

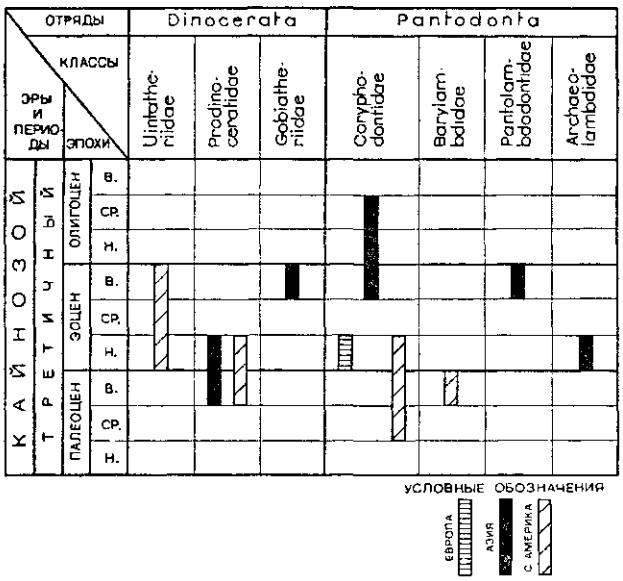


Рис. 281. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Pantodonta и Dinocerata

СЕМЕЙСТВО CORYPHODONTIDAE MARSH, 1876

Размеры от небольших до крупных (длина ряда C—M_3 более 100 *мм*). Череп у большинства с расширенным в области клыков лицевым отделом. Стреловидный гребень у ранних форм имеется, у более поздних — отсутствует, и верхняя сторона мозгового отдела — в виде широкой плоской поверхности. Восходящая часть нижней челюсти отвесна. Зубная система полная, у ранних форм в непрерывном ряду, у поздних — с диастемами. Клыки увеличены; иногда очень сильно, особенно у самцов; в сечении большей частью округлые. На верхних переднекоренных обе ветви фигуры V равной длины (фигура симметричная), протокон бугорчатый или правильно лунчатый; P_1 большей частью V-образный. Заднекоренные от M_1^1 к M_3^3 увеличиваются; M^1 в ширину и длину почти одинаков. Верхние M у ранних с V-образными гребнями, у поздних с двумя почти прямыми гребнями, косыми или поперечными. На нижних M тригонид по высоте и длине почти равен талониду (немного короче). Талонид M_3 V-образный или с поперечным гребнем. Хвостовые позвонки без гемальных дуг; у ранних форм хвост длинный, у поздних — короткий, его передние позвонки срастаются с крестцом. (Рис. 282.) Ср. палеоцен — ср. олигоцен.

Eudinoceras Osborn, 1924. Тип рода — *E. mongoliensis* Osb., 1924; в. эоцен, Китай (Внутренняя Монголия, Ирдын-Манга). Череп относительно широкий, стреловидного гребня нет. Профиль над глазницами и переднекоренными вогнутый, в мозговой части и над клыками выпуклый. Лицевая часть в области клыков значительно расширена. I^1 приблизительно равен I^2. Верхние клыки большие, немного больше резцов; нижние сильно изогнуты наружу. Верхние P с V-образными наружными гребнями; их протокон рудиментарен или довольно крупный. Передние и задние гребни верхних M почти параллельны, передние несколько длиннее задних; на M^1 и M^2 гребни несколько скошены, — внутренним концом отклонены назад; на M^3 поперечны. M^3 в ширину больше, чем в длину, крупнее, чем M^1 и M^2; воротничок на нем имеется, на внутренней стороне прерван. (Рис. 283.) Два вида. В. эоцен Китая, Монголии.

Hypercoryphodon Osborn et Granger, 1932. Тип рода — *H. thomsoni* Osb. et Grang., 1932; ср. олигоцен, Китай (Внутренняя Монголия). Череп уже и длиннее, чем

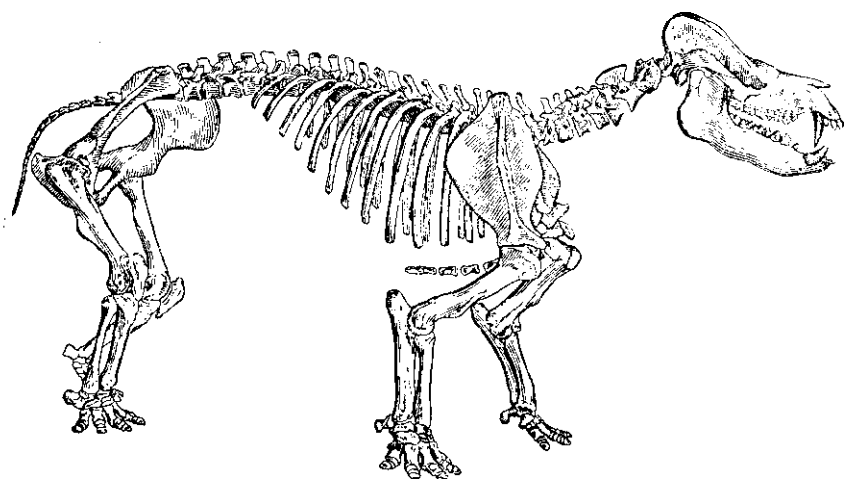


Рис. 282. *Coryphodon* Owen
Скелет, × ок. 1/22. Н. эоцен С. Америки (Osborn, 1898)

у других родов, стреловидного гребня нет. Профиль от затылочно-теменного шва до конца носовых костей почти прямой. Лицевая

часть в области клыков расширена умеренно. I^1 крупнее остальных резцов. C лишь немного крупнее, чем I. Верхние P с менее резко выраженными V-образными наружными гребнями, чем у *Eudinoceras*, их протокон хорошо развит. Гребни верхних M — как у *Eudinoceras*. Все верхние заднекоренные квадратные, M^2 и M^3 почти равной величины. Воротничок на M^3 отсутствует. На наружной стороне всех верхних M посередине округлый столбик, присоединяющийся к заднему гребню. (Рис. 284). Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Pantolambda* Cope, 1883 (ср. палеоцен С. Америки, рис. 285); *Sparactolambda* Patterson, 1939 (в. палеоцен С. Америки); *Titanoides* Gidley, 1917 (в. палеоцен С. Америки); *Coryphodon* Owen, 1845 (в. палеоцен — н. эоцен С. Америки и Европы, рис. 282).

Рис. 283. *Eudinoceras kholobochiensis* Osborn et Granger
Череп, $\times^1/_6$. *А*—снизу, *Б*—сбоку. В. эоцен Монголии (Osborn and Granger, 1931)

Рис. 284. *Hypercoryphodon thomsoni* Osborn et Granger
Череп, $\times^1/_6$. *А*—снизу, *Б*—сбоку. Ср. олигоцен Монголии (Osborn and Granger, 1932)

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOLAMBDIDAE FLEROW, 1952

Размеры мелкие (длина ряда C—M_3 около 77 *мм*). Известны только нижние челюсти и часть верхней. Восходящая часть нижней челюсти отвесна. Зубная система полная, в непрерывном ряду (без диастем). Нижний клык низкий, в боковом направлении сплющен, спереди назад в основании сильно вытянут, по задней стороне с двумя бороздками. На верхних переднекоренных передняя ветвь V короче задней (фигура асимметричная); протокон не

вполне лунчатый, только с передней ветвью; P_1 с тремя вершинками, расположенными продольно. M^1 (остальные М неизвестны) в ширину больше, чем в длину, с V-образной фигурой снаружи и складкой протокона внутри. На нижних М талонид значительно ниже и короче, чем тригонид. Талонид M_3 почти замкнут в долинку. Н. эоцен. Один род.

Archaeolambda Flerow, 1952; тип рода — *A. planicanina* Flerow, 1952; н. эоцен, Монголия — Наран-Булак. (Рис. 286, 287.) Один вид из одного местонахождения.

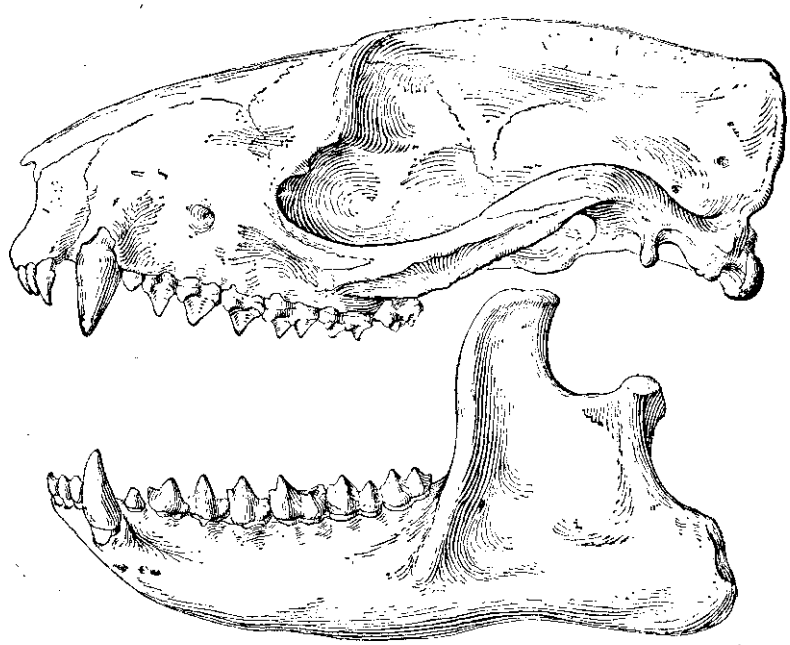


Рис. 285 *Pantolambda bathmodon* Cope
Череп, $\times^2/_3$. Н. палеоцен С. Америки, Нью-Мексико (Matthew, 1937)

СЕМЕЙСТВО PANTOLAMBDODONTIDAE GRANGER ET GREGORY, 1934

Размеры средние (длина нижней челюсти около 230 *мм*). Известны только нижние челюсти с частью зубов. Нижняя челюсть тонкая, восходящая часть отклонена назад. Зубная формула (нижних) полная. Коренные зубы выше, чем у других пантодонтов. На

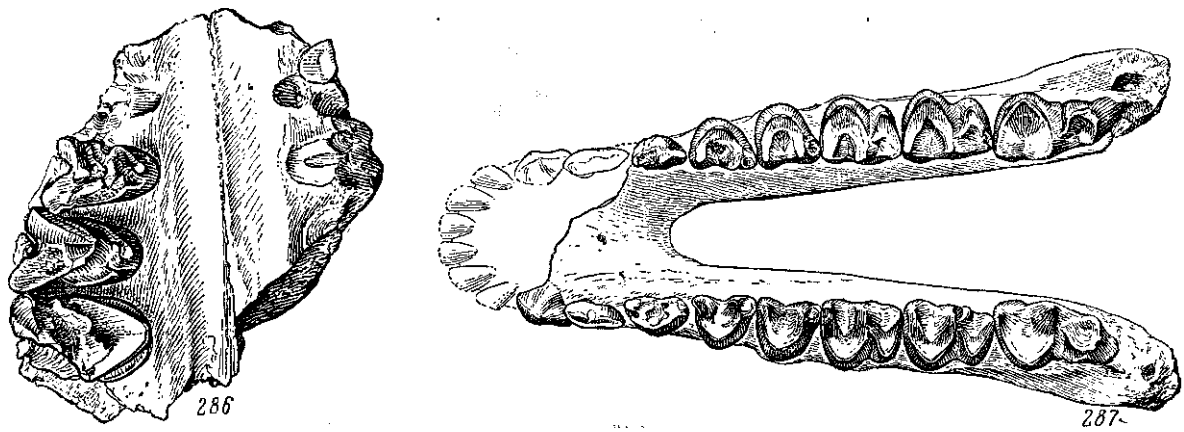


Рис. 286—287. *Archaeolambda planicanina* Flerow
Рис. 286—фрагмент верхней челюсти. Рис. 287—нижняя челюсть сверху, × ок. 1. Н. эоцен Монголии (Флеров, 1952)

нижних М талонид заметно короче и ниже, чем тригонид; вершинки тригонида очень высоки и заострены. Один род. В. эоцен.

Pantolambdodon Granger et Gregory, 1934. Тип рода — *P. inermis* Grang. et Greg., 1934; в. эоцен, Китай (Внутренняя Монголия). (Рис. 288). Два вида, из одного местонахождения.

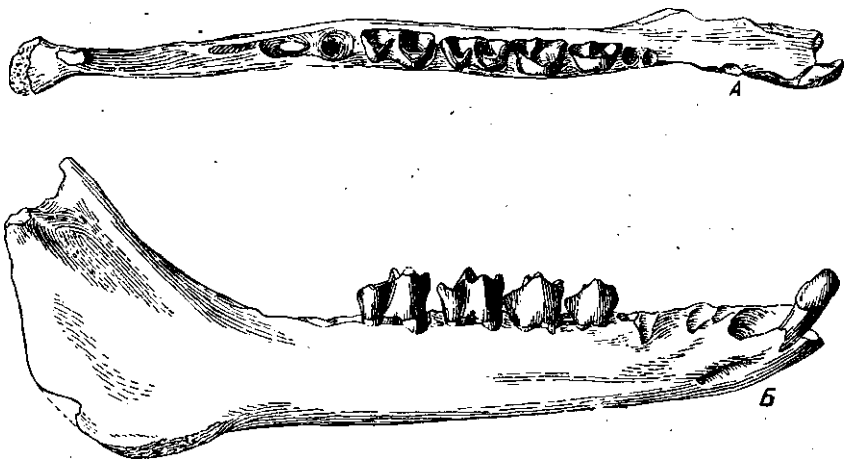


Рис. 288. *Pantolambdodon inermis* Granger et Gregory
Челюсть. *А*—сверху, *Б*—сбоку, ×⅘. Н. эоцен Монголии (Granger and Gregory, 1934)

ОТРЯД DINOCERATA. ДИНОЦЕРАТЫ[1]

Характеристика. Череп у некоторых форм с одной-тремя парами рогообразных выростов. Лицевой отдел разной длины: его длина меньше или почти равна длине мозгового. Стреловидный гребень у более ранних представителей отряда имеется, у поздних отсутствует и на верхней стороне черепа — плоская или вогнутая широкая поверхность. Глазница позади без костной дуги, широко открыта; верхние заглазничные отростки очень малы, нижних нет. Слуховые пузыри отсутствуют, барабанная кость не полностью окостеневшая. Скуловые дуги раздвинуты в стороны в разной степени. Нижняя челюсть с высокой восходящей ветвью и длинным венечным отростком; угловой — в виде широкой лопасти; суставный валик у ранних почти на уровне коренных, у более поздних — несколько выше; вблизи симфиза большей частью две выступающие вниз лопасти (предохраняют от полома саблевидные верхние клыки). Зубная формула у ранних форм почти полная (кроме P^1), у поздних — исчезают верхние резцы, нижние иногда с дополнительной наружной лопастью. Нижние — большие, у ранних заостренные, у поздних резцеобразные. Верхние клыки очень большие, особенно у самцов, саблевидные, редко отсутствуют. Коренные с низкими коронками; Р сходны с М, с двумя поперечными гребнями, на верхних сходящимися V-образно внутрь. Конечности короткие или умеренной длины, пятипалые; у ранних передние полупальцеходящие, задние стопоходящие; у поздних — все пальцеходящие. Ключица отсутствует; локтевая свободная, развита сильнее лучевой. В запястье ладьевидная и полулунная кости раздельны, свободная центральная отсутствует. Бедренная кость с третьим вертелом или без него, малая берцовая цельная, не сращена с большой; в заплюсне II и III клиновидные сращены или раздельны, астрагал с плоским блоком, у поздних без шейки. Третьи фаланги ногте- или копытовидные. В. палеоцен — в. эоцен. Три семейства: Prodinoceratidae, Uintatheriidae, Gobiatheriidae.

Положение в системе, эволюция. Диноцерат долгое время объединяли в один отряд (Amblypoda) с пантодонтами, однако они, видимо, произошли от более древних и архаических предков, чем пантодонты, у которых даже древнейшие формы имеют зубы более сложного строения. Следует допустить независимое происхождение и самостоятельное развитие этих двух ветвей (отрядов).

[1] Автор — К. К. Флёров.

Диноцераты, возникшие, вероятно, в нижнем палеоцене, от архаических древних плацентарных млекопитающих, в ср. или в. палеоцене распространились из Азии в Америку. Древнейшие диноцераты были относительно небольшими, всеядными животными, сходными по облику с кондиляртрами и креодонтами. Азиатские формы (Prodinoceratidae) продолжая существовать в тех же условиях, относительно мало изменились и в эоцене (*Mongolotherium*) сохранили облик, сходный с такодinoceratidae, возникшая и развивавшаяся в Азии, другая — охватывающая потомков американской ветви, вернувшихся на свою первоначальную родину (гобиатерий).

В конце эоцена диноцераты вымерли, вероятно, вследствие малой активности и пластичности, связанных с малыми размерами и примитивным строением головного мозга; они уступили место более высокоорганизованным парно- и непарнопалым. Из Европы и из Африки диноцераты неизвестны.

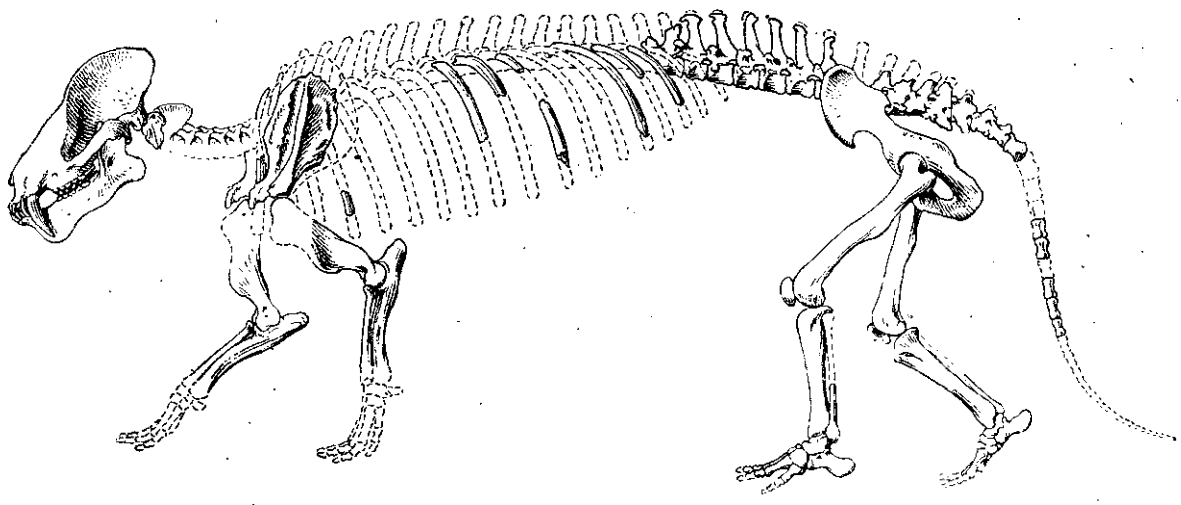


Рис. 289. *Mongolotherium plantigradum* Flerow

Скелет, × ок. $\frac{1}{17}$. Н. эоцен Монголии (Флеров, 1952)

вым палеоценовых предков (*Prodinoceras*). Напротив, американские формы (Uintatheriidae), попав в другую среду, стали перестраиваться, приспособляясь к новым условиям. Они стали растительноядными животными, приобрели более крупные размеры, причудливой формы рогообразные выросты на черепе и слонообразный облик: широкий таз, короткие кисть и стопу, плоский короткий астрагал и т. д., но сохранили некоторые архаичные черты (раздельные II и III клиновидные кости и др.).

В ср. эоцене от американской ветви отделилась группа, вновь вернувшаяся в Азию. Из нее развилась форма, ведущая полуводный образ жизни (род *Gobiatherium*), строение посткраниального скелета которой указывает на связь с американскими уинтатериями, а не с азиатскими продиноцератидами; в частности, об этом свидетельствуют раздельные клиновидные кости (сращены у монголотерия), строение бедренной кости и пр. Таким образом, в Азии существовали две самостоятельные ветви диноцерат: одна — автохтонная, представляющая собой потомков ранних Pro-

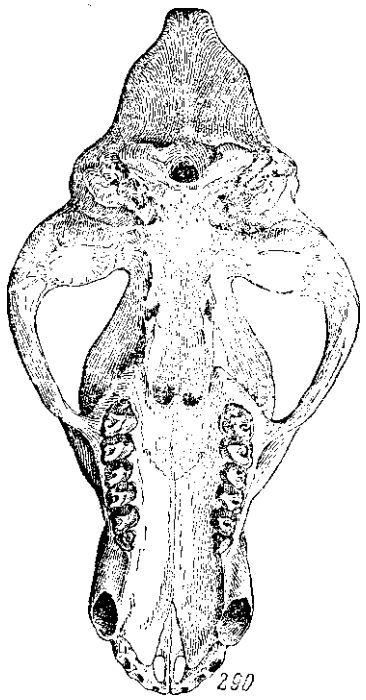
Геологическое и географическое распространение дано на рис. 281.

СЕМЕЙСТВО PRODINOCERATIDAE FLEROW, 1952

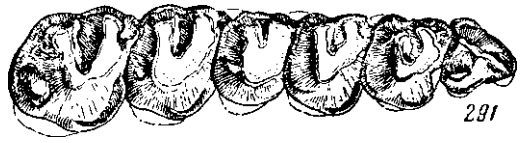
Размеры сравнительно небольшие (до величины крупного медведя). Череп высокий, без рогообразных выростов. Стреловидный гребень очень высокий, затылок треугольный. Скуловые дуги широко раздвинуты в стороны, равномерно выпуклы наружу. Сошник почти полностью окостеневший, позади делит хоанальное отверстие. Края хоан окаймлены валиком; на заднем краю костного нёба — срединный выступ. Нижняя челюсть в области симфиза с большими предохранительными лопастями. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{?-3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Верхние резцы хорошо развиты, нижние простые. Верхние клыки большие, саблевидные, более крупные у самцов; нижние — крупные, много больше резцов, конические. P_1 иногда имеется. Крестец из трех позвонков. Хвост длинный, вероятно, около $^1/_3$ длины всего позвоночника. Конечности короткие, задние стопоходящие (перед-

ние полностью неизвестны). Таз длинный, узкий, выпрямленный. Бедренная кость с третьим вертелом. В заплюсне вторая и третья клиновидные кости у поздних сращены. Астрагал с шейкой. В. палеоцен — н. эоцен.

Prodinoceras Matthew, Granger et Simpson, 1929. Тип рода — *P. martyr*



290



291

292

Рис. 290—292. *Mongolotherium plantigradum* Flerow. Рис. 290—череп снизу, × ок. 2/3. Рис. 291—зубы P^2—M^3, × ок. 2/3. Рис. 292—зубы P_3—M_3, ×2/3. Н. эоцен Монголии (Флеров, 1952)

Matt., Grang. et Simp., 1929; в. палеоцен, Монголия, Хашиату (=Гашато). Известны только: верхняя челюсть, фрагменты нижних зубов и костей посткраниального скелета. Череп мало удлиненный, диастема между клыками и переднекоренными очень мала (меньше длины P^2). P^2 слабо моляризован: метакон зачаточен, много ниже паракона. Гипокон M^3 расположен назад и внутрь от протокоиа. Протоконули верхних М очень малы. На M_3 пятка позади гипоконида низкая, гипоконулид не возвышен. Один вид. В. палеоцен Монголии.

Mongolotherium Flerow, 1952. Тип рода *M. plantigradum* Flerow, 1952; н. эоцен, Монголия (Наран-Булак, Улан-Булак). Череп значительно удлиненный, диастема между клыками и переднекоренными много больше длины P^2. Верхняя часть затылка сильно выступает назад и нависает над нижней. Нижняя челюсть с сильно выраженными предохранительными лопастями. P^2 значительно моляризован: метакон хорошо оформлен, немногим ниже паракона. Гипокон M^3 расположен прямо позади протокона. Протоконули верхних М хорошо выражены. На M_3 пятка позади гипоконида высокая, гипоконулид много шире и выше, чем гипоконид. (Рис. 289—292.) Два вида. Н. эоцен Монголии.

Из в. палеоцена — н. эоцена С. Америки: *Probathyopsis* Simpson, 1929, *Bathyopsoides* Patterson, 1939.

СЕМЕЙСТВО UINTATHERIIDAE FLOWER, 1876

Размеры крупные (до величины небольшого слона). Череп высокий, с одной-тремя парами рогообразных выростов на теменных и верхнечелюстных костях и, самые маленькие, на передней части носовых. Стреловидный гребень отсутствует; между теменными костями широкая вогнутая поверхность. Затылок четырехугольный. Скуловые дуги не раздвинуты в стороны. Сошник позади не вполне окостеневший, глубоко вырезанный, не делит хоанального отверстия. Края хоан без валика, задний край костного нёба без выступа. Нижняя челюсть с большими предохранительными лопастями. $I\frac{0}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{3}{3}$. Верхние резцы отсутствуют, нижние — у некоторых с дополнительной лопастью. Верхние клыки очень большие, саблевидные (больше, чем у Prodinoceratidae), нижние большей частью малеиькие, резцеобразные. P_1 всегда отсутствует. Крестец из четырех позвонков. Хвост умеренной длины, значительно короче 1/3 длины всего позвоночника. Конечности умеренной длины, иногда длинные, все пальцеходящие. Таз короткий, широкий, округленный (сходен с тазом слонов). Бедренная кость без третьего вертела. В заплюсне вторая и третья клиновидные кости раздельны, астрагал без шейки. (Рис. 293.) Н.—в. эоцен, С. Америка. Пять родов: *Bathyopsis* Cope, 1881; *Elachoceras* Scott, 1886; *Uintatherium* Leidy, 1872; *Eobasileus* Cope, 1872; *Prouintatherium* Dorr, 1958.

СЕМЕЙСТВО GOBIATHERIIDAE FLEROW, 1952

Размеры крупные (до величины носорога). Череп очень низкий, без рогообразных выростов на теменных и верхнечелюстных костях; межчелюстных. Стреловидного гребня нет, между теменными — широкая плоская поверхность. Затылок четырехугольный. Скуловые дуги очень широко раздвинуты в стороны,

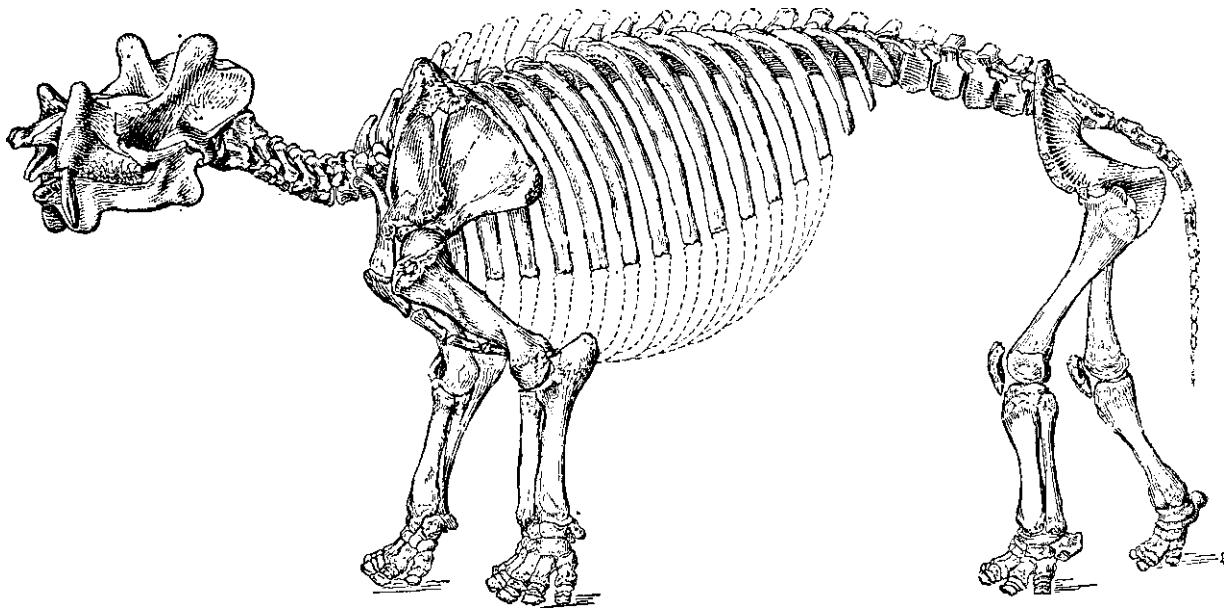


Рис. 293. *Uintatherium mirabile* Marsh
Скелет, × ок. 1/23. Ср. эоцен С. Америки (Marsh, 1886)

носовая область высоко аркообразно поднята посередине, иногда — с парой маленьких выростов; у некоторых форм концы носовых костей соединены костной дугой с вершинами

резко изогнуты в области сочленовных впадин. Сошник полностью окостеневший, вполне

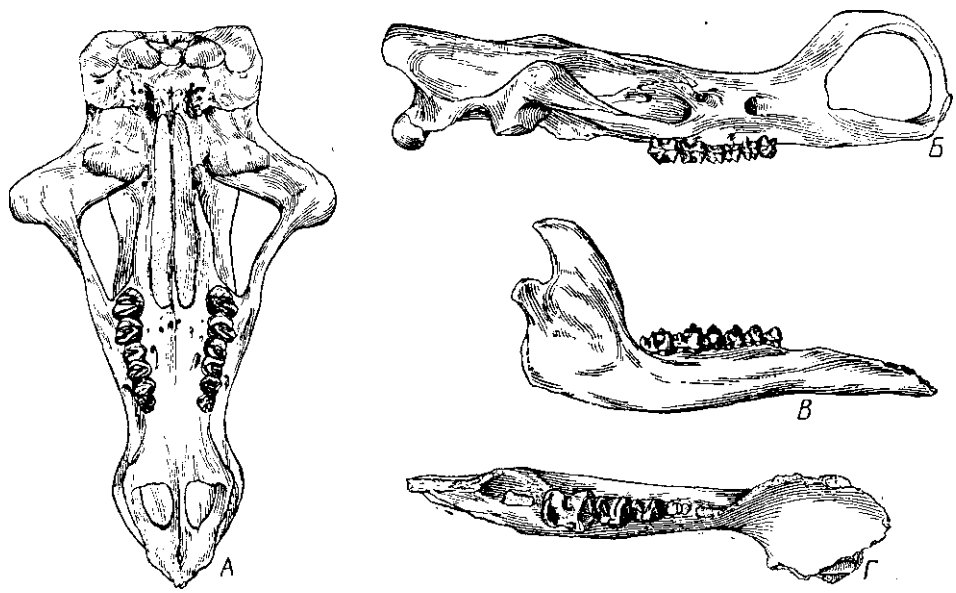


Рис. 294. *Gobiatherium murificum* Osborn et Granger
Череп. *А*—снизу, *Б*—сбоку, *В*—нижняя челюсть сбоку, *Г*—сверху. *А* и *Б*— ×1/6; *В* и *Г*— × ок. 1/3. В. эоцен Монголии (Osborn and Granger, 1932)

делит позади хоанальное отверстие. Края хоан без валика; задний край иёба — с большим

срединным отростком, далеко выступающим назад. Нижняя челюсть в области симфиза широкая, мелкая, без предохранительных лопастей. $I\frac{0}{3}C\frac{0}{1}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$. Верхние резцы и клыки отсутствуют, нижние резцы с дополнительной лопастью; нижние клыки небольшие, резцеобразные (предположительно). P_1 отсутствует. Конечности относительно длинные; задние стопоходящие (передние полностью неизвестны). Пястные и плюсневые тонкие. Бедро без третьего вертела. В заплюсне вторая и третья клиновидные кости раздельны, астрагал без шейки. Остальные признаки посткраниального скелета неизвестны. Один род.

Gobiatherium Osborn et Granger, 1932. Тип рода — *G. mirificum* Osb. et Grang., 1932; в. эоцен, Китай (Внутренняя Монголия, Ирдын-Манга). (Рис. 294.) Один вид из одного местонахождения.

ЛИТЕРАТУРА

Флеров К. К., 1952$_1$. Новые Dinocerata из Монголии. Докл. АН СССР, т. LXXXVI, № 5, стр. 1029—1032. — 1952$_2$. Пантодонты (Pantodonta), собранные Монгольской палеонтологической экспедицией Академии наук СССР. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLI, стр. 43—50. — 1956. Архаические копытные — Диноцераты. Acta Palaeontologica Sinica, vol. 4, No. 3, Peking. См. также: Flerow C. C. 1957.

Cailleux A., 1945. *Coryphodon Europeens* et *Americains*. Mammalia, Paris, t. 92, pp. 33—46. Cope E., 1881. On some Mammalia of the lowest Eocene Beds of New Mexico. Paleont. Bull. No. 33. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. XIX, pp. 484—495. — 1883. The ancestor of Coryphodon. Amer. Natur., vol. 17, pp. 406—407.

Dorn J., 1958. *Prouintatherium*, new Uintathere genus earliest eocene, Hoback formation, Wyoming, and the phylogeny of Dinocerata. Journ. paleont., vol. 32, pp. 75—77.

Flerow C., 1957. A new coryphodont from Mongolia, and on Evolution and Distribution of Pantodonts. Vert. Palas., vol. I, No. 2, pp. 73—81.

Granger W., Gregory W., 1934. An apparently new Family of Amblypod Mammals from Mongolia. Amer. Mus. Nat. Hist., No. 720, pp. 1—8.

Lavocat R., 1958. Pantodonta. Dinocerata. In Piveteau J. (Direct.) Traité de Paléontologie, t. VI, vol. 2, pp. 145—180.

Marsch O., 1886. Dinocerata, a Monograph of an Extinct Order of Gigantic Mammals. Monograph of the U. S. Geolog. Survey, v. X, Washington. Matthew W. and Granger W., 1925. Fauna and correlation of the Gashato Formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 189. Matthew W., Granger W. and Simpson G., 1929. Additions to the Fauna of the Gashato Formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 376.

Osborn H., 1898. Evolution of Amblypoda. Pt. I. Taligrada and Pantodonta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. X, art. XI. — 1913. The skull of *Bathyopsis*, Wind River Uintathere. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXII, art. XXII. Osborn H. and Granger W., 1932. Coryphodonts and Uintatheres from the Mongolian Expedition of 1930. Amer. Mus. Nov. No. 552.

Patterson B., 1934. A Contribution to the Osteology of Titanoides and the Relationships of the Amblypoda. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. 73, pp. 71—101. — 1937. A new Genus, *Barylambda*, for *Titanoides faberi*, Paleocene Amblypod. Field. Mus. Nat. Hist., Geol. ser., vol. 6, pp. 229—231. — 1939. New Pantodonta and Dinocerata from the upper Paleocene of Western Colorado. Field. Mus. Nat. Hist., vol. VI, No. 24, pp. 351—384.

Scott W., 1886. On some new Forms of the Dinocerata Amer. Journ. of Sciences, III ser., vol. XXXI (CXXXI), No. CLXXXIV, art. XXIX. Simpson G., 1929. A new Paleocene Uintathere in the Amblypoda. Amer. Mus. Nov., No. 387.

Wood H., 1923. The probleme of the *Uintatherium* Molars. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XLVIII, art. XVIII, p. 599.

ОТРЯД PYROTHERIA. ПИРОТЕРИИ[1]

Размеры поздних форм крупнее, чем почти у всех наземных млекопитающих (кроме многих хоботных, некоторых бронтотериев и гигантских носорогов). Мозговая полость маленькая, в ее стенках сильно развиты воздухоносные полости. Лицевой отдел короче мозгового. Стреловидный и затылочный гребни сильные. Глазница очень маленькая; позади с маленькими верхним и нижним заглазничными отростками, не соединенными в костную дугу. Скуловые дуги очень высокие, широко раскинутые в стороны. В отличие почти от всех наземных млекопитающих (кроме многих хоботных), носовое отверстие отодвинуто далеко назад, на верхнюю поверхность черепа, расположено позади уровня глазниц; носовые кости сильно укорочены, носовой канал почти вертикальный (все это указывает на присутствие хобота). Затылочные мыщелки сильно выступают назад и значительно подняты над уровнем лицевой части черепа. Нижняя челюсть с высокой и очень широкой восходящей ветвью, без углового отростка. $I\frac{2}{1}C\frac{0?}{0}P\frac{3}{2}M\frac{3}{3}$ Наверху две, внизу — одна пара крупных бивнеобразных резцов, направленных косо вперед; из верхних самый крупный I^2. Остальные резцы, а по-видимому и клыки, отсутствуют. Передних P нет, P^2 простой, маленький, задние P и все M с двумя поперечными гребнями, несущими на вершине бугорки. Конечности у более поздних форм массивные, колонновидные, с удлиненными и расширенными плечом и бедром и укороченными кистью и сто-

[1] Авторы — Б. А. Трофимов, В. И. Громова.

пой, по-видимому, пятипалые, пальцеходящие. Плечевая кость с внутренним надмыщелковым отверстием; локтевая массивная, сращена с лучевой. Бедренная без третьего вертела, большая и малая берцовые свободны. Астрагал с плоским блоком; третьи фаланги копытообразные (Рис. 295). Одно сем. Pyrotheriidae Ameghino, 1889 из н. эоцена — н. (?) олигоцена Ю. Америки, с несколькими родами; предположительно к отряду относят еще два рода из палеоцена Ю. Америки.

Положение в системе, история развития. Пиротерии — очень ограниченная во времени и никогда не выходившая за пределы Ю. Америки группа, заключающая небольшое число форм. Нижнеолигоценовый род Pyrotherium (рис. 295), известный лучше других, имеет ряд черт, сближающих его с хоботными: огромный рост, колониообразные конечности, отодвинутое назад носовое отверстие, увеличенные бивни, явное присутствие хобота, воздухоносные полости в мозговой области, поперечногребенчатые коренные зубы.

Это сходство заставляло вначале включать пиротериев в отряд Proboscidea (Амегино и др.), однако строение черепа и скелета заставляет считать их сходные черты лишь конвергентными. Более древние, эоценовые представители группы (*Propyrotherium* и др.) очень слабо известны. Они были мельче поздних и их коренные зубы имели сильнее развитые бугорки на верхушках гребней. Очевидно, пиротерии произошли в палеоцене или еще в мелу от каких-то примитивных копытных

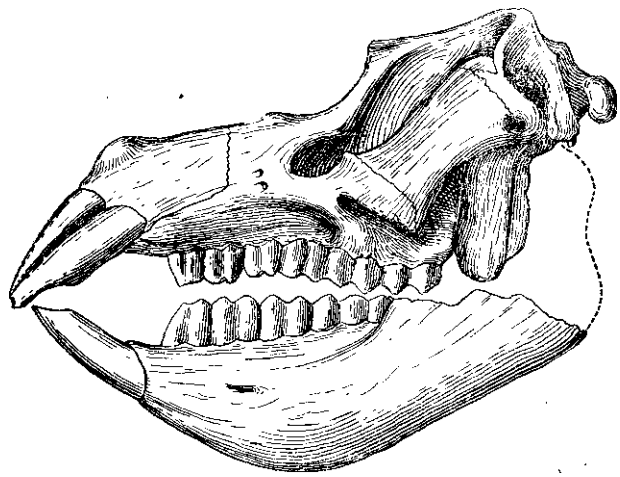


Рис. 295. *Pyrotherium sorondoi* Ameghino
Череп сбоку. Олигоцен Ю. Америки (Scott, 1937)

с бугорчатыми зубами, близких к Condylarthra и живших на территории Ю. Америки.

Геологическое и географическое распространение семейств дано на рис. 343.

ЛИТЕРАТУРА

Gaudry A., 1909. Fossiles de Patagonie. Ann. Paleont., t. IV.

Lavocat R., 1958. Pyrotheria. In: Piveteau J. (Direct.). Traité de Paléontologie, t. VI, vol. II, pp. 181—186. Loomis F., 1914. The Deseado formation of Patagonia. Amherst. College, Massach.

Patterson B., 1942. Two Tertiary Mammals from Northern America. Amer. Mus. Nov., No. 1143.

ОТРЯД PROBOSCIDEA. ХОБОТНЫЕ [1]

Характеристика. Размеры у поздних представителей больше, чем почти у всех наземных млекопитающих [2]. Лицевой отдел черепа различной длины; у поздних сильно удлиняется за счет развития межчелюстных костей. Стреловидный и затылочный гребни у примитивных развиты, у остальных отсутствуют. Слуховые пузыри имеются, уплощенные. Заглазничные отростки есть; заглазничной дуги нет, глазница не вполне отграничена от височной ямки. Скуловые дуги всегда есть, от сильно до слабо выступающих в стороны. Межчелюстные кости у древних короткие, у поздних очень длинные (заключают альвеолы бивней). Задний край нёба на уровне задних краев зубов или заходит за них. Глазницы средних размеров, слёзные кости имеются. Носовое отверстие почти всегда отодвинуто назад: у древних форм его задний край расположен несколько впереди глазниц, у более поздних — за их передним, а иногда — и за задним краем. В отличие от других млекопитающих основание мозгового отдела в большинстве случаев значительно приподнято над уровнем нижней поверхности коренных зубов, и сильно развитые воздушные полости в костях, покрывающих мозговую коробку, придают ей очень высокую форму. Нижняя челюсть с хорошо развитой восходящей ветвью, без углового отростка, с венечным большей частью низким (ниже суставного). Симфизный отдел нижней челюсти сильно удлиненный или короткий. $I\frac{3-0}{2-0}$; не меньше, чем по одной паре в верхней или нижней челюстях, от небольших, почти прямых, до

[1] Авторы: общая часть и Elephantidae — И. А. Дуброво; Moeritherioidea, Deinotherioidea и Barytherioidea — Е. И. Беляева; Gomphotheriidae — Е. И. Беляева и Л. И. Алексеева; Mastodontidae — Л. И. Алексеева.

[2] Кроме гигантских носорогов, броптотериев и эмбритопод.

гигантских (бивней), постоянно растущих, почти прямых, дуговидных или спирально изогнутых. Клыки обычно отсутствуют; верхние есть только у одного рода (*Moeritherium*). Коренные зубы бугорчатые, с поперечными гребнями или состоят из пластин; от низко- до очень высококоронковых. У большинства представителей молочные переднекоренные (pd) сменяются постоянными; иногда не сменяются, а замещаются в горизонтальном направлении (у некоторых мастодонтов и большинства Elephantidae). Заднекоренные у более

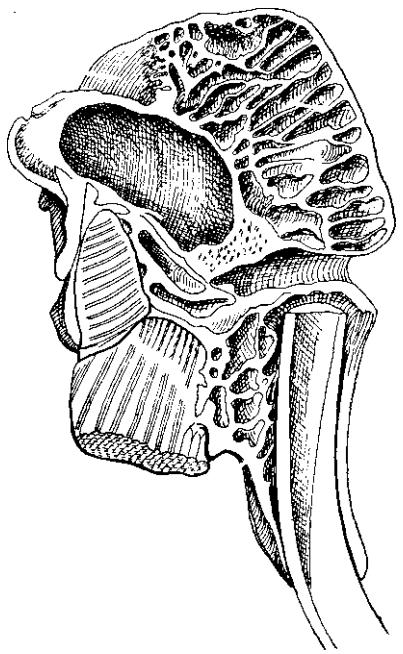


Рис. 296. *Elephas maximus* L.
Череп, продольный распил (Weber, 1927)

поздних форм в отличие от представителей других отрядов не функционируют все одновременно, а последовательно замещаются в направлении сзади наперед. Конечности от средних до очень длинных, столбообразных; пальцеходящие, четырех-пятипалые. Ключица отсутствует; лопатка обычно с большим акромиальным и маленьким клювовидным отростками. Плечевая кость без среднего и внутреннего надмыщелкового отверстий. Локтевая кость свободная, иногда массивнее лучевой. Бедренная кость обычно без третьего вертела, иногда с едва намеченным. Малая берцовая кость цельная, не сращена с большой. Астрагал с мелким блоком и короткой шейкой, без заднего отверстия. Заплюсневые кости раздельны, запястные — также, кроме центральной. Последние фаланги копытообразные, нерасщепленные. Четыре подотряда: Moeritherioidea, Deinotherioidea, Elephantoidea, Barytherioidea. Ср. или в. эоцен[1] — ныне.

Систематическое положение, строение, приспособления. Хоботные наиболее близки к даманам или жирякам (Hyracoidea), эмбритоподам (Embrithopoda) и сиреновым (Sirenia), вместе с которыми их нередко относят к надотр. Subungulata. Эти группы животных объединены рядом общих черт строения: сильным увеличением одной пары резцов и частичным исчезновением остальных, развитием поперечных гребней или рядов бугров на заднекоренных, отсутствием ключицы, большей частью пятипалыми конечностями с копытообразными последними фалангами и т. д.

Группа хоботных большая и разнообразная. В нее входят и небольшие и очень крупные формы, часто очень специализованные. Однако все хоботные объединены общим направлением эволюции, а также общими чертами строения: наибольшим развитием второй пары резцов, сдвиганием иосовых отверстий вверх и назад и т. д.

Изменения в процессе эволюции хоботных идут по пути увеличения общих размеров животного, его бивней и хобота. С этим коррелятивно связаны изменения как посткраниального скелета, так и особенно черепа. В результате увеличения общих размеров и веса, конечности приобретают столбообразную форму, в кисти и стопе развивается опорная эластическая подушка, расширяются подвздошные кости и т. д. Развитие массивных бивней и большого хобота, увеличивающих вес головы, требует усиления шейной мускулатуры и связок. Это вызывает необходимость увеличения поверхности для их прикрепления, по возможности без дополнительного увеличения веса, что происходит за счет сильного развития воздушных камер в крыше черепа и в верхнезатылочной кости. (Рис. 296.) Как следствие этого, увеличивается высота черепа. Длинные тяжелые бивни нуждаются в прочной опоре — увеличивается длина межчелюстных костей, заключающих их альвеолы. Развитие хобота вызывает отодвигание назад и вверх носовых отверстий и укорочение носовых костей. Мощная мускулатура хобота прикрепляется во впадине, развивающейся на верхней поверхности межчелюстных костей.

Происходившие в процессе эволюции изменения в строении зубного аппарата хоботных, указывают на приспособление к питанию все

[1] Датировка отложений Фаюма в Египте, из которых известны древнейшие хоботные (род *Moeritherium*), спорна: ср. — в. эоцен или в. эоцен — н. олигоцен.

более жесткой пищей. Изменение идет по пути перехода от бугорчатых зубов к зубам с поперечными гребнями и далее к пластинчатым (слоны), увеличения числа рядов бугров и гребней, а также — пластин, повышения коронок и развития на них цемента. Изменяется порядок замещения зубов: молочное поколение переднекоренных перестает замещаться постоянным, и все коренные (pd и M) заменяют друг друга в горизонтальном направлении, последовательно выдвигаясь сзади и вытесняя сношенный предшествующий зуб. Такой способ смены наряду с увеличением размеров высоты и прочности зубов является приспособлением к питанию жестким кормом.

В связи с очень редкими находками черепов и невыясненностью систематического значения частей посткраниального скелета, различное строение зубов хоботных как в основных чертах, так и в деталях представляет собой одну из важнейших основ систематики группы; некоторое значение имеет также строение нижней челюсти.

Строение коренных зубов. У древних хоботных (Moeritheriidae, некоторые Gomphotheriinae) коронка коренных зубов состоит из небольшого числа бугров; у более поздних число их увеличивается. Бугры образуют более или менее правильные поперечные ряды, которые разделяются долинками разной ширины, заполненными бугорками или цементом или свободными от них (рис. 297). В отличие от бугорчатозубых мастодонтов, у гребнезубых (Mastodontidae) и у дейнотериев (Deinotheriidae) бугры сливаются в гребни, оставаясь раздельными только на вершине; гребни отделены друг от друга долинками. У слонов эти гребни превращаются в более высокие и узкие пластины. Число рядов бугров, как и гребней и пластин, обычно увеличивается от первого зуба к последнему. Все коренные зубы, молочные и постоянные, P и M, построены по одному плану. Не вполне развитый ряд бугров, гребень или пластина на переднем и заднем концах зуба называются талонами («t»); в диагнозах настоящей сводки указан только задний талон.

На зубах представителей подотр. Elephantoidea, кроме сем. Elephantidae, различают следующие группы бугров и бугорков (рис. 298):

1) основные (*о*), расположены на концах поперечных рядов; передние из них соответствуют первичным буграм-конусам зубов других млекопитающих (стр. 25—26);

2) промежуточные бугорки (*п*), развитые между основными, в совокупности с которыми они образуют ряды или гребни; у разных видов число промежуточных бугорков различно;

3) дополнительные: а) центральные бугорки (*ц*), расположенные в центре долинок, б) дополнительные — около основных и промежуточных бугров (*д*); нередко они сливаются между собой и образуют зубчатые косые складки-гребешки (*г*); в) краевые — у края коронки, давая так называемый воротничок (*в*), который может быть сплошным

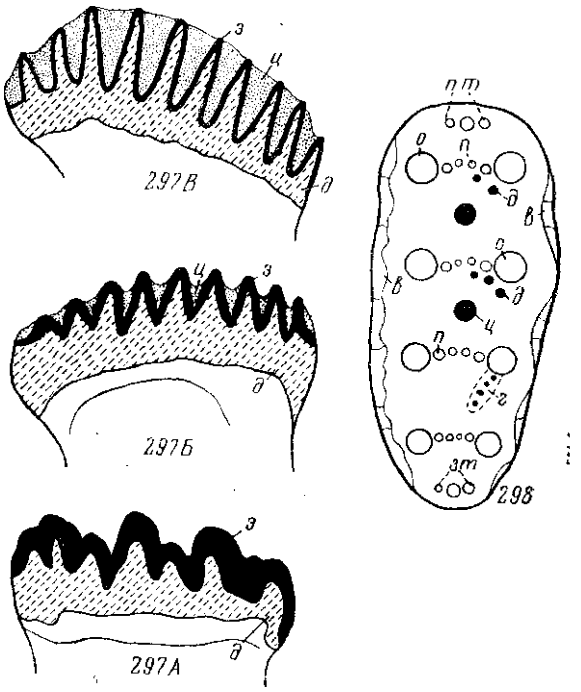


Рис. 297—298. Схемы строения коренных зубов хоботных

Рис. 297—продольное сечение зубов. *А* —мастодонт, *Б*—стегодонт, *В*—слон, *д*—дентин, *ц*—цемент, *э*—эмаль. Рис. 298—жевательная поверхность зуба мастодонта, *в*—воротничок, *о*—основные бугры, *г*—косая складка или гребешок, *д*—дополнительные бугорки у основных и промежуточных бугров, *п*—промежуточные бугорки, *ц*—центральный бугор, *п. т* и *з. т*—передний и задний талоны

или прерывистым. Число дополнительных бугорков неодинаково у различных видов.

Коренные зубы слонов состоят из пластин дентина, покрытых эмалью; узкие долинки между пластинами сплошь заполнены цементом (рис. 297 *В*). На вершине каждой пластины имеются сосочки — остатки бугорков зубов предков слонов, слившихся в пластины. Число пластин на зубах различных видов слонов неодинаково: у древних — меньше, у поздних — больше. При указании числа пластин зуба принимается полное их число, без талонов. Зубы слонов характеризуются также так называемой частотой пластин, которая определяется числом пластин вместе с меж-

пластинными промежутками на 10 *см* длины коронки перпендикулярно к их плоскости (т. е., не всегда вдоль жевательной поверхности).

При стирании зуба, в результате слияния отдельных бугров и бугорков на зубах мастодонтов и дейнотериев или верхушечных сосочков на зубах слонов, на жевательной поверхности зуба выступают так называемые «фигуры стирания», очень различные у разных хоботных. Например, у слонов тип стирания зависит от соотношения боковых и средней частей пластин. Графически его обозначают различными комбинациями черточек и точек. Так, —·— обозначает фигуру стирания с удлиненными боковыми частями и округлой срединой, а ·—· с округлыми боковыми частями и удлиненной средней. При описании зубов слонов нередко употребляют термин «синус», под которым понимают заостренный выступ вперед или назад поверхностного слоя эмали в средней части пластины, более крупный, чем остальные складки ее эмали.

Кроме того, для более точного понимания диагнозов хоботных следует учитывать следующее:

1) при указании общих размеров принимается во внимание высота животного: мелкие — до 1 *м*, средние — до 2—3 *м*, крупные — более 3 *м*;

2) низко-, средне- и высококоронковые зубы определяются следующей их высотой: для первой категории — до 6 *см*, для второй — до 15 *см* и для последней — более 15 *см*;

3) указанное в диагнозе число одновременно функционирующих зубов относится к взрослым особям.

История развития. Происхождение хоботных точно неизвестно. Вероятно, они произошли в палеоцене от каких-то общих предков с Hyracoidea, Embrithopoda и Sirenia. Родиной их можно считать Африку. Наиболее древней известной формой хоботных, сохранившей еще мелкие размеры, низкий череп и почти все передние зубы, является эоценовый род *Moeritherium* из С. Африки. Коренные зубы у него четырехбугорчатые и имеют еще очень низкую коронку, вторые резцы лишь немного увеличены в размерах.

Из в. эоцена или н. олигоцена Африки известны *Phiomia* и *Palaeomastodon,* имеющие уже значительно больше признаков, характерных для хоботных. Черепа этих животных увеличены в высоту за счет развития воздушных полостей; все резцы, кроме бивней ($I\frac{1}{2}$), отсутствуют, носовое отверстие заметно отодвинуто назад и вверх.

Вероятно, от *Phiomia* произошли так называемые бугорчатозубые мастодонты[1]. В этой группе изменение зубов шло по пути увеличения числа бугорков (зубы приобрели сходство с зубами свиньи). У поздних форм увеличивается высота коронки, появляется цемент; одновременно у них функционирует только часть ряда коренных зубов (один-два).

Дольше всего существующая эволюционная линия идет, вероятно, от каких-то примитивных бугорчатозубых форм к гребнезубым мастодонтам, стегодонтам и слонам, хотя некоторые ученые (Дитрих, Хойер) считают, что слоны произошли непосредственно от бугорчатозубых мастодонтов. Увеличение высоты черепа, отодвигание назад и наверх носового отверстия, увеличение бивней, а на коренных зубах — числа рядов бугров или гребней, а затем пластин, развитие цемента и т. п. достигают здесь наивысшей степени.

Особую ветвь представляют собой Deinotherioidea, имеющие зубы с малым числом гребней и невысокой коронкой, сильно загнутую вниз в переднем отделе нижнюю челюсть, вмещающую также загнутые вниз нижние бивни, и далеко отодвинутое назад и вверх носовое отверстие, указывающее на развитие большого хобота.

Род *Barytherium*, известный по незначительным остаткам из палеогена Египта, до последнего времени относился в качестве представителя особого подотряда к отряду хоботных, в который он включен и в данной сводке. В настоящее время намечается необходимость выделения его в особый отряд (Simpson, 1954).

По-видимому, в миоцене вторичным центром развития мастодонтов была Ц. и Ю. Азия.

Начиная с неогена хоботные были распространены почти повсеместно (за исключением Австралии и ряда островов). До настоящего времени дожили только два рода слонов (*Elephas* и *Loxodonta*).

Стратиграфическое значение. Группа хоботных была широко распространена географически и известна со ср. или в. эоцена[2] до настоящего времени. Значительные отличия между представителями хоботных разного возраста делают их важными руководящими формами для стратиграфии кайнозойских отложений. При выяснении геологического возраста пользуются преимущественно коренными зубами, хорошо сохраняющимися и часто допускающими определение даже по обломкам. Различные представители хоботных входят в состав ископаемых фаун

[1] Под мастодонтами понимаются представители сем. Gomphotheriidae и Mastodontidae.

[2] См. сноску на стр. 258.

млекопитающих, являясь одним из основных их компонентов.

В СССР остатки наиболее древних хоботных встречены в нижнемиоценовых отложениях Казахстана в так называемой «джиланчикской» фауне, — *Serridentinus inopinatus* и *Gomphotherium atavus*. В среднемиоценовой фауне С. Кавказа известен *Platybelodon danovi*; в гиппарионовых faунах в. миоцена и

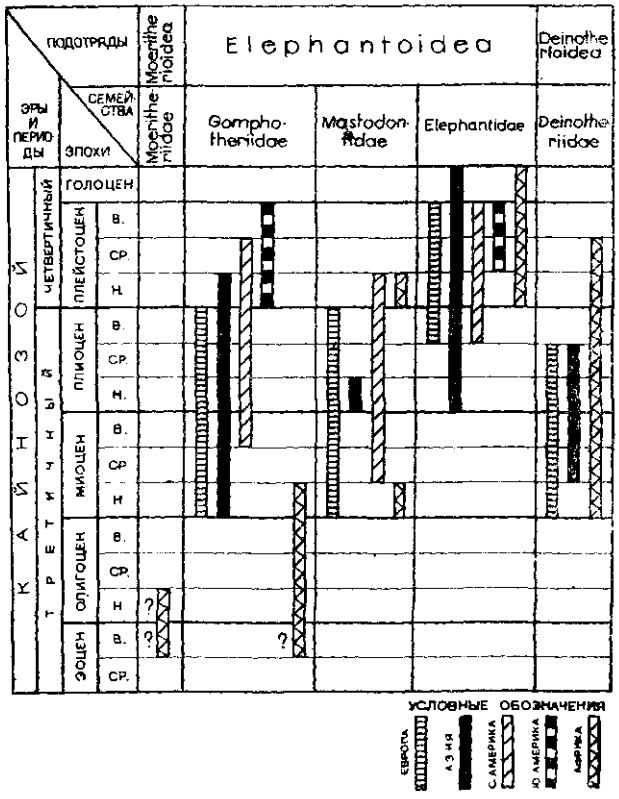


Рис. 299. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Proboscidea

Знак вопроса означает неуточненность геологического возраста

плиоцена — разные мастодонты и дейнотерии. С в. плиоцена в СССР известны представители сем. Elephantidae. Это одно из немногих семейств млекопитающих, давших в течение плейстоцена не только новые виды, но и роды. В составе каждой из фаун этого времени встречается определенный род и вид слона: в верхнеплиоценовой — *Protelephas planifrons*, в ней и в нижнеплейстоценовой faунах — *Archidiskodon meridionalis*, в среднеплейстоценовой «хазарской» — *Mammuthus trogontherii* и т. д.

Геологическое и географическое распределение подотрядов и семейств хоботных дано на рис. 299.

ПОДОТРЯД MOERITHERIOIDEA

Размеры меньше, чем у большинства хоботных. Лицевой отдел черепа очень короткий: его длина около одной трети длины мозгового отдела. Стреловидный гребень имеется, длинный; затылочный хорошо развит. Затылок слегка наклонен вперед. Носовое отверстие на переднем конце черепа; его задний край не-

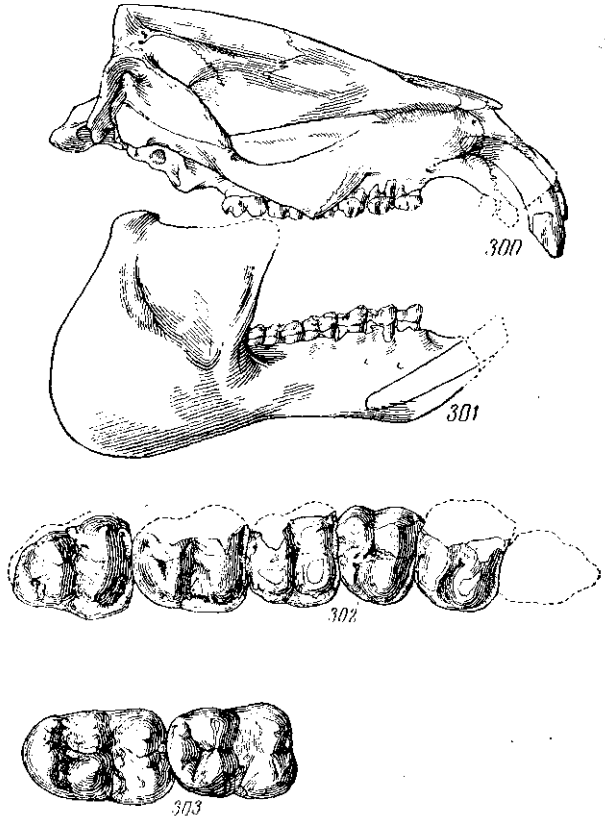


Рис. 300—303. *Moeritherium* Andrews

Рис. 300—*M. andrewsi*. Череп, $\times 1/5$. Рис. 301—*M. trigodon* Andrews. Нижняя челюсть, $\times 1/5$. Рис. 302—*M. trigodon* Andrews. Правые P^3—M^3 $\times 1/3$. Рис. 303—*M. trigodon* Andrews. Левые M_2, M_3, $\times 1/3$. В. эоцен или н. олигоцен Египта, Фаюм (Osborn, 1936)

сколько впереди глазниц. Впадина наверху на межчелюстных костях отсутствует. Воздушные полости в черепе развиты слабо, мозговой отдел низкий. Симфизный отдел нижней челюсти длинный, не отогнут вниз; угловой сильно выступает назад. Диастема между резцами и переднекоренными короткая. Верхняя симфизная впадина относительно широкая. $I\frac{3}{2}C\frac{1}{0}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$. Вторая пара резцов ($I_2^2$) крупнее других; верхние длиннее нижних, направлены вниз; нижние — вперед и вверх. I^3 и верхний клык очень маленькие; нижний клык отсутствует. Коренные зубы низкокоронковые, бугорчатые; P^2 с двумя буграми (на-

ружными), P^3 и P^4 — с тремя, иногда с рудиментарным четвертым. Заднекоренные — с четырьмя буграми, расположенными в два поперечных ряда, и иногда с третьим рядом на M_2^2 и M_3^3, более развитым на нижних зубах. Цемента на коронках нет. Все коренные зубы функционируют одновременно. Молочные переднекоренные сменяются постоянными (вертикально). Конечности средней длины. Ср. — в. эоцен или в. эоцен — н. олигоцен[1]. Одно сем. Moeritheriidae Andrews, 1906, с одним родом. Некоторыми (Deraniyagala, 1955) выделяется в особый отр. Moeritheria.

Moeritherium Andrews, 1901. Меритерий. Тип рода — *M. lyonsi* Andrews, 1901; ср. или в. эоцен, Египет (Фаюм). (Рис. 300—303.) Семь видов. Ср. или в. эоцен — н. олигоцен Египта (Фаюм), ? Судана; есть непроверенное указание на находку в Индии.

ПОДОТРЯД ELEPHANTOIDEA

Размеры от мелких до крупных. Лицевой отдел черепа разной длины. Стреловидный и затылочный гребни у древних *(Phiomia)* имеются, у более поздних отсутствуют. Затылок почти отвесен, слабо наклонен вперед или назад. Носовое отверстие отодвинуто назад от переднего конца черепа, положение его заднего края различно. Впадина наверху на межчелюстных костях имеется, разной ширины и глубины. Воздушные полости в черепе от средне- до сильноразвитых; мозговой отдел иногда сильно увеличен в высоту. Симфизный отдел нижней челюсти от очень длинного до короткого, прямой или отогнут вниз; угловой отдел не выступает назад; диастема между резцами и переднекоренными длинная. $I\frac{1}{1-0}\,C\frac{0}{0}\,P\frac{3-0}{3-0}\,M\frac{3}{3}$. Резцов не более одной пары в обеих челюстях или в одной из них; (I_2^2; некоторыми исследователями верхний принимается за I^3) от прямых до спирально изогнутых. Клыков нет. Коренные зубы с поперечными рядами бугров, поперечными гребнями или пластинами; от низко- до высококоронковых; цемент на коронках отсутствует или развит, иногда очень сильно. Число одновременно функционирующих коренных зубов различно. Молочные переднекоренные сменяются или не сменяются вертикально постоянными; заднекоренные большей частью функционируют неодновременно (замещение сзади наперед). Конечности от средней длины до очень высоких, столбообразных. В. эоцен (н. олигоцен?) — ныне. Три семейства: Gomphotheriidae, Mastodontidae, Elephantidae.

СЕМЕЙСТВО GOMPHOTHERIIDAE CABRERA, 1929

Размеры от средних до крупных. Высота и длина черепа различны: от низкого до высокого, от длинного до укороченного; высота черепа меньше или больше длины мозгового отдела. Воздушные полости развиты умеренно. Нижняя челюсть длинная или короткая; форма и длина симфизного отдела различны. $I\frac{1}{1-0}\,C\frac{0}{0}\,P\frac{3-2}{2-1}\,M\frac{3}{3}$. У большинства есть верхние и нижние бивни, покрытые эмалью частично или без нее; длина и форма их различны. Коренные зубы бугорчатые; высота коронки от низкой до средней; число рядов бугров на M_3^3 от трех (у ранних) до восьми (у поздних форм). Дополнительные бугорки имеются. Долинки широкие, в той или иной мере заполнены бугорками. У наиболее древних одновременно функционируют все P и M, у остальных — большей частью два или один заднекоренной. Молочные переднекоренные сменяются[1]. В. эоцен (?)[2] — плейстоцен. Шесть подсемейств: Gomphotheriinae, Anancinae, Platybelodontinae, Cuvieroniinae, Rhynchotheriinae, Amebelodontinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOMPHOTHERIINAE HAY, 1922

Размеры от средних до крупных. Череп длинный, от низкого до умеренно высокого. Мозговой отдел увеличен в высоту не сильно. Нижняя челюсть длинная. Симфизный отдел длинный, желобообразный, прямой, иногда несколько отогнут вниз. Верхние бивни длинные; нижние иногда короткие; на верхних иногда на наружной стороне полоса эмали, нижние без нее; верхние и нижние бивни в сечении округлые или овальные. Коренные от низких до средневысоких, от простых до сложнобугорчатых. Число рядов бугров на $M_3^3 = \frac{(2+t)-8}{3-8}$. Внутренние и наружные половины рядов бугров образуют почти прямую линию. Число одновременно функционирующих заднекоренных различно. В. эоцен (или н. олигоцен) — ср. плейстоцен (?).

Palaeomastodon Andrews, 1901. Палеомастодонт. Тип рода — *P. beadnelli* Andrews, 1901; в. эоцен или н. олигоцен[2] Египта (Фаюм). Размеры средние. Череп и ниж-

[1] См. сноску на стр. 258.

[1] Кроме Rhynchotheriinae и, возможно, Anancinae (?).

[2] См. сноску на стр. 258.

няя челюсть полностью неизвестны; по-видимому, короче, чем у *Phiomia*. Число верхних

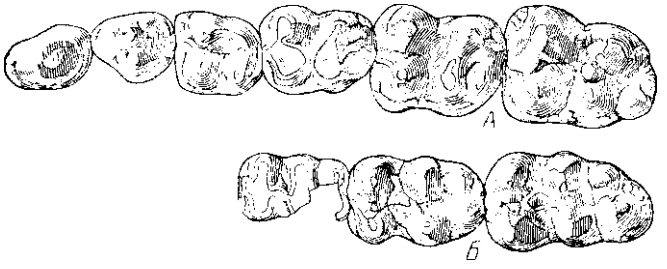


Рис. 304. *Palaeomastodon intermedius* Matsumoto
Зубы, ×1/8. *А*—левые P^3—M^3, *Б*—левые M_1—M_3. В. эоцен или н. олигоцен Египта, Фаюм (Osborn, 1936)

резцов не установлено. Имеется одна пара коротких, округлых в сечении нижних резцов (I_2). Коренные зубы очень низкие. Верхних переднекоренных три, нижних—два; переднекоренные не моляризованы. Бугры образуют ряды лишь на заднекоренных; их число на $M\ ^{1-3}_{1-3}$ по $\frac{2+t}{3}$. Дополнительные бугорки отсутствуют, центральные на нижних М не всегда. Цемент на коронках отсутствует. Одновременно функционируют все Р и М. (Рис. 304.) Три вида. В. эоцен или н. олигоцен Египта (Фаюм).

Phiomia Andrews et Beadnell, 1902. Фиомия. Тип рода—*P. serridens* Andrews et Beadnell, 1902; в. эоцен или н. олигоцен[1] Египта (Фаюм). Размеры средние. Высота черепа небольшая, несколько более 3/4 длины мозгового отдела. Лицевая часть удлиненная, ее длина около 4/5 длины мозгового отдела. Симфизный отдел нижней челюсти длинный, прямой, слабо расширен спереди, направлен вперед; длина симфиза почти равна длине зубного ряда. Верхние бивни умеренно длинные, изогнутые выпуклостью вверх, почти округлые в сечении; эмаль имеется на их наружной стороне. Нижние бивни короткие, сверху вниз сплющенные, почти овальные в сечении, без эмали. Коренные зубы очень низкие. По три верхних и по два нижних переднекоренных. Число рядов бугров на M^1_1 и M^2_2 по три, на M^3_3 — по $\frac{3}{3+t}$. Центральные бугорки имеются на P_4—M_3, иногда на верхних М; дополнительные бугорки отсутствуют. Цемента на коронках нет. Одновременно функционируют все Р и М. (Рис. 305—308.) Четыре вида. В. эоцен или н. олигоцен Египта (Фаюм). Имеется указание (Deraniyagala, 1955) на нахождение в Индии.

Gomphotherium Burmeister, 1837 (*Trilophodon* Falconer et Cautley, 1857; *Bunolophodon* Vacek, 1877; *Tetrabelodon* Cope, 1884). Тип рода — *Mastodon angustidens* Cuvier, 1817; ср. миоцен Франции (Симорр). Череп относительно невысокий, но выше, чем у *Phiomia;* его высота несколько меньше длины мозгового отдела. Лицевая часть умеренной длины, ее длина около 2/3 длины мозгового отдела. Симфизный отдел нижней челюсти очень длинный; большей

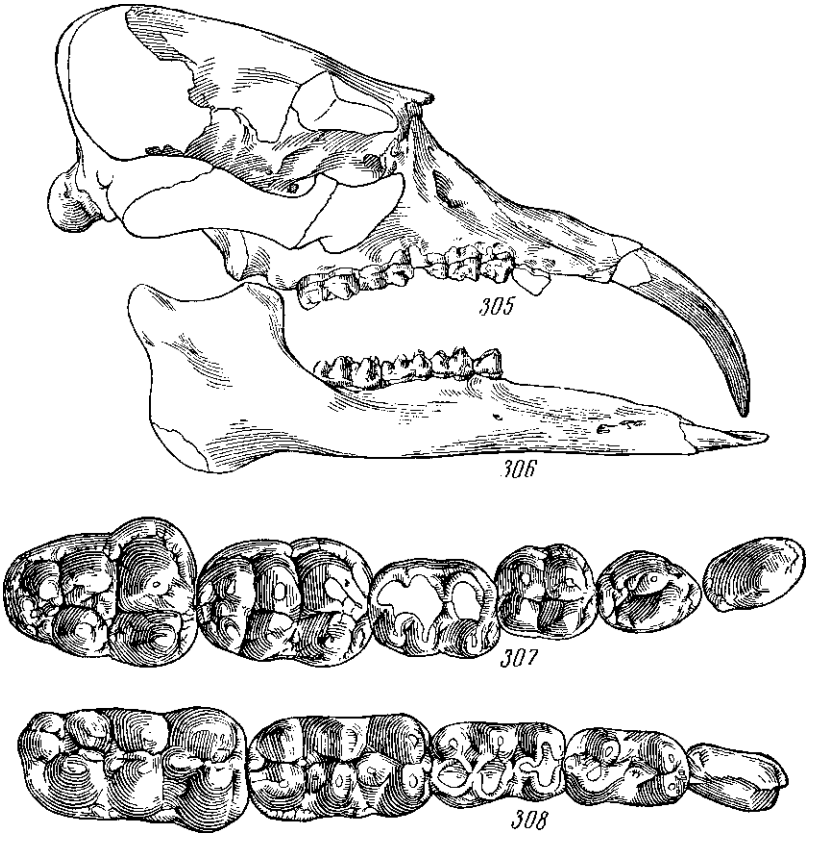
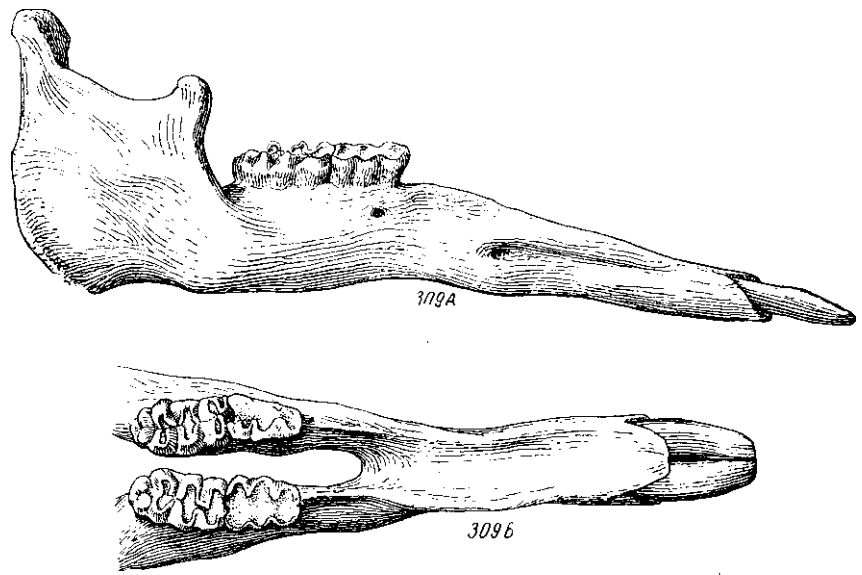


Рис. 305—308. *Phiomia* Andrews et Beadnell
Рис. 305—*Ph. minor* Andrews. Череп, × ок. 1/7. Рис. 306—*Ph. wintoni* Andrews. Нижняя челюсть, ×1/7. Рис. 307—*P. wintoni* Andrews. Левые P^2—M^3, ×2/5. Рис. 308—*Ph. osborni* Matsumoto. Правые P_3—M_3, ×2/5. В. эоцен или н. олигоцен Египта, Фаюм (Osborn, 1936)

[1] Датировка спорная.

частью прямой, желобообразный, направлен вперед, слабо наклонен, иногда отогнут вниз; длина симфиза значительно больше длины зубного ряда, иногда более, чем в два раза. Верхние и нижние бивни, как у *Phiomia;* верхние очень длинные. Коренные зубы от низко- до среднекоронковых. Имеется по два переднекоренных. Число рядов бугров: на M_1^1, M_2^2 — по три, на M_3^3 — по $\frac{4+t}{4+t}$. Центральные бугорки в долинках крупные, других дополнительных, кроме воротничка, нет. Цемент на коронках отсутствует. Функционирует большей частью один последний задний коренной (M_3^3). (Рис. 309, 310.) Около 10 видов. В СССР: н. миоцен Ц. Казахстана (среднее течение р. Джиланчика), ср. миоцен Крыма. Н. миоцен — ср. плиоцен Азии; н. миоцен — н. плиоцен З. Европы; н. миоцен Африки; в. миоцен — н. плиоцен С. Америки.



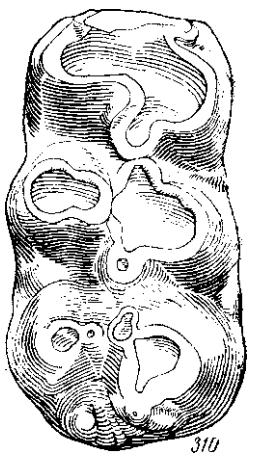


Рис. 309—310.

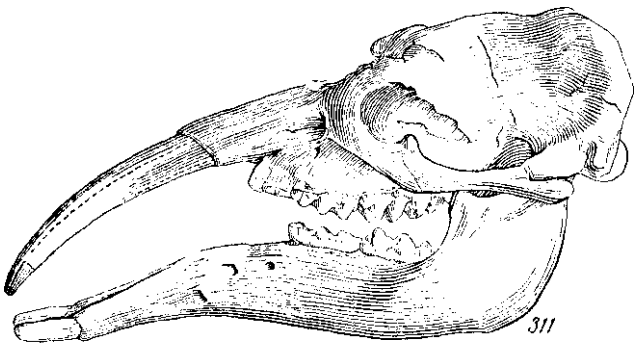
Рис. 309. *Gomphotherium atavus* (Borissiak). Нижняя челюсть. *А*—×1/12, *Б*—1/10. Н. миоцен Казахстана—р. Джиланчик (колл. ПИН, № 2280-2) (с оригинала A. Borissiak, 1936). Рис. 310—*Gomphotherium angustidens* (Cuvier). Правый M_3, ×1/3. Ср. миоцен Франции, Симорр (Osborn, 1936)

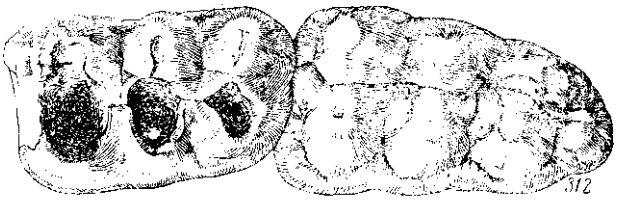
Serridentinus Osborn, 1923. Серридентинус. Тип рода — *Mastodon productus* Cope, 1875; н. плиоцен С. Америки (Техас). Размеры средние. Череп низкий, высота его немногим более 3/4 длины мозгового отдела; лицевая часть, как у *Gomphotherium,* длина ее около 2/3 длины мозгового отдела. Симфизная часть нижней челюсти умеренно длинная; длина симфиза почти равна или больше длины зубного ряда; форма симфизного отдела и бивней, как у *Phiomia* и *Gomphotherium,* но верхние бивни короче. Число рядов бугров: на M_1^1, M_2^2 — по три, на M_3^3 — по $\frac{3-5}{(3-5)+t}$. Центральные бугорки отсутствуют. Дополнительные развиты около основных; нередко образуют гребешки (стр. 259). Цемента на коронках нет. Одновременно функционируют нередко три или два заднекоренных. (Рис. 311—313.) Около двадцати видов. В СССР — в н. миоцене Ц. Казахстана (среднее течение р. Джиланчика). Н. миоцен — ср. плиоцен Китая, Монголии; н. — ср. миоцен З. Европы; в. миоцен — в. (?) плиоцен С. Америки.

Choerolophodon Schlesinger, 1917. Херолофодонт. Тип рода — *Mastodon pentelici* Gaudry et Lartet, 1856; н. плиоцен, Греция, (Пикерми). Известны черепа почти исключительно молодых животных[1]. Череп низкий, высота меньше длины мозгового отдела, равна около 3/4 его длины. Лицевая часть длинная, ее длина больше длины мозгового отдела. Восходящая ветвь нижней челюсти в отличие от других представителей подсемейства сильно отклонена назад. Коренные зубы невысокие. На M_1^1 и M_2^2, возможно, по четыре ряда бугров, на M_3^3 по $\frac{?}{5+t}$. Цент-

[1] Поэтому признаки несравнимы с признаками других родов.

ральные бугорки довольно сильные, несколько сдвинуты наружу на нижних зубах и внутрь — на верхних; дополнительные бугорки мелкие, примыкают спереди и сзади к промежуточным. В отличие от других родов





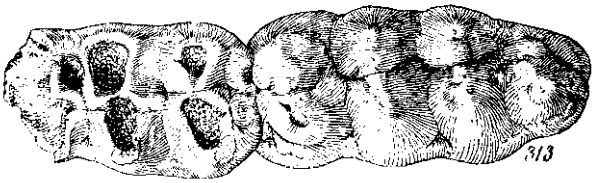


Рис. 311—313. *Serridentinus* Osborn

Рис. 311—*S. productus* (Cope). Череп и нижняя челюсть, $\times^1/_{12}$. Н. плиоцен Техаса (Osborn, 1936). Рис. 312—*S. inopinatus* Borissiak et Bellajeva. Левые M^3 и M^4, $\times^1/_3$. Рис. 313—то же, левые M_2 и M_1, $\times^1/_3$. Н. миоцен Казахстана, р. Джиланчик (колл. ПИН, № 1401)

подсемейства внутренние и наружные половины рядов образуют довольно выпуклую вперед линию. Цемент на коронках развит сильно. У взрослых функционирует один последний заднекоренной зуб (известно только для нижней челюсти). (Рис. 314.) Один вид. В. миоцен СССР (мэотис Молдавии, Украины; в. сармат Кавказа); в. миоцен или н. плиоцен Греции (Пикерми, о-в Самос), Ирана (Марага), Турции; в. миоцен или н. плиоцен Испании.

Tetralophodon Falconer, 1857. Тетралофодонт. Тип рода — *Tetracaulodon longirostris* Kaup, 1832; в. миоцен Германии (Эппельсгейм). Череп умеренно высокий, высота его почти равна или немногим меньше длины мозгового отдела. Лицевая часть умеренно длинная, как у *Gomphotherium*. Симфизный отдел нижней челюсти длинный, его длина равна или больше длины зубного ряда; несколько отогнут вниз. Верхние бивни, как у *Gomphotherium*, иногда несколько длиннее; нижние — в сечении округлые [1], без эма-

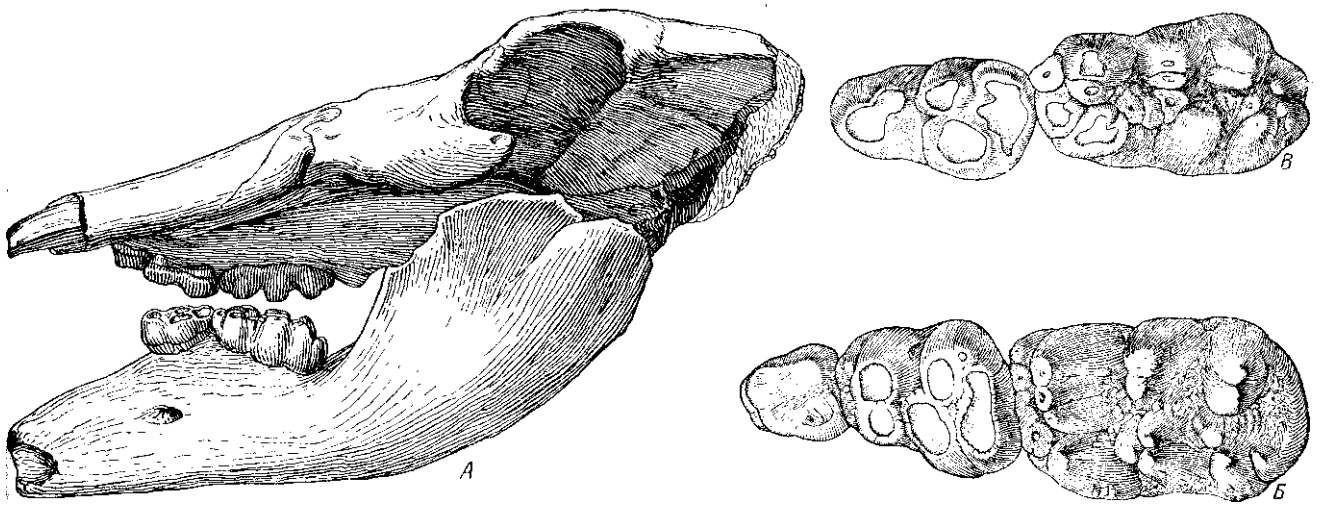


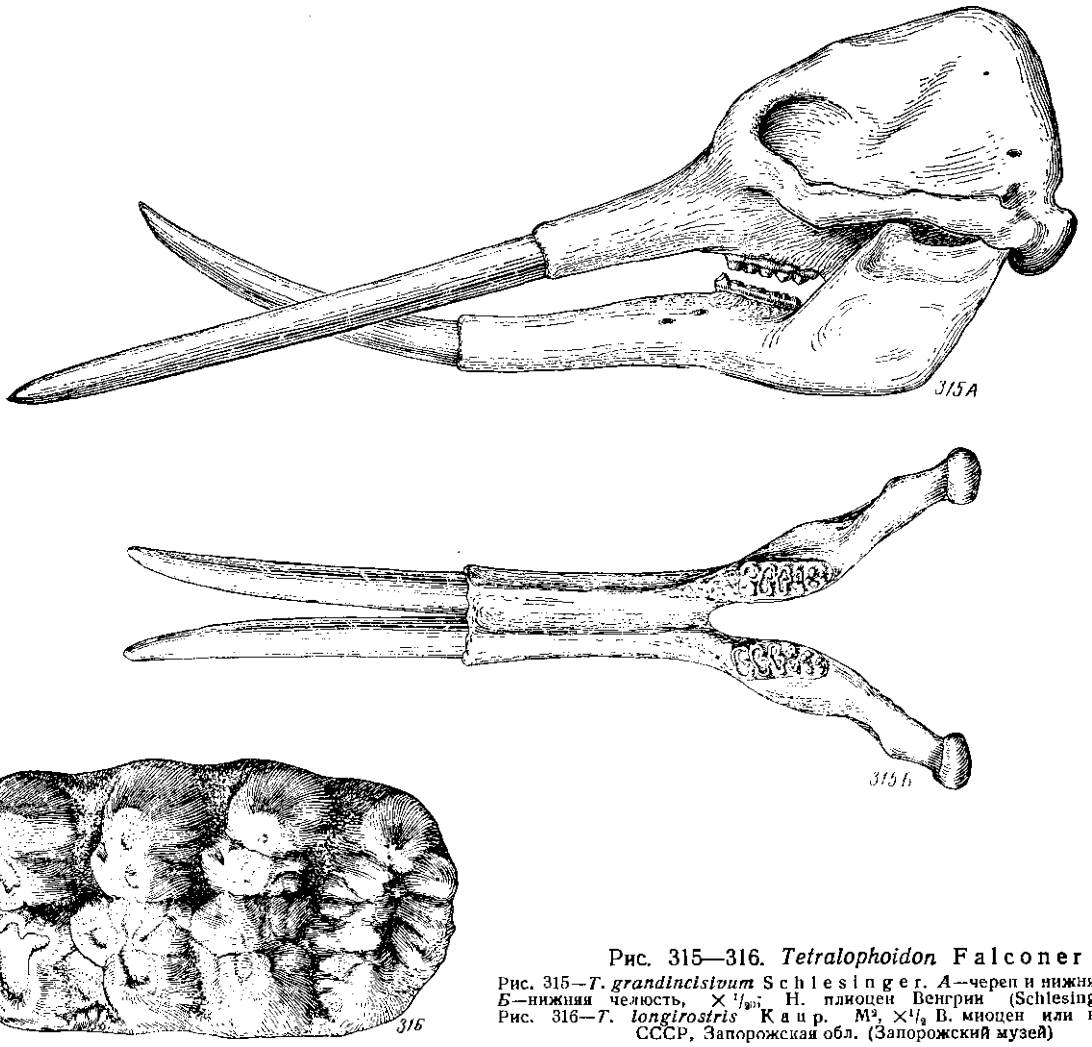
Рис. 314. *Choerolophodon pentelici* (Gaudry et Lartet)

А — череп молодого животного, $\times^1/_5$. *Б* — pd^2—pd^4, $\times^1/_3$; *В* — pd_3—pd_4, $\times^1/_3$. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикерми (Gaudry, 1862)

[1] Кроме *T. grandincisivus*, у которого уплощены.

ли. Имеется два верхних переднекоренных и два, иногда один, нижних. Коренные от низко- до средневысоких. Центральные бугорки очень слабые, другие дополнительные развиты в равной степени спереди и сзади промежуточных, на наружных половинах рядов нижних зубов и на внутренних — верхних. На M_1^1 и M_2^2 по четыре ряда бугров, на M_3^3 по $\frac{4-?}{5-8}$. Цемент развит слабо или отсутствует. Одновременно функционируют один или два заднекоренных зуба. (Рис. 315—316.) Около десяти видов. В СССР — в. миоцен — н. плиоцен Молдавии, Украины, Кавказа. В. миоцен — н. плиоцен З. Европы; н. плиоцен Ирана; ср. плиоцен Индии; в. миоцен — н. плиоцен Китая; плиоцен Явы; плиоцен (?) С. Африки; н. плиоцен — ср. плейстоцен С. Америки.

Кроме того: *Hemimastodon* Pilgrim, 1912 (н. миоцен С. и Ц. Африки); *Ocalientinus* Frick, 1933 (н. плиоцен С. Америки; плиоцен Монголии); *Serbelodon* Frick, 1933 (н. — в. плиоцен С. Америки); *Trobelodon* Frick, 1933 (плиоцен С. Америки), принимаемые некоторыми исследователями (Симпсон, 1945) за подроды рода *Serridentinus*, а также *Eubelodon* Barbour, 1914 и *Gnathabelodon* Barbour et Sternberg, 1935 (ср. плиоцен С. Америки), систематическое положение которых не вполне выяснено.



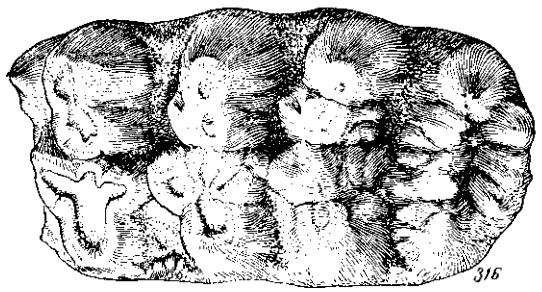
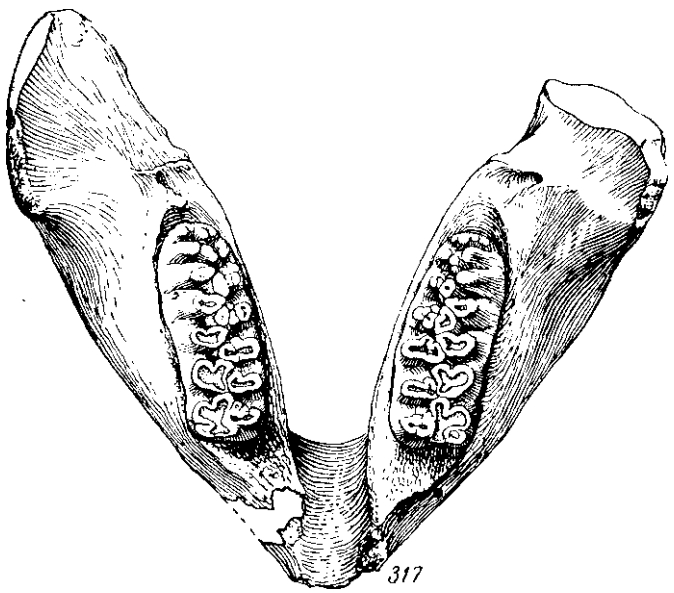


Рис. 315—316. *Tetralophoidon* Falconer

Рис. 315—*T. grandincisivum* Schlesinger. *А*—череп и нижняя челюсть. *Б*—нижняя челюсть, × 1/20; Н. плиоцен Венгрии (Schlesinger, 1922), Рис. 316—*T. longirostris* Kaup. M^3, × 1/3 В. миоцен или н. плиоцен СССР, Запорожская обл. (Запорожский музей)

ПОДСЕМЕЙСТВО ANANCINAE HAY, 1922

Размеры крупные. Череп короткий и высокий. Мозговой отдел увеличен в высоту умеренно или значительно. Нижняя челюсть умеренной длины; симфизный отдел сильно укорочен, или средней длины, желобообразный; прямой или иногда отогнут вниз. Верхние бивни иногда очень длинные, в сечении округлые или овальные, без эмали. Нижних бивней нет (не вполне достоверно для *Synconolophus*). Коренные зубы низкие, сложнобугорчатые. Число рядов бугров на $M_3^3 = \frac{(4-5)+t}{(5-7)+t}$. В отличие от представителей других подсемейств внутренние и наружные половины рядов несколько сдвинуты друг относительно друга. Функционирует один последний заднекоренной зуб. Н. миоцен — плейстоцен.



317

318

Рис. 317—318. *Anancus arvernensis* (Croizet et Jobert)

Рис. 317—нижняя челюсть, $\times^1/_8$ (колл. ПИН, № 225—157). Рис. 318—M^3, $\times^3/_8$ (колл. ПИН, № 225—186). Ср. плиоцен С. Кавказа—Косякинский карьер

Anancus Aymard, 1855. Ананкус. Тип рода — *Mastodon arvernensis* Croizet et Jobert, 1828; в. плиоцен Франции (Перрье). Череп известен по обломкам. Симфизный отдел нижней челюсти короткий; его длина меньше длины зубного ряда. Верхние бивни длинные, почти прямые. На M_1^1 и M_2^2 по четыре ряда бугров, на $M_3^3 — \frac{5+t}{6+t}$. Центральные бугорки не развиты, другие дополнительные — как у *Tetralophodon*, но на нижних зубах задний бугорок крупнее переднего, а на верхних — передний больше заднего. Цемент на коронках развит очень слабо или отсутствует. (Рис. 317, 318.) Около десяти видов. Плиоцен Украины, Молдавии, Кавказа, Казахстана; ср. — в. плиоцен З. Европы; в. миоцен — ср. плиоцен Индии, плиоцен (?) Китая, н. плейстоцен Африки.

Кроме того: *Protanancus* Arambourg, 1945 (н. миоцен В. Африки); *Synconolophus* Osborn, 1929 (ср. плиоцен Индии; в. миоцен или н. плиоцен Китая и Турции), систематическое положение которого не вполне ясно. *Stegomastodon* Pohlig, 1912 (в. плиоцен—н. плейстоцен С. Америки; плейстоцен Ю. Америки) и *Haplomastodon* Hoffstetter, 1950 (плиоцен Эквадора), относившиеся к Anancinae (Simpson, 1945; Hoffstetter, 1952) по новейшим данным принадлежат к подсем. Cuvieronіnae (Savage, 1955).

ПОДСЕМЕЙСТВО PLATYBELODONTINAE BORISSIAK, 1928

Размеры средние. Череп длинный, низкий. Мозговой отдел увеличен в высоту немного. Нижняя челюсть длинная. Симфизный отдел длинный, ложко- или лопатообразный. Верхние бивни в сечении округлые, без эмали; нижние — короткие, с эмалью на нижней стороне, в отличие от нижних бивней всех хоботных сильно сплющенные, широкие, и в отличие от таких же бивней представителей других подсемейств (кроме, быть может, некоторых Amebelodontinae) они образованы дентиновыми стержнями, соединенными цементом. Коренные зубы от низко- до средневысоких, сложнобугорчатые. Число рядов бугров на M_3^3 по $\frac{(4-5)+t}{(5-6)+t}$. Внутренние и наружные половины рядов расположены по прямой или несколько изогнутой вперед линии. Одновременно функционируют один или два последних заднекоренных зуба. Ср. миоцен — ср. плиоцен.

Platybelodon Borissiak, 1928. Платибелодонт. Тип рода—*P. danovi* Borissiak, 1928; ср. миоцен (чокрак) С. Кавказа (р. Кубань, станица Беломечетская). Высота черепа около $^2/_3$ длины мозгового отдела. Межчелюстные кости плоские, расширенные у переднего конца. Симфизный отдел нижней челюсти расширен спереди, иногда очень сильно. Длина симфиза в два раза больше длины зубного ряда. Число рядов бугров: на M_1^1 и M_2^2 по три, верхние и нижние бивни; последние иногда отсутствуют (у самок *M. americanus*); бивни с эмалью или без нее, в сечении округлые; верхние длинные, нижние всегда короткие. Коренные зубы с поперечными гребнями, коронка почти всегда низкая. Число гребней на $M_3^3 = (3+t)—5$. Дополнительные бугорки отсутствуют. Долинки широкие. Одновременно функционируют два последних заднекоренных зуба. Молочные переднекоренные чаще не

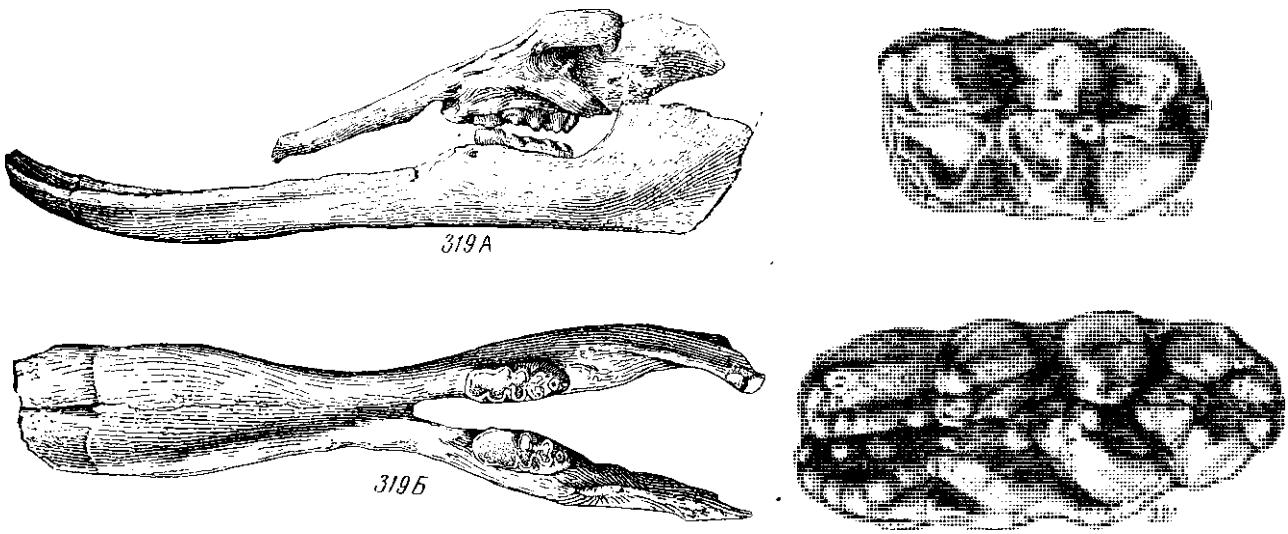


Рис. 319—321. *Platybelodon danovi* Borissiak

Ср. миоцен С. Кавказа, станица Беломечетская. Рис. 319—череп, $\times^1/_{12}$. *А*—сбоку, *Б*—нижняя челюсть (колл. ПИН, № 428—5,6). Рис. 320—левый M^3, $\times^2/_5$. (колл. ПИН, № 428-10). Рис. 321—левый M^3, $\times^3/_8$ (колл. ПИН, № 428—20). (С оригиналов. А. Борисяк, 1928, 1929)

на M_3^3 по $\frac{(4—5)+t}{(5—6)+t}$. Дополнительные бугорки развиты около основных бугров одной половины ряда, иногда и на обеих половинах; нередко образуют гребешки. (Рис. 319—321.) Три вида. В СССР: ср. миоцен (чокрак) С. Кавказа; миоцен Киргизии. Ср. миоцен (?) Китая (Внутренняя Монголия), миоцен Монголии.

Кроме того: *Torynobelodon* Barbour, 1929 (ср. плиоцен Небраски), принимаемый некоторыми (Симпсон, 1945) за подрод рода *Platybelodon.*

СЕМЕЙСТВО MASTODONTIDAE GRAY, 1821

Размеры средние. Череп сравнительно высокий, укороченный, высота несколько больше длины мозгового отдела. Воздушные полости развиты, но меньше, чем у Elephantidae. Нижняя челюсть короткая или средней длины, симфизный отдел желобообразный, различной длины. $I\frac{1}{1—0}C\frac{0}{0}P\frac{?—0}{?—0}M\frac{3}{3}$. Имеются сменяются постоянными (кроме *Turicius*). Н. миоцен — плейстоцен. Один род.

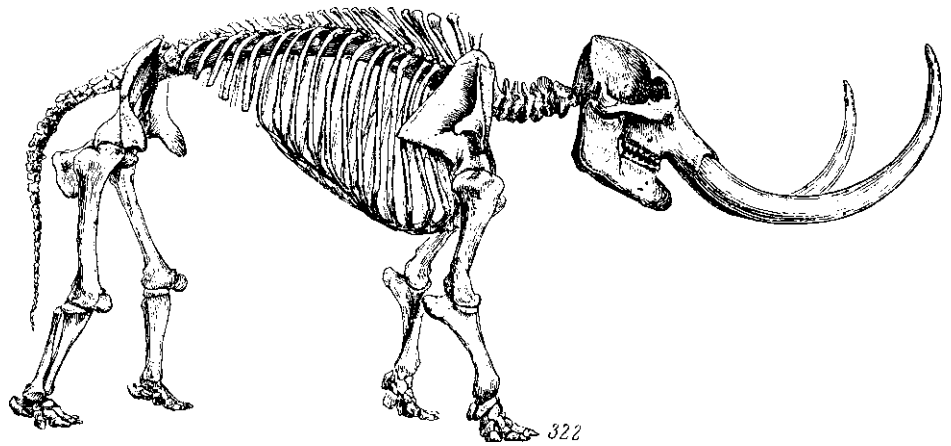
Mastodon Cuvier, 1806. Мастодонт. Тип рода—*Mammut ohioticum* Blumenbach, 1799; плейстоцен С. Америки (Огайо). Около двадцати видов. В. миоцен — ср. (?) плиоцен Молдавии, Украины, Кавказа, Ю. Урала, Казахстана, З. Сибири. Н. миоцен — в. плиоцен З. Европы; в. миоцен — н. плиоцен (?) Китая; н. плиоцен—плейстоцен С. Америки. (Рис. 322, 323.) Два подрода: *Mastodon* и *Turicius* Osborn, 1926 (из н. — ср. миоцена Франции, Швейцарии, Испании).

Pliomastodon, считавшийся особым подродом, должен быть включен в типичный подрод *(Mastodon).* Положение «подрода» *Miomastodon* неясно; возможно, что он относится к сем. Gomphotheriidae.

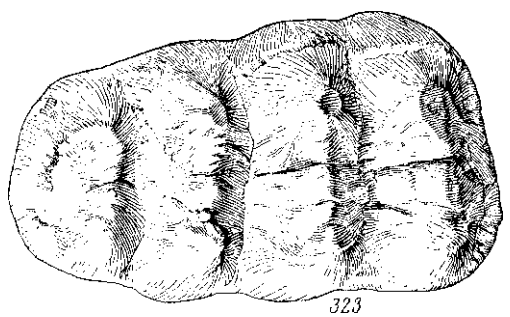
СЕМЕЙСТВО ELEPHANTIDAE GRAY, 1821

Размеры крупные (кроме карликовых форм). Череп короткий, высокий, высота его всегда больше длины мозгового отдела.

Воздушные полости очень сильно развиты. Нижняя челюсть и симфизный отдел короткие; иногда имеется резкий подбородочный отросток. $I\frac{1}{0}C\frac{0}{0}P\frac{2-0}{2-0}M\frac{3}{3}$; имеются молочные $pd\frac{3}{3}$, некоторыми принимаемые за $P\frac{3}{3}$ *. Бивни только верхние **, длинные, почти круглые в сечении, покрыты эмалью только на верхушках или вообще без нее. Коренные зубы с поперечными гребнями или пластинами, от низко- до очень высококоронковых. Число гребней или пластин на M_3^3 от 6 до 30. Дополнительные бугорки отсутствуют. Долинки от умеренно широких до очень узких. Одновременно функционируют один-два заднекоренных зуба. Молочные переднекоренные почти никогда не сменяются (кроме *Protelephas planifrons*). Н. плиоцен — ныне. Два подсемейства: Stegodontinae и Elephantinae.



322



323

Рис. 322—323. *Mastodon* Cuvier

Рис. 322—*M. americanus* (Kerr). Скелет, $\times^1/_{48}$. Плейстоцен С. Америки (Osborn, 1936).
Рис. 323—*M. borsoni* Hays. M^1, $\times^3/_8$. Меотис СССР, Николаевская обл. (колл. ПИН, № 608—1)

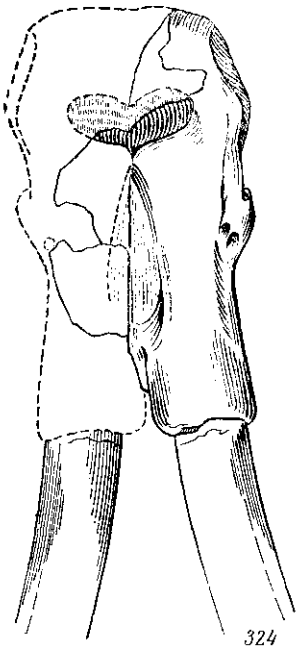
ПОДСЕМЕЙСТВО STEGODONTINAE OSBORN, 1918

Ширина межчелюстных костей у переднего края меньше их задней ширины или немного превышает ее, всегда меньше ширины черепа в скуловых дугах. Альвеолы бивней всегда почти параллельны. Бивни без эмали. Коренные зубы с поперечными гребнями, низкие или средней высоты. Число гребней на M_3^3 от 6 до 15. Центральная часть гребня иногда ниже одной из боковых. Цемент развит слабо или умеренно: обычно на дне долинок или частично заполняя их; иногда заполняет полностью, но никогда не покрывает зуб с боков. Долинки широкие или средней ширины, в продольном сечении Y-образные. Эмаль толстая (больше 3 *мм*). Н. плиоцен — ср. плейстоцен. Один род.

Stegodon Falconer et Cautley, 1847 (*Emmenodon* Cope, 1889; частично *Parastegodon* Matsumoto, 1924). Тип рода — *Mastodon elephantoides* Clift, 1828; ср. или в. плиоцен, Бирма. (Рис. 324, 325.) Много видов. Н. плиоцен — ср. плейстоцен Индии, Бирмы, Китая, Явы, Филиппинских о-вов, Японии, Ирана, В. Африки. Возможен в СССР.

* P^3 и P^4 имеются только у *Protelephas planifrons*.
** Хойером (1954) указываются нижние бивни для *Archidiskodon celebensis* (самца?). Верхний молочный бивень некоторыми (Frade in Grassé, 1955) принимается за постоянный I^2; в таком случае, сильно увеличенный верхний бивень взрослого животного — I^3.

Иногда к тому же подсемейству относят (Simpson, 1945) *Stegolophodon* Schlesinger, 1917 (в. миоцен — плейстоцен Азии и ср. плиоцен Европы), систематическое положение которого неясно.



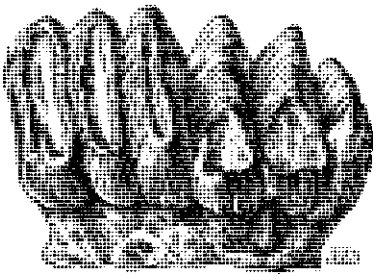


Рис. 324—325. *Stegodon* Falconer et Cautley
Рис. 324—*S. ganesa* (Falconer et Cautley). Череп, × ок. 1/12. Плиоцен Индии—Сиваликские холмы (Osborn, 1942). Рис. 325—*S. elephantoides* (Clift). M^1, × ок. 1/3. Н. плиоцен Бирмы (Osborn, 1942)

ПОДСЕМЕЙСТВО ELEPHANTINAE GILL, 1872

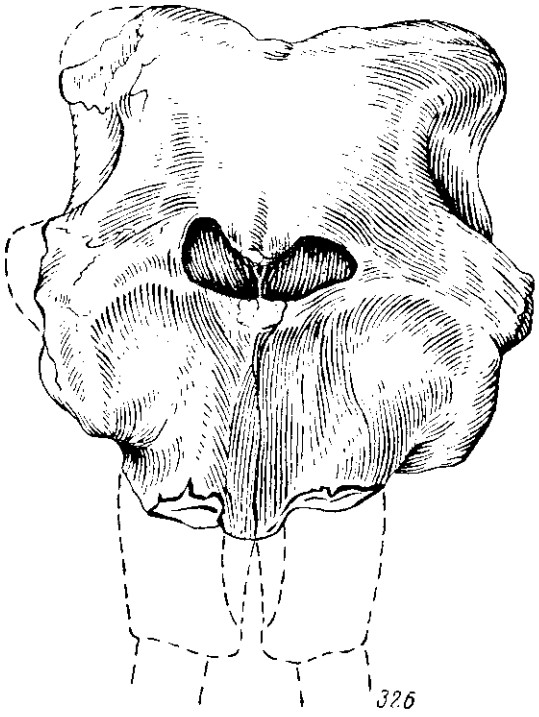
Ширина межчелюстных костей у переднего края всегда больше их задней ширины, иногда превышает ширину черепа в скуловых дугах. Альвеолы бивней к переднему концу иногда широко расходятся в стороны. Бивни покрыты эмалью только на верхушках. Коренные зубы пластинчатые, от средне- до очень высоких. Число пластин на M_3^3 от 10 до 30. Центральная часть пластины всегда самая высокая. Цемент развит сильно, целиком заполняя долинки и покрывая зуб с боков. Долинки средней ширины или узкие, V-образной формы. Толщина эмали различна. В. плиоцен — ныне. Некоторыми учеными (Osborn, 1942; Гарутт, 1952; Deraniyagala, 1956 и др.) разделяется на ряд подсемейств.

Archidiskodon Pohlig, 1885 (частично Elephas L., 1735). Тип рода — *Elephas meridionalis* Nesti, 1825; в. плиоцен, Италия, (Валь д'Арно). Туловище относительно короткое, высокое. Череп невысокий. Затылок широкий: ширина его больше скуловой ширины. Лоб средней длины, вогнутый. Седловидная впадина макушки очень слабая. Носовое отверстие расположено далеко от макушки. Межчелюстные кости средней ширины, очень слабо расширяющиеся к переднему концу. Наибольшая ширина их меньше скуловой ширины. Впадина на верхней поверхности межчелюстных костей узкая и глубокая. Альвеолы бивней почти параллельны. Подбородочный отросток нижней челюсти длинный. Бивни слабо изогнуты, у выхода из альвеол расположены недалеко один от другого. Число пластин на M_3^3 11—17, частота их 4—6,5. Толщина эмали 2,5—3,5 *мм*. Тип стирания —•—или изменчивый. Срединный синус часто хорошо развит. Коронка низкая, широкая. (Рис. 328—329.) Много видов. В. плиоцен — н. плейстоцен юга Европейской части СССР, Кавказа, Ю. Урала, Узбекистана (Ходжент), Казахстана, Якутии; З. Европы, Африки, Азии, С. Америки.

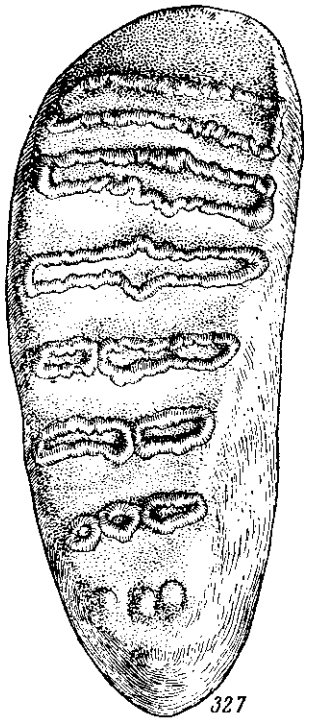
Protelephas Garutt, 1957 (частично *Elephas* L., частично *Archidiskodon* Pohlig), Тип рода—*Elephas planifrons* Falc. et Caut., 1846, в. плиоцен, С. Индия (Сиваликские холмы). Туловище относительно короткое и высокое. Череп невысокий. Затылок нешироκий. Лоб средней длины, широкий, плоский или слабо выпуклый. Седловидная впадина макушки хорошо выражена. Число пластин на M_3^3 10—11, частота их 3,5—4. Толщина эмали 3,5—4 *мм*. Тип стирания изменчивый. Срединный синус часто присутствует. Коронка низкая, широкая. Остальные признаки черепа и бивней — как в диагнозе *Archidiskodon*. (Рис. 326—327.) Род требует более подробного изучения. В. плиоцен юга Европейской части СССР; З. Европы, Африки, Китая (?), Северной Индии, Бирмы.

Mammuthus Burnett, 1830[1] (частично *Elephas* L., 1735; *Parelephas* Osborn, 1924). Тип рода — *Elephas primigenius* Blumenbach, 1799; плейстоцен, Гер-

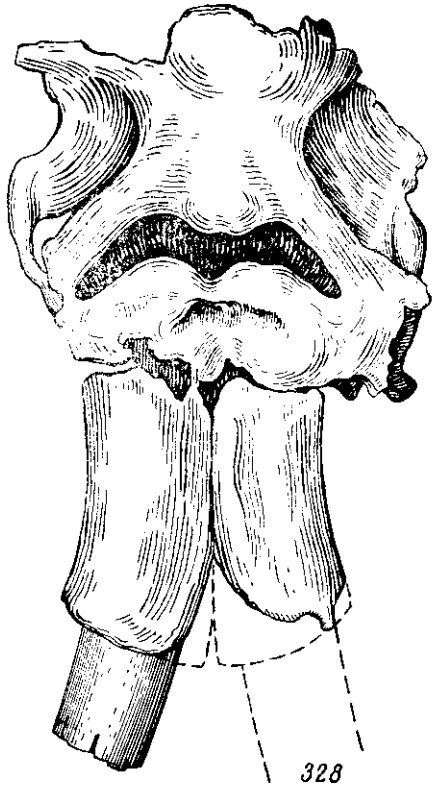
[1] Общепринятое название *Mammonteus* не может быть сохранено, так как первоначально было применено к американскому мастодонту.



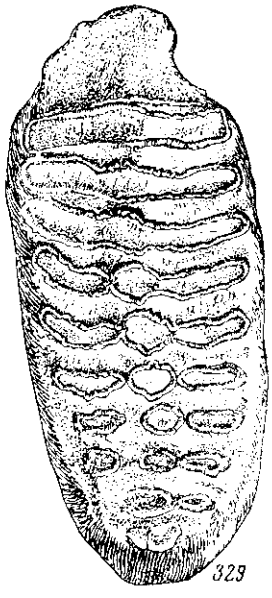
326



327



328



329

Рис. 326—329

Рис. 326—*Protelephas panifrons* Falconer et Cautley). Череп, × ок. 1/10. В. плиоцен Индии (Falconer, 1845). Рис. 327—*P. planifrons* Falconer et Cautley M^3, × 1/3. Плиоцен Индии (Mayet et Depéret, 1923. Рис. 328—*Archidiskodon meridionalis* (Nesti). Череп, × 1/13. В. плиоцен Италии (Weithofer, 1890). Рис. 329—*A. meridionalis* (Nesti). M^3, × 1/3. Н. плейстоцен Англии (Falconer and Cautley, 1847)

мания. Туловище относительно длинное и невысокое. Череп средней высоты. Затылок нешироκий, ширина его меньше скуловой ширины. Лоб средней длины, узкий, плоский или вогнутый. Седловидная впадина макушки не развита. Носовое отверстие расположено далеко от макушки. Межчелюстные кости узкие, незначительно расширяющиеся к переднему концу. Наибольшая ширина их меньше скуловой ширины. Впадина на верхней поверхности межчелюстных костей узкая и глубокая. Альвеолы бивней почти параллельны. Подбородочный отросток нижней челюсти короткий. Бивни спирально изогнутые, у выхода из аль-

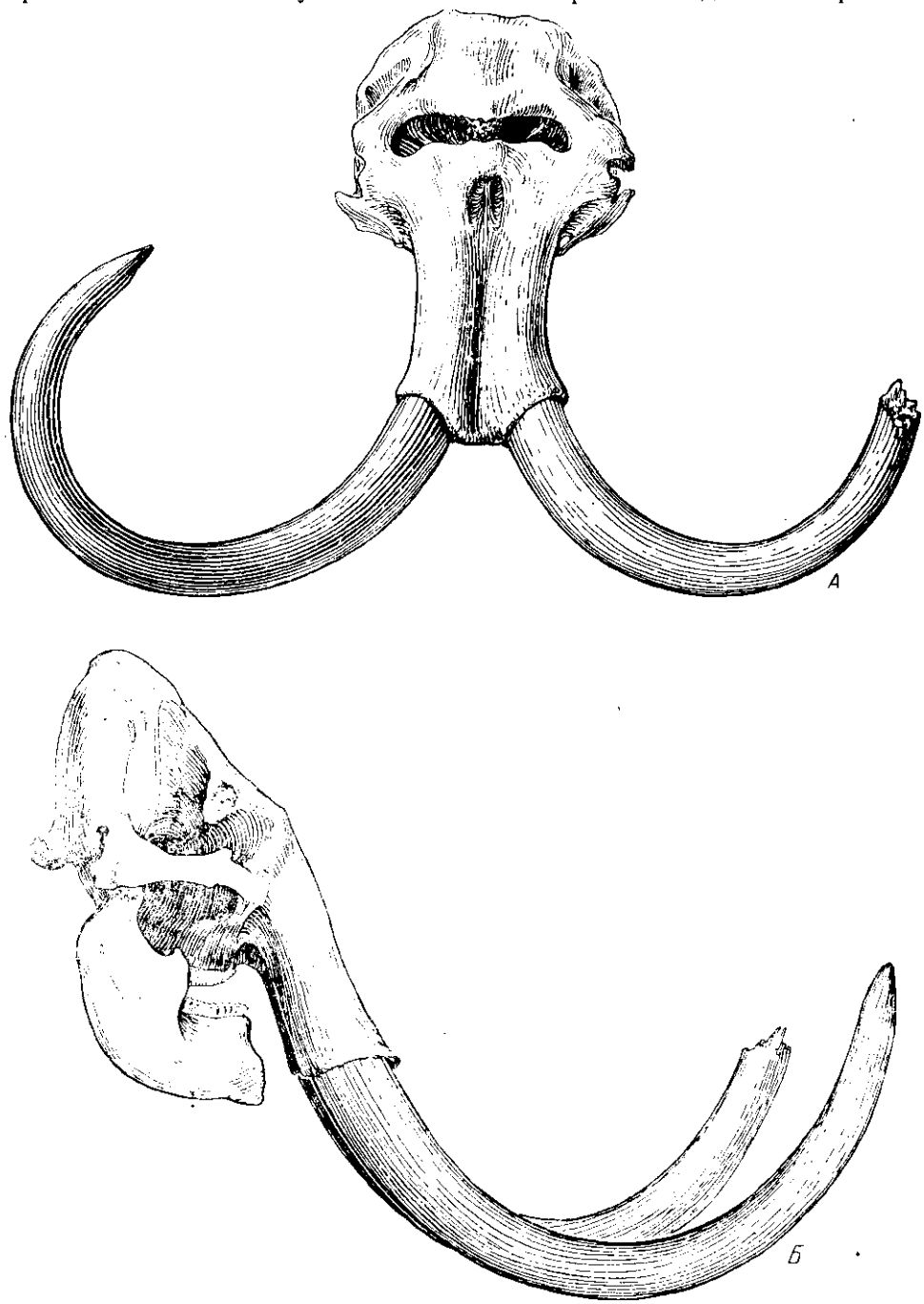


Рис. 330. *Mammuthus trogontherii* (Pohlig)
Череп, $\times 1/_{92}$. *А*—спереди, *Б*—сбоку. Ср. плейстоцен Нижнего Поволжья, Черный Яр (колл. ГИН)

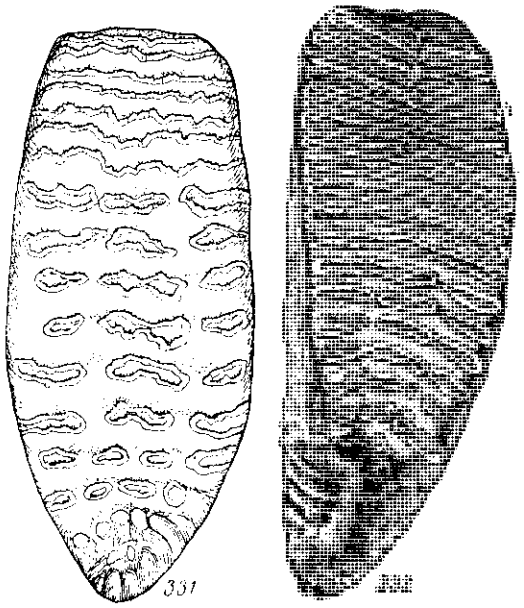
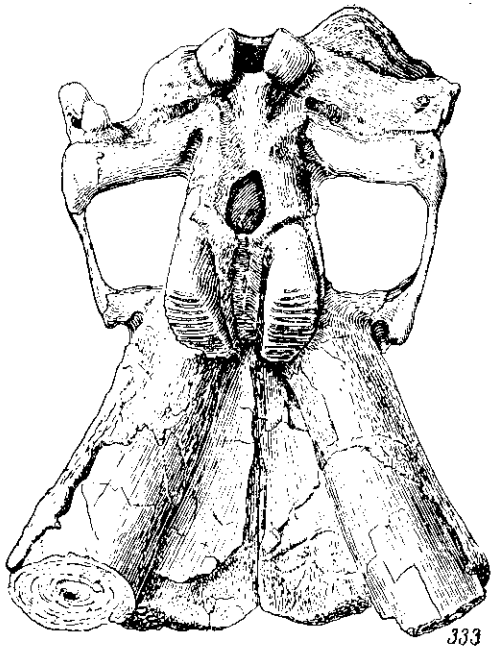
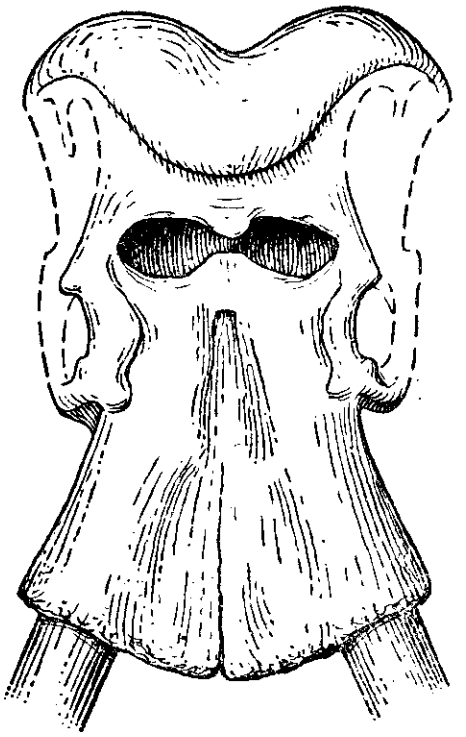


Рис. 331—332. *Mammuthus* Burnett

Рис. 331—*M. trogontherii* (Pohlig). Правый M^3, $\times 1/3$. (Pohlig. 1888). Рис. 332—*M. primigenius* (Blumenbach). M^1, $\times 1/3$. В. плейстоцен СССР, Тюменская обл. (Заленский, 1903)





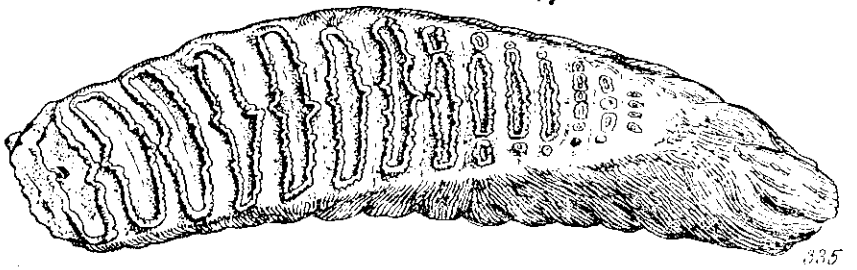
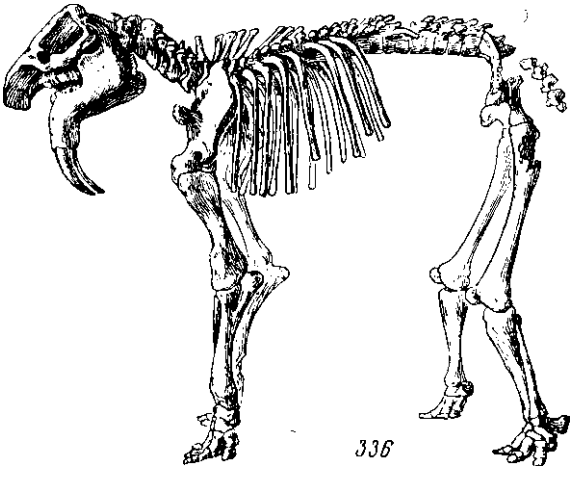


Рис. 333—335. *Palaeoloxodon* Matsumoto

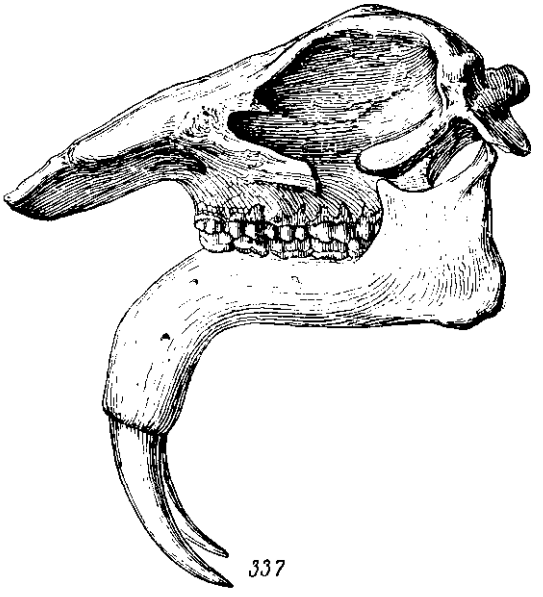
Рис. 333 — *P. turkmenicus* Dubrovo. Череп снизу, × ок. 1/12. п.—с. плейстоцен Туркмении (Дуброво, 1955). Рис. 334 *P. italicus* (Osborn). Череп сверху, × ок. 1/18. Ср. плейстоцен Италии (Tavani, 1949) Рис. 335—*P. antiquus* (Falconer et Cautley) M_3. × ок. 1/4. Плейстоцен Англии (Falconer and Cautley, 1847)

веол расположены близко один от другого. Число пластин M_3^3 16—30, частота их 6—12. Толщина эмали 1—3 *мм*. Тип стирания различный. Срединный синус отсутствует. Высота коронки значительная, ширина различная. (Рис. 330—332.) Около 10 видов. Ср.— в. плейстоцен СССР (почти повсеместно), З. Европы, Азии, С. Америки.

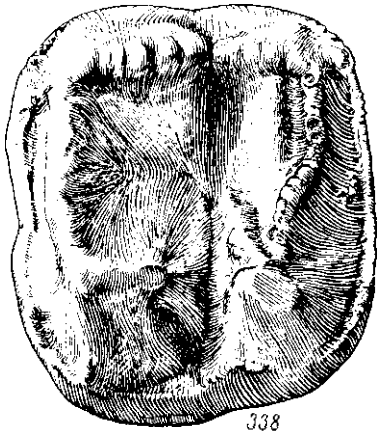
Palaeoloxodon Matsumoto, 1924 (частично *Elephas* L., 1735, *Hesperoloxodon* Osborn, 1931). Тип рода — *Elephas namadicus* Falconer et Cautley, 1846; ср. плейстоцен, Индия. Туловище относительно короткое и высокое. Череп средней высоты. Затылок широкий: ширина его превышает скуловую ширину. Лоб короткий, широкий, несколько выпуклый. Седловидная впадина макушки хорошо выражена. Носовое отверстие расположено относительно близко к макушке. Межчелюстные кости очень широкие, значительно расширяющиеся к переднему концу. Наибольшая ширина их превышает скуловую ширину. Впадина на верхней поверхности межчелюстных костей очень широкая, пологая. Альвеолы бивней к переднему концу широко расходятся. Подбородочный отросток нижней челюсти короткий. Бивни почти прямые, у выхода из альвеол значительно удаленные один от другого. Число пластин на M_3^3 14—20, частота их 4,5—6. Толщина эмали 2—4 *мм*. Тип стирания обычно ·—·. Срединный синус большей частью имеется. Коронка очень высокая,



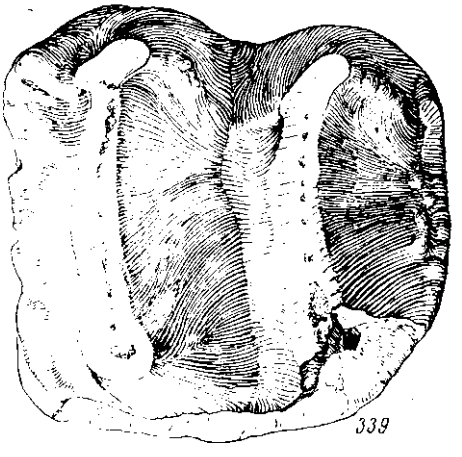
336



337



338



339

Рис. 336—339. *Deinotherium* Kaup

Рис. 336—*D. bavaricum* Meyer. Скелет, $\times 1/_{40}$. В. миоцен Чехословакии, Франценсбад (Osborn, 1936). Рис. 337—*D. giganteum* Kaup. Череп и нижняя челюсть, $\times 1/_{10}$. В. миоцен Германии, Эппельсгейм (Osborn, 1936). Рис. 338—*D. giganteum* Kaup. Левый P^4, $\times$ ок. $1/_2$. Сармат Кавказа, Ставрополь (Музей г. Ставрополя). Рис. 339—*D. giganteum* Kaup. Левый M^3, $\times 1/_3$. В. миоцен СССР, Ростовская обл. (колл. ПИН, № 399—170)

узкая. (Рис. 333—335.) Больше 10 видов. В. плиоцен — в. плейстоцен Европейской части СССР, Кавказа, З. Сибири, Туркмении, З. Европы, Азии, Африки, о-вов Средиземного моря.

Кроме того: *Phanagoroloxodon* Garutt, 1957 (н. плейстоцен С.-З. Кавказа); *Metarchidiskodon* Osborn, 1934 (н.? плейстоцен Ю. Африки); *Loxodonta* Cuvier, 1825 (в. плиоцен — ныне, Африка); *Elephas* L., 1735 (в. плейстоцен — ныне, Индия, Ю. Азия); *Hypselephas* Osborn, 1936 (н. плейстоцен Индии); *Platelephas* Osborn, 1936 (в. плиоцен или н. плейстоцен Индии); *Omoloxodon* Deraniyagala, 1955 (ср. — в. плейстоцен Африки).

ПОДОТРЯД DEINOTHERIOIDEA

Размеры от средних до крупных. Лицевой отдел черепа длинный: его длина почти равна длине мозгового. Стреловидный и затылочный гребни отсутствуют. Затылок сильно наклонен вперед. Носовое отверстие отодвинуто от переднего конца черепа; его задний край примерно на уровне переднего края глазниц. Впадина наверху на межчелюстных костях большая, широкая. Воздушные полости в черепе развиты умеренно; мозговой отдел невысокий. Симфизный отдел нижней челюсти сильно удлинен и круто загнут вниз; угловой отдел почти не выступает назад; диастема между резцами и переднекоренными длинная. $I\frac{0}{1}C\frac{0}{0}P\frac{2}{2}M\frac{3}{3}$. Верхних резцов нет; нижние (I_2) длинные и массивные, направлены вниз и на вершине загнуты назад, в разрезе округлые. Клыков нет. Коренные зубы низкокоронковые, с поперечными гребнями: pd и M_1^1 с тремя, M_2^2, M_3^3 — с двумя. P^3 и P^4, кроме двух поперечных гребней, имеют более или менее развитый продольный наружный гребень. Цемента на коронках нет. Все коренные зубы функционируют одновременно; молочные переднекоренные сменяются постоянными. Конечности длинные, столбообразные. Н. миоцен — плейстоцен. Одно сем. Deinotheriidae Bonaparte, 1845, с одним родом.

Deinotherium Kaup, 1829. Дейнотерий. Тип рода — *D. giganteum* Kaup, 1829; в. миоцен Эппельсгейма — Германия. (Рис. 336—339.) Около 10 видов. В. миоцен (в. сармат, мэотис) Молдавии, Украины; в. миоцен — ср. (?) плиоцен Кавказа. Есть непроверенное указание о находке на Урале. Н. миоцен — ср. плиоцен З. Европы; ср. миоцен — ср. плиоцен Азии; н. миоцен — ср. плейстоцен Африки.

ПОДОТРЯД BARYTHERIOIDEA

Размеры крупные. Нижняя челюсть массивная. Диастема между резцами и P_2 длинная. $I\frac{?}{1}C\frac{0}{0}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$. Нижние резцы крупные, направлены вперед. Коренные зубы с поперечными гребнями, как у *Deinotherium*. Нижние P, M_1 и M_2 — с двумя гребнями, M_3 — с тремя. В. эоцен или н. олигоцен. Одно сем. Barytheriidae Andrews, 1906, с одним родом.

Barytherium Andrews, 1906. Тип рода — *B. grave* Andrews, 1906; в. эоцен или н. олигоцен Египта. Известны обломки черепа, неполная нижняя челюсть и некоторые кости конечностей. (Рис. 340.) Возможно, род должен быть выделен в особый отряд (Симпсон, 1954). Некоторые (Deraniyagala, 1955) объединяют сем. Barytheriidae вместе с сем. Moeritheriidae в отр. Moeritheria.

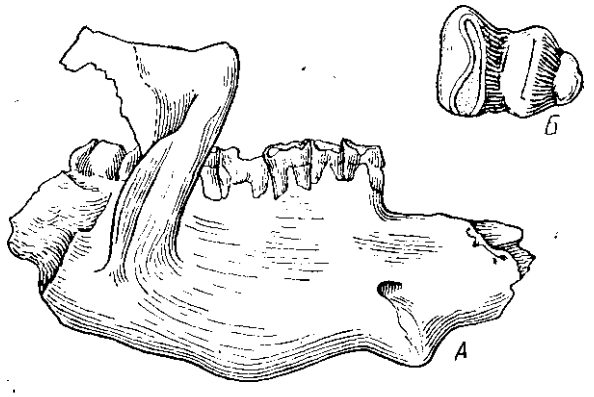


Рис. 340. *Barytherium grave* Andrews
А — нижняя челюсть, ×1/6, *Б* — M_3, ок. 1/6. В. эоцен Египта, Фаюм (Weber, 1928)

ЛИТЕРАТУРА

Авакян Л. А., 1950. Остатки *Elephas trogontherii* Pohl. из четвертичных отложений Армении. Науч. тр. Ереван. гос. ун-та, т. XXX, стр. 149—161. Алексеева Л. И., 1955. Позднеэоценовые мастодонты территории СССР, стр. 1—14 (автореферат). — 1957. О находке *Platybelodon grangeri* в Киргизии. Vert. Palas., vol. I, № 3, стр. 215—222. — 1959. Мастодонт *Serridentinus gobiensis* из Бэгэр-Нура. Палеон. журн., № 3, стр. 117—124.

Беляева Е. И., 1925. *Elephas trogontherii* Pohl. Таманского полуострова. Тр. Геол. и Минер. музея АН. Вып. 1, стр. 1—15. — 1936. О находке *Elephas* в Таджи-

кистане. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. V, стр. 103—107. — 1948. О находке *Elephas (Archidiskodon) meridionalis* Nesti и *Mastodon borsoni* Hays в Чкаловской области. Бюлл. комиссии по изуч. четв. периода. АН СССР, № 12, стр. 78—84. Беляева Е. И. и Габуния Л. К., 1960. Новые данные о кавказском платибелодонте (*Platybelodon* Borissiak). Тр. Ин-та Палеобиологии АН Груз. ССР, т. V, стр. 63—99. Богачев В., 1923—1924. Новые материалы к истории третичных слонов в Юго-Восточной России. Изв. Азерб. гос. ун-та, № 3, стр. 99—122. — 1938. Палеонтологические заметки. Тр. Азерб. филиала АН СССР, Геол. сер., т. IX, вып. 39, стр. 1—96. — 1941. Новые находки динотерия (на Дону). «Природа», № 2, стр. 95—97. Боголюбов Н. Н., 1925. О нахождении остатков *Elephas trogontherii* Pohl. в Воронежском крае. Бюлл. об-ва Ест. при Воронеж. гос. ун-те, т. 1, вып. 1, стр. 41—45. Борисяк А. А., 1928. О *Platybelodon danovi* gen. et sp. nov. новом мастодонте из чокракских отложений Кубанской области. Ежег. Русск. Палеон. об-ва, т. VII, стр. 105—120. — 1933. О новом мастодонте из нижнемиоценовых отложений Казахстана. Докл. АН СССР, стр. 34—39. См. также: Borissiak A. A., 1929, 1936. Бурчак-Абрамович Н. О., 1935. *Mastodon borsoni* Lart. з бальтских подкладів с Галдашівки (Винницкої области). Геол. журн. Акад. наук, Киев, т. II, № 2, стр. 123—147. — 1940. Матеріали до вивчения гіппаріонової фауни півдня України. Prodoscidea з меотичных відкладів с. Гребеників, Тираспольского району (МАРСР). Геол. журн., т. VII, вып. 1—2, стр. 27—52. — 1951_1. Древний плосколобый слон (*Elephas planifrons* Falc.) и близкие к нему формы в Закавказье. Изв. АН Азерб. ССР, № 2, стр. 75—81. — 1951_2. К истории фауны наземных позвоночных Азербайджана. В кн. «Животный мир Азербайджана». Ин-т зоол. АН Азерб. ССР, стр. 7—83. — 1954. Эльдарская рекогносцировочная палеонтологическая экспедиция. Тр. Ест.-Ист. муз. им. Г. Зардаби, вып. VIII, стр. 14. Бурчак-Абрамович Н. и Джафаров Р., 1950. Материалы к изучению верхнетретичных Proboscidea (хоботных) Закавказья. Изв. АН Азерб. ССР, № 2, стр. 38—54.

Венюков П. Н., 1901. Нижнеплиоценовая фауна млекопитающих бессарабских песков. Зап. Мин. об-ва, т. XXXIX, вып. 1, стр. 1—33, — 1902. Фауна млекопитающих балтских песков Подольской губ. Мат-лы для геологии России, т. XXI, стр. 123—133. Верещагин Н. К., 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского п-ова. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 9—74. Вознесенский О. Н., 1937. Умови меотичної фауни і флори в с. Гребениках, Тираспольского района МАРСР. Геол. журн. АН УССР, т. 4, вып. 1. — 1939. Умови уложеня меотичної фауни хребетних в с. Нова Еметовка Одеського району УРСР. Геол. журн. Укр. АН, т. VI, вып. 1—2, стр. 185—197.

Гарутт В. Е., 1951. Изменение строения кисти хоботных в связи с условиями их обитания. Докл. АН СССР, нов. сер., т. LXXVII, № 3, стр. 513—515. — 1954. Южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря. Тр. комиссии по изуч. четв. периода АН СССР, т. X, вып. 2, стр. 1—76. — 1957_1. Новые данные о древнейших слонах. Род *Protelephas* gen. nov. Докл. АН СССР, т. 114, № 1, стр. 189—191. — 1957_2. О новом ископаемом слоне *Phanogoroloxodon mammontoides* gen. et sp. nov. с Кавказа. Докл. АН СССР, т. 112, № 2, стр. 333—335 Громова Вера, 1932. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья. Тр. комиссии по изуч. четв. периода, т. II, стр. 1—125.

Дуброво И. А., 1955. Новые данные о строении и распространении древнего слона (Hesperoloxodon). Докл. АН СССР, т. 101, № 4, стр. 759—762. — 1957_1. Об остатках *Parelephas wüsti* и *Rhinoceros mercki* из Якутии. Бюлл. комиссии по изуч. четв. периода АН СССР, стр. 97—104. — 1957_2. К родовой систематике подсем. Elephantinae Gray (слоны). Vert. Palas., vol. I, N 3, pp. 223—232. — 1960. Древние слоны СССР. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. LXXXV, стр. 1—78.

Закревська Г., 1935. *Elephas trogonotherii* Pohl. з правобережья среднього Дніпра. Тр. Геол. ин-та Укр. АН, вып. V, стр. 3—137. Заленский В., 1903. Остеологические и одонтографические исследования над мамонтом (*Elephas primigenius* Blum.) и слонами (*E. indicus L., E. africanus* Blum.). Научные результаты эксп., снаряж. для раскопок мамонта, т. I, стр. 1—125.

Козловська Г., 1940. *Dinotherium giganteum* Kaup і *Rhinoceros schleiermacheri* Kaup. в с. Тимашівка на Поділлі. Вістник УВГ, вып. 8, стр. 55—59.

Павлова М. В., 1901. Новые находки *Mastodon borsoni* Lart. на юге России. Ежег. по геол. и минерал. России, т. V, вып. 2—3, стр. 1—18. — 1933. *Mastodon angustidens* Guv. и *Mastodon cf. longirostris* Kaup из Керчи. Ежег. по геол. и минер. России, т. IV, вып. 6, стр. 121—139. — 1907. *Dinotherium giganteum* Kaup из окрестностей г. Тирасполя. Ежег. по геол. и минер. России, т. IX, вып. 1—2, стр. 1—7. — 1910. Каталог коллекций Геологического кабинета Московского ун-та. Вып. I, отд. II_2. Млекопитающие, стр. 1—184. — 1925. Ископаемые млекопитающие из Тираспольского гравия Херсонской губ. Мем. геол. отд. об-ва люб. ест., антроп. и этногр., вып. 3, стр. 5—74. См. также: Pavlow Marie, 1894, 1902, 1914, 1931. Підоплічка І. Г., 1938. Ельдарська палеонтологічна експедіція Музія Грузії. Вістн. АН УССР, № 8—9, стр. 44—48.

Рябинин А. Н., 1929. Тараклийская фауна млекопитающих (Carnivora, Rodentia, Subungulata). Тр. Геол. музея АН СССР, т. V, стр. 75—134.

Сергеев А. С., 1914. *Dinotherium gigantissimum* G. Stef. (*Dinotherium proavum* Eichw.) из окрестностей Кривого Рога. Изв. Геол. ком., т. XXXIII, № 251, стр. 561—589. Синцов И. П., 1897. Заметка об остатках динотерия, найденных в Бессарабии и в Херсонской губернии. Зап. Новорос. об-ва естеств., т. XXII, вып. 1, стр. 125—139. См. также Sinzow J., 1900. Соколов Н. А., 1883. *Mastodon arvernensis* и *Hipparion gracile* из третичных образований Крыма. Тр. об-ва естеств., т. XIV, вып. 1, стр. 1—13.

Хоменко И. П., 1912. *Mastodon arvernensis* Cr.—Job nov. var. *progressor* из верхнеплиоценовых песков Ю. Бессарабии. Ежег. по геол. и минер. России, т. XIV, вып. 6, стр 159—166. — 1914. Мэотическая фауна с. Тараклии Бендерского уезда Fissipedia, Rodentia, Rhinocerinae, Equinae, Suidae, Proboscidea. Тр. Бессар. об-ва естеств., т. V, стр. 1—55.

Церетели Д. В., 1942 (1941). Раскопки местонахождения ископаемых неогеновых млекопитающих в гареджийском Удабно. Вестн. Гос. музея Грузии, т. XI—А, стр. 161—168.

Яцко И. Я., 1948. Скелет *Elephas wüsti* M. Pavl. из террасовых отложений Хаджибейского лимана вблизи г. Одессы. Прац. Одеського Держ. унів. им. І. І. Мечникова, т. II, № 2, стр. 49—84.

Adams A., 1877—1881. Monograph of the British Fossil Elephants. Palaeontograph. Soc. London, vol. 265, pp. 1—28. Andrews C., 1906. A descriptive Catalogue of the tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. Brit. Mus., London, pp. 1—324. Arambourg C., Kikoine J. et Lavocat R., 1951. Découverte du genre *Moeritherium* Andrews dans le Tertiaire continental du Soudan. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 233, pp. 68—70.

Bergersen B., 1932. Die Mammutfunde in Norwegen. N. geol. Tids., Bd. II. Bergounioux F., 1955. Les Mastodontes Miocenes du Portugal. Mem. des Services geol. du Portug. n° I (N. S.), pp. 1—139. Borissiak A., 1929. On a new Direction in the Adaptive Radiation of Mastodonts. Palaeobiologica, vol. II, pp. 19—33. — 1936. *Mastodon atavus* nov. sp. der primitivste Vertreter der Gruppe M. *angustidens*. Trav. Inst. Paléont. Acad. Sci. URSS., t. V, pp. 171—234. Borissiak A. et Beliajeva E., 1928. *Trilophodon* (*Serridentinus*) *inopinatus* nov. sp. from the Jilancik beds of the Turgai region Bull. Acad Sc. URSS, VII ser., No. 3, pp. 241—252. Brandt I., 1860. Einige Worte über die nähere Beschaffenheit der im vorstehenden Berichte erwähnten Skelettheile des Mastodon und die in ihrer Nähe gefundenen braunen Kohlenartigen Holzreste. Bull. Acad. Sc. S.-Petérsb., Bd. II, SS. 507—511. — 1869. De Dinotheriorum genere Elephantidorum familiae adjungendo nec non de Elephatidorum generum craniologia comparata. Mém. Ac. Imp. Sci. S.-Petérsb. (VII), XIV, n° I, pp. 1—37.

Cabrera A., 1929. Una revision de los Mastodontes argentinos. Rev. Mus. La Plata, vol. 32, pp. 61—144.

Deraniyagala B., 1955. Some extinct elephants, their relatives and the two living species. Ceylon, pp. 1—161.

Eichwald E., 1835. De Pecorum et Pachydermorum reliquiis fossilibus in Lithuania, Volhynia et Podolia repertis. Nova Acta Leopold. Carol., vol. XVII, art. 2, pp. 677—760. — 1839. Ueber die Dinotherien und einige ihnen verwandte Tiere Russlands. Bull. Ac. Sc. S.-Petérsb., t. IV, Nr. 17, pp. 256—266.

Falconer H., 1868. Palaeontographical memoires and notes. London; vol. I, pp. 1—590, vol. II, pp. 1—675. Falconer H. and Cautley, 1846—1849. Fauna antiqua Sivalensis. Pls. I—XCII. A—R. Frick Ch., 1926. Tooth sequence in Certain Trilophodont-Tetralophodont Mastodonts. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LVI, art. II, pp. 122—176. — 1933. New Remains of Trilophodont-Tetralophodont Mastodonts. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist, vol. LIX, art. IX, pp. 505—652.

Gräf Irmgard, 1957. Die Prinzipien der Artbestimmung bei *Dinotherium*. Palaeontographica, A—108, Nr. 5—6, SS. 131—187.

Hooijer D., 1949. *Archidiskodon celebensis* nov. sp. Zool. Mededel., vol. XXX, No. 14, pp. 206—226. — 1952. *Palaeoloxodon* cf. *namadicus* (Falc. et Caut.) from Borneo. Proceed. Konink. Nederl. Akad. van Wetensch., Ser. B, 55, No. 4, pp. 396—397. — 1953_1. *Stegodon* sp. Zool. Mededel., vol. XXXII, No. II, pp. 108—112. — 1953_2. *Archidiskodon celebensis* Hooijer. Zool. Mededel., vol. XXXI, No. 28, pp. 311-318. — 1953_3. On dredged specimen of *Anancus, Archidiskodon* and *Equus* from the Schelde Estuary, Netherlands., Leidse Geol. Mededel., vol. XVII, pp. 185—202. — 1954_1. A pygmy *Stegodon* from the middle pleistocene of Eastern Java. Zool. Mededel., vol. XXXIII, No. 14, pp. 91—102. — 1954_2. Pleistocene vertebrates from Celebes. XI. Molars and a tusked mandible of *Archidiskodon celebensis* Hoojier. Zool. Mededel., vol. XXXIII, No. 15, pp. 103—120. — 1955_1. Fossil Proboscidea from the Malay Archipelago and the Punjab. Zool. Verhand., No. 28, pp. 1—146. — 1955_2. *Archidiskodon planifrons* (Falc. et Caut.) from the Tatrot zone of upper Siwaliks. Leidse Geol. Mededel., No. 20, pp. 110—112. Hopwood A., 1935. Fossil Proboscidea from China. Pal. Sin., Ser. C., vol. IX, fasc. 3, pp. 1—108.

Kretzoi M., 1950. *Stegoloxodon* nov. gen. a Loxodonta elefantok esetleges azsiaiöse. Föld. Közlöny, vol. 80, pp. 405—406.

Lehmann U., 1949. Die Vorgeschichte des Elephanten. Prisma, Bd. IV, Nr. 3, SS, 135—138. — 1950. Über Mastodonreste in deg Bayerischen Staatssammlung in München. Palaeontographica, Bd. 99 A, Hf. 6, SS. 121—228. Leonardi P., 1954. Les mammifères nain du pleistocene Méditerranéen. Ann. Paléont., t. XL, pp. 189—201. Lydekker R., 1880. Siwalik and Narbada Proboscidea. Mem. Geol. Surv. India. Palaeont. Indica. (X), I, pt. V, pp. 182—300.

Makiyama J., 1938. Japonic Proboscidea. Mem. Col. lege Sci. Kyoto Imp. Univ., ser. B., vol. XIV, No. I, pp. 1-59. Matsumoto H., 1924. A revision of *Palaeomastodon* dividing it into two genera, and with Description of two new species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 50, art. I, pp. 1—58. Mayet L., Roman F. et Depéret Ch., 1923. Les éléphants pliocènes. Ann. de l'Univers. de Lyon, nouv. ser., I, fasc. 43, pp. 1—224. Moroan N., 1936 Dinotheridés de Bessarabie. Contribution à l'étude de la dentition et de la distribution paleogéographique des Dinotherides de Roumanie. Ann. Sc. Un. Jassy, t. XXII, fasc. 1—4, pp. 256—270.

Osborn H., 1936, 1942. Proboscidea, vol. I, pp. 1—802, vol. II, pp. 803—1675. (Приведена литература.)

Patte E., 1936. Sur les Éléphants fossiles de Roumanie. Ac. Rom. Mem. Sec. Stiint., ser. III, t. XI, mem. 4. Pohlig H., 1888, 1891. Dentition und Kraniologie des *Elephas antiquus* Falc. mit Beiträgen über *Elephas primigenius* Blum. und *Elephas meridionalis* Nesti. Nova Acta K. Leop. Car. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. LIII, Nr. 5, SS. 1—279; Bd. LVII, Nr. 5, SS. 269—466. Pavlow Marie, 1894. Les mastodontes de la Russie et leurs rapports avec les Mastodontes des autres pays. Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb. (8) t. I, n° 3, pp. 1—43. — 1910. Les éléphants fossiles de la Russie. Nouv. mém. Soc. Natur. Moscou, t. XVII, liv. 2, pp. 1—56. — 1914. Mammifères tertiaires de la Nouvelle Russie. Nouv. mém. Soc. d. Nat. de Moscou, t. XVII, liv. 4, pp. 1—78. — 1931. Les restes des ossements des mastodontes provenant de l'ancien gouvernement de Kherson. Trav. Inst. Paleozool. Acad. Sc. URSS, t. I, pp. 67—79.

Schlesinger G., 1917. Die Mastodonten des K. K. Natuhistorischen Hofmuseum. Denk. Naturhist. Hofmus. I, Geol.-Pal. Reiche. I, pp. 1—230. — 1922. Die Mastodonten der Budapester Sammlungen. Geol. Hungarica. II, Fasc. I, pp. 1—284. Simionescu J. si Virginia i Barbu. 1939. Mammiferle pliocene dela Cimislia (Romănie). III. Proboscidieni Acad., Româna, t. IX, No. 52, pp. 1—20. Soergel W., 1913. *Elephas trogontherii* Pohl. und *Elephas antiquus* Falc., ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums. Palaeontographica, Bd. 60, SS. 1—144. Simpson G., Paula Couto C., 1957. The mastodonts of Brazil. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 112, No. 2, pp. 129—189. Sinzow J., 1900. Geologische und paläontologische Beobachtungen in Südrussland. Mém. Univ. Nouvelle Russie., t. 79, pp. 347—412. Stefănescu G., 1895, 1899, 1910. *Dinotherium gigantissimum*. Annar. Mus. Geol. Pal.

Teilhard de Chardin P. and Trassaert M., 1937. The Proboscidians of south-eastern Shansi. Pal. Sin., ser. C, vol. XIII, Fasc. 1, pp. 1—58.

Viret J., 1953. Observations sur quelques dents de Mastodontes de Turquie et de Chine. Ann. Univ. Lyon, Sec. C, fasc. 7, pp. 51—62. Vaufrey R. Proboscidiéns. Etude systématique. In. Piveteau J. (Direkt.) Traité de Paléontologie, t. VI, pp. 203—303.

Watson D., 1946. The evolution of the Proboscidea. Biological Reviews of the Cambridge Philos. Soc., vol. XXI, No. 1, pp. 15—29.

Zbyszewski G., 1943. Les éléphants quaternaires du Portugal. Commun. Serv. Geol. Port., vol. XXIV.

ОТРЯД EMBRITHOPODA. ЭМБРИТОПОДЫ[1]

Характеристика. Размеры крупнее, чем у других наземных млекопитающих (за исключением хоботных и гигантских носорогов). Имеется пара огромных костных рогов на носовых костях, направленных вперед-вверх, и пара маленьких на лобных костях. Череп широкий и короткий; лицевой отдел немногим короче мозгового. В отличие от других млекопитающих, кроме некоторых носорогов, носовые кости в переднем отделе поддерживаются вертикальной костной перегородкой, разделяющей носовое отверстие у его переднего края. Стреловидный гребень отсутствует, верхняя поверхность темени в форме широкой площадки. Заглазничных отростков нет, глазницы позади широко открыты. Зубная система полная, зубы не разделены диастемами. Резцы и клыки маленькие. Переднекоренные слабо моляризованы. Заднекоренные высококоронковые, гребенчатые; верхние — с двумя поперечными гребнями, соединенными внутри продольным; нижние — с V-образными тригонидом и талонидом, соединенными лишь в глубине коронки. Конечности короткие, пятипалые, полустопоходящие. Плечевая кость с крупным дельтовидным гребнем, без внутреннего надмыщелкового отверстия. Локтевая значительно массивнее лучевой, свободна. Таз с подвздошными костями более длинными, чем у других млекопитающих, с укороченными лонными и седалищными. Бедренная кость без третьего вертела. Астрагал с низким, плоским блоком, сочленяется с ладьевидной и кубовидной костями почти равными поверхностями (рис. 341).

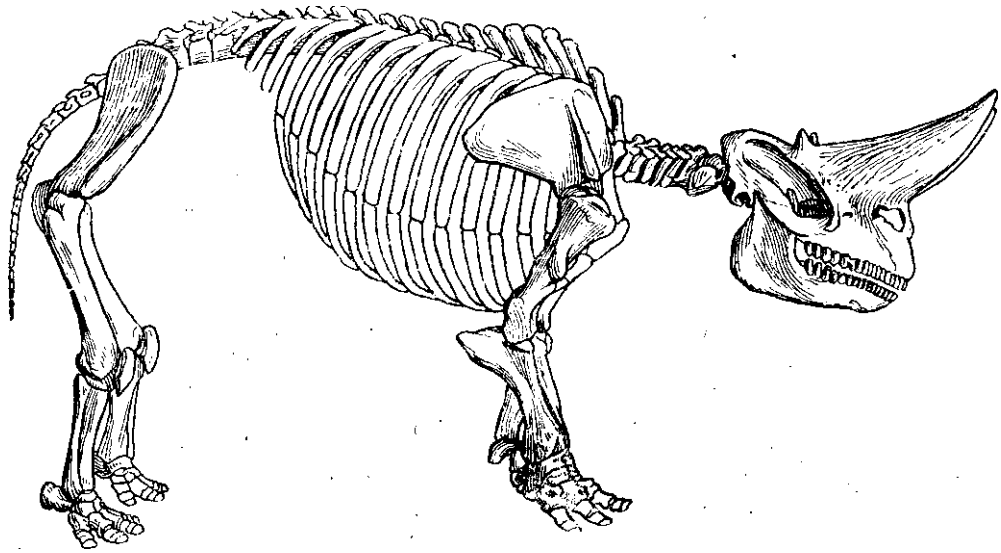


Рис. 341. *Arsinoitherium zitteli* Beadnell
Скелет, × ок. 1/45. Олигоцен С. Америки (Romer. 1947)

Одно семейство с одним родом *Arsinoitherium* Beadnell, из в. эоцена или н. олигоцена С. Африки (Египет).

Положение в системе, приспособления. Арсинойтерий стоит особняком среди млекопитающих и ничего не известно о его предках или потомках. Некоторые признаки, особенно строение заднекоренных зубов, дают право предполагать общее с Hyracoidea происхождение от какой-то группы Condylarthra на территории С. Африки.

Строение передней части черепа указывает на присутствие подвижных губ, приспособленных для щипания растительности, вероятно, довольно сухой (высококоронковые коренные).

ЛИТЕРАТУРА

Andrews Ch. W., 1906. A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. London. British Mus. Nat. Hist.

Dechaseaux C., 1958. Embrithopoda. In: Piveteau J. (Direct). Traité de Paléontologie. t. VI fasc. II. pp. 307—318.

Shawi Moustafa Y., 1955. An interpretation of *Arsinoitherium*. Bull. Inst. Egypt, vol. XXXV, p. I. Session 1953—1954.

[1] Авторы — Б. А. Трофимов, В. И. Громова.

ОТРЯД HYRACOIDEA. ДАМАНЫ ИЛИ ЖИРЯКИ [1]

Характеристика. Лицевой отдел черепа длинный и узкий, его длина примерно равна длине мозгового (у Geniohyidae) или короткий и широкий — с длиной около $^1/_2$ длины мозгового (у Procaviidae). Стреловидный гребень у ископаемых форм имеется, у современных — отсутствует. Барабанная кость образует слабовздутый слуховой пузырь и короткий слуховой канал. Верхний и нижний заглазничные отростки длинные, иногда (у *Dendrohyrax*) соединяются в заглазничную костную дугу. Нижняя челюсть очень высокая, обе половины ее сращены; восходящая ветвь широкая, угловой отдел сильно выступает назад; венечный отросток маленький. В отличие от всех млекопитающих на передней стороне восходящей ветви, позади M_3 имеется отверстие, ведущее в канал для сосудов и нервов, открывающийся большим округлым отверстием на внутренней стороне тела челюсти. Из резцов I^1 и $I_{1,2}$ почти всегда увеличены; верхние — часто с постоянным ростом, нижние — фестончатые по переднему краю. Остальные резцы, как и клыки, маленькие или у взрослых выпадают. Коренные зубы от низко- до высококоронковых. Переднекоренные часто уменьшены в числе, в большей или меньшей степени моляризованы. Заднекоренные бугорчатые, лунчатые или гребенчатые, иногда напоминают зубы свиней, иногда — лошадей, носорогов и других непарнопалых. Конечности стопоходящие или полустопоходящие, передние четырех-, задние — трехпалые; средний палец длиннее, а иногда и массивнее других. Ключица отсутствует. Плечевая без внутреннего надмыщелкового отверстия, локтевая и лучевая сращены только у старых особей. Ладьевидная, полулунная и центральная кости запястья свободны. Бедренная кость с едва намеченным третьим вертелом. Малая берцовая цельная, срощена с большой берцовой на верхнем конце. Астрагал с мелким блоком, внизу почти всегда сочленяется только с ладьевидной костью; в отличие от других млекопитающих имеет внутренний выступ, в который упирается внутренняя лодыжка большой берцовой кости. Третьи фаланги широкие, ногтевидные, иногда (у современных) на втором пальце задних конечностей заостренные, до основания разделенные щелью на верхнюю и нижнюю пластинки. (Рис. 342.) Два подотряда: Procaviamorpha и Pseudohippomorpha с тремя семействами и 13 родами. В. эоцен или н. олигоцен — ныне Африки; в. миоцен или н. плиоцен Грецни (Пикермн, Самос).

Положение в системе, история развития. Своеобразная группа Hyracoidea, сохраняя некоторые примитивные призна-

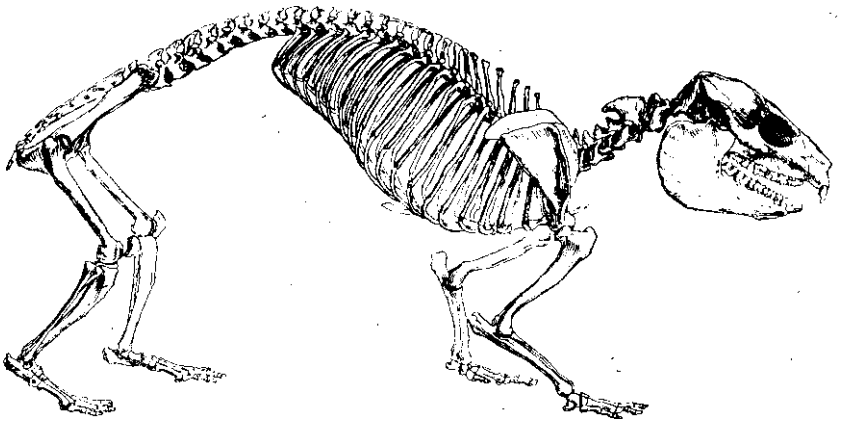


Рис. 342. *Procavia siriaca* Schreber. Современный скелет. Ю.-З. Азия (Blainville, 1939)

ки (малоразвитый, почти гладкий мозг, свободную центральную кость запястья и др.) ближе всего стоит к отрядам хоботных, сиреновых и некоторым другим. Имеются также черты, сближающие их с грызунами и непарнопалыми. Общая форма черепа и нижней челюсти сильно напоминает миогих лошадиных. Строение слуховых косточек и мускулатуры также сходно со строением их у лошади. О близости к непариопалым говорит также увеличенный средний палец, а особенно — сходство в строении коренных зубов с лошадиными, халикотериями, носорогами и палеотериями. По всей вероятности, Hyracoidea произошли, возможно, общим стволом с некоторыми из перечисленых отрядов, от каких-то кондилярт (рис. 9), что и имело следствием сходные изменения с непарнопалыми в процессе эволюции.

Hyracoidea — группа исключительно африкаиская; на севере они достигли только Греции в в. миоцене или н. плиоцене (род *Pliohyrax*) и Ю.-З. Азии (Сирия) — в настоящее время (род *Procavia*, рис. 342). По всей вероятности, их предки проникли в Африку в начале эоцена, где образовали новый отряд,

[1] Авторы — Б. А. Трофимов, В. И. Громова.

уже к в. эоцену или н. олигоцену (отложения Фаюма в Египте), достигший значительного разнообразия; в это время уже были две ветви: сем. Procaviidae и Geniohyidae, со многими родами, некоторые из них достигали величины лошади. В это время они еще сохраняли некоторые архаические признаки — резцы более или менее равной величины, бугорчатые коренные зубы, напоминающие зубы кондилиартр, полное число переднекоренных, развитый стреловидный гребень; их головной мозг был меньшего размера, чем у современных. Расцвет их продолжается еще в н. миоцене, после чего их история неизвестна. В настоящее время сохранилось только три рода; все они — мелкие травоядные животные, размерами с зайца; одни — обитатели открытых скалистых мест, другие (*Dendrohyrax*) — древесные.

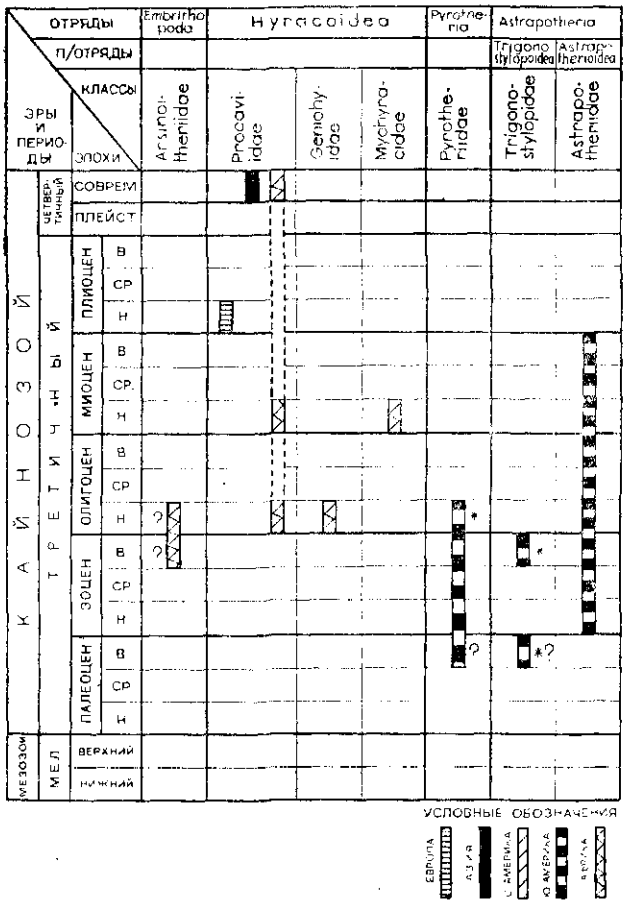


Рис. 343. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Astrapotheria, Pyrotheria, Embrithopoda и Hyracoidea

Знак вопроса слева от колонки означает сомнительность геологического возраста, справа — неуверенность в принадлежности к данному семейству. Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

Ныне сохранились только три рода; все они — мелкие травоядные животные, размерами с зайца; одни — обитатели открытых скалистых мест, другие (*Dendrohyrax*) — древесные.

Геологическое и географическое распространение семейств отр. Hyracoidea дано на рис. 343.

ЛИТЕРАТУРА

Adloff P., 1902. Zur Kenntnis des Zahnsystems von Hyrax. Zeitschr. f. Morph. und Anthrop., Bd. V, Hf. I.

Andrews C., 1906. A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. London, Brit. Mus. Nat. Hist., pp. 1—324.

Brandt J., 1869. Untersuchung über die Klippschiefer (Hyrax). Mem. Acad. Imp. St. Petérsb., ser. VII, Bd. XIV, Nr. 2, SS. 1—127.

Churcher C., 1956. The fossil Hyracoidea of the Transwaal and Taungs deposits. Ann. Transvaal Mus., vol. XXII, No. 4, pp. 477—501.

Forsyth Major C., 1899. The Hyracoid *Pliohyrax graecus* (Gaudry) from the upper Miocene of Samos and Pikermi. Geol. Mag., new ser., vol. VI.

Grassé P. et Lavocat R., 1955. Ordre des Hyracoidés ou Hyraciens. In: Grasse P. (Direct), Traite de Zoologie, t. XVII, I, Paris, pp. 878—898.

Matsumoto H., 1921. *Megalohyrax* Andrews and *Titanohyrax* gen. nov. A revision of the genera of Hyracoides from the Fayum. Egypt. Proc. Zool. Soc., London, pt. IV. — 1926. Contribution to the Knowledge of the fossil Hyracoidea of the Fayum, Egypt Bull. Am. Mus Nat. Hist., vol. LVI, pp. 253—350.

Schlosser M., 1911. Beiträge zur Kenntnis der oligocänen Landsäugetiere aus dem Fayum (Aegypten). Beitr. z. Pal. Geol. Osterr.-Ungarn. Bd. XXVI, SS. 51—167.

Whitworth T., 1954. The miocene Hyracoids of east Africa with some observations on the order Hyracoidea. Fossil Mammals of Africa, No. 7, Brit. Mus. Nat. Hist., 1954, pp. 1—58.

ОТРЯД SIRENIA. СИРЕНОВЫЕ[1]

Характеристика. Мозговая полость маленькая. Все кости массивные, в большей или меньшей мере подвержены пахиостозу[2]. Длинные кости конечностей без мозговой полости. Лицевой отдел черепа большей частью длинный вследствие удлинения межчелюстной части, его длина больше $^1/_2$ длины мозгового отдела, иногда равна его длине. Гребни и пневматические полости на черепе отсутствуют. Заглазничные отростки развиты в разной степени, очень редко образуют заглазничную дугу. Межчелюстные кости (кроме самых древних и *Trichechus*) длинные, со

[1] Авторы — Б. А. Трофимов, В. И. Громова.

[2] Пахиостоз — особая структура костной ткани, при которой исчезают гаверсовы каналы, проводящие в кость кровеносные сосуды, и кость приобретает большой удельный вес и раковистый излом. Кроме сиреновых, встречается у некоторых китообразных (миоценовый *Pachyacanthus* — стр. 181).

вздутым и клювообразно загнутым вниз передним отделом. Скуловые дуги высокие, раздвинуты в стороны незначительно. Слёзные кости маленькие; кроме самых древних, без слёзных отверстий; иногда отсутствуют. В отличие от большинства млекопитающих, носовое отверстие, кроме самых древних и рода *Trichechus*, отодвинуто назад, на верхнюю поверхность черепа; при этом носовые кости сильно укорочены, иногда исчезают (у рода *Dugong*). Барабанная кость полукольцевидная, не образует ни костного слухового канала, ни (кроме *Hydrodamalis*) слухового пузыря; барабанно-каменистая не сращена с черепом, в ископаемом состоянии отпадает.

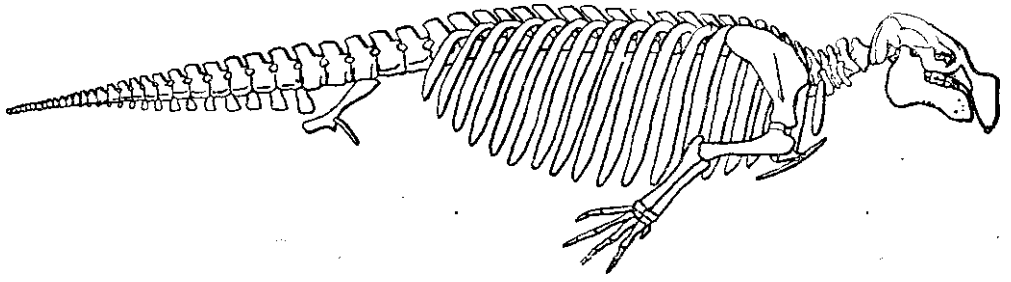


Рис. 344. *Halitherium shinzi* Kaup
Скелет, × ок. 1/30. Олигоцен Европы (Romer, 1947, по Stromer'y)

Нижняя челюсть высокая, ее половины сращены; длинный и широкий симфизный отдел большей частью отогнут вниз (у форм. с изогнутым межчелюстным отделом); венечный отросток чаще длинный, угловой отсутствует. Зубная система у древнейших полная, у более поздних — значительно сокращенная; иногда зубы совсем отсутствуют (*Hydrodamalis*). Начиная с миоцена, у взрослых нет постоянных резцов, редко сохраняется одна пара верхних (у самцов *Dugong*), превращенная в постоянно растущие бивни; клыки исчезают у всех. Переднекоренные у древних простые, конусовидные или пирамидальные, у более поздних перестают сменяться, а затем исчезают. Заднекоренные с поперечными гребнями из слившихся бугорков, заметных на вершине, рано стирающихся; иногда без корней, постоянно растущие (у *Dugong*). Их число $\frac{6-3}{6-3}$, иногда достигает 20 и более в каждой половине каждой челюсти (у *Trichechus*), причем одновременно функционируют восемь-пять зубов, постепенно заменяющихся путем горизонтального передвижения зачатков сзади вперед (сходство со слонами). В отличие от других млекопитающих, у даманов число шейных позвонков иногда сокращено до шести. Передние конечности в основных отделах укорочены, пятипалые, превращенные в ласты; первый палец рудиментарный. Ключица отсутствует. Плечевая кость без внутреннего надмыщелкового отверстия; локтевая и лучевая почти одинаково массивны, у старых внизу срастаются. В запястье ладьевидная и полулунная, а иногда также трехгранная и гороховидная, срастаются в одну кость; иногда срастаются между собой и все кости второго ряда. Число фаланг иногда сокращено до двух или, напротив, увеличено до четырех. Пятая пястная толще, а иногда — и длиннее других и отклонена от них наружу. Небольшие задние конечности еще были у сиреновых в палеогеновое время; позже сохраняются только рудиментарные, слабо оформленные и не сросшиеся между собой тазовые кости и иногда — короткая палочковидная бедренная. (Рис. 344.)

Н. эоцен — ныне. Пять семейств: Prorastomidae, Protosirenidae, Dugongidae (Halicoridae), Trichechidae (Manatidae), Hydrodamalidae (Rytinidae).

Строение, приспособления, положение в системе. Сиреновые — водные животные, почти никогда не выходящие на сушу и питающиеся прибрежными водными растениями. Все их строение приспособлено к образу жизни: торпедообразное тело, почти голая кожа, горизонтально расширенный хвостовой плавник, отсутствие ушных раковин и задних конечностей, передние конечности, превращенные в ласты, отодвинутое назад и вверх носовое отверстие и загнутый вниз конец морды (обеспечение возможности дыхания в то время, когда животное пасется). Изменение коренных зубов, хотя и шло разными путями, но всегда вело к усилению перетирающей способности, что необходимо при питании прибрежными растениями, всегда с примесью песка (повышение коронки, многократная замена — исключительное явление среди мле-

копитающих). Для той же цели служат шероховатые роговые перетирающие пластинки на обращенных друг к другу нёбной и нижнечелюстной поверхностях переднего отдела ротовой полости; у морской коровы они — единственный аппарат измельчения пищи. От древнейших этапов эволюции сиреновые сохранили небольшие, почти гладкие полушария большого мозга.

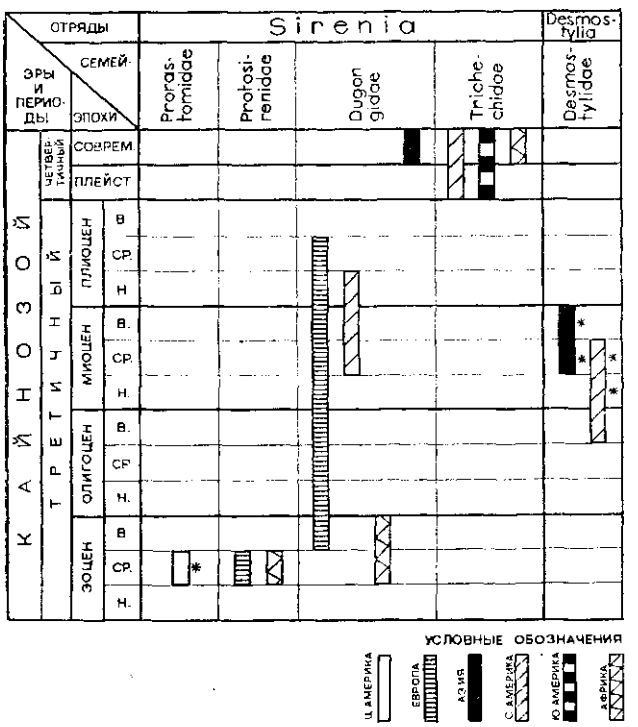


Рис. 345. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Sirenia и Desmostilia

Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

Значение пахиостоза некоторыми учеными (Nopsa) объясняется как следствие нарушения физиологического равновесия в связи с переходом к жизни в водной среде. Более вероятно объяснение функционального порядка: утяжеление скелета при пахиостозе противодействует подъемной силе воды, особенно значительной вследствие большого объема легких сиреновых. Таким образом, пахиостоз делает возможным длительное пребывание животных под водой.

Несмотря на значительное внешнее сходство с китообразными, у сиреновых имеются отличия, указывающие на отсутствие близкого родства между ними и, напротив, сближающие их частично с даманами и копытными, частично — с хоботными, как, например, строение головного мозга, гортани, мужского полового аппарата, форма коренных зубов и др. Сходство с китообразными конвергентного порядка, вызванное приспособлением к сходной жизненной обстановке.

История развития. Сиреновые произошли от общего с другими копытными ствола, вероятно, еще в палеоцене, так как их остатки (скудные) известны с н. эоцена (Kretzoi, 1953). Лучше известны среднеэоценовые сирены — *Protosiren* Abel и *Eotheroides* Palmer (*Eotherium* Owen), хотя их специализация выражена еще слабее, чем у более поздних форм. Их размеры не превышали 1,5 *м*; они еще имели характерную для млекопитающих полную зубную формулу. I^1 у них уже несколько увеличен, остальные резцы и клыки маленькие; молочные переднекоренные сменялись простыми конусовидными или пирамидальными постоянными. В черепе у древнейших сиреновых еще были хорошо развитые носовые и слёзные кости, последние — со слёзным отверстием; межчелюстные почти не были загнуты вниз. У *Eotheroides*, по-видимому, еще были небольшие функционирующие задние конечности; пахиостоз был развит лишь частично (в крыше черепа, в передних грудных позвонках). Среднеэоценовые сиреновые известны из Египта и Франции; в верхнем эоцене они распространяются до Вест-Индии, а в миоцене — до западных берегов С. Америки. Миоцен и плиоцен — время их наибольшего расцвета и разнообразия, особенно в прибрежных реках Европы; лучше других известен *Halitherium* Kaup из олигоцена — н. миоцена Европы. (Рис. 344.) Характерные черты специализации группы непрерывно нарастают, и размеры животных увеличиваются (до 8 *м*). В настоящее время сохранились два рода: дюгони (*Dugong=Halicore*) — у берегов Красного моря, Индии и Австралии и ламантины (*Trichechus=Manatus*) — у западного побережья Африки и в низовьях ее рек, у восточного побережья и в восточных реках Ю. и С. Америки. Морская корова (*Hydrodamalis*) окончательно истреблена у берегов Беринговых островов и Камчатки к середине XIX в.

Геологическое и географическое распространение дано на рис. 345.

СЕМЕЙСТВО HYDRODAMALIDAE SIMPSON, 1932

Размеры крупные, до 10 *м* длины. Пахиостоз костей значительный. Носовые кости короткие, носовое отверстие значительно отодвинуто назад. Межчелюстные кости и симфизный отдел загнуты вниз умеренно. Верх-

ние заглазничные отростки есть, небольшие. Зубов нет, даже в зачатках (функционально заменены роговыми пластинками). Шейных позвонков семь. Голова и передние конечности относительно небольшие. От задних конечностей сохранились две палочковидные тазовые кости. Хвостовой плавник вытянут в два краевых заострения. Один род.

Hydrodamalis Retzius, 1794 (*Rytina* Illiger, 1811). Морская корова. Тип рода—*Rytina stelleri* Retzius, побережье Беринговых островов и Камчатки, совр. (Рис. 346.) Открыта экспедицией Беринга в 1741 г., описана Стеллером. Истреблена к концу XVIII в., отдельные экземпляры дожили до середины XIX в. Возможна в плейстоцене.

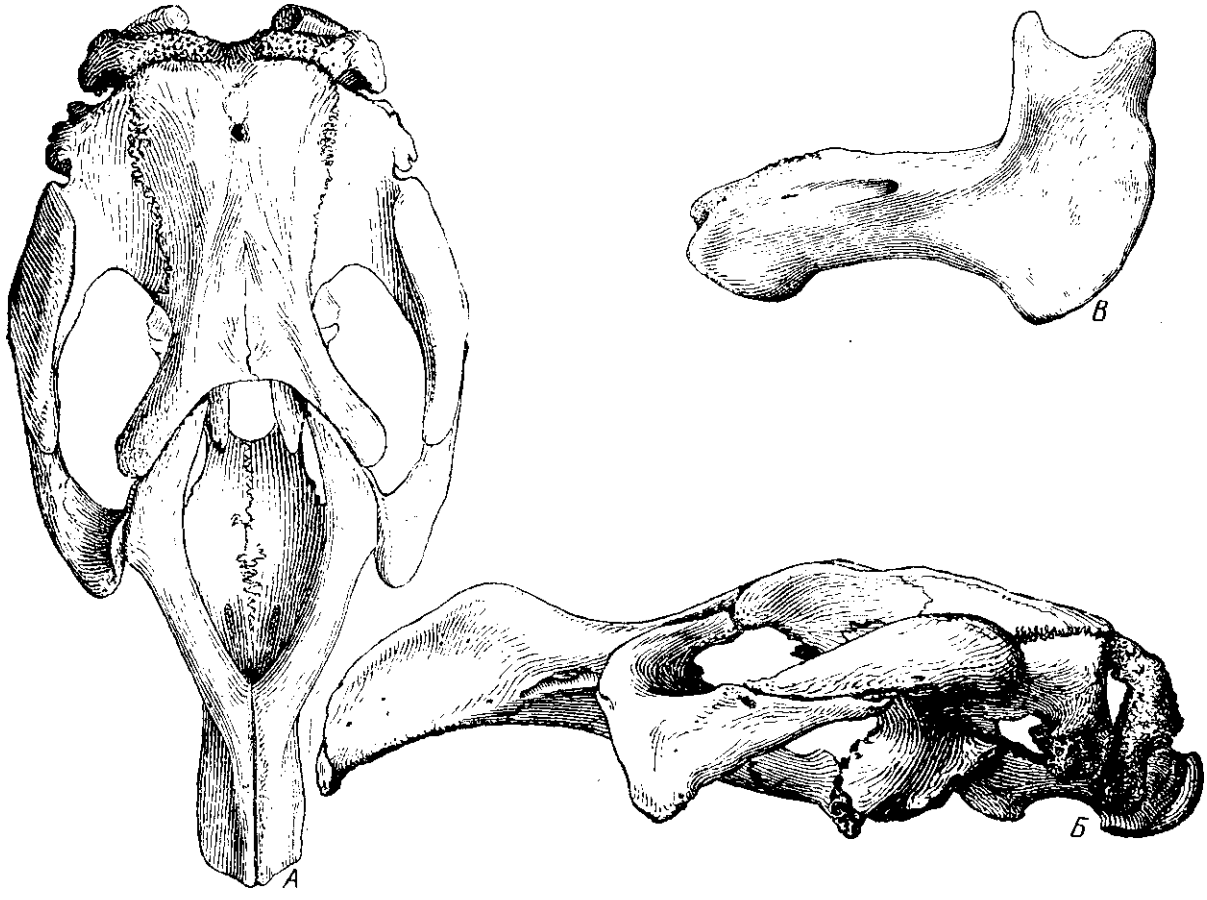


Рис. 346. *Hydrodamalis stelleri* Retzius. Современный
Череп, ок. 1/5. *А*—сверху, *Б*—сбоку, *В*—нижняя челюсть. Командорские о-ва (колл. ПИН, № 469)

ОТРЯД DESMOSTYLIA. ДЕСМОСТИЛИИ [1]

Характеристика. Лицевой отдел черепа короткий — раза в $1^1/_2$ — 2 короче мозгового. Стреловидный и затылочный гребни черепа отсутствуют. Имеется рудиментарный верхний заглазничный отросток; глазница позади широко открыта. Межчелюстные кости короткие, очень слабо отклонены вниз. Слёзные кости умеренной величины, без слёзного отверстия. Барабанно-каменистая кость, по-видимому, не сращена с черепом, отпадает (неизвестна). Скуловые дуги высокие, умеренно раскинутые в стороны с сильно редуцированными скуловыми костями; в отличие от большинства млекопитающих скуловые отростки височной кости продырявлены большим отверстием (сходство с Monotremata). Нижняя челюсть с длинным венечным отростком; угловой отсутствует. Нижние клыки

[1] Авторы Б. А. Трофимов, В. И. Громова.

в форме бивней; число бивней — резцов различно. Переднекоренных $\frac{3}{3}$, заднекоренных $\frac{3-5^*}{3-5}$. Коренные зубы состоят из четырех-восьми цилиндрических дентиновых трубок, соединенных в основании, покрытых толстым слоем эмали и связанных цементом; вершины нестертых трубочек вдавлены в форме кратера. Трубочки расположены по две в поперечных рядах, иногда с одной непарной впереди и позади. В числе и расположении трубочек встречаются отклонения. Коренные зубы замещают друг друга горизонтальным продвижением сзади-наперед (сходство с сиренами и слонами). Конечности массивные, по-видимому, кости предплечья сращены, кисть пятипалая.

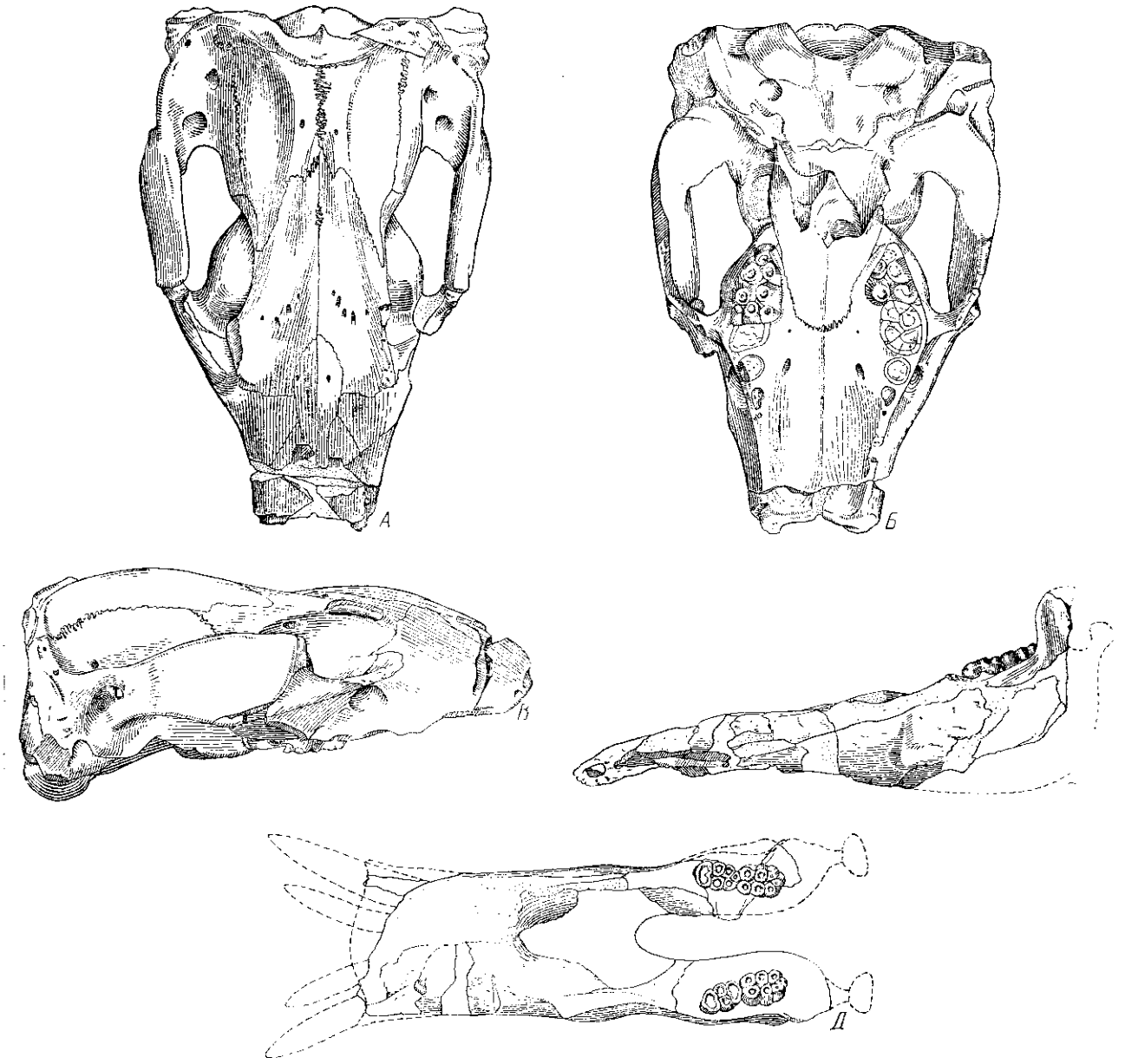


Рис. 347. *Desmostylus hesperus* Marsch

Череп. × ок. $\frac{1}{5}$. *А* – сверху, *Б*—снизу, *В*—сбоку. Нижняя челюсть. *Г*—сбоку, *Д* – сверху. Миоцен С. Америки (Wanderhoof, 1937)

* Число коренных зубов толкуется различно. Нет также общего мнения о трех передних коренных зубах: являются ли они постоянными переднекоренными (P) или несменившимися молочными (pd).

Задние конечности стопоходящие. В. олигоцен — в. (?) миоцен. Одно семейство[1].

Положение в системе, биология. Совокупность своеобразных признаков заставляла исследователей помещать десмостилид в различные отряды. Осборн, Абель и другие ученые включали их то в отряд хоботных, то — сиреновых. Позже Абель причислил их к однопроходным, к которым они отнесены и в классической сводке Вебера (M. Weber, 1928, т. II). Было также высказано мнение об их принадлежности к подклассу многобугорчатых. В последнее время более всего было распространено мнение о том, что Desmostyliformes — подотряд сиреновых, наряду с другим подотрядом — Trichechiformes (Симпсон, 1945). Действительно, сходная общая форма черепа, сходство в горизонтальной смене зубов с ламантином, загнутый у некоторых форм вниз передний отдел нижней челюсти и общие черты, связанные с водным образом жизни представителей обеих групп, заставляют сближать их. Однако имеются и значительные различия: маленькая скуловая кость (у сиреновых большая) и, главное, совершенно иное строение коренных зубов. Это заставило Рейнгарта (Reinhart, 1953) выделить десмостилид в особый отряд (см. об этом: Симпсон, 1954).

Десмостилиды были, без сомнения, водными и, вероятно, прибрежными животными, на что указывают, в частности, отсутствие отверстия слёзно-носового канала и не приросшие барабанно-сосцевидные кости. Очень вероятно предположение Вандергофа (V. Vanderhoof, 1937), что *Desmostylus* питался моллюсками, которых выгребал со дна мелководья своей длинной, уплощенной нижней челюстью с двумя парами направленных вперед бивней[2], и перемалывал своими очень устойчивыми против стирания зубами, которые, к тому же при значительном снашивании могли заменяться новыми. Однако Рейнгарт (1959) считает невероятным происхождение мясоядных животных от растительноядных и полагает, что десмостилиды питались прибрежными и водными растениями.

Вероятно, Desmostylidae ответвились в палеоцене от общего ствола с сиреновыми и хоботными; малоизвестный олигоценовый род *Cornwallius* еще имеет более мелкие размеры и менее высокие зубы; после расцвета в средне- и частично — в верхнемиоценовое время (особенно обильны они были в Калифорнии) демостилиды исчезают или неизвестны из более поздних отложений, если только загадочный обломок зуба с Новосибирских островов (плейстоцен), отнесенный Павловой к мамонту, а Хоменко описанный (1927) в качестве особого рода *Neodesmostylus*, не относится к этому отряду.

Геологическое и географическое распространение Desmostylia дано на рис. 345.

СЕМЕЙСТВО DESMOSTYLIDAE OSBORN, 1905

Desmostylus Marsh, 1888. Десмостилюс. Тип рода — *D. hesperus* Marsh, 1888; миоцен, Калифорния. Размеры крупные — длина черепа около 32 *см*. Нижняя челюсть длинная, низкая, прямая, с очень длинным, узким, уплощенным симфизным отделом. Одна-три пары нижних резцов и пара клыков увеличены, направлены вперед, на конце несколько загнуты вниз. Коренные зубы с очень высокой коронкой, без воротничка. (Рис. 347.) Один вид (семь описанных, кроме типичного, видов, по-видимому, должны считаться его синонимами). Ср. и в. (?) миоцен северных частей тихоокеанского побережья С. Америки, Сахалина, Японии.

Kronokotherium Pronina, 1957. Тип рода — *K. brevimaxillare* Pron., 1957; в. миоцен, вост. побережье Камчатки, Кроницкий район. Нижняя челюсть короткая, массивная, с коротким, загнутым вниз симфизным отделом; увеличенных резцов, видимо, не было, коренные зубы, как у *Desmostylus*. Один вид из одного местонахождения.

Cornwallius Hay, 1923; в. олигоцен, С. Америка. Описанный Хоменко (1927) обломок зуба с о-ва Котельного (Новосибирские острова, плейстоцен) под именем *Neodesmostylus*, вероятно, не относится к этому отряду.

Кроме того: *Vanderhoovia* Reinhart, 1959 (ср. миоцен С. Америки); *Paleoparadoxia* Reinhart, 1959 (ср. или в. миоцен Японии); автором рода выделен в особое семейство Paleoparadoxidae.

ЛИТЕРАТУРА

Бируля А. А., 1928. О тазовой кости морской коровы. Докл. АН СССР, стр. 87—90.

Пронина И. Г., 1957. Новый представитель десмостилид *Kronokotherium brevimaxillare* gen. et sp. nov. из миоценовых отложений на Камчатке. Докл. АН СССР, т. 117, № 2, стр. 310—312.

Хоменко И. П., 1927. *Desmostylus* sp. из третичных пластов о. Сахалина. Вестн. Геол. ком., № 3. См. также: Khomenko, 1928.

Abel O., 1913. Die eocänen Sirenen der Mittelmeerregion. Teil, I. Der Schädel von *Eotherium aegyptiacum*. Palaeontographica, Bd. 59, SS. 289—363.

[1] Рейнгарт (Reinhart, 1953, 1959) выделил еще одно семейство (см. ниже).

[2] Конвергентное сходство с *Platybelodon* из хоботных (стр. 268).

Brandt J., 1832. Über den Zahnbau der Stellerschen Seekuh (*Rhytina stelleri*). Mém. Acad. Imper. Sci. St-Pétersb., VI ser., t. II, Livr. 2. SS. 103—118. — 1868_1. Classification der Sireniens. Bull. Acad. Imp. Sci., St.-Pétersb., t. XIII, Nr. I, SS. 21—23. — 1868_2. Symbolae Sirenologicae. Mém. Acad. St.-Pétersb. (7), t. XII, No. 1.

Dechaseaux C., 1958. Sirenia. Desmostilia. In: Piveteau J. (Direct.). Traité de Paléontologie, t. VI, vol. 2, pp. 332—361; 364—367. Paris. Depéret Ch., Roman F., 1920. Le *Felsinotherium serresi* des sables pliocènes de Montpellier et les rameaux phylétiques des Siréniens fossiles de l'ancien monde. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, t. 12, pp. 1—55.

Ennouchi E., 1954. Un sirénien *Felsinotherium* cf. *serresi*, a Dar bel Hamri. Notes serv. Géol. Maroc., t. IX, pp. 77—80.

Hay O., 1924. Notes on the osteology of the Genera *Desmostylus* and *Cornwallius*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 65, art. 8.

Khomenko I., 1928. Neue Ergebnisse über die Familie der Desmostylidae. Зап. Росс. Мин. об-ва, ч. 57, вып. 1. Koenigswald G., 1952. Fossil Sirenians from Java. Proc. R. Neth. Acad. Sc. Amsterdam, ser. B, No. 5. Kretzoi M., 1953. A legidösebb magyar ösemlös-lelet. (Древнейшие остатки млекопитающих в Венгрии). На венгерск.; франц. и русск. резюме. Földt. Közl., t. LXXXIII, No. 7—9, pp. 273—277.

Matsumoto H., 1918. A contribution to the Morphology, Palaeobiology and Systematic of *Desmostylus*. Sc. Rep. Tohôku, Imp. Univ. Sendai, vol. III, No. II.

Petit G., 1955. Order des Siréniens. In: Grassé P. (Direct.). Traité de Zoologie, t. XVII, fasc. I, Paris, pp. 918—992.

Reinhart R., 1951. A new Genus of Sea cow from the miocene of Colombia. Univ. calif. Publ. Bull. dep geol. Sc., vol. XXVIII. No. 9, pp. 203—214. — 1953. Diagnosis of the new mammalian order Desmostilia. Journ Geol., Chicago, vol. 61, No. 2, p. 187.

Sickenberg O., 1934. Beiträge zur Kenntnis tertiärer Sirenen. Mem. Mus. Hist. Nat. Belgique, vol. 63, pp. 1—352. Simpson G., 1932. Fossil Sirenia of Florida and the Evolution of the Sirenia. Bull. Amer. Mus. Nat Hist., vol. LIX, art. 8, pp. 419—503.

Vanderhoof V., 1937. A study of the Miocene Sirenian *Desmostylus*. Univ. California Pybl. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. XXIV, No. 8, pp. 169—262. Viret J., 1955. Siréniens fossiles. In: Grasse P. (Direct.) Traité de Zoologie, t. XVII, fasc. I. Paris, pp. 993—1001.

ОТРЯД PERISSODACTYLA. НЕПАРНОПАЛЫЕ[1]

Характеристика. Размеры мозговой полости различны, прогрессивно увеличиваются. Стреловидный гребень на черепе отсутствует или небольшой. Барабанная кость кольцевидная, образует только наружную часть слухового пузыря, внутренняя образована энтотимпанальной костью; слуховые пузыри не вздуты, костные слуховые каналы имеются. Заглазничные отростки есть или отсутствуют, цельной заглазничной дуги почти никогда нет. Скуловые дуги разной массивности. Нижняя челюсть умеренно массивна, с высокой восходящей ветвью, без углового отростка; обе ее половины сращены. Резцы почти всегда имеются, различны по числу и форме; иногда по одной паре в обеих или в одной из челюстей, сильно увеличены. Клыки большей частью небольшие, тупые, иногда отсутствуют; редко увеличены и заострены. Коренные зубы не бывают режущими; у более поздних коронка очень высокая. Переднекоренные частично, а у более поздних нередко полностью моляризованы. Заднекоренные в полном числе, редко бугорчатые, большей частью с гребнями, иногда сильно усложненными. Конечности почти всегда копытоходящие; самый крупный палец третий; через него проходит ось конечности, и давление тяжести тела направлено преимущественно на него. Кисть трех-четырехпалая, стопа трехпалая; очень редко все конечности однопалые; пястные и плюсневые кости не сращены (иногда у однопалых к средним прирастают рудименты боковых). Ключицы нет. Плечевая кость без надмыщелковых отверстий. Локтевая несколько или значительно тоньше лучевой, иногда прерванная посередине. Бедренная кость почти всегда с третьим вертелом, иногда — очень большим; малая берцовая, как правило, цельная; если она прервана в средней части, то нижний конец вполне срастается с большой берцовой. Астрагал с глубоким, более или менее скошенным блоком, слабо выраженной шейкой и широкой, не обособленной головкой, сочленяющейся с ладьевидной и кубовидной костями; фасетка для ладьевидной значительно больше, чем для кубовидной, почти плоская, слабо вогнутая или слабо седловидная. Ладьевидная и полулунная кости запястья раздельны, свободной центральной нет; ладьевидная и кубовидная заплюсны не сращены. Третьи фаланги среднего пальца, а большей частью и боковых, широкие, в форме копыт; редко узкие, когтевидные. Н. эоцен — ныне. Два подотряда: Hippomorpha и Ceratomorpha.

Положение в системе, значение для стратиграфии. Непарнопалые — хорошо очерченная и широко разветвленная группа млекопитающих, более всего объединенная строением конечностей. Как и парнопалые, они возникли в процессе приспособления к быстрому бегу и к питанию исключительно растительной пищей, но направление развития их пошло по другому пути: главной

[1] Авторы: общая часть — Е. И. Беляева, В. И. Громова, Н. М. Яновская; Palaeotheriidae, Equidae, Tapiroidea, Indricotheriidae — В. И. Громова; Chalicotheriidae, Rhinocerotoidea, кроме Indricotheriidae, — Е. И. Беляева; Brontotheriidae — Н. М. Яновская.

поддержкой тела стали средние (третьи) пальцы, заплюсна не приобрела своеобразного строения, характерного для парнопалых, и их зубы, хотя и претерпевают в процессе развития значительное усложнение коронки (подробно ниже), но никогда не приобретают синхронизации. Богато представленные в третичное время, к его концу непарнопалые быстро сокращаются в числе форм и в плотности населения; уже в олигоцене исчезают бронтотерни, гирахиды, гиракодонты, палеотерии, а к концу неогена — многие группы тапиров и

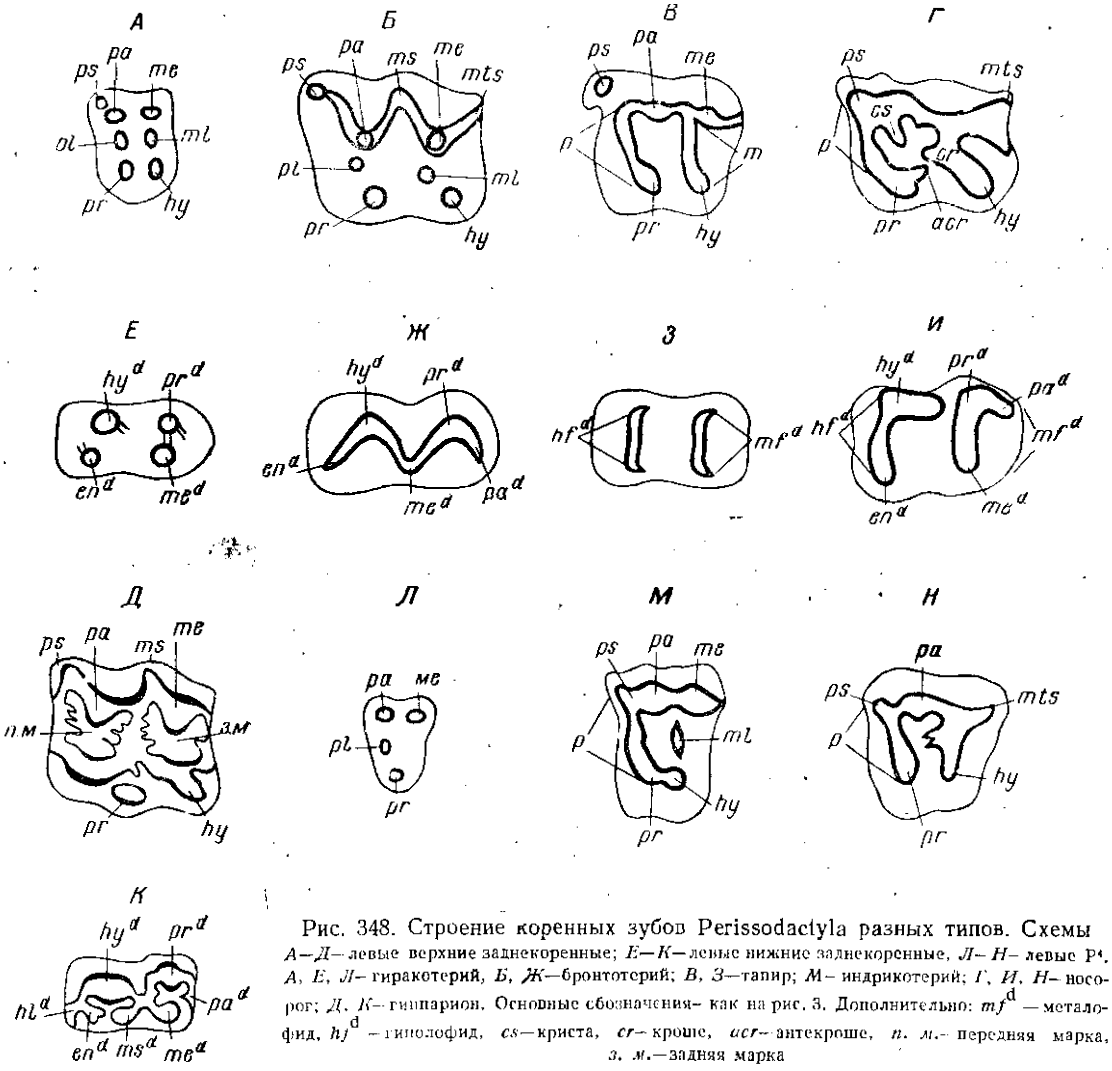


Рис. 348. Строение коренных зубов Perissodactyla разных типов. Схемы
А—Д— левые верхние заднекоренные; *Е—К*— левые нижние заднекоренные, *Л*— *Н*— левые P_4. *А, Е, Л*— гиракотерий, *Б, Ж*—бронтотерий; *В, З*—тапир; *М*— индрикотерий; *Г, И, Н*— носорог; *Д, К*— гиппарион. Основные обозначения— как на рис. 3. Дополнительно: mf^d — металофид, hf^d — гиполофид, *cs*—криста, *cr*— кроше, *acr*— антекроше, *п. м.*— передняя марка, *з. м.*—задняя марка

того четырехлунчатого строения, которое характерно для парнопалых.

Непарнопалые очень широко распространены в третичном периоде и обильно представлены почти во всех местонахождениях ископаемых фаун. При этом они очень разнообразны, а в пределах отдельных ветвей заметно изменяются с течением времени. Кроме того, они, как правило, подвижны и относительно быстро распространяются на далекие расстояния. Все это делает непарнопалых одной из самых важных групп млекопитающих для установления возраста земных слоев и их

носорогов и почти все халикотерии; лишь лошадиные в изобилии населяют в течение всего неогена и плейстоцена степные и лесостепные пространства.

Строение коренных зубов. Коренные зубы непарнопалых очень разнообразны (рис. 348). Исходным для верхних заднекоренных является шестибугорчатый зуб, сходный с зубами их предков — кондиляртр (стр. 235); он встречается только у древнейших раннеэоценовых лошадиных (у *Hyracotherium*, рис. 348, *А*). Изменение этого типа идет в эволюции разных ветвей непарнопалых

различным путем. У бронтотериев и халикотериев (рис. 348, *Б*) наружные бугорки, пара- и метакон принимают форму полулуний, соединенных соседними концами, образуя эктолоф в форме W, с острыми выступающими наружу стилями: пара-, мета- и мезостилем. Протокон и гипокон остаются более или менее изолированными бугорками, промежуточные уменьшаются или исчезают. Такие зубы всегда низкокоронковые и никогда не достигают высокой степени приспособления к перетиранию жестких растений, оставаясь еще в значительной степени давящими и режущими. У носорогообразных (рис. 348, *Г*) наружные бугры также сливаются в наружный гребень, но они не вогнуты снаружи сколько-нибудь значительно, часто даже сохраняют посередине наружных поверхностей выпуклости — переднее и заднее ребра. Наружные стили хорошо выражены, но не заострены, как у предыдущего типа. Внутренние и промежуточные бугорки уже у древнейших носорогообразных сливаются в поперечные гребни: передний — протолоф и задний — металоф, в процессе эволюции очень рано присоединяющиеся к эктолофу. Такой зуб более приспособлен к перетиранию жесткой пищи, особенно, когда его гребни образуют выступающие внутрь долинок складки — кроше, антекроше и кристу; это усложнение усиливает перетирающую способность зуба и замедляет его стирание. Высшей степени такое усложнение достигает у эласмотерия (рис. 439—441), у которого все гребни образуют, помимо основных, еще многочисленные мелкие складочки эмали. Параллельно с усложнением строения идет повышение коронок зубов, что дает возможность животным длительно пользоваться зубами, несмотря на быстрое стирание коронки жесткими травами, к которым к тому же нередко примешан песок. При крайней степени такого приспособления зубы делаются постоянно растущими (без замкнутых корней; у эласмотерия). Близки по общему типу строения к описанным — заднекоренные тапирообразных (рис. 348, *В*), — специализация которых, однако, не идет так далеко, как у носорогообразных: их зубы менее компактны, со слабее связанными элементами — парастиль еще в виде более или менее изолированного столбика, пара- и метакон еще сохраняют следы конусообразного строения, складчатости гребней нет и т. д. Зубы этого типа не бывают особенно высококоронковыми. Наибольшей сложности достигают зубы лошадиных (рис. 348, *Д*), у которых можно проследить все этапы усложнения (подробно см. стр. 290 и рис. 351).

Нижние заднекоренные также первоначально бугорчатые (рис. 348, *Е*); четыре бугорка имеют лишь слабый намек на соединение, и параконид уже у древнейших сохраняется лишь в виде рудиментарного гребешка, отходящего от протоконида. У халикотериев и бронтотериев (рис. 348, *Ж*) бугорки сливаются в два продольных полулунных гребешка (металофид и гиполофид), соединенных соседними концами. У тапирообразных (рис. 348, *З*) и носорогообразных (рис. 348, *И*) оба лофида более прямые и расположены поперечно к оси зуба, причем у первых они большей частью почти не связаны между собой, у вторых гиполофид загибающейся вперед наружной ветвью присоединяется к наружному концу металофида. Во многих случаях (почти все Hippomorpha, некоторые тапирообразные) на M_3 за счет увеличенного гипоконулида образуется заднее, третье полулуние (бугорок или гребешок). Как и на верхних коренных, сложнее всего зубы поздних лошадиных (подробно на стр. 300 и рис. 348, *К*). Высота коронки изменяется соответственно высоте верхних заднекоренных.

Верхние переднекоренные непарнопалых у наиболее примитивных (у гиракотерия, древних тапирообразных) треугольные, трехбугорчатые (гипокон не развит), как у многих кондиляртр (рис. 348, *Л*); иногда имеются небольшие промежуточные бугорки. Уже очень рано бугорки во всех ветвях группы соединяются в гребни: у бронтотериев образуется только эктолоф, а у остальных, кроме того, прото- и металоф, причем поперечные гребни в большей или меньшей степени присоединяются к наружному, и внутри соединяются на протоконе (примитивные носороги, тапирообразные); такие зубы остаются треугольными в очертании. У носорогообразных и лошадиных в дальнейшем протокон удлиняется вдоль оси зуба, а позже отделяет на заднем конце гипокон (рис. 348, *М*), или гипокон образуется заново из заднего воротничка; затем гипокон вместе с примыкающим к нему металофом отодвигается назад от протокона и зуб становится вполне подобным заднекоренным — с двумя поперечными гребнями, присоединенными к наружному, и с открытой внутрь долинкой между ними (рис. 348, *Н*).

Нижние переднекоренные сохраняют у древнейших непарнопалых (кроме P_4) исходный для эутерий тип строения — конусообразную форму с задней пяткой, а позже — с бугорками впереди и позади основного. Уже очень рано, со среднего эоцена, бугорки начинают сдвигаться с линейного расположения, соединяются гребешками и уподобляются

заднекоренным; ранее всего это происходит с P_4.

У носорогообразных и лошадиных постепенно моляризуются все переднекоренные (кроме P_1^1, имеющих тенденцию уменьшаться и исчезать) и делаются неотличимы от заднекоренных.

Способ моляризации переднекоренных, ее порядок (на каких зубах ряда раньше и сильнее) и ее степень играют значительную роль в систематике непарнопалых.

История развития. Древнейшие непарнопалые, очевидно, произошли в палеоцене от какого-то из представителей кондилиртр (стр. 235). Их предок должен был обладать уже ясными приспособлениями к быстрому бегу, какие нередко встречаются среди кондилиртр. Уже в нижнем эоцене существуют ясно выраженные представители основных ветвей непарнопалых — лошадиных, бронтотериев, палеотериев, носорогообразных и тапирообразных. При этом они объединяются в две группы — Hippomorpha и Ceratomorpha, с различным типом строения зубов (см. диагнозы подотрядов), разделение на которые, очевидно, произошло еще в палеоцене, вскоре после выделения отряда. Древнейшие представители всех семейств непарнопалых небольшие, легкие животные, с довольно длинными конечностями, особенно в части кисти и стопы, с опорою на копыта и с ослаблением или частичным исчезновением боковых пальцев, и другими приспособлениями к бегу (стр. 29). В дальнейшем во всех ветвях, за исключением немногих уклонений, происходит увеличение размеров; в остальном их эволюция идет различно.

В группе Hippomorpha с нижнего эоцена выделились четыре ветви с разным направлением развития: палеотериевые (Palaeotheriidae), лошадиные (Equidae), халикотериевые (Chalicotheriidae) и бронтотериевые (Brontotheriidae).

Палеотерии (Palaeotheriidae) — группа, характерная для палеогена З. Европы. Возникновение ее, как и многих других групп непарнопалых, надо искать в палеоцене; при этом она, вероятно, отошла от общего ствола отряда одним корнем с Equidae, сходство с которыми дает повод некоторым объединять оба семейства в одно надсем. Equoidea. Однако направление эволюции в обеих ветвях было различным: в отличие от лошадиных (стр. 290, 297), палеотерии до самых поздних представителей сохранили низкокоронковые, неусложненные коренные зубы, а конечности их с течением времени делаются массивнее, чем

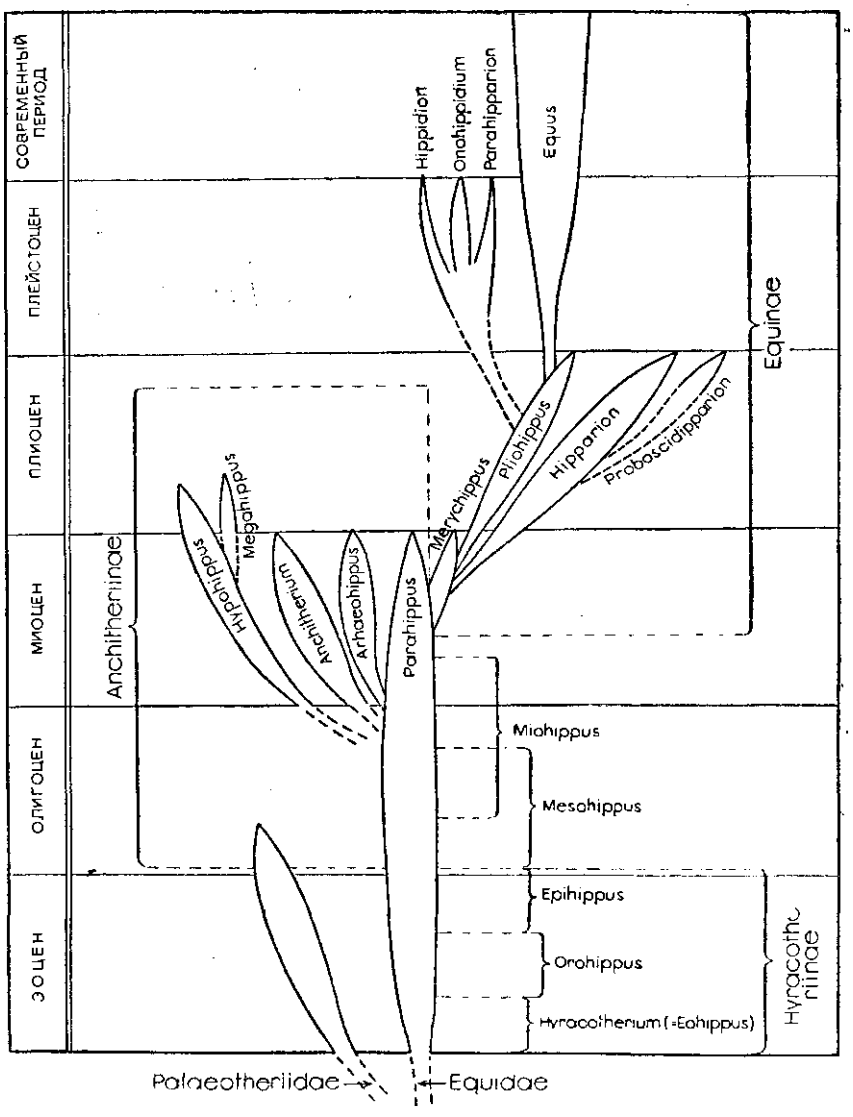


Рис. 349. Филогения сем. Equidae (Stirton, 1940, с изменениями и дополнениями)

у древних членов, и боковые пальцы лишь слабо сокращаются в размерах. Все это показывает, что палеотерии были жителями влажных, лесистых местностей и питались листвой

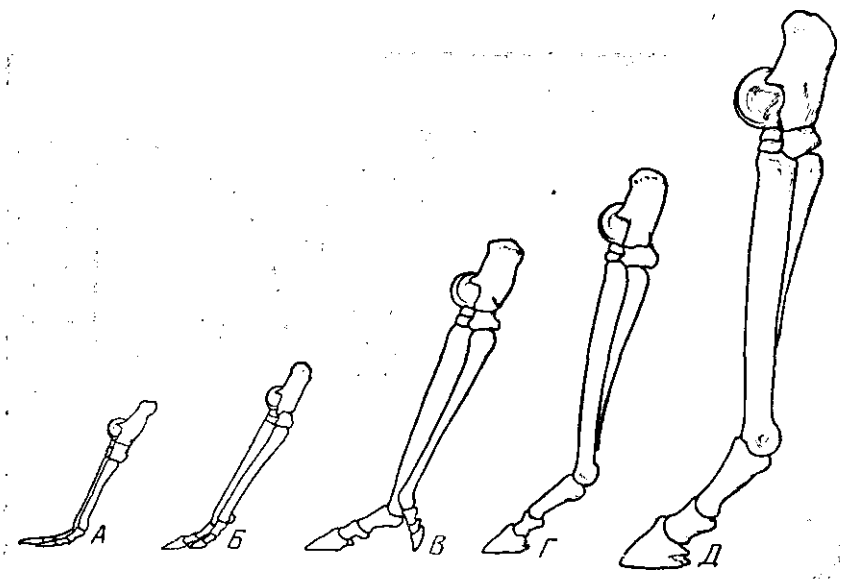


Рис. 350. Постановка стопы у разных Equidae. Схемы
А — Hyracotherium, Б — Mesohippus, В — Merychippus, Г — Pliohippus, Д — Equus
(рис. Н. Яньшинова по указанию В. И. Громовой)

деревьев и мягкими, сочными травами. К концу олигоцена они вымирают.

История лошадиных—Equidae (рис. 349) известна лучше, чем всех остальных непарнопалых; она прослежена от нижнего эоцена до настоящего времени. В отличие от других групп отряда, эволюция основной ветви лошадиных шла в направлении приспособления к быстрому бегу в открытых пространствах и к усвоению все более жесткой растительной пищи; в связи с этим их эволюционные изменения хорошо сказываются в конечностях и зубной системе. Конечности (рис. 350) у более поздних выпрямляются в суставах и удлиняются, особенно в части кисти и стопы, их средние пальцы делаются все шире, а боковые — все уже, до полного исчезновения. У палеогеновых эквид боковые пальцы еще немногим тоньше средних и поставлены рядом с ними, как у бегающих хищников и др. (рис. 350, *А, Б*). Такое же строение сохраняют конечности боковых ветвей лошадиных (*Anchitherium, Hypohippus* и др.). В основной ветви с миоцена происходит резкое сокращение боковых пястных и плюсневых костей с загибом их нижнего конца назад, так что и боковые пальцы, сильно сокращенные во всех измерениях по сравнению со средними, отклонены назад. Только при сильном сгибе в суставе между пястью (плюсной) и фалангами нога опирается на все три пальца, причем боковые, раздвигаясь, препятствуют погружению животного в вязкий грунт; при выходе на твердую, сухую почву ноги выпрямляются и становятся функционально однопалыми, так как боковые пальцы не касаются земли. Этот тип строения конечностей свойствен миоценовым и плиоценовым формам основной ветви (*Parahippus, Merychippus*, рис. 350, *В*) и отошедшим от нее в это время боковым (*Hipparion*, рис. 360, 361); он пригоден для передвижения как по влажному болотистому грунту, так и по сухому — степному. В в. плиоцене в основной ветви (у *Pliohippus*) происходит полное исчезновение боковых пальцев и конечности делаются постоянно выпрямленными и исключительно однопалыми (рис. 350, *Г*); от боковых пальцев сохраняются только верхние отделы пястных и плюсневых («грифельные косточки»); это же характерно и для плейстоценового и современного рода *Equus* (рис. 350, *Д*). Конечные члены Equidae, наряду с некоторыми антилопами из парнопалых и некоторыми *Litopterna* (стр. 241), представляют собой высшую степень приспособления к быстрому бегу, достигнутую млекопитающими.

Зубы лошадиных (рис. 351) также претерпели значительное изменение.. Все переднекоренные (кроме P_1^1) уже к концу эоцена полностью моляризованы, почти неотличимы от заднекоренных. Заднекоренные вначале у нижнеэоценового гиракотерия (рис. 348, *А, Е*) бугорчатые, связь между буграми едва намечается, и зубы еще очень напоминают зубы кондиляртр (стр. 235). Уже в среднем эоцене заднекоренные делаются лофодонтными: верхние — с наружным гребнем, эктолофом, и с двумя поперечными — прото- и металофом; нижние — в виде двух слабосоединенных концами простых полулуний. На этой стадии зубы остаются примерно до н. миоцена (рис. 351, *А—В, К, Л*). В ср. миоцене в прогрессивной линии (род *Merychippus*) прото- и металоф верхних заднекоренных внутренними концами загибаются назад и принимают положение, близкое к продольному; при этом они образуют выросты, примыкающие к эктолофу

и обособляют две более или менее замкнутые марки — впадины (рис. 351, *Г, Д*).

Нижние зубы *Merychippus* (рис. 351, *М, Н*) на месте соединения мета- и гиполофида образуют удлиненную «двойную петлю», состоящую из метаконида и нового столбика — метастилида (рис. 348, *К*, ms^d); вновь обособляются исходные кониды (энтоконид, гипоконулид); на верхних и нижних развивается мелкая

талось, что со ср. эоцена и в течение олигоцена эволюция семейства протекала исключительно на территории С. Америки, но в недавнее время обнаружены остатки эквид (пока неизученные) в олигоцене Казахстана. Все палеогеновые лошадиные — животные лесных зарослей, частично влажных лугов. К концу олигоцена, видимо, в связи с сокращением тропических лесов и распространением ландшафтов саван-

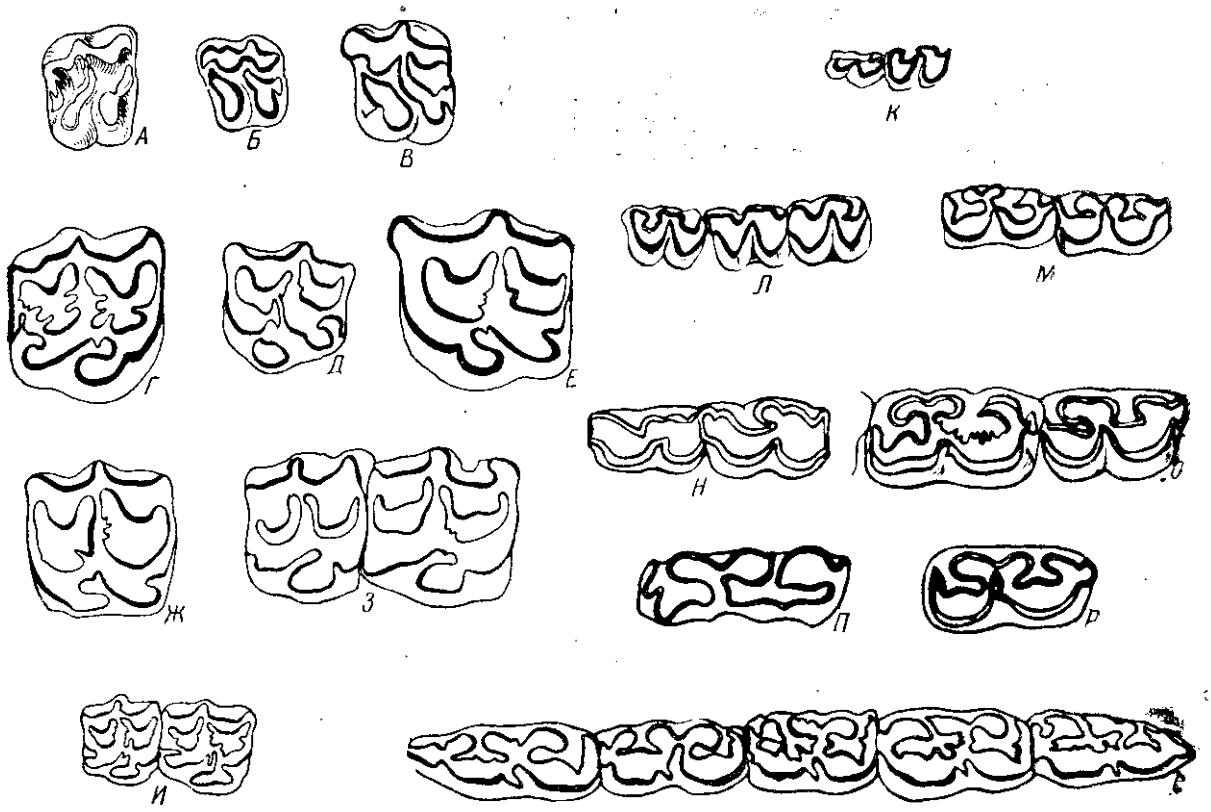


Рис. 351. Разные типы заднекоренных зубов Equidae

А–И–зубы верхние, *К–С*–зубы нижние. *А, Б–Miohippus*; *К – Mesohippus*; *В, Л – Parahippus*; *Г, Д, М, Н – Merychippus*; *Е, Ж, П, Р–Pliohippus*; *И, С–Equus* (подрод *Plesippus*)

складчатость эмали. Все эти усложнения в дальнейшем усиливаются в основной линии лошадиных, ведущей к *Equus* (рис. 351, *О—Р Ж, З*), и в некоторых из поздних боковых ветвей (род *Hipparion*). Одновременно повышается коронка коренных зубов, достигая у *Equus* наибольшей высоты.

Древнейший представитель лошадиных, гиракотерий (*Hyracotherium=Eohippus*), распространенный в нижнем эоцене С. Америки и З. Европы, — маленькое животное, величиной с лисицу, с четырехпалой кистью и с рудиментами первого и пятого пальцев в стопе; его коренные зубы еще мало отличаются от зубов кондиляртр. До последнего времени счи-

ного (лесостепного) типа, происходит расчленение ствола лошадиных: часть их выходит в открытые более сухие места (*Parahippus* и его широко распространенный потомок, *Merychippus*) и претерпевает описанные выше приспособительные изменения в зубах и конечностях; другая часть продолжает обитать в лесистых и болотистых местах (анхитерий, гипогипус) и сохраняет архаичные признаки. Одна из ветвей последней группы, анхитерий, мигрирует в Восточное полушарие, где получает широкое распространение. Дальнейшее иссушение и остепнение, прогрессирующее в миоцене и плиоцене, приводит к вымиранию всех архаичных форм и к расцвету и даль-

нейшей эволюции прогрессивных, которая также осуществляется на территории С. Америки. В в. (или конце среднего) миоцене в Восточном полушарии распространяется один из потомков *Merychippus* — род *Hipparion*, еще трехпалый (рис. 360, 361), но приспособленный к обитанию в лесостепи и к питанию травами. Достаточно пластичный в своей организации, он широко распространен везде, кроме Австралии и Ю. Америки, и образует большое число форм. В в. плиоцене от одного из потомков *Merychippus* — от рода *Pliohippus* — отделяется ветвь лошадиных, мигрирующая в Ю. Америку, где развивается в своеобразные формы — *Hippidion* и др. В в. же плиоцене, с еще более сильным иссушением и остепнением, исчезают последние остатки гиппарионов и на смену им в С. Америке возникает (из рода *Pliohippus*) настоящая однопалая лошадь (род *Equus*), максимально приспособленная к существованию в степных ландшафтах и к питанию жесткими травами. Она широко распространяется на обоих полушариях; различные ее формы в изобилии населяют степи, а некоторые в плейстоцене и голоцене приспособляются к жизни в тундре, лесотундре и даже в лесах умеренной зоны (никогда не утрачивая однопалости и высоких, сложных зубов). Дикие виды рода *Equus* еще существуют в настоящее время (лошадь Пржевальского, вымерший в прошлом веке тарпан, полуослы, зебры).

Халикотерии (сем. Chalicotheriidae) представляют особо специализованную группу не только среди Hippomorpha, но и среди всех Perissodactyla. Они выделяются своеобразным строением дистальных отделов конечностей, снабженных когтями вместо копыт. Особое строение последних фаланг давало повод относить халикотериид к другим отрядам (Edentata, Amblypoda[1]). Однако по строению скелета халикотериды — несомненные непарнопалые.

Это семейство охватывает сравнительно одиообразную группу, несмотря на довольно длительный период его существования (от в. эоцена до н. плейстоцена). Эволюция халикотериид шла в направлении увеличения их общих размеров при относительно небольшом удлинении черепа, но довольно значительном — шеи и конечностей, особенно передних, а также в направлении изменения кисти из четырехпалой в трехпалую и в выработке ее цепляющегося — хватательного типа, в то время как в задних конечностях развивается относительная массивность и тяжеловесность. Халикотериды в основном лесные или болотно-лесные животные, и их специализация связана с образом жизни. Биологический тип халикотериид изменялся сравнительно мало на протяжении всей истории группы.

Изменения зубного аппарата, приспособленного к мягкой растительной пище, были незначительны. Они сказывались главным образом в сокращении числа передних зубов, некотором увеличении высоты коронки и в развитии цемента на коренных зубах у некоторых плейстоценовых халикотериид (*Postschizotherium*), что, вероятно, было связано с изменением характера пищи в сторону увеличения ее жесткости. Общее строение коренных халикотериид указывает на их приспособление к разрезанию, раздавливанию и разминанию молодых ветвей, листьев, плодов и ягод. Халикотериды могли передними конечностями с сильно сгибающимися пальцами цепляться за кору деревьев и пригибать ветви, стоя на задних конечностях, в связи с чем в скелете последних развиваются (особенно у поздних форм) признаки тяжеловесных животных.

В общем стволе Hippomorpha сем. Chalicotheriidae ближе всего стоит к сем. Brontotheriidae. Наиболее примитивные и древние формы, относящиеся к подсем. Eomoropinae, известны с эоцена (возможно, с н. олигоцена?) С. Америки и Азии. Это сравнительно небольшие животные с четырехпалой кистью и с мало еще специализованными метаподиями и фалангами. Среди них род *Grangeria*, по-видимому, относится к особой боковой ветви. Дальнейшая история халикотериид связана с развитием подсем. Chalicotheriinae, которое охватывает более специализованные и крупные формы. Среди них намечается и более дробное систематическое подразделение, пока еще недостаточно выясненное. Халикотерии Восточного полушария более известны, чем С. Америки. В олигоцене Европы и Азии они представлены формами (*Schizotherium*) сравнительно небольших размеров, но уже со специализованными конечностями. Наибольшего расцвета халикотерии достигли в миоцене; в Европе они вымирают в плиоцене, в Азии — в плейстоцене. В Африке остатки халикотериид известны лишь в плейстоцене; для более ранних этапов их истории данных пока нет. История североамериканских халикотериид, олигоценовая стадия которой почти неизвестна, заканчивается в миоцене.

Бронтотерии (Brontotheriidae) включают очень разнообразных животных, размеры и строение которых изменяются в больших пределах.

[1] Отряд, в который прежде включали Pantodonta, Dinocerata и некоторых Condylarthra, сейчас упразднен.

Первые нижнеэоценовые бронтотерии (*Lambdotherium, Eotitanops, Limnohyops*) были небольшими, размером со среднюю собаку, легкими и подвижными животными; в ср. и в. эоцене (*Palaeosyops, Telmatherium, Dolichorhinus, Manteoceras* и др.) они достигали величины современного тапира и все еще имели легкопостроенный скелет; в н. и ср. олигоцене (*Brontotherium, Brontops, Menodus, Embolotherium* и др.) они представлены тяжелыми, малоподвижными формами, достигавшими размеров современных носорогов и слонов.

Эволюция бронтотериев протекала на территории С. Америки и В. Азии. Особенно обильны они были в С. Америке, довольно многочисленны в Азии; в Европе известны только три разрозненные находки. Место происхождения семейства неизвестно. Многие исследователи считали, что родиной бронтотериев была С. Америка, поскольку там найдены самые древние, нижнеэоценовые их представители. Однако возможно, что в этом сказывается лишь бóльшая степень изученности американских нижнеэоценовых млекопитающих по сравнению с азиатскими.

В С. Америке семейство достигло своего расцвета в в. эоцене, когда его представители составляли там преобладающую группу, превосходящую по разнообразию и изобилию других млекопитающих. Несомненно, что в это время был фаунистический обмен между С. Америкой и Европой, с одной стороны, и С. Америкой и Азией — с другой, так как многие верхнеэоценовые американские бронтотерии филогенетически связаны с европейскими и азиатскими. По-видимому, первые верхнеэоценовые азиатские бронтотерии были иммигрантами из С. Америки. Более поздние азиатские бронтотерии произошли от специфических азиатских форм и имели в Азии независимую от Америки историю развития. Многие из них приобрели фантастические пропорции и размеры и были крайне специализованными животными. Европейские бронтотерии (*Brachydiastematherium, Menodus, Brontotherium*), видимо, тоже были пришельцами из С. Америки, о чем свидетельствует их сходство с американскими формами.

В процессе эволюции бронтотериев происходило увеличение размеров тела, появлялись и постепенно увеличивались рогоподобные образования на лобных и носовых костях[1]. У нижнеэоценовых *Lambdotherium, Eotitanops, Palaeosyops* «рогов» не было. Первые зачатки «рогов» в виде небольших выпуклостей на лобных костях появились у верхнеэоценовых *Manteoceras*. У олигоценовых *Brontops* и *Brontotherium* «рога» имели вид больших тупоканчивающихся костных выростов на лобных и носовых костях, направленных вверх и в стороны. В процессе эволюции они перемещались вперед; у древних форм они находились позади глазниц, у более поздних — впереди них. Вполне вероятно, что эти образования были орудием борьбы.

В истории развития группы череп укорачивался, особенно его предглазничный отдел; при этом череп становился уплощенным, терял сагиттальный гребень и приобретал вогнутый в лобно-теменной области профиль. Скуловые дуги становились все более мощными.

Вместе с тем развитие мозга не соответствовало темпам увеличения черепа и скелета; мозг оставался чрезвычайно маленьким и примитивным. Эта диспропорция между размерами животного и величиной мозга, видимо, была одной из причин вымирания бронтотериев.

Изменения зубного аппарата были незначительны. Как правило, происходило уменьшение размеров резцов и нередко — сокращение их числа, иногда (у *Atelodon osborni* из н. олигоцена С. Америки) до полного исчезновения. Моляризация переднекоренных зубов, нарастающая в филогенезе, никогда не становилась полной, даже у самых поздних представителей семейства. Заднекоренные зубы в филогенезе изменялись мало. Их наружная стенка (паракон и метакон) становилась более высокой, тогда как внутренние бугры (протокон и гипокон) всегда оставались низкими и имели примитивную конусовидную форму. Промежуточные бугорки — прото- и метаконулы, имевшиеся на коренных зубах древних бронтотериев, позже редуцировались до полного исчезновения.

Конечности в процессе развития укорачивались и становились более массивными. Изменялись пропорции между их сегментами: проксимальный сегмент (плечо, бедро) удлинялся, дистальный (кисть, стопа) — укорачивался и расширялся. Конечности выпрямлялись в суставах. Длинные кости в процессе развития теряли полость и заполнялись губчатой костной тканью, что было связано с увеличением веса животного. Все представители семейства, от самых ранних до последних, имели в кисти четыре, а в стопе — три пальца.

Древнейшие нижнеэоценовые бронтотерии были обитателями лесов и питались побегами

[1] Кроме представителей подсем. Embolotheriinae, у которых в процессе развития рогообразные выросты уменьшались и исчезали.

и листвой кустарников, позднее (в в. эоцене) появились бронтотерии, приспособленные к жизни в лесостепных и в открытых заболоченных ландшафтах и к питанию мягкими болотными и прибрежнымн растениями.

Среди азиатских бронтотериев выделяются своей своеобразной специализацией представители подсем. Embolotheriinae с чрезвычайно длинными высоко поднятыми носовыми костями, образующими мощный лопатовидный выступ. (Рис. 372.) Возможно, что их носовые кости служили опорой для удлиненного носа с высоко поднятыми ноздрями, что было приспособлением к дыханию в то время когда морда опущена в воду при добывании из-под воды пищи, а ноздри подняты над водой. Вероятно, эмболотериины жили вблизи мелких водоемов, изобилующих их пищей — болотной и прибрежной растительностью, широко распространенных в в. эоцене и в н. олигоцене Азии. Их вымирание в среднем олигоцене, возможно, было связано с сокращением озерно-болотных бассейнов. Эмболотериины были последними представителями семейства на азиатском материке. В С. Америке бронтотерии дожили только до н. олигоцена. Их вымирание было обусловлено, с одной стороны, изменением ландшафта, с другой — чрезвычайно слабым развитием мозга и несовершенством зубной системы. В связи с огромными размерами тела бронтотерням необходимо было большое количество пищи, а примитивные брахиодонтные зубы с небольшой жевательной поверхностью не могли бы обеспечить животному необходимого питания. Вероятно, изменение ландшафта и сокращение количества мягкой растительности в значительной степени способствовало гибели бронтотериев.

Ceratomorpha в палеоцене разделились на две большие ветви (надсемейства): тапирообразных (Tapiroidea) и носорогообразных (Rhinocerotoidea), в свою очередь давшие ряд вторичных ветвей (семейств). Tapiroidea — биологически довольно однообразная группа в осиовном лесных животных, обитателей влажных, заболоченных мест; Rhinocerotoidea — группа более разнообразная, представители которой приспособлены к жизни в различных условиях — в лесостепных и открытых ландшафтах, вблизи водоемов и пр. Способы питания и передвижения в обеих группах несколько различны, соответственно неодинаково и направление изменений в их скелете. Изменения в черепе тапирообразных связаны в основном с укорочением носовых костей при относительно небольшом удлинении черепа и незначительном отклонении назад его затылочного отдела. Нижняя челюсть тапирообразных изменяется мало. У носорогообразных, особенно у Rhinocerotidae, изменения в черепе более значительны. Череп удлиняется, носовые кости увеличиваются в длину, а у поздних — и расширяются на переднем конце; развиваются один или два рога, в связи с чем появляется костная носовая перегородка, воздушные полости и т. д. Степень отклонения назад затылочного отдела черепа и структура нижней челюсти, особенно ее симфизного отдела, разнообразны в различных группах носорогообразных, соответственно различиям в их образе жизни. Изменение зубной системы в обеих группах Ceratomorpha в основном было направлено на увеличение размеров коренных зубов и на усложнение их, в общем лофодонтной, структуры (моляризация переднекоренных, развитие дополнительных складок на поперечных гребнях и т. д.). Зубная система тапирообразных меняется сравнительно мало, даже у современных тапиров сохраняется почти полная зубная формула и довольно простое строение коренных. Это связано с тем, что тапирообразные питались мягкой, сочной растительностью (листья, трава и т. д.). Они захватывали и срезали ее резцами, а затем раздавливали и размельчали коренными. Зубная система носорогообразных претерпела более значительные изменения: в процессе эволюцин у них сокращается число резцов, почти у всех исчезают клыки и передние P, одна пара нижних резцов нередко сильно увеличивается в размерах, а коренные очень рано теряют самостоятельный парастиль, превращающийся в складку эктолофа, и изменяются от довольно простых и низких до высоких и сложных — с дополнительными складками поперечных гребней и иногда с мелкоскладчатой эмалью. Это связано с переходом некоторых носорогообразных к питанию пищей твердой и жесткой, которую надо было не только раздавлнвать и разрезать, но до некоторой степени и перетирать коренными зубами.

Конечности цератоморф в общем умеренно длинные (кроме гигантских носорогов), с четырьмя или тремя пальцамн в кисти и с тремя — в стопе. Более ранние формы имели легкопостроенный скелет и могли быстро передвигаться, более поздние становятся массивными и менее подвижнымн. В обеих подгруппах цератоморф имеется тенденция к сокращению числа пальцев в передней конечности, но далее трехпалой стадии это изменение кисти не идет. У тапирообразных конечности меняются в меньшей степени, чем у носорогообразных. В общем конечности тапиров более стройны, чем у носорогов, и четырехпалость их кисти сохраняется еще н у современных

форм. Среди Rhinocerotoidea легкие, стройные конечности были у быстробегающих ранних форм; у поздних, в связи с увеличением общей массивности животных, они становятся более массивными и относительно короткими (кроме гигантских носорогов). У некоторых носорогов, в связи с жизнью около водоемов, укорочение и расширение конечностей, особенно кисти и стопы, достигает большой степени (аминодонты, хилотерии и др.). Сокращение числа пальцев в кисти идет за счет уменьшения пятого пальца, от которого сохраняется у поздних ископаемых и у современных носорогов лишь редуцированная пятая пястная кость.

Из Tapiroidea уже в нижнем эоцене обособились три примитивных семейства, населяющих С. Америку и Восточное полушарие. Из них сем. Isectolophidae и Lophiodontidae вымирают к концу эоцена, а сем. Helaletidae сохраняется до первой половины олигоцена. Наиболее примитивны изектолофиды, у которых поперечные гребни на коренных зубах еще не вполне оформлены, в чем можно видеть отголоски бугорчатого строения и общности происхождения с Hippomorpha (см. зубы гиракотерия из Equidae); переднекоренные у них еще не моляризованы. У остальных эоценовых тапирообразных поперечные гребни коренных зубов вполне развиты и происходит постепенная моляризация переднекоренных, а у некоторых (Lophiodontidae) начинает развиваться небольшой хобот, что видно по укорочению носовых костей. Позже обособляется сем. Tapiridae, представители которого известны в Восточном и Западном полушариях с н. олигоцена. Эта группа, очевидно, ответвилась в эоцене от более примитивных тапирообразных; полагают, что к предкам тапирид близко стоит сем. Isectolophidae. Несмотря на длительное существование сем. Tapiridae, оно очень мало эволюционировало. Даже современные тапиры, которых нередко называют «современными ископаемыми», сохранили миоценовую стадию четырехпалой кисти, несросшиеся кости предплечья и голени и т. д. В Восточном полушарии тапиры исчезают из Европы в в. плиоцене, но еще продолжают существовать в плейстоцене Азии, в юго-восточной части которой они живут еще и сейчас (*Tapirus indicus* Desm.). В Западном полушарии тапиры в настоящее время сохранились в тропической зоне Ц. и Ю. Америки (четыре вида *Tapirus*).

Rhinocerotoidea прошли более сложный путь развития (рис. 352).

Ранние этапы их истории известны с эоцена. По-видимому, уже в нижнем эоцене носорогообразные образовали несколько ветвей. Из них сем. Hyrachyidae известно преимущественно из эоцена С. Америки; оно включает наиболее примитивных носорогообразных небольших размеров, приспособленных к быстрому движению на четырехпалых передних и

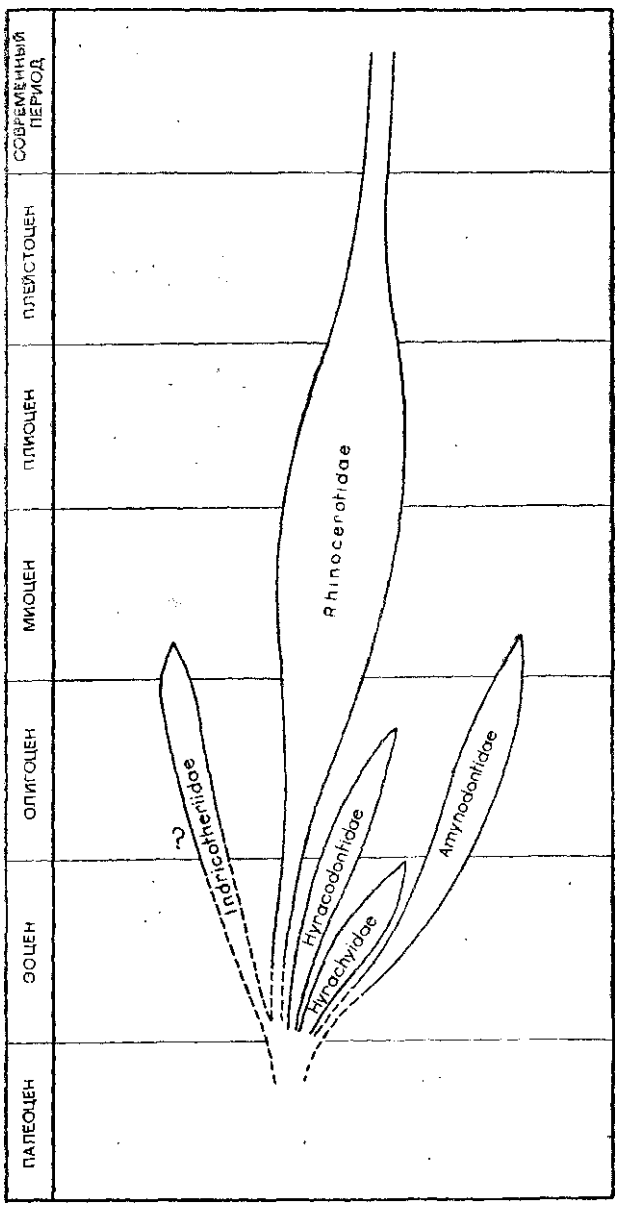


Рис. 352. Филогения надсем. Rhinocerotoidea

трехпалых задних конечностях. Их зубы в полном числе довольно примитивного строения: резцы неспециализованы, клыки простые, небольшие, отделены очень короткой диастемой от резцов; передние коренные не моляризованы; парастиль коренных сохраняет характер бугорка — конуса; на M^3 сохраняется

заметалофная часть эктолофа. По-видимому, ранние гирахииды были близки к примитивным лошадиным (*Hyracotherium*) и тапирообразным (Isectolophidae).

Примитивно и сем. Hyracodontidae, представители которого более всех носорогообразных приспособлены к быстрому бегу; их кисть и стопа трехпалые, удлиненные. Зубной аппарат еще с полным числом передних зубов. Имеются небольшие резцеобразные клыки, но коренные уже с признаками зубов настоящих носорогов, верхние P моляризованы, парастиль коренных зубов теряет характер самостоятельного бугра, на M^3 сокращается заметалофная часть эктолофа. Это семейство известно со ср. эоцена по ср. олигоцен в С. Америке и Азии.

Со ср. же эоцена известна одна сильноспециализованная ветвь — сем. Amynodontidae. Аминодонтиды выделяются изо всех носорогообразных огромными клыками и сильно выраженными приспособлениями к жизни в болотистых местностях, почему их нередко называют болотными носорогами. Они дожили в С. Америке и Европе до среднего олигоцена, в Азии — до нижнего миоцена. Другую специализованную группу носорогообразных представляет собой сем. Indricotheriidae (гигантские носороги), известное только из Азии с н. или с низов ср. олигоцена по самый нижний миоцен. Огромный рост, необычайное удлинение конечностей, наибольшая среди носорогообразных степень развития трехпалости в кисти и ряд других черт резко выделяют индрикотериид из числа других семейств. Происхождение группы не выяснено; направлением эволюции ее было приспособление к питанию листьями и ветвями очень больших деревьев.

Самую богатую формами ветвь носорогообразных представляют так называемые настоящие носороги (сем. Rhinocerotidae). Их развитие прошло самый сложный и длительный путь среди Ceratomorpha. Это се-

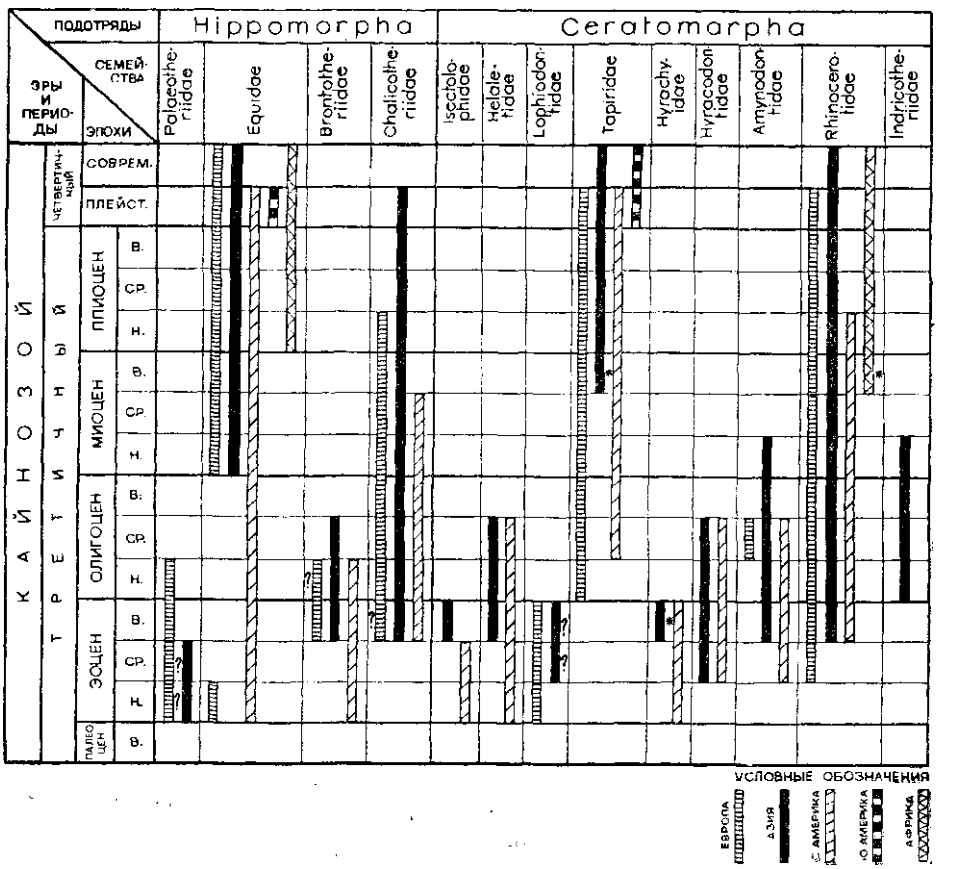


Рис. 353. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Perissodactyla
Знак вопроса слева от колонки означает сомнительность геологического возраста, справа — неуверенность в принадлежности к данному семейству. Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи

мейство возникло в эоцене и существует по настоящее время; оно разделилось на ряд значительно различающихся подсемейств, филогенетические отношения между которыми еще не выяснены. Носороги, представленные различными биологическими типами, были широко распространены в третичное время везде, кроме Австралии и Ю. Америки. Более ранние, эоценовые этапы их истории лучше известны на территории С. Америки; в Восточном полушарии они представляют большое разнообразие в олигоцене и особенно в миоцене; в плиоцене и плейстоцене число их форм и плотность населения сокращается.

История Rhinocerotidae представляется в виде большого, сложного, многоветвистого дерева, отдельные ветви которого развивались в разное время и существовали в различные по продолжительности отрезки кайнозоя. Бо́льшая часть их вымерла в неогене и лишь очень немногие дожили до настоящего времени: в тропических областях Азии (*Rhinoceros indicus, Rh. sondaicus, Dicerorhinus sumatrensis*) и Африки (*Diceros bicornis, Ceratotherium simum*).

Геологическое и географическое распространение семейств отр. Perissodactyla дано на рис. 353.

ПОДОТРЯД HIPPOMORPHA

Резцы не увеличены. Протокон и гипокон заднекоренных часто в виде более или менее изолированных бугорков (кроме большинства Equidae). На нижних задиекоренных, а у более поздних форм — и на переднекоренных, развита передняя ветвь гиполофида, почти всегда присоединяющаяся внутренним концом ко внутреннему концу задней ветви металофида, так что оба полулунных лофида соединены прилежащими концами в середине зуба; третья доля M_3 (гипоконулид) почти всегда хорошо развита. Четыре семейства: Palaeotheriidae, Equidae, Brontotheriidae и Chalicotheriidae. Первые два семейства нередко соединяют в надсем. Equoidea.

СЕМЕЙСТВО PALAEOTHERIIDAE GILL., 1872. ПАЛЕОТЕРИЕВЫЕ

$I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$. Резцы в полном числе. Клыки крупные, на вершине притупленные. Коренные зубы низкокоронковые; переднекоренные, кроме маленьких P_1^1, у более поздних вполне моляризованные. Верхние заднекоренные с гребнями: наружным, изогнутым в форме W, эктолофом и скошенными прото- и металофом, которые никогда не замыкаются в марки и не образуют складочек. Нижние заднекоренные простые — без метаконида и метастилида, с небольшим энтоконидом или без него. Конечности прогрессивно укорачиваются, особенно в части стопы и кисти, и делаются массивнее; все трехпалые; боковые пальцы немногим тоньше средних, третьи фаланги широкие, в форме копыт. Тело умеренно массивное. (Рис. 354, 355.) В СССР есть указание на находку в ср. миоцене С. Кавказа, станица Беломечетская (Н. Верещагин, 1952). Н. эоцен — в. олигоцен, З. Европа; эоцен, Азия. Семь родов.

СЕМЕЙСТВО EQUIDAE GRAY, 1821. ЛОШАДИНЫЕ

$I\frac{3}{3}\ C\frac{1-0}{1-0}\ P\frac{4-3}{4-3}\ M\frac{3}{3}$. Резцы в полном числе. Клыки почти всегда мелкие, иногда отсутствуют. Коренные зубы с прогрессивно повышающейся коронкой, у поздних форм очень высокой. Переднекоренные, кроме P_1^1, за исключением самых ранних форм, вполне моляризованы; P_1^1 простые, у самых поздних — отсутствуют. Верхние заднекоренные, кроме самых древних, с гребнями: продольным наружным — эктолофом, обе части которого изогнуты дуговидно, и поперечными прото- и металофом; последние у более поздних частично принимают продольное направление и на них развиваются складки эмали; на высших стадиях они замыкаются в марки. Нижние заднекоренные с прогрессивно увеличивающимися метаконидом и метастилидом в месте соединения обоих лофидов и с большим энтоконидом. Конечности прогрессивно удлиняются, особенно — кисть и стопа; у древних — передние четырехпалые, задние — трехпалые; позже — все трехпалые до однопалых; копытоходящие. Боковые пальцы прогрессивно сокращаются до исчезновения. Последние фаланги среднего пальца широкие, копытообразные. Тело, кроме самых древних, легкое, стройное. Н. эоцен — ныне. Три подсемейства: Hyracotheriinae, Anchitheriinae, Equinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANCHITHERIINAE OSBORN, 1910

Глазница позади открыта. Резцы долотообразные, без марок. Постоянные коренные низкокоронковые: их высота меньше длины; цемент на них отсутствует или в виде следов; мелкие складки эмали отсутствуют или зачаточные. Переднекоренные крупные; все, кроме P_1^1, вполне моляризованы; P^1 большой: его длина не менее $^1/_2$ длины P^2. На верхних

коренных протолоф и металоф не соединяются или лишь при сильном стирании соединяются с эктолофом; передняя марка почти никогда не замкнута, задняя — при стирании иногда замыкается позади при посредстве гипостиля. Протокон слабо отшнурован от протолофа, всегда имеются, лишь слабо укорочены и сужены по сравнению со средними и немного отодвинуты назад относительно них; нижние концы пястных и плюсневых не отогнуты коленообразно назад, боковые копытные фаланги не сжаты с боков, с плоской подошвен-

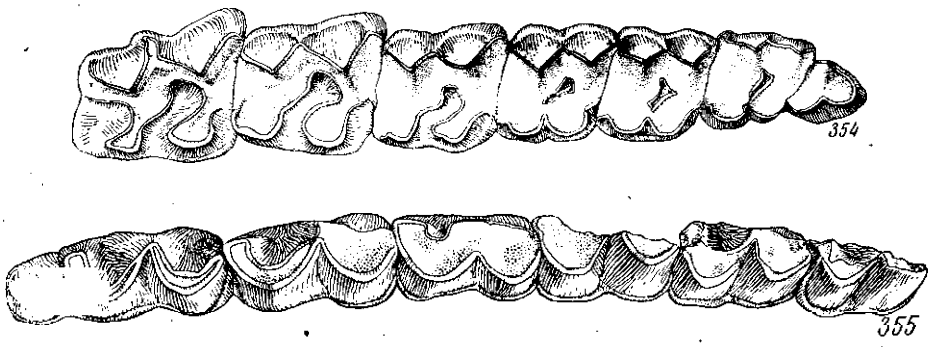


Рис. 354—355. *Palaeotherium magnum* Cuvier

Рис. 354—правые верхние коренные зубы, $\times^1/_3$. Рис. 355—правые нижние коренные зубы, $\times^2/_3$. В. эоцен Франции (Roman, 1922)

округлый; если овальный, то с большой осью, перпендикулярной или скошенной к оси зуба. На нижних коренных бугорки слиты в два полулуния, не вполне соединенных концами в середине зуба; если они соединены, то мной площадкой, служат для опоры. Н. олигоцен — в. миоцен.

Anchitherium Meyer, 1834. Тип рода — *A. aurelianense* (Cuvier, 1825); н. миоцен, Франция. Лицевой отдел черепа относительно

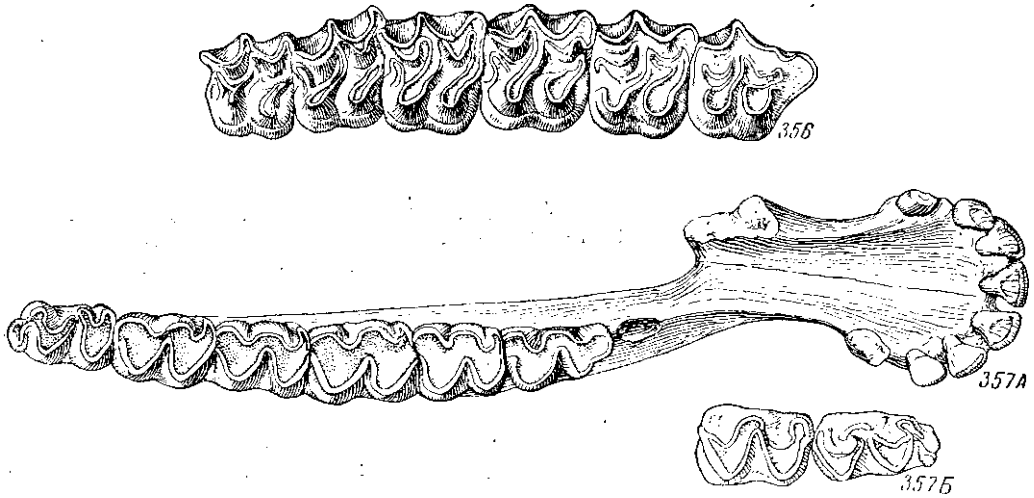


Рис. 356—357. *Anchitherium aurelianense* Cuvier

Рис. 356—правые верхние коренные зубы, $\times^2/_3$. Рис. 357—нижние правые (*А*) и левые (*Б*), M_3, M_2, $\times^2/_3$. Ср. миоцен Франции, Сансан (Filhol, 1891)

таконид и метастилид образуют короткий столбик, как правило, не разделенный внутри бороздой. Локтевая кость сужена, цельная, сращена с лучевой только на нижнем конце; малая берцовая узкая, цельная, сращена на нижнем конце с большой берцовой. Боковые пястные и плюсневые кости цельные, пальцы длинный: передний край глазницы находится позади середины черепа. Цемент на коренных зубах отсутствует. На верхних коренных зубах протолоф при стирании не сливается с эктолофом, металоф сливается, коленообразного изгиба при слиянии не образует; обе марки при стирании не замыкаются; гипостиль круп-

ный; на наружной стенке эктолофа между стилями рёбра; протокон овальный, вытянут поперечно к оси зуба; задняя шпора, как правило, отсутствует; третья доля M_3 небольшая. (Рис. 356, 357.) Один вид (остальные описанные виды пока нельзя считать обоснованными). Н. миоцен Казахстана (р. Улу-Джиланчик) и ср. миоцен С. Кавказа (станица

Кроме того: *Mesohippus* Marsh, 1875 (н.—ср. олигоцен, С. Америка); *Miohippus* Marsh, 1874 (ср. олигоцен—н. миоцен, С. Америка); *Parahippus* Leidy, 1858, и *Archaeohippus* Gibley, 1906 (н.—в. миоцен, С. Америка); *Hypohippus* Leidy, 1858 (н. миоцен—плиоцен, С. Америка, и в. миоцен, Китай). Указываются (см. работы В. Ба-

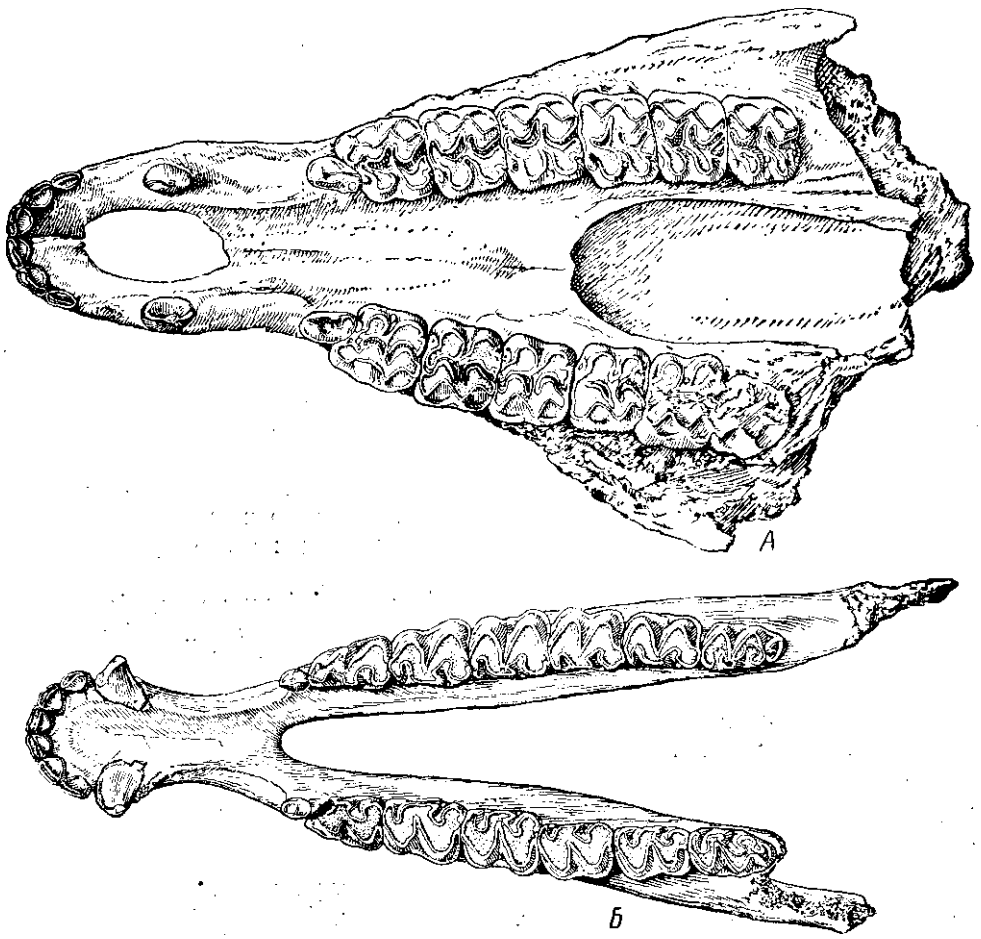


Рис. 358. *Paranchitherium karpinskii* Borissiak

Челюсти с зубами, × ок. 1/3. *А*—верхняя, *Б*—нижняя. Ср. миоцен С. Кавказа—станица Беломечетская (с оригиналов Борисяк, 1937)

Беломечетская); н. миоцен (бурдигальский ярус)—в. миоцен (возможно, до мэотиса) З. Европы, В. Азии и С. Америки.

Paranchitherium Borissiak, 1937. Тип рода—*P. karpinckii* Boriss., 1937; ср. миоцен С. Кавказа (Беломечетская). Сходен с *Anchitherium*; отличается присутствием на верхних коренных хорошо развитой задней шпоры и тонкого слоя покровного цемента, а также более вытянутой вдоль оси зуба колонкой метаконида-метастилида нижних коренных. (Рис. 358.) Один вид, известен из одного местонахождения.

жанова) находки из ср. олигоцена Ц. Казахстана, родовая принадлежность которых не выяснена.

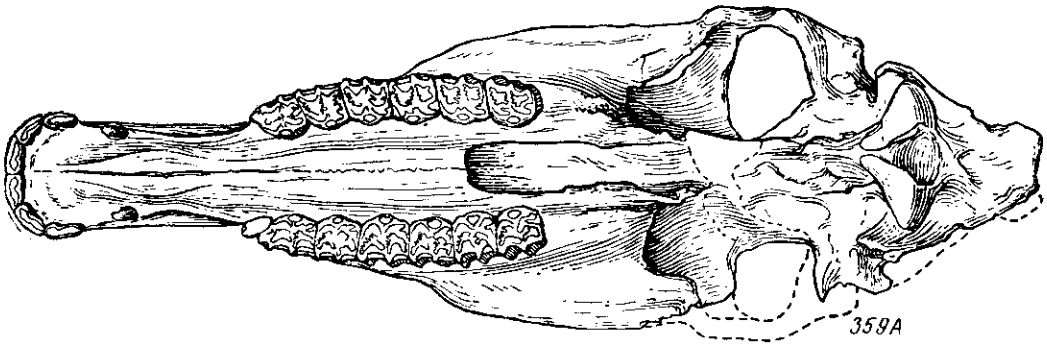
ПОДСЕМЕЙСТВО EQUINAE STEINMANN ET DÖDERLEIN, 1890

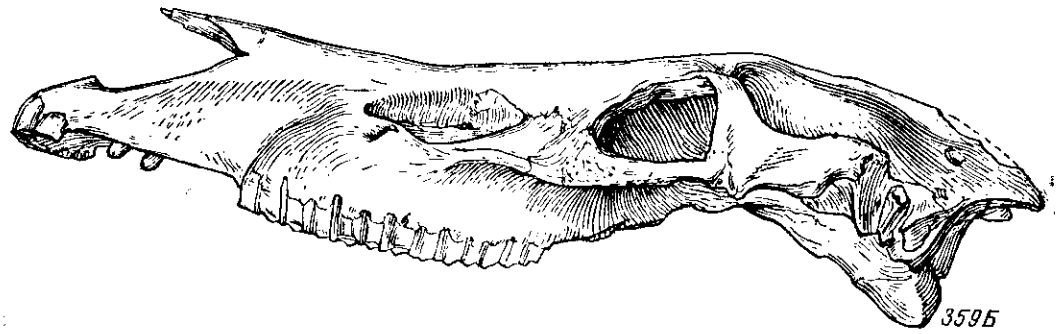
Глазница позади ограничена костным кольцом. На резцах, хотя бы только на верхних, имеются более или менее развитые марки, у более поздних—на всех резцах, замкнутые. Постоянные коренные зубы средне-и высококоронковые, прогрессивно повышаю-

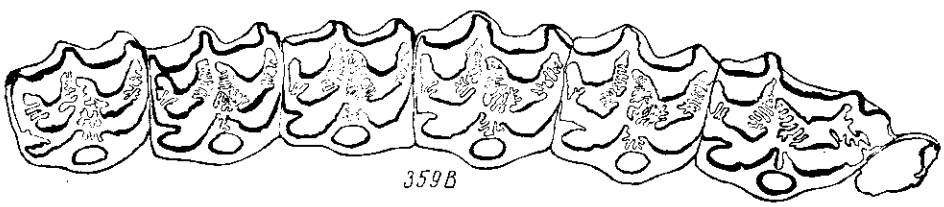
щиеся: их высота не менее или значительно более длины; они покрыты цементом, отлагающимся также в марках и долинках; мелкие складки эмали имеются, иногда в очень большом числе. Переднекоренные крупные, все, кроме P_1^1, вполне моляризованы; P^1 маленький: его длина меньше $^1/_2$ длины P^2. На верхних коренных уже на ранних стадиях стирания протолоф и металоф соединяются с эктолофом; обе марки, как правило, замыкаются (иногда открыты на P^2). Протокон отшнурован или совсем отделен от протолофа, овальный, с большой осью, параллельной оси зуба. На нижних коренных бугорки сливаются в два полулуния, соединенных концами в середине зуба, метаконид и метастилид вполне слиты, их общий столбик более или менее вытянут вдоль оси зуба, внутри разделен бороздой, на жевательной поверхности — выемкой, у более поздних — в форме двойной петли. Локтевая кость сильно сужена, иногда в середине прервана, вполне сращена с лучевой; малая берцовая очень узкая, иногда в виде верхнего и нижнего рудиментов; на нижнем конце сращена с большой берцовой. Боковые пястные и плюсиевые кости и пальцы укорочены, сильно сужены и сдвинуты назад относительно средних; нижние концы пястных и плюсневых коленообразно отогнуты назад, боковые копытные фаланги сжаты с боков, без опорной подошвенной площадки; у поздних боковые пястные и плюсневые сильно укорочены, заострены внизу (превращены в «грифельные» косточки), боковые пальцы отсутствуют или в виде зериовидных рудиментов, не функционируют. Ср. миоцен — ныне.

Hipparion De Christol, 1832. Гиппарионы. Тип рода — *Equus primigenius* Meyer, 1829; в. миоцен, Германия (Эппельсгейм). Череп почти всегда с большими предглазничными ямками; лицевой отдел высокий: отношение высоты перед P^2 к основной длине 20—25%, высоты позади M^3 28—30%; в основании мозгового отдела высокий продольный гребень; над затылочными мыщелками глубокие впадины; ямка для выйной связки на затылке глубокая; имеется невысокий стреловидный гребень; костный слуховой канал длинный, по направлению наружу загибается вверх. Венечный отросток нижней челюсти высокий, восходящая ветвь отвесна, перед подбородочными отверстиями вздутие. На резцах чашечка на I_3 не замкнута или замыкается только в передней части коронки; на остальных резцах замыкается рано во всю ширину коронки. Клыки имеются у обоих полов. Коренные зубы почти всегда с коронкой средней высоты, верхние — с изолированным протоконом и почти всегда — с большим числом мелких эмалевых складочек; нижние — с хорошо развитой двойной петлей, парастилидом, передней долинкой с двумя наружными «рогами» равной величины, глубокой наружной долинкой на молярах и почти всегда трехраздельной третьей долей M_3; на молочных хорошо развит также эктостилид. Конечности значительно согнуты в суставах; локтевая кость цельная. Все конечности с тремя функционирующими пальцами, боковые несколько короче и значительно тоньше средних и отставлены назад, раздвигаются в стороны (служат препятствием погружению в мягкий грунт); средние пястные и плюсневые по всей длине со следами прилегания боковых; имеется рудимент пятой пястной. Середина средних копытных фаланг разрезана по переднему краю глубокой щелью. (Рис. 359—361.) В. миоцен (ср. сармат) — в. плиоцен Европы, Азии, Африки, С. Америки; в Африке — до ср. плейстоцена (по новейшим данным, возможно, с самого верхнего тортона). В СССР — везде в ср. и ю. широтах. Описано несколько подродов и большое число видов; не все достаточно обоснованы.

Equus Linnaeus, 1758. Лошади. Тип рода *E. caballus* L., 1758; современная домашняя лошадь. Череп с рудиментарными предглазничными впадинами или без них; лицевой отдел, как правило, ниже, чем у *Hipparion*; продольный гребень в основании мозгового отдела отсутствует или низкий; впадины над затылочными мыщелками выражены слабо; ямка для выйной связки на затылке мелкая; стреловидный гребень отсутствует; костный слуховой канал разной длины и направления. Венечный отросток нижней челюсти ниже, чем у *Hipparion*, восходящая ветвь отклонена назад, вздутие перед подбородочными отверстиями не выражено. Степень развития чашечки на нижних резцах различна; клыки у самок, как правило, отсутствуют. Коренные зубы с высокой коронкой, верхние всегда с протоконом, соединенным с протолофом, и с небольшим числом мелких эмалевых складочек или без них; нижние — с хорошо развитой двойной петлей, почти всегда без парастилида, с передней долинкой, задний наружный рог которой значительно длиннее переднего, и с двураздельной задней долей M_3; глубина наружной долинки на молярах различна, эктостилид на молочных почти всегда отсутствует. Конечности более выпрямлены, чем у *Hipparion*, локтевая







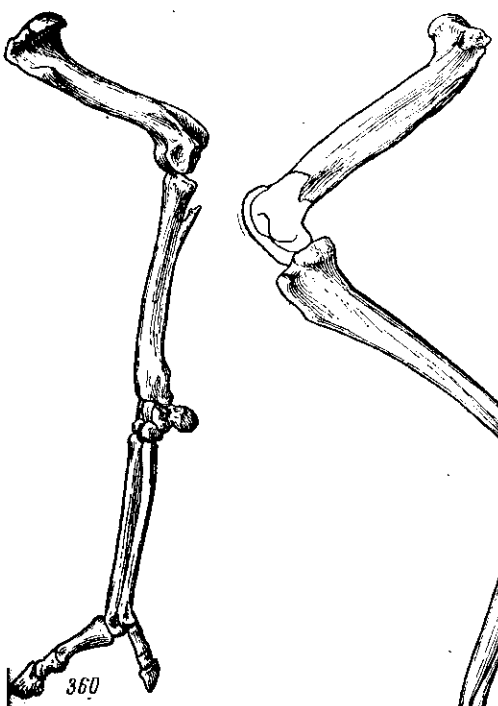
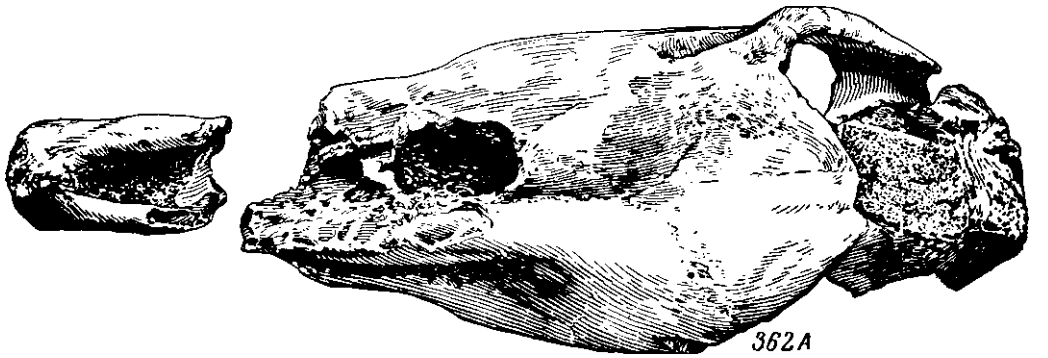


Рис. 359—361.

Рис. 359— *Hipparion giganteum* Gromova. Череп, × ок. 1/4, *А*—снизу, *Б*—сбоку, *В*—правые верхние коренные зубы, × ок. 4/5. *Г*—правые нижние, × ок. 3/5. Мэотис Молдавской ССР—Гребеники. Рис. 360, 361—*H. elegans* Gromova, левые передняя и задняя конечности (сборные), × ок. 1/7. В. миоцен или н. плиоцен Казахстана, г. Павлодар (с оригиналов. Громова, 1952)

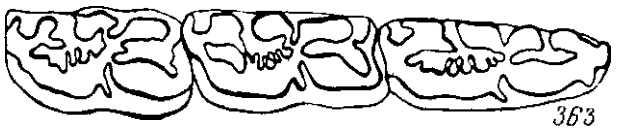
кость нередко прервана в середине; все конечности однопалые, боковые пальцы отсутствуют, рудименты боковых пястных и плюсневых костей сильно укорочены и заострены внизу («грифельные косточки»), средние пястные и плюсневые со следами прилегания боковых, не превышающими $^2/_3$ их длины; рудимента пятой пястной кости нет, копытные фаланги без щелевидного разреза по переднему краю. (Рис. 362—365.) В. плиоцен — ныне, повсюду. Шесть подродов: *Plesippus, Allohippus, Hippotigris, Hemionus, Asinus* и *Equus*, с многочисленными видами.

Кроме того: *Merychippus* Leidy, 1857 (ср. — в. миоцен С. Америки), *Calippus* Matthew et Stirton, 1930 (н. плиоцен С. Америки), *Pliohippus* Marsh, 1874 (н. — ср. плиоцен С. Америки), *Hippidion* Owen, 1869, *Onohippidium* Moreno, 1891 и *Parahipparion* Ameghino, 1904 (плейстоцен Ю. Аме-


362 А

362 Б

362 В


363

364

365

Рис. 362—365. *Equus stenonis major* Boule

Рис. 362—череп, × ок. $^1/_6$. *А*—сверху, *Б*—сбоку, *В*—левый ряд верхних коренных зубов. Рис. 363—левые P_3—P_4. Рис. 364—правые P_3, P_4. Рис. 365—левые M_1 и M_2. × ок. $^1/_{10}$. В. плиоцен Приазовья (Громова, 1949)

рики) и Proboscidipparion Sefve, 1927 (в. плиоцен Китая). Североамериканские роды: *Nanippus* Matthew, 1926, и *Neohipparion* Gidley, 1903, недостаточно обоснованы; возможно, лишь подроды *Hipparion*.

СЕМЕЙСТВО BRONTOTHERIIDAE MARSH, 1873 (TITANOTHERIIDAE FLOWER, 1876).

БРОНТОТЕРИЕВЫЕ ИЛИ ТИТАНОТЕРИЕВЫЕ

В отличие от других Hippomorpha, лобные и носовые кости у многих более поздних форм с парными рогообразными выростами разной формы и величины, не покрытыми роговыми чехлами. $I\frac{3-0}{3-0}C\frac{1}{1}P\frac{4-3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Резцы у поздних уменьшены в числе или исчезают; клыки мелкие или средней величины. Коренные зубы низкокоронковые. Верхние заднекоренные бугорчато-лунчатые, с эктолофом W-образной формы, изолированными коническими прото- и гипоконом и иногда — с небольшим протокоиулем; соотношение в величине прото- и гипокона различно. Переднекоренные никогда вполне не моляризованы. Нижние заднекорениые из двух V-образных полулуний, соединенных концами в середине зуба, без ясных метаконида и метастилида. Конечности относительно короткие, прогрессивно укорачиваются и делаются массивнее; передние четырехпалые, задние трехпалые, копытоходящие; средний палец лишь немногим массивнее других. Последние фаланги мелкие, копытообразные. Тело, кроме самых древних, тяжелое, массивное. Н. эоцен — ср. олигоцен. Восемь подсемейств: Lambdotheriinae, Palaeosyopinae, Dolichorhininae, Telmatheriinae, Brontopinae, Embolotheriinae, Menodontinae, Brontotheriinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО TELMATHERIINAE OSBORN, 1914

Размеры средние (крупнее тапиров, некоторые с небольших носорогов). Череп средней ширины. Длина предглазничного отдела составляет $^2/_3$ и более длины заглазничного. Длина диастемы средняя. Верхняя линия профиля прямая или слегка вогнутая в лобной части. Носовые кости короткие, не подняты над уровнем лба. Рогообразные выросты отсутствуют или зачаточные. Скуловые дуги тонкие. Стреловидный гребень имеется, разной длины. Резцы и клыки в полном числе, средних размеров. Переднекоренные слабо моляризованы. Протоконуль почти всегда имеется на всех коренных. Заднекоренные зубы более удлиненные и более высокие, чем у Brontopinae и Embolotheriinae. Ср. эоцен — ср. олигоцен.

Metatelmatherium Granger et Gregory, 1938. Тип рода — *M. cristatum* Grang. et Greg., 1938; в. эоцен, Китай (Гоби, Кэмп Маргетс). Череп средней длины, узкий и высокий. Носо-лобные рогообразные выросты отсутствуют. Скуловые дуги изогнуты, сильно выступают в стороны. Стреловидный гребень высокий. Послеклыковая диастема короткая. P^1 и P^2 крупные, P^3 с низким гребневидным гипоконом, P^4 без него. Нижняя челюсть короткая, массивная. Нижние резцы маленькие. P_1 отделен от P_2 небольшой диастемой. Два вида. В. эоцен Китая.

Desmatotitan Granger et Gregory, 1943. Тип рода — *D. tukhumensis* Grang. et Greg., 1943; в. эоцен, Китай (Гоби, Улан-Шире). Известна только нижняя челюсть. Резцы и клыки крупнее, чем у *Metatelmatherium*. P_1 отделен от P_2 значительной диастемой. Два вида. В. эоцен С. Китая.

Hyotitan Granger et Gregory, 1943. Тип рода — *H. thomsoni* Grang. et Greg., 1943; ср. олигоцен, С. Китай (Гоби, Кэмп Маргетс). Известна только нижняя челюсть. От всех тельматериин отличается очень мощными нижними клыками, с изогнутыми наружу вершинами, очень мелкими резцами и длинной диастемой между P и C. Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Telmatherium* Marsh, 1872 и *Stenodectes* Gregory, 1912 (в. эоцен С. Америки); *Sivatitanops* Pilgrim, 1925 (в. эоцен Азии).

ПОДСЕМЕЙСТВО BRONTOPINAE OSBORN, 1914

Размеры от средних (с современных носорогов) до крупных (с небольшого слона). Ширина черепа различна. Длина предглазничного отдела больше $^1/_2$ и менее $^2/_3$ длины заглазничного; длина диастемы средняя. Верхняя линия профиля прямая или вогнутая в лобном отделе. Носовые кости короткие или средней длины, не подняты или слабо подняты над уровнем лба. Рогообразные выросты небольшие, реже крупные, расположены над глазницами или впереди них. Скуловые дуги различной толщины. Стреловидный гребень отсутствует. Число резцов иногда уменьшено. Размеры резцов и клыков различны. Переднекоренные моляризованы в разной степени. Прото-

конуль на всех коренных отсутствует или очень мал. (Рис. 366.) Ср. эоцен — ср. олигоцен.

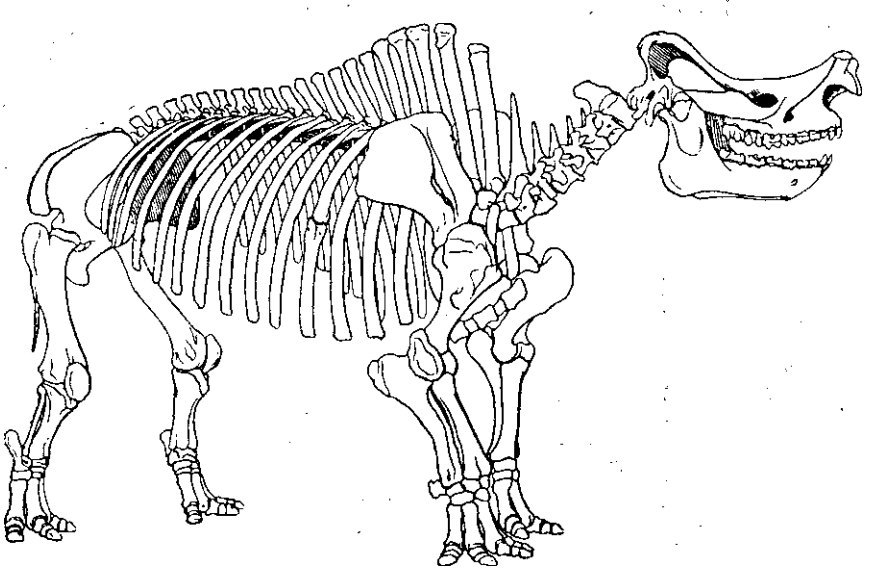
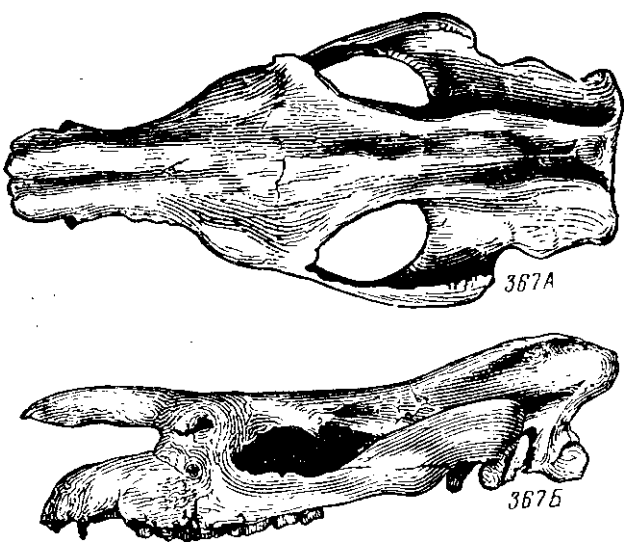


Рис. 366. *Brontops robustus* March
Скелет. × 1/30. Н. олигоцен С. Америки (Osborn, 1929)

Epimanteoceras Granger et Gregory, 1943. Тип рода — *E. formosus* Grang. et Greg., 1943; в. эоцен, С. Китай (Гоби, Улан-Шире). Размеры средние (с современных мелких носорогов). Череп широкий или средней ширины. Верхняя линия профиля черепа прямая. Носовые кости средней длины, не подняты над поверхностью лба. Носо-лобные рогообразные выросты зачаточные, находятся над глазницами. Теменные гребни сближены. Затылочный гребень сильно отступает назад, за мыщелки. Резцы и клыки сравнительно крупные. Послеклыковая диастема короткая. Заднекоренные зубы широкие; передние и задние стенки верхних скошены, вследствие этого контур их коронки имеет форму косого параллелограмма. (Рис. 367, 368.) Два вида. В. эоцен Казахстана, Карагандинская обл., Агадырь (*E. praecursor* Janovskaja, 1953); в. эоцен С. Китая.

Rhinotitan Granger et Gregory, 1943 (part. *Protitanotherium* Osborn, 1923; part. *Dolichorhinus* Osborn, 1925). Тип рода — *Dolichorhinus kaiseni* Osborn, 1925; в. эоцен, Китай (Гоби, Ула-Усу). Размеры крупные (с современных крупных носорогов). Череп узкий. Верхняя линия профиля черепа почти прямая, с небольшой вогнутостью в лобном отделе. Носовые кости средней длины, слегка подняты над поверхностью лба. Носо-лобные рогообразные выросты небольшие, расположены впереди и выше глазниц. Теменные гребни широко раздвинуты, затылочный гребень мало отклонен назад, лишь слегка выступает за мыщелки. Резцы мелкие, клыки сравнительно крупные. Послеклыковая диастема значительная. Задне-



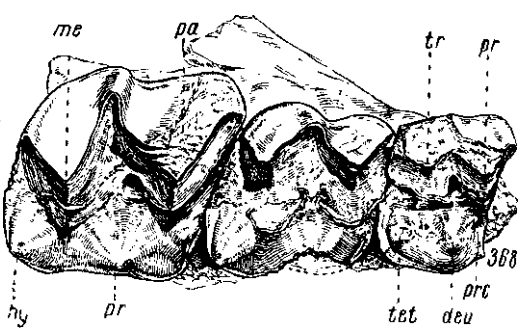


Рис. 367—368. *Epimanteoceras* Granger et Gregory
Рис. 367—*E. formosus* Granger et Gregory. Череп (тип вида), ×1/9. *А*—сверху, *Б*—сбоку. В. эоцен С. Китая—Улан-Шире (Granger and Gregory, 1943) Рис. 368—*E. praecursor* Janovskaja. Правые P^4—M^2, ×1/2. В. эоцен Казахстана, Агадырь (Яновская, 1953)

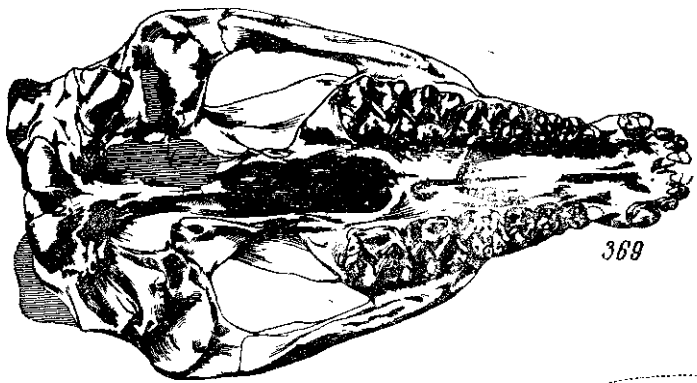
коренные зубы удлиненные; передние и задние стенки верхних заднекоренных не скошены и контур их коронки прямоугольный. (Рис. 369—370.) Четыре вида. В. эоцен Приморского края, Артем (*R. orientalis* Janovskaja, 1953). В. эоцен С. Китая.

Parabrontops Granger et Gregory, 1943 (part, *Brontops* Marsh, 1887). Тип рода — *Brontops gobiensis* Osborn, 1925; н. олигоцен, МНР (Эргиль-Обо). Размеры крупные (с небольшого слона). Череп очень широкий, слабо вогнут в лобной области. Носовые кости широкие, средней длины, не подняты над поверхностью лба. Носо-лобные рогообразные выросты большие, овальные в основании и округлые к вершине, расположены несколько впереди и выше глазниц. Теменные гребни широко раздвинуты. Затылочный гребень слабо отклонен назад и лишь слегка отступает за мыщелки. Верхние и нижние резцы и клыки очень мелкие. Послеклыковая диастема короткая. Заднекоренные зубы широкие, передние и задние стенки верхних не скошены, зубы в очертании прямоугольны. Два вида. Н. олигоцен Монголии и Китая.

Metatitan Granger et Gregory, 1943. Тип рода — *M. relictus* Grang. et Greg., 1943; н. — ср. олигоцен, С. Китай — Кэмп Маргетс (Camp Margetts). Размеры крупные. Череп широкий, вогнут в лобной области. Носовые кости короткие и очень широкие, не подняты или лишь слегка подняты над поверхностью лба. Рогообразные выросты небольшие. Теменные гребни широко раздвинуты. Затылок низкий и очень широкий. Резцы мелкие. Послеклыковая диастема отсутствует. Верхние переднекоренные с гипоконом. Заднекоренные удлиненные, передние и задние стенки их слегка скошены. Три вида. Н. — ср. олигоцен С. Китая.

Protitan Granger et Gregory, 1943 (part. *Protitanotherium* Hatcher, 1895). Тип рода — *Protitanotherium grangeri* Osborn, 1925; в. эоцен, С. Китай. Размеры средние (с современных мелких носорогов). Череп средней длины и ширины. Верхняя линия профиля, носовые кости и теменные гребни — как у *Epimanteoceras*. Затылочный гребень сильно отклонен назад, отступает за мыщелки. Резцы крупные. P^3 и P^4 с очень маленьким гипоконом или без него. Верхние заднекоренные широкие, со скошенными передними и задними стенками. M^3 удлиненный. Послеклыковая диастема длинная. Пять видов. В. эоцен С. Китая.

Microtitan Granger et Gregory, 1943 (part. *Metarhinus* Osborn, 1908). Тип рода — *Metarhinus mongoliensis* Osborn, 1925; в. эоцен, С. Китай (точное местонахождение неизвестно). Самый мелкий из всех азиатских бронтотериев. Череп неизвестен. Верхние заднекоренные удлиненные. P^3 и P^4 без гипокона. Долинки талонида и тригонида всех нижних коренных широкие и мелкие. Один вид из одного местонахождения.



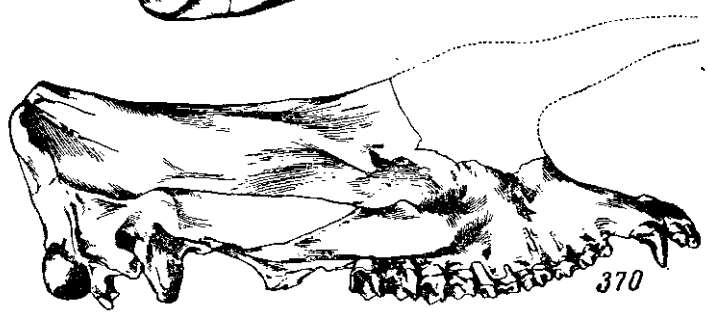


Рис. 369—370. *Rhinotitan andrewsi* (Osborn)
Рис. 369 — череп снизу. В. эоцен Монголии, Ула-Усу. Рис. 370 — череп сбоку, × около 1/6. (Osborn, 1929)

Dolichorhinoides Granger et Gregory, 1943. Тип рода — *D. angustidens* Grang. et Greg., 1943; в. эоцен, С. Китай, окрестности Тукхум-ин-Суму (Tukhum-in-Sumu). Размеры средние. Череп узкий, не вогнут в лобной области. Носовые кости очень длинные, не подняты над поверхностью лба. Рогообразные выросты отсутствуют. P^2 и P^3 с большим гипоконом; P^4 без гипокона. Верхние заднекоренные очень узкие и длинные, с прямоугольными очертаниями. Один вид из одного местонахождения.

Gnathotitan Granger et Gregory, 1943 (part. *Telmatherium* Marsh, 1872). Тип рода — *Telmatherium berkeyi* Osborn, 1925; в. эоцен, С. Китай. Известна только нижняя челюсть. Размеры гигантские (со слона). Нижняя челюсть очень высокая, ее

нижний край под P_3 резко изгибается и поднимается кверху и вперед; симфиз длинный, симфизный отдел круто поднимается кпереди. Резцы крупные. Верхние переднекоренные без гипокона. Один вид из одного местонахождения.

Pachytitan Granger et Gregory, 1943. Тип рода — *P. ajax* Grang. et Greg., 1943; в. эоцен, С. Китай, в четырех милях к северу от Барон-Сог. Размеры гигантские (со слона). Носовые кости массивные, слегка подняты вверх. Рога большие, тупые, овальные в сечении. Резцы и клыки средних размеров. Верхние переднекоренные с большим гипоконом. Верхние заднекоренные широкие, с прямоугольными очертаниями. Послеклыковая диастема значительная. Остальные признаки не выяснены. Один вид из одного местонахождения.

Кроме того: *Manteoceras* Hatcher, 1895 (ср. — в. эоцен С. Америки); *Brachydiastematherium* Böckh et Maty, 1867 (в. эоцен Европы); *Protitanotherium* Hatcher, 1895 (в. эоцен С. Америки); *Teleodus* Marsh, 1890 (в. эоцен—н. олигоцен С. Америки); *Protitanops* Stock, 1936 и *Brontops* Marsh, 1887 (н. олигоцен С. Америки).

ПОДСЕМЕЙСТВО EMBOLOTHERIINAE OSBORN, 1929

Размеры крупные (от носорога до слона). Череп широкий. Длина предглазничного отдела черепа меньше $^1/_2$ длины заглазничного; послеклыковая диастема короткая. Верхняя линия профиля черепа вогнута в лобно-теменном отделе. Носовые кости очень длинные, подняты над уровнем лба. Рогообразные выросты отсутствуют или очень малы; расположены позади глазниц. Скуловые дуги массивные, вздуты в средней части. Стреловидный гребень отсутствует. Резцы в полном числе, мелкие; клыки также небольшие. Переднекоренные вполне моляризованы. Протоконуль на всех коренных отсутствует. В. эоцен — н. олигоцен Азии.

Embolotherium Osborn, 1929. Тип рода — *E. andrewsi* Osborn, 1929; н. олигоцен, С. Китай (Гоби, тракт Улассутай, восточный останец близ Уртын-Обо). Размеры очень крупные (с небольшого слона). Череп сильно вогнут в лобно-теменной области; верхний край затылка сильно поднят, расположен значительно выше самой низкой части лба, мыщелки находятся на уровне глазниц и много выше верхнего зубного ряда. Рогообразные выросты отсутствуют. Передний край глазниц над P^4. Скуловые дуги не имеют выпуклости вверх на уровне суставной впадины, в заднем отделе опускаются полого, без резкого изгиба вниз. Задний край костного нёба на уровне заднего края M^3 или позади него. Затылок широкий, его ширина больше высоты. Затылочный гребень большой, отклонен назад и далеко выступает за мыщелки. Нижний край нижней челюсти круто поднимается под P_4 и впереди от него. Симфизная впадина не очень глубокая. Линии зубных рядов как верхних, так и нижних изогнуты выпуклостью

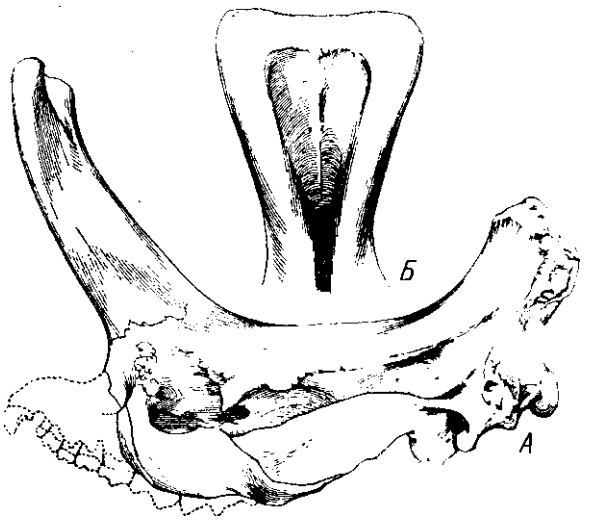


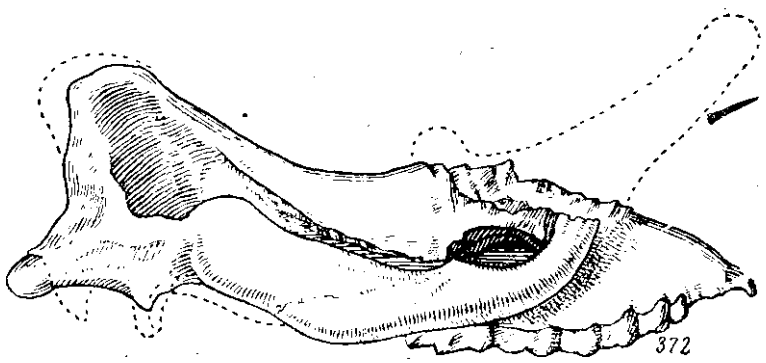
Рис. 371. *Embolotherium andrewsi* Osborn
Череп. $\times^1/_{12}$. *А* — сбоку, *Б* — рог спереди. Н. олигоцен С. Китая, Уртын-Обо (Osborn, 1929)

наружу. Резцы и клыки очень малы. Послеклыковая диастема очень короткая. (Рис. 371.) Четыре вида. Н. — ср. олигоцен С. Китая и МНР.

Protembolotherium Janovskaja, 1954. Тип рода — *P. efremovi* Janovskaja, 1954; в. эоцен, МНР (Гоби, Эргиль-Обо). Размеры крупные (с современных крупных носорогов). Череп мало вогнут в лобно-теменной области, верхний край затылка находится лишь немного выше самой низкой части лба, мыщелки расположены значительно ниже глазниц, на уровне верхнего зубного ряда. На лобных костях, несколько позади глазниц, находятся парные небольшие, тупые, округлые в сечении рогообразные выросты, направленные в стороны и вверх. Передний край глазниц над M^2. Скуловые дуги имеют резкую выпуклость вверх над суставной впадиной. Задний край костного нёба впереди заднего края M^3. Затылок широкий, его ширина почти рав-

на или несколько больше высоты. Затылочный гребень относительно слабый, не отклонен назад за мыщелки. Нижний край нижней челюсти и симфизная впадина — как у *Embolotherium*. Линии зубных рядов прямые. Резцы мелкие, клыки средней величины. Послеклыковая диастема короткая. (Рис. 372, 373.) Один вид из одного местонахождения.

Titanodectes Granger et Gregory, 1943. Тип рода — *T. ingens* Grang. et Greg., 1943; в. эоцен — ср. олигоцен, Китай (Гоби, Джама-Обо). Известна только нижняя челюсть. Размеры очень крупные (со слона). Нижний край нижней челюсти выпуклый, без резкого изгиба под P_4. Симфизная впадина глубокая. Резцы и клыки крупные. Линии зубных рядов изогнуты выпуклостью наружу. Два вида. В. эоцен С. Китая.



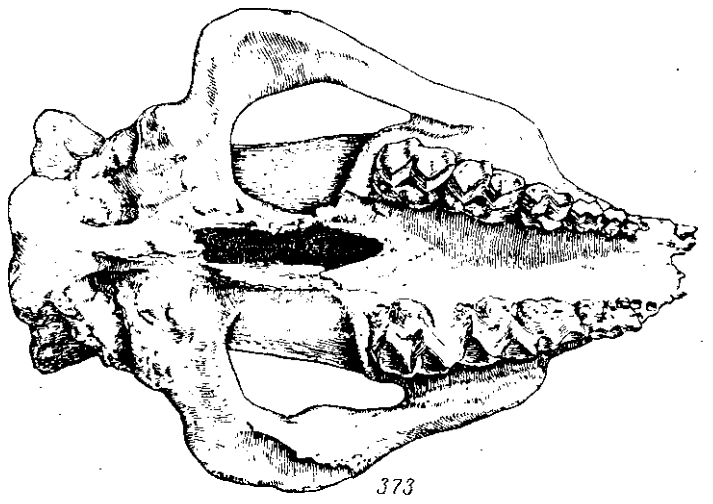


Рис. 372—373. *Protembolotherium efremovi* Janovskaja
Череп (тип вида), $\times^1/_8$. Рис. 372—сбоку. Рис. 373—снизу. В. эоцен Монголии, Эргиль-Обо (Яновская, 1954)

СЕМЕЙСТВО CHALICOTHERIIDAE GILL., 1872. ХАЛИКОТЕРИЕВЫЕ

$I\frac{2-0}{3-0}\,C\frac{1-0}{1-0}\,P\frac{4-3}{3}\,M\frac{3}{3}$. Резцы у поздних форм уменьшены в числе или исчезают, клыки почти всегда мелкие или отсутствуют. Коренные зубы низкие или среднекоронковые. Верхние переднекоренные не моляризованы, с одним внутренним бугром, соединенным с эктолофом двумя поперечными гребешками. Верхние заднекоренные бугорчато-лунчатые, с эктолофом W-образной формы и с бугорчатыми прото- и гипоконом; почти у всех протокон значительно крупнее гипокона. Нижние заднекоренные состоят из двух V-образных полулуний; метаконид и метастилид на месте их соединения небольшие. Конечности длинные; в отличие от других Hippomorpha передние иногда значительно длиннее задних; передние четырех- или трехпалые, задние — трехпалые; средние пястные и плюсневые кости несколько длиннее боковых, по массивности не различаются. В отличие от других непарнопалых астрагал иногда сочленяется дистально только с ладьевидной костью. Кроме ранних форм, кости кисти и стопы своеобразно изменены: пястные и плюсневые сочленяются с первыми фалангами сильно выпуклой, как у хищных, суставной поверхностью; на первых фалангах суставная фасетка для пястных и плюсневых костей сдвинута на переднюю сторону; нижние суставные поверхности первых и вторых фаланг роликообразные, сдвинутые на заднюю сторону; последние фаланги когтевидные, сжатые с боков, с глубокой продольной щелью на конце. В. эоцен — н. плейстоцен. Два подсемейства: Eomoropinae и Chalicotheriinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО EOMOROPINAE MATTHEW, 1929

Примитивные халикотериды небольшой величины. Резцы (число не установлено) и клыки имеются. Коренные зубы низкокоронковые. Четыре верхних и три нижних переднекоренных. Верхние заднекоренные почти квадратные, эктолоф слабо наклонен внутрь. Нижние переднекоренные не моляризованы; метастилид на них отсутствует или зачаточный. Метастилид нижних заднекоренных отделен бороздой от метаконида почти до половины их высоты. M_3 с большой третьей долей (гипоконулидом). Пястные и плюсневые кос-

ти и фаланги со слабовыраженными признаками семейства. Передние конечности четырехпалые. В. эоцен — н. олигоцен(?).

Grangeria Zdansky, 1930. Гранжерия. Тип рода — *G. canina* Zdansky, 1930; н. олигоцен (?), Китай (Шаньдун). Верхних резцов два(?), нижних — один(?); между резцами и клыками небольшая диастема. Клыки крупные, отделены диастемой от переднекоренных. (Рис. 374—377.) Два вида. В. эоцен — н. олигоцен(?) Китая.

Кроме того: *Eomoropus* Osborn, 1913 (в. эоцен С. Америки); *Schizotheroides* Hough, 1955 (в. эоцен С. Америки), систематическое положение не выяснено.

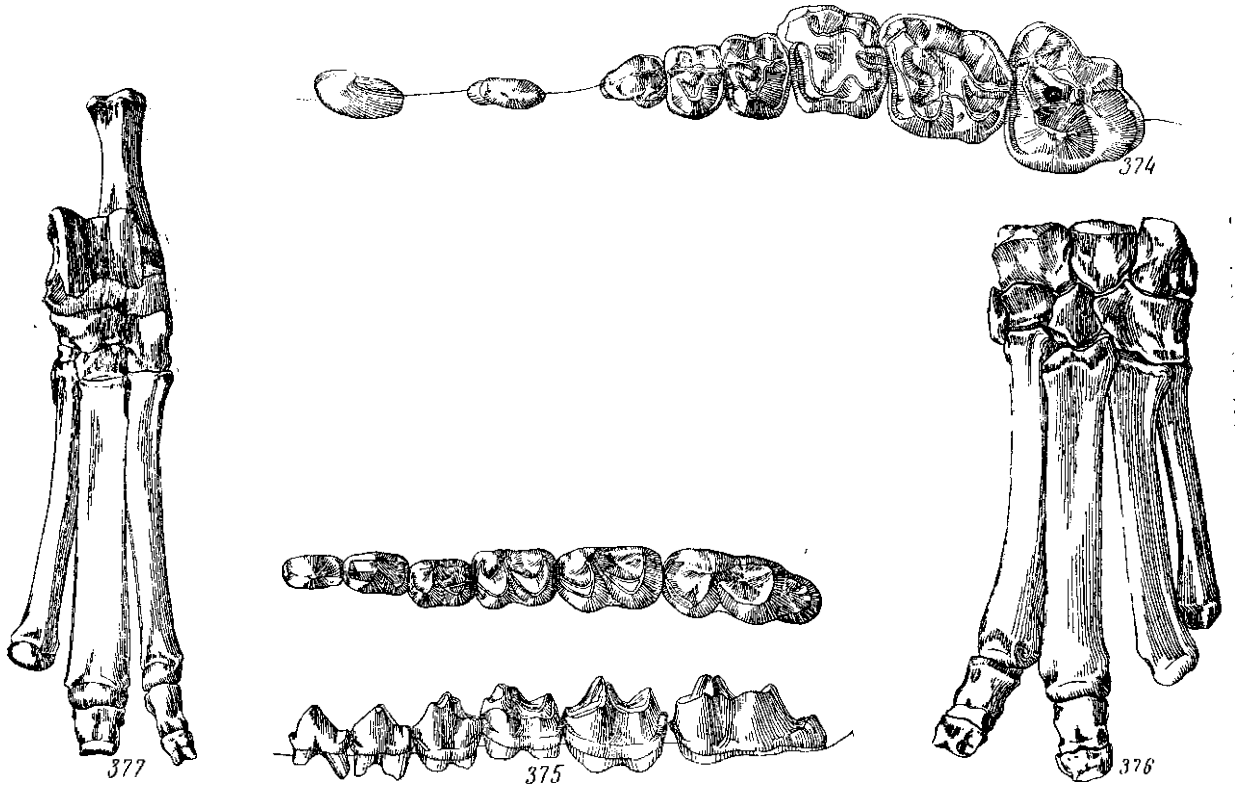


Рис. 374—377. *Grangeria gobiensis* Colbert. В. эоцен Внутренней Монголии

Рис. 374—левые С, P^1—M^3, ×2/3. Рис. 375—левые P_3—M_3, ×2/3. Рис. 376—левая кисть, × ок. 1/2. Рис. 377—левая стопа. × ок. 1/3 (Colbert, 1934)

ПОДСЕМЕЙСТВО CHALICOTHERIINAE MATTHEW, 1929

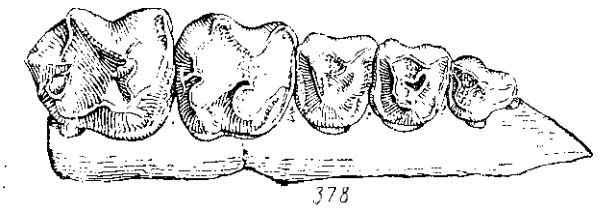
Специализованные халикотериды от средних до крупных размеров. Резцы часто, если не всегда, отсутствуют; клыков почти всегда нет. Коренные зубы с более высокой коронкой, чем у Eomoropinae. По три верхних и нижних переднекоренных. Верхние заднекоренные почти квадратные или удлиненно-прямоугольные; эктолоф наклонен внутрь слабо или сильно. Нижние переднекоренные моляризованы, метастилид имеется. На нижних заднекоренных метастилид отделен от метаконида только на вершине. M_3 с небольшой третьей долей (гипоконулидом). Пястные и плюсневые кости и фаланги с резко выраженными признаками семейства. Передние конечности четырех- или трехпалые. Н. олигоцен — н. плейстоцен.

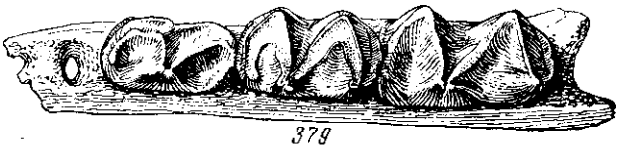
Schizotherium Gervais, 1876. Схизотерий. Тип рода — *Ancylotherium priscum* Gaudry, 1875; олигоцен Франции (Керси). Череп неизвестен. Размеры небольшие. Коренные зубы невысокие. На верхних переднекоренных металоф развит лучше протолофа. Верхние заднекоренные почти квадратные, ширина M^2 и M^3 более 90% их длины; протокон немного крупнее гипокона. Эктолоф сильно наклонен внутрь; переднее ребро на наружной стенке эктолофа сильное или слабое; пара- и мезостиль одинаково крупные, утолщенные, округленные. Метастилид и метаконид нижних заднекоренных почти равные; гипоконулид M_3 небольшой. Конечности почти

равной длины, передние несколько длиннее задних. Кисть четырехпалая. Трапецийная кость имеется. Пятая пястная кость, по-видимому, сочленяется с крючковатой. Пяточная кость с тонким сустентакулярным отростком, несколько отклоненным вперед. Блок астрагала узкий, длинный, с глубокой бороздой; на нижней стороне кости одна суставная поверхность — для ладьевидной кости. Первые фаланги не сращены со вторыми. Верхняя фасетка на первой фаланге наклонена под острым углом к продольной оси кости. Фасетки для сезамоидных костей на пястных и плюсневых расположены к продольной оси кости под острым углом. (Рис. 378—381.) Около пяти видов. Ср. — в. олигоцен Ц. Казахстана (оз. Челкар-Тениз, р. Сары-Су, Мынескесуек, С. Призайсанье) и Кавказа (Грузия); олигоцен Европы; олигоцен — н.(?) миоцен Азии.

Phyllotillon Pilgrim, 1910. Филлотиллон. Тип рода — *Macrotherium naricum* Pilgrim, 1908; н.(?) миоцен, Пакистан. Передний отдел черепа удлиненный. Резцы неизвестны. Коренные зубы средней высоты. На верхних переднекоренных протолоф развит лучше металофа. Верхние заднекоренные удлиненно-прямоугольные, ширина M^2 и M^3 50—80% их длины; протокон значительно крупнее гипокона; эктолоф слабо наклонен внутрь; переднее ребро на наружной стенке эктолофа отсутствует; парастиль крупнее мезостиля, сжатого спереди назад. Метастилид нижних заднекоренных меньше метаконида; гипоконулид M_3 почти не развит. Конечности и число пальцев, как у схизотерия. Трапецийная кость имеется. Пятая пястная кость не сочленяется с крючковатой. Пяточная кость с массивным сустентакулярным отростком, наклоненным несколько назад. Блок астрагала широкий, короткий, с мелкой бороздой; на нижней стороне кости две суставные поверхности — для ладьевидной и кубовидной костей. Первые фаланги не сращены со вторыми. Верхняя фасетка на первой фаланге расположена почти параллельно продольной оси кости. Фасетки для сезамоидных костей на пястных и плюсневых наклонены к продольной оси кости, как у схизотерия. (Рис. 382—385.) Два вида. В. олигоцен Казахстана; н.(?) миоцен Пакистана.

Metaschizotherium Koenigswald, 1932. Метасхизотерий. Тип рода — *Chalicotherium antiquum* Fraas, 1870; сармат Германии (Штейнгейм). Череп, нижняя челюсть и бо́льшая часть посткраниального скелета неизвестны. Близок к *Phyllotillon*, от которого отличается более развитым металофом верхних переднекоренных, относительно более широкими верхними заднекоренными (ширина M^2 и M^3 80—85% длины), одной суставной поверхностью на нижней стороне астрагала, срастанием первых двух фаланг второго пальца и положением верхней фасетки на первой фаланге под острым углом к продольной оси кости. (Рис. 386.) Три вида. В. сармат Кавказа (Эльдар); сармат З. Европы (Франция, Германия, Бавария); н. плейстоцен Ц. Африки.





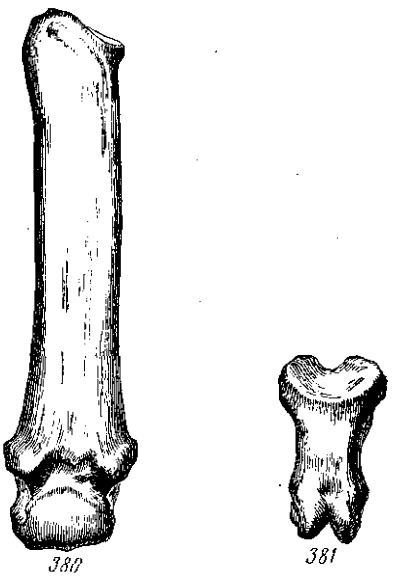


Рис. 378—381. *Schizotherium* Gervais

Рис. 378—*S. priscum* (Gaudry). Обломок правой челюсти с P^3—M^2, ×3/4. Н. олигоцен Франции (Gaudry, 1875). Рис. 379—*Sch. turgaicum* Borissiak. Обломок правой половины нижней челюсти с P_4—M_2, × ок. 1 (колл. ПИН, № 1112/353). Рис. 380—*Sch. turgaicum* Borissiak. Третья правая плюсневая кость, ×2/3 (колл. ПИН, № 1463/40). Рис. 381—*Sch. turgaicum* Borissiak. Первая фаланга, ×2/3. Ср. олигоцен Ц. Казахстана, оз. Челкар-Тениз (с оригиналов. Борисяк, 1919)

Кроме того: *Postschizotherium* Koenigswald, 1932 (плиоцен и н. плейстоцен Ки-

тая); *Neoschizotherium* Viret, 1947 (н. плиоцен Франции); *Moropus* Marsh, 1877 (н. и ср. миоцен С. Америки); *Ancylotherium* Gaudry, 1863 (н. плиоцен З. Европы и Ю.—З. Азии); *Chalicotherium* Kaup, 1833 (н. плиоцен З. Европы); *Macrotherium* Lartet, 1837 (в. миоцен З. Европы; н. миоцен — н. плиоцен Азии; ср. миоцен С. Америки); *Nestoritherium* Kaup, 1859 [плиоцен(?) и н. плейстоцен Азии]; *Oreinotherium* Russel, 1934 (н. олигоцен С. Америки). Систематическое положение *Pernatherium* Gervais, 1876 (эоцен З. Европы) не выяснено.[1]

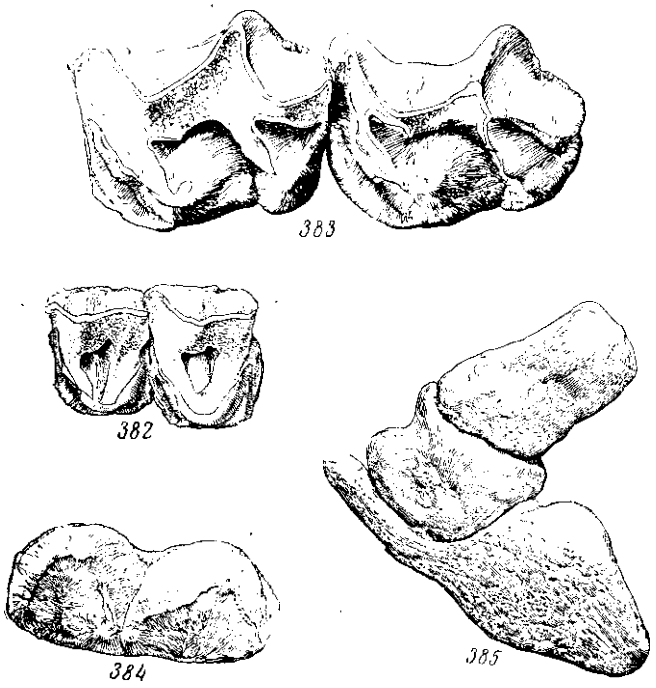


Рис. 382—385. *Phyllotillon betpakdalensis* (Flerow)
Рис. 382—левые P^3, P^4, $\times 3/4$. Рис. 383—левые M^2, M^3, $\times$ [illegible]. Рис. 384—правый M_3, $\times 3/4$. Рис. 385—первая, вторая и третья фаланги. $\times 1/2$. В. олигоцен Ц. Казахстан, Асказан-Сор (колл. ПИН, № 135; с оригиналов, А. Борисяк, 1946)

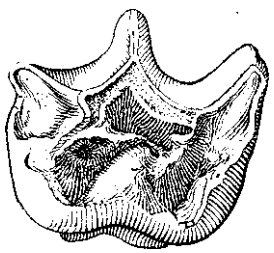


Рис. 386. *Metaschizotherium fraasi* Koenigswald
Левый M^1, $\times 1$. Миоцен Франции (Depéret 1892)

ПОДОТРЯД CERATOMORPHA

Одна пара нижних резцов часто сильно увеличена. Протокон и гипокон верхних заднекоренных входят в состав поперечных гребней — прото- и металофа. На нижних заднекоренных передняя ветвь гиполофида не развита; его наружная ветвь присоединяется передним концом к наружной части задней ветви металофида или оба лофида раздельны; они никогда не соединены своими концами; третья доля M_3 небольшая или отсутствует, очень редко большая. Два надсемейства: Tapiroidea и Rhinocerotoidea.

НАДСЕМЕЙСТВО TAPIROIDEA. ТАПИРООБРАЗНЫЕ

Носовые кости часто укорочены; носовое отверстие большей частью увеличено и боковые носовые вырезки далеко простираются назад[2]. Резцы почти всегда в полном числе, нижние почти одинаковы по величине. Клыки почти всегда есть. Коренные зубы низкокоронковые. На верхних заднекоренных эктолоф позади металофа большей частью короткий и не отогнут наружу; парастиль в виде столбика, более или менее изолированного от эктолофа и не выступающего гребневидно вперед. Прото- и металоф перпендикулярны или лишь слегка скошены к эктолофу, не несут дополнительных складок. На нижних заднекоренных металофид и гиполофид в виде поперечных гребней, не соединенных между собой наружным гребешком или этот гребешок очень низкий, так что поперечная долинка снаружи вполне или почти открыта; третья доля M_3 большей частью есть. На передней конечности почти всегда четыре пальца. Н. эоцен — ныне. Четыре семейства: Isectolophidae, Helaletidae, Lophiodontidae, Tapiridae.

СЕМЕЙСТВО ISECTOLOPHIDAE PETERSON, 1919

$I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$. Зубные ряды иногда непрерывные, без диастемы. Верхние переднекоренные не моляризованы; иногда начало молярн-

[1] В верхнеэоценовых морских отложения Закавказья (Грузия, Аджария, с. Вани) найдена неполная бедренная кость халикотерия (Gen. ?), систематическое положение которого не установлено (Л. К. Габуния, 1957).

[2] Связано с присутствием хобота (небольшого); не выражено у Lophiodontidae.

зации на P^3. Пара- и метакон конические. В отличие от представителей других семейств поперечные гребни нижних заднекоренных не всегда вполне выработаны, их мета- и гиполофид снаружи соединены невысоким гребешком, замыкающим поперечную долинку. Третья доля M_3 большая. Полный череп неизвестен. Н. — в. эоцен С. Америки, Азии. Четыре рода.

СЕМЕЙСТВО HELALETIDAE OSBORN, 1892. ГЕЛАЛЕТОВЫЕ

Носовые кости более или менее укорочены; носовое отверстие большое; его боковые вырезки далеко заходят назад, иногда близко подходят к глазницам. Мозговой отдел черепа не приподнят над лицевым. Стреловидный гребень имеется, острый. Диастема позади клыков разной длины. $I\frac{3}{3-2}C\frac{1}{1-0}P\frac{4-3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Резцы сходны между собой по величине; клыки несколько больше резцов. Переднекоренные моляризованы в разной степени. P^1 разной величины, иногда отсутствует. Пара- и метакон верхних заднекоренных удлиненные, метакон большей частью отодвинут внутрь по сравнению с параконом и вогнут с наружной поверхности, иногда отсутствует. Поперечные гребни нижних заднекоренных перпендикулярны к оси зуба, совсем или почти раздельны, долинка между ними вполне или почти открыта наружу. Третья доля M_3 мала или отсутствует. Конечности длинные, тонкие. Астрагал с глубоким, сильно скошенным блоком. Н. эоцен — ср. олигоцен. Два подсемейства: Helaletinae и Colodontinae. Неопределенное положение внутри семейства занимают *Cristidentinus* Zdansky, 1930 (в. эоцен Азии) и *Chasmotherium* Wood, 1934 (ср. эоцен С. Америки).

ПОДСЕМЕЙСТВО HELALETINAE WORTMAN ET EARLY, 1893

Нижних резцов три; верхние переднекоренные простые, немоляризованные; передние конечности функционально четырехпалые. Три рода из эоцена С. Америки и один род из в. эоцена Ю. Азии.

ПОДСЕМЕЙСТВО COLODONTINAE WORTMAN ET EARLY, 1893

Нижних резцов большей частью два; I_3 отсутствует; верхние переднекоренные в большей или меньшей степени моляризованы; передние конечности функционально трехпалые, пятый палец сильно укорочен; фаланги удлинены сильнее, чем у Helaletinae.

Colodon Marsh, 1890. Колодон. Тип рода — *Lophiodon occidentalis* Leidy, 1868;

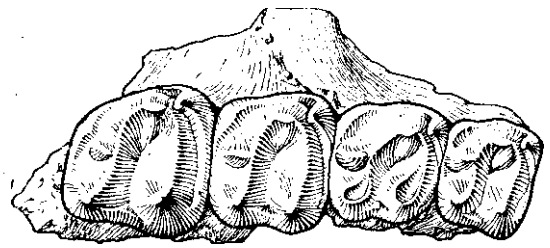


Рис. 387. *Colodon orientalis* Borissiak
Часть верхней челюсти с P^4—M^3, ×1. Ср. олигоцен Казахстана — оз. Челкар-Тениз (колл. ПИН, № 1413/90). С оригинала. Борисяк, 1918

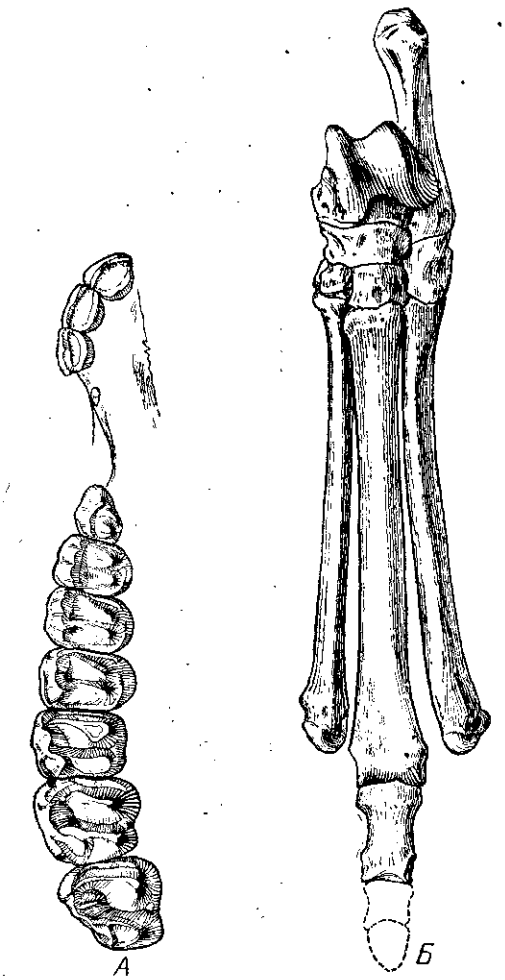


Рис. 388. *Colodon occidentalis* (Leidy)
А—правые верхние зубы, ×6/7. *Б*—левая стопа спереди, × ок. 1/2. Олигоцен С. Америки (Scott and Jepsen, 1941)

н. олигоцен, С. Америка. Нижний клык резцевидный, вплотную примыкает к резцам[1]. верхний клык очень мал или отсутствует.

[1] Некоторыми принимается за I_3; в таком случае нижний С отсутствует.

Диастема C—P^1 длинная. P^1 имеется, большой, треугольный, с длиной, почти равной длине P^2, и неполными поперечными гребня-

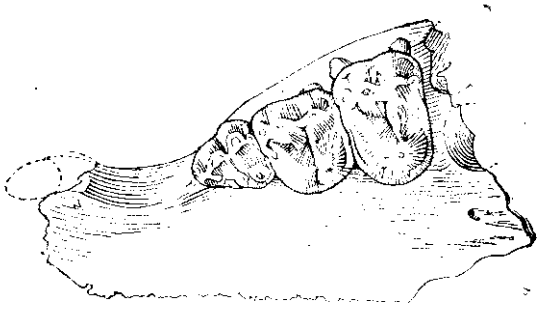
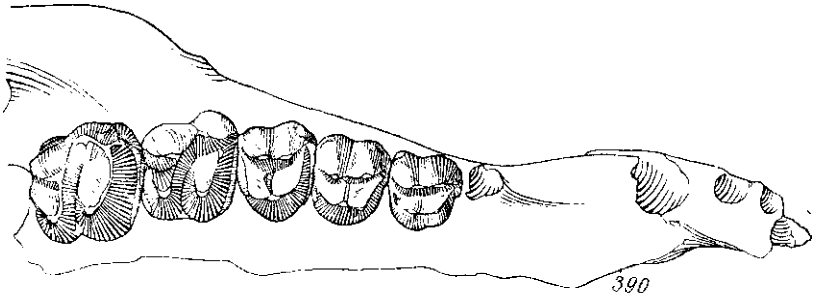


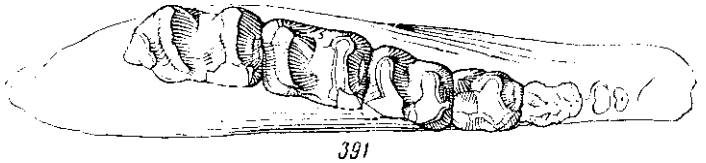
Рис. 389. *Paracolodon curtus* Matthew and Granger

Обломок верхней челюсти с P^2—P^4, ×1. Н. олигоцен Монголии (Matthew and Granger, 1925)

ми; P^2—P^4 с раздельными прото- и металофом, хотя и со сближенными внутренними буграми (прото- и гипоконом). Метакон на



390



391

Рис. 390—391. *Desmatotherium mongoliensis* Osborn

Рис. 390—часть правой верхней челюсти с P^2—M^3, ×1. Рис. 391—часть левой подовины нижней челюсти с P_4—M_3, × ок. 1. В. эоцен С. Китая (Matthew and Granger, 1925)

заднекоренных сильно отодвинут внутрь, заметалофная часть эктолофа хорошо развита, вогнута снаружи. Нижних переднекоренных три; P_1 отсутствует, остальные немоляризованы: P_3 и P_4 короткие, широкие, без заднего поперечного гребня, с продольными гребневидными гипо- и энтоконидом. Гребни нижних заднекоренных притупленные; M_3 с третьей долей в виде небольшого поперечного гребня. Череп неизвестен. (Рис. 387, 388.) Несколько видов. Ср. олигоцен Ц. Казахстана (*C. orientalis* Borissiak); н. — ср. олигоцен С. Америки и Азии (Монголия, Казахстан).

Paracolodon Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *P. curtus* Matt. et Grang., 1925; н. олигоцен (формация верхнее эргиль-обо) Монголии. Известна только часть верхней челюсти. Носовые вырезки позади достигают P^4. Диастема C—P^2 короткая. Верхние переднекоренные более редуцированы, чем у других родов: P^1 отсутствует, P^2 с зачаточным протоконом и неполными поперечными гребнями, P^3 с раздельными прото- и металофом, почти квадратный, P^4 с прото- и металофом, сходящимися в один внутренний бугор. (Рис. 389.) Один вид из одного местонахождения.

Desmatotherium Scott, 1883. Тип рода — *D. guyotti* Scott, 1883; ср. эоцен (бриджер), С. Америка (Вайоминг). Носовая вырезка достигает уровня P^4. Диастема C—P^1 длинная. P^1 имеется, остальные переднекоренные в той или иной степени моляризованы. Верхние заднекоренные, как у *Colodon*; гребни нижних острые, третьей доли M_3 нет. (Рис. 390, 391.) Ср. эоцен С. Америки; в. эоцен Азии.

Deperetella Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *D. cristata* Matt. et Grang., 1925; в. эоцен (формация шара-мурун), Китай (Внутренняя Монголия). Диастема C—P^1 короткая. Нижних резцов три. P^1 имеется, P^2—P^4 вполне моляризованы, с раздельными прото- и металофом. На верхних заднекоренных метакон выражен слабо, не вогнут снаружи; заметалофная часть эктолофа отсутствует. Гребни нижних заднекоренных острые, имеется гребневидный задний воротничок; третья доля M_3 отсутствует. (Рис. 392, 393.) Один вид. В. эоцен Китая (Внутренняя Монголия).

Teleolophus Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *T. medius* Matt. et Grang., 1925; в. эоцен (формация ирдынманга), Китай (Внутренняя Монголия). Коронки коренных зубов выше, чем у других родов. P^4 вполне моляризован (остальные неизвестны). На верхних заднекоренных метакон отсутствует, как и заметалофная часть эктолофа, оба поперечные гребня присоединяются к паракону. Все нижние переднекоренные не моляризованы; P_4 без энтоконида,

с гипоконидом в форме продольного гребня; гребни нижних заднекоренных острые. Третья

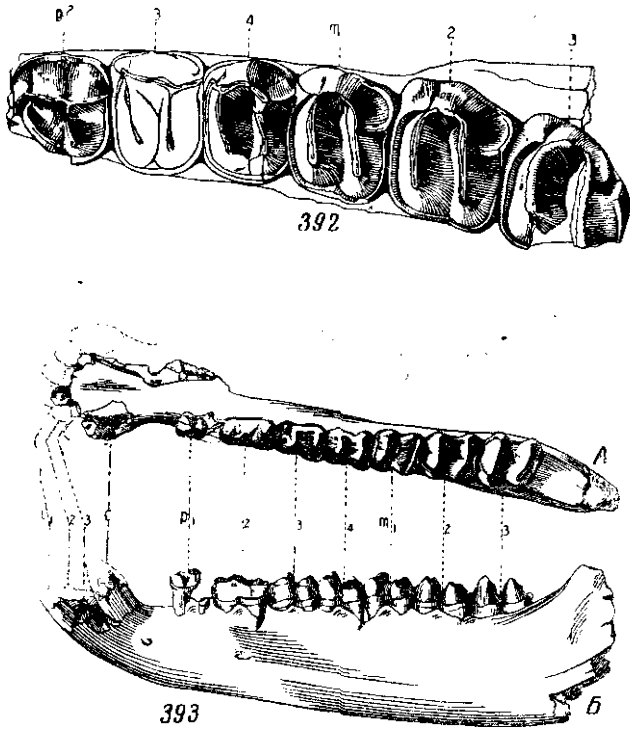


Рис. 392—393. *Deperetella cristata* Matthew et Granger

Рис. 392—левые P^2—M^3 (тип вида), $\times^2/_3$. Рис. 393—левая половина нижней челюсти с P_1—M_3, $\times^1/_3$. *А*—сверху, *Б*—сбоку. В. эоцен С. Китая (Matthew and Granger, 1925)

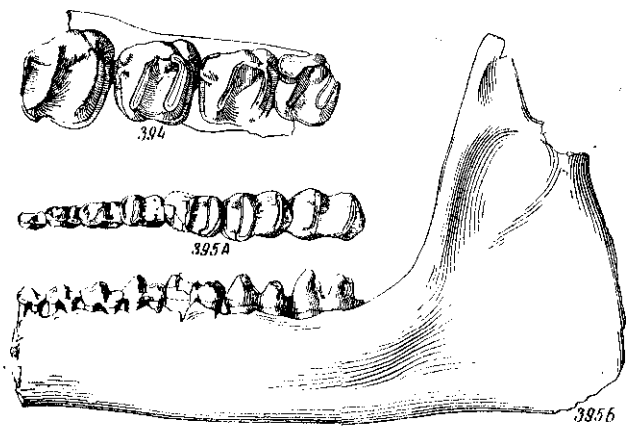


Рис. 394—395. *Teleolophus medius* Matthew et Granger

Рис. 394—правые pd^4—M_3, $\times^3/_4$. Рис. 395. *А*—сверху, *Б*—сбоку левая половина нижней челюсти с P_2—M_3, $\times^3/_4$. В. эоцен Китая (Matthew and Granger, 1925)

доля M_3 отсутствует. (Рис. 394, 395.) Один вид из в. эоцена Китая (Внутренняя Монголия).

СЕМЕЙСТВО LOPHIODONTIDAE GILL, 1872. ЛОФИОДОНТОВЫЕ

Носовые кости длинные, впереди достигают уровня переднего края межчелюстных; носовое отверстие небольшое, его боковые вырезки заходят назад не далее переднего края С; межчелюстные кости позади достигают носовых. Мозговой отдел черепа не приподнят, затылочные мыщелки на уровне зубных рядов. Стреловидный гребень имеется, сверху уплощен. Диастема позади С длинная. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4?-3}{4?-3}M\frac{3}{3}$. Верхние резцы расположены почти в продольном ряду, увеличиваются от I^1 к I^3. Из нижних резцов самый крупный I_2. Клыки очень большие. P^3 иногда слегка моляризован (два внутренних бугра), P^2 и P^4 не моляризованы (один внутренний бугор). Пара- и метакон верхних заднекоренных удлиненные, метакон не сдвинут сильно внутрь, на наружной поверхности большей частью вогнут. Поперечные гребни нижних заднекоренных несколько скошены к оси зуба; гиполофид невысоким наружным гребешком соединен с металофидом, поперечная долинка не вполне открыта наружу. Третья доля M_3 большая. Конечности средней степени массивности. Астрагал с мелким, широким, слабоскошенным блоком. Н.—в. эоцен.

Lophialetes Matthew et Granger, 1925. Тип рода—*L. expeditus* Matt. et Grang., 1925; в. эоцен (формация ирдынманга), Китай (Внутренняя Монголия). P^3 не моляризован, как P^2 и P^4: с одним внутренним бугром, соединенным гребнями с пара- и метаконом. M^3 с длинной заметалофной частью эктолофа, слабо сужен назади. Поперечные гребни нижних М слабо скошены к оси зуба. Известны только коренные зубы. (Рис. 396, 397.) Два вида из в. эоцена Китая (Внутренняя Монголия). Род отнесен к сем. Lophiodontidae предположительно.

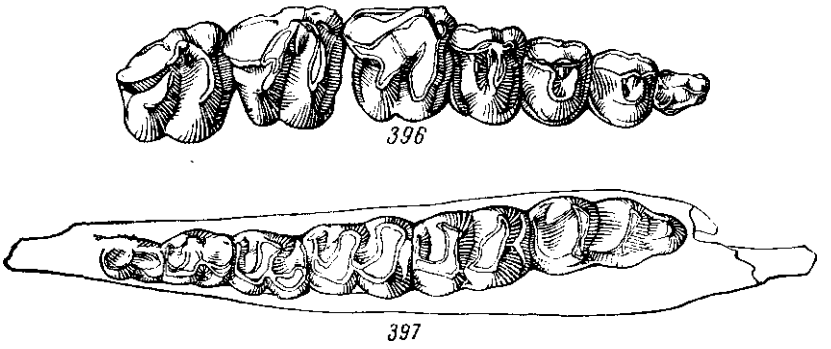
Кроме того, из эоцена З. Европы: *Lophiodon* Cuvier, 1822; *Lophiodochoerus* Lemoine, 1880; *Lophiaspis* Deperet, 1910; *Chasmotherium* Rütimeyer, 1862; *Atalonodon* Dal Piaz, 1929.

СЕМЕЙСТВО TAPIRIDAE BURNETT, 1830. ТАПИРОВЫЕ

Носовые кости более или менее укорочены: носовое отверстие большое, его боковые вырезки далеко простираются назад; межчелюстные кости позади не достигают носовых. Мозговой отдел черепа у позднних сильно приподнят над лицевым, затылочные мыщелки

значительно выше зубных рядов. Стреловидный гребень имеется, сверху притуплен. Диастема позади C длинная. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$.

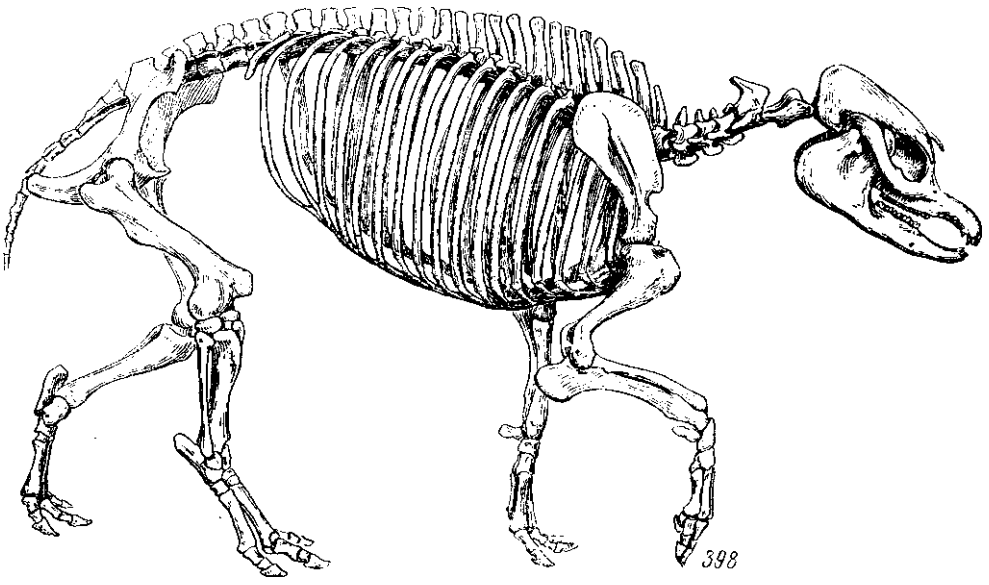
зованы в разной степени; P^1 лишь немногим короче, чем P^2. Пара- и метакон верхних заднекоренных конические, метакон не отодвинут внутрь, его наружная стенка выпуклая. Попе-



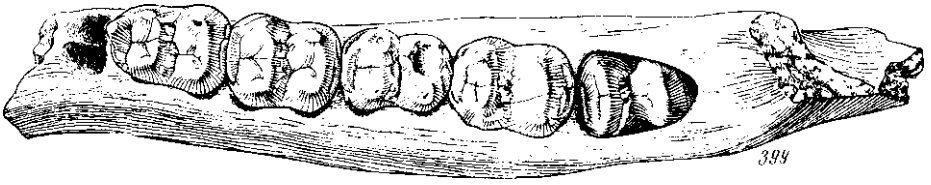
396

397

Рис. 396—397. *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger
Рис. 396—правые P^1—M^3, × ок. 1. Рис. 397—левые P_3—M_3, × ок. 1. В. эоцен С. Китая (Matthew and Granger, 1925)



398



399

Рис. 398—399. *Tapirus terrestris*. Современный
Скелет, × ок. $^1/_{10}$. Рис. 399—*Tapirus* sp.? Часть нижней челюсти с правыми P_3—M_3, $\times^3/_4$. Ср. плиоцен С. Кавказа, Ставрополь, Косякинский карьер (колл. ПИН, № 225—59)

Верхние резцы расположены по поперечной дуге, более или менее одной величины или I^3 сильно увеличенный, клыкообразный. Клыки разной величины. Переднекоренные моляри-

речные гребни нижних заднекоренных почти перпендикулярны к оси зуба; они раздельны, долинка между ними вполне открыта наружу. Третья доля M_3 маленькая или отсутствует.

Конечности у более поздних короткие, массивные. Блок астрагала умеренно глубокий, широкий, сильноскошенный. Н. олигоцен — ныне.

Tapirus Brisson, 1762. Тип рода — *T. terrestris* L., 1758; совр., Ю. Америка. Носовые кости очень короткие, далеко отодвинуты назад; носовое отверстие очень большое, задний край его боковых вырезок простирается назад до уровня переднего края глазницы. Мозговой отдел черепа высоко приподнят над уровнем лицевого, его верхняя поверхность сильно выпуклая; затылочные мыщелки значительно выше уровня зубных рядов. I^3 очень крупный, клыкообразный; верхний клык маленький. Нижние резцы небольшие, нижний клык крупный, отделен от них диастемой. P^2—P^4 моляризованы; имеют вполне раздельные и почти параллельные протолоф и металоф; P^1 проще и уже. Нижние заднекоренные с вполне выработанными двумя поперечными гребнями. M_3 с небольшой третьей долей. (Рис. 398, 399.) Несколько видов. Н. плиоцен — ныне. В СССР — ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер) (*Tapirus* sp.).

Кроме того: *Protapirus* Filhol, 1877 (н. олигоцен З. Европы и ср. олигоцен—н. миоцен С. Америки); *Miotapirus* Schlaikjer, 1937 (н. миоцен С. Америки); *Palaeotapirus* Filhol, 1888 (н. миоцен З. Европы); *Tapiravus* Marsh, 1877 (миоцен С. Америки); *Megatapirus* Matthew et Granger, 1923 (плейстоцен Азии).

РОД С НЕОПРЕДЕЛЕННЫМ ПОЛОЖЕНИЕМ ВНУТРИ НАДСЕМЕЙСТВА

Schlosseria Matthew et Granger, 1926. Тип рода — *Schl. magister* Mat. et Grang., 1926; ср.(?) эоцен, Китай (Внутренняя Монголия). Носовое отверстие заходит далеко назад. Диастема С—Р длинная. Клыки маленькие. Пара- и метакон верхних заднекоренных конические. Метакон с наружной поверхности плоский, незначительно сдвинут внутрь по сравнению с параконом. Заметалофная часть эктолофа хорошо развита. Поперечные гребни верхних заднекоренных слегка скошены к эктолофу. Гиполофид нижних заднекоренных соединен довольно высоким наружным гребешком с металофидом; поперечная долинка замкнута снаружи. Третья доля M_3 большая, с дуговидным гребнем на заднем крае, примыкает снаружи к гиполофиду. Конечности длинные, тонкие, все трехпалые. Астрагал с довольно глубоким и узким, скошенным блоком. (Рис. 400—402.) Один вид из одного местонахождения.

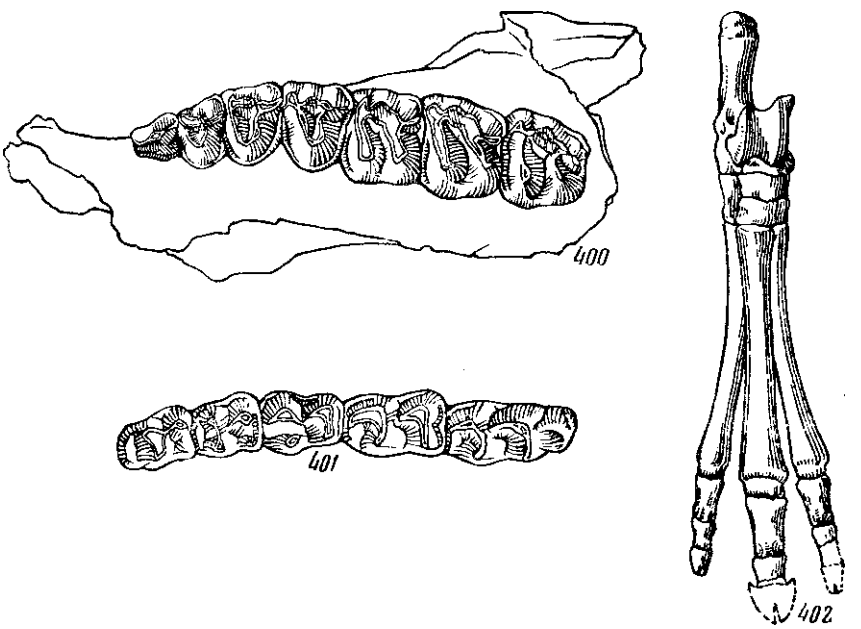


Рис. 400—402. *Schlosseria magister* Matthew et Granger
Рис. 400—обломок верхней челюсти с левыми P^1—M^3, × ок. 1. Рис. 401—правые P_3—M_3, × ок. 1. Рис. 402—правая стопа, × ок. 1.

Schlosseria имеет смешанные признаки сем. Helaletidae и Lophiodontidae (стр. 311, 313), в некоторых отношениях даже отклоняется от всего надсемейства (высокая связь гиполофида с металофидом, трехпалые передние конечности), куда отнесена предположительно.

НАДСЕМЕЙСТВО RHINOCEROTOIDEA. НОСОРОГООБРАЗНЫЕ

Носовые кости почти всегда длинные, носовое отверстие небольшое и боковые носовые вырезки обычно не простираются далеко назад. Резцы большей частью уменьшены в числе, иногда отсутствуют; нередко одна из пар нижних, а иногда и одна пара верхних, сильно увеличены. Клыки часто отсутствуют. Коренные зубы от низко- до высококоронковых. На верхних заднекоренных (на M^3 редко) эктолоф позади металофа удлинен и нередко

отогнут наружу; парастиль большей частью слит с эктолофом и гребневидно выступает вперед, налегая на предшествующий зуб. Прото- и металоф значительно скошены к эктолофу (кроме сем. Hyrachyidae), большей частью несут дополнительные складки, иногда в большом числе. На нижних заднекоренных большей частью (кроме сем. Hyrachyidae) гиполофид присоединяется наружной ветвью к задней ветви металофида, и поперечная долинка снаружи замкнута; третья доля M_3 отсутствует. В передней конечности большей частью три пальца. Н. эоцен — ныне. Пять семейств: Hyrachyidae, Hyracodontidae, Amynodontidae, Indricotheriidae и Rhinocerotidae.

СЕМЕЙСТВО HYRACODONTIDAE COPE, 1879. ГИРАКОДОНТОВЫЕ

Небольшие, безрогие. Череп укороченный, особенно в лицевой части. Носовые кости короткие, костной носовой перегородки никогда нет. Стреловидный гребень длинный, высокий. Засуставный и заслуховой отростки сближены, но не соприкасаются. $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4-3}\,M\frac{3}{3}$. Резцы и клыки небольшие, почти одинаковой формы; клыки немногим больше резцов. Коренные зубы в общем плане — как у Rhinocerotidae, но M^3 — с задней лопастью эктолофа и задней долинкой, иногда сильно редуцированными; переднее ребро верхних заднекоренных иногда отодвинуто назад. Конечности легкие, длинные, трехпалые. Малый и третий вертелы бедреной кости — как у Rhinocerotidae. Лучевая кость всегда опирается только на ладьевидную и полулунную. Соотношение костей запястья и расположение пальцев — как у Rhinocerotidae. Третьи фаланги с рудиментарными «ветвями». Ср. эоцен — в. олигоцен. Два подсемейства: Triplopodinae и Hyracodontinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО TRIPLOPODINAE OSBORN ET WORTMANN, 1892

Более мелкие, чем Hyracodontinae. Переднее ребро на верхних заднекоренных отодвинуто от парастиля. Нижние переднекоренные не вполне моляризованы: энтоконид в виде самостоятельного небольшого бугорка. Ср. эоцен — н. олигоцен(?). Два рода: *Triplopus* Cope, 1880 (ср. — в. эоцен С. Америки) и *Epitriplopus* Wood, 1927 (в. эоцен С. Америки). Предположительно: *Caenolophus* Matt. et Grang., *Ardynia* Matt. et Grang. и *Teilhardia* Matt. et Grang.

Caenolophus Matthew et Granger, 1925. Ценолофус. Тип рода — *C. promissus* Matt. et Grang., 1925; в. эоцен, Китай (Внутренняя Монголия, Ула-Усу). По четыре верхних и нижних переднекоренных. Поперечные гребни на P^3 соединены с протоконом, на P^4 — раздельны. Верхние заднекоренные с косонаправленными поперечными гребнями; металоф короче протолофа; гребни без дополнительных складок; средняя долинка также косо направлена, на мало стертых зубах почти доходит до парастильной складки; задняя долинка почти не развита. Задняя часть эктолофа M^3 редуцирована в различной степени. Нижние заднекоренные с косопоставленными гребнями. (Рис. 403.) Череп и посткраниальный скелет неизвестны. Пять (шесть?) видов. В. эоцен Азии (Монголия, Китай, Корея).

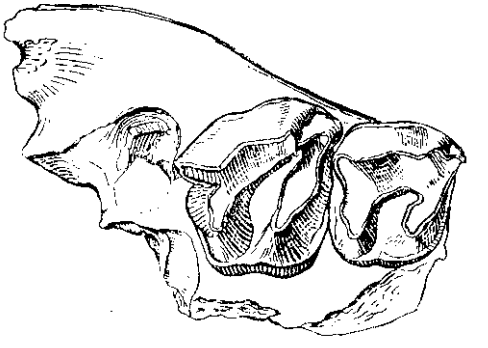


Рис. 403. *Caenolophus promissus* Matthew et Granger

Правые M^1, M^2 в обломке челюсти, × ок. 8/9. В. эоцен Монголии — Эргиль-Обо (колл. ПИН, № 473—6) (с оригинала. Беляева, 1952)

Ardynia Matthew et Granger, 1923. Ардыния. Тип рода — *A. praecox* Matt. et Grang., 1923; н.(?) олигоцен, Монголия (Эргиль-Обо). Три верхних и четыре нижних переднекоренных. Поперечные гребни на P^2 раздельны, на P^3—P^4 слиты внутренними концами, образуя сплошную стенку. Поперечные гребни и средняя долинка направлены, как у *Caenolophus;* гребни с дополнительными складочками. Задняя долинка на верхних Р. M^1, M^2 закрытая. Задняя часть эктолофа M^3 не развита. Нижние коренные мало известны (по очень стертым зубам). Череп и посткраниальный скелет неизвестны. (Рис. 404—407.) Один вид из одного местонахождения.

Teilhardia Matthew et Granger, 1926. Тейлардия. Тип рода — *T. pretiosa* Matt. et Grang., 1926; в. эоцен, Китай (Внутренняя Монголия, Ула-Усу). Нижних переднекоренных три. P_2 сильно редуцирован, имеет

два корня. Гиполофид P_3 и P_4 неполный, ниже металофида. Поперечные гребни нижних заднекоренных поставлены более косо, чем у *Caenolophus*. Череп, верхние зубы и постугольные; на всех P поперечные гребни параллельны друг другу; протокон и гипокон вполне разделены. На верхних заднекоренных имеются небольшие дополнительные складки (крикраниальный скелет неизвестны. (Рис. 408.) Один вид из одного местонахождения.

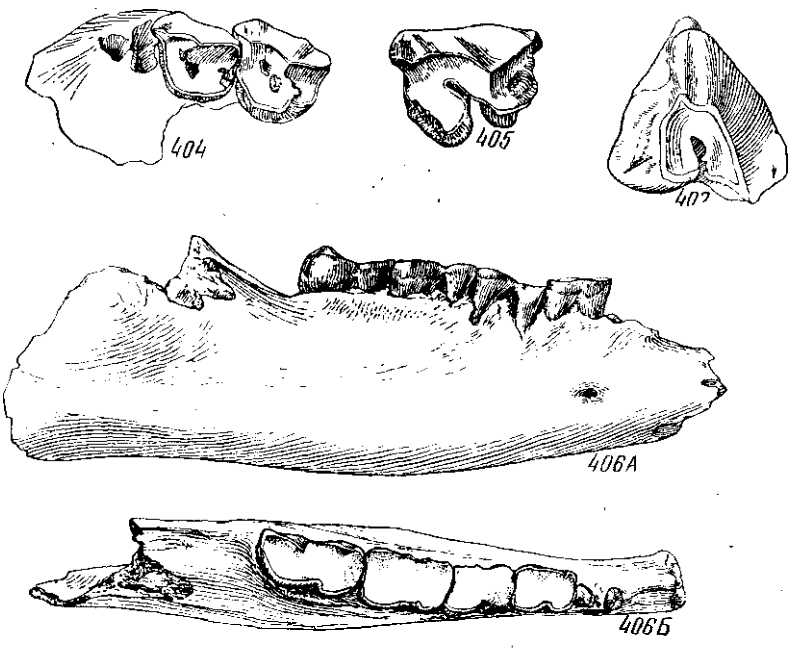


Рис. 404—407. *Ardynia praecox* Matthew et Granger

Рис. 404—обломок левой челюсти с P^3, P^4, ×1. Рис. 405—левый M^1, ×1. Рис. 406—нижняя челюсть с P_4—M_3, ×3/5. *А*—сбоку, *Б*—сверху (с оригиналов. Беляева, 1952). Рис. 407—левый M^3 с жевательной поверхности (Matthew and Granger, 1925). Н. или ср. олигоцен Монголии, Эргиль-Обо

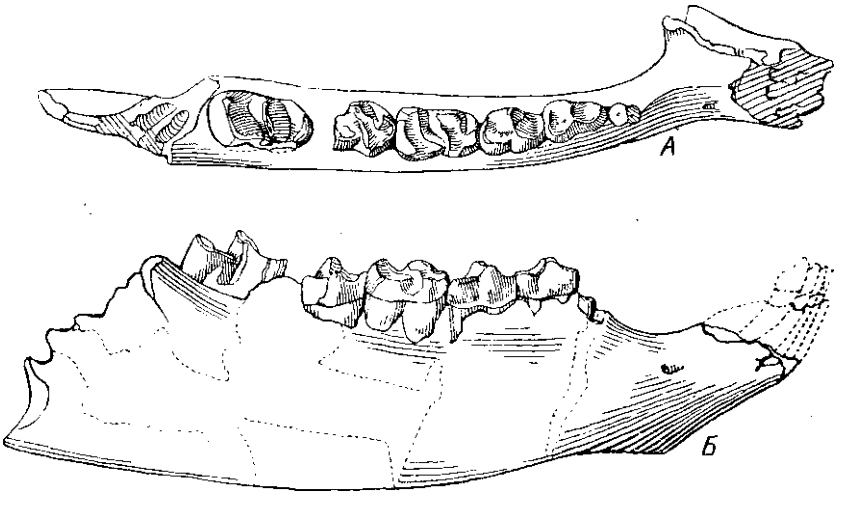


Рис. 408. *Teilhardia pretiosa* Matthew et Granger

Нижняя челюсть, ×1. *А*—сверху, *Б*—сбоку. В. эоцен С. Китая (Matthew and Granger, 1925)

ПОДСЕМЕЙСТВО HYRACODONTINAE STEINMANN ET DÖDERLEIN, 1894

Крупнее, чем Triplopodinae. Переднее ребро на верхних заднекоренных приближено к парастилю. Нижние переднекоренные большей частью моляризованы: энтоконид слит с гиполофидом, реже в виде отдельного довольно крупного бугорка. В. эоцен—в. олигоцен.

Prothyracodon Scott et Osborn, 1887. Протгиракодонт. Тип рода — *Hyrachyus obliquidens* Scott et Osborn, 1887; в. эоцен, С. Америка (Уинта). Клыки крупнее, чем у *Hyracodon*, и крупнее резцов. Верхние переднекоренные не моляризованы; P^2—треугольной формы, на P^3—P^4 внутренний конец протолофа огибает металоф, намечается подразделение протокона и гипокона внутренней бороздой. Верхние заднекоренные не имеют дополнительных складок. Задняя лопасть эктолофа M^3 — как у *Hyracodon*. Три, иногда четыре нижних переднекоренных. P_3—P_4 не моляризованы: энтоконид в виде отдельного бугорка, не слитого с гиполофидом. Поперечные ветви полулуний нижних заднекоренных расположены почти перпендикулярно к продольной оси зуба. (Рис. 409.) Два вида. Ср. олигоцен Казахстана (оз. Челкар-Тениз); в. эоцен С. Америки.

Hyracodon Leidy, 1856. Гиракодонт. Тип рода — *Rhinoceros nebraskensis* Leidy, 1850; н.—ср. олигоцен, С. Америка. Клыки и резцы одной величины. Верхние переднекоренные очень изменчивы, моляризованы частично. P^1, P^2 прямоста, антекроше). Задняя лопасть эктолофа M^3 небольшая. Нижних переднекоренных три, вполне моляризованных. Поперечные ветви полулуний нижних заднекоренных лежат косо

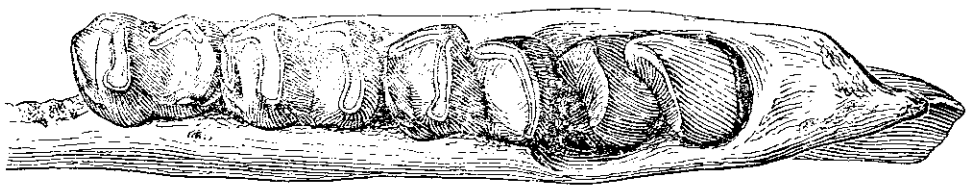


Рис. 409. *Prothyracodon turgaiensis* Beliajeva

Обломок правой ветви нижней челюсти с P_4—M_3. × 1½. Ср. олигоцен Ц. Казахстана, оз. Челкар-Тениз (колл. ПИН, № 478—100) (с оригинала. Беляева, 1954)

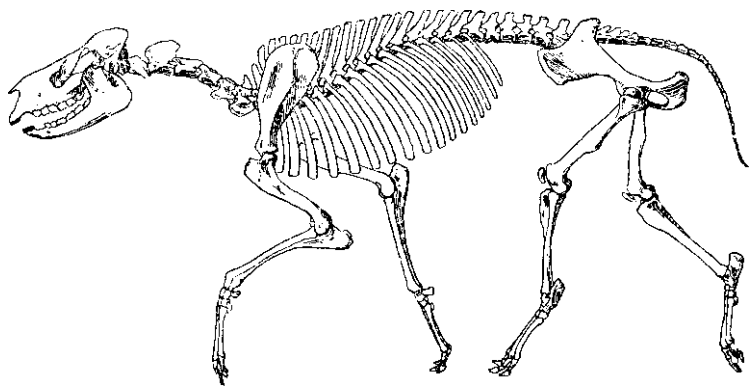


Рис. 410. *Hyracodon nebraskensis* Leidy

Скелет, × ок. 1/15. Олигоцен С. Америки (Scott, 1941)

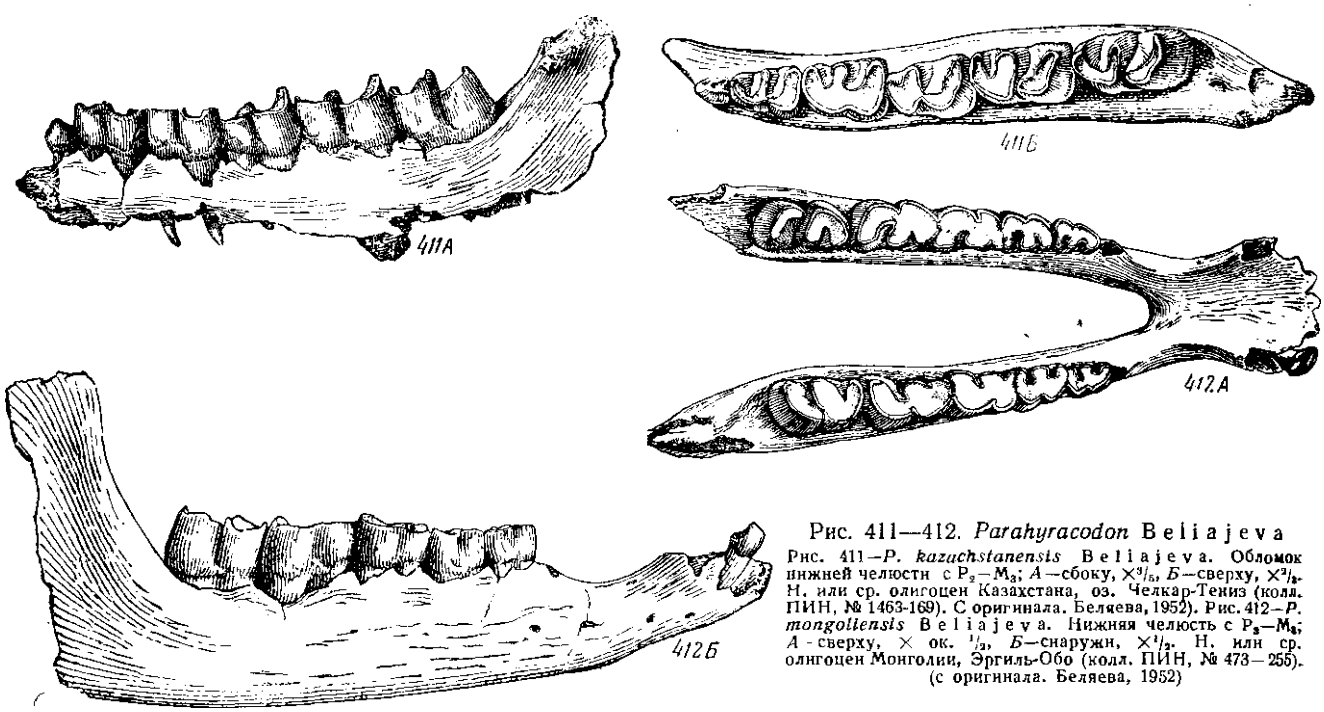


Рис. 411—412. *Parahyracodon* Beliajeva

Рис. 411—*P. kazachstanensis* Beliajeva. Обломок нижней челюсти с P_2—M_3; *А*—сбоку, ×3/5, *Б*—сверху, ×2/3. Н. или ср. олигоцен Казахстана, оз. Челкар-Тениз (колл. ПИН, № 1463-169). С оригинала. Беляева, 1952). Рис. 412—*P. mongoliensis* Beliajeva. Нижняя челюсть с P_3—M_3; *А* - сверху, × ок. 1/2, *Б*—снаружи, ×1/2. Н. или ср. олигоцен Монголии, Эргиль-Обо (колл. ПИН, № 473—255). (с оригинала. Беляева, 1952)

к продольной оси зуба. (Рис. 410.) Пять видов[1]. Н.—в. олигоцен С. Америки.

Parahyracodon Beliajeva, 1952. Парагиракодонт. Тип рода — *P. mongoliensis* Bel.; н. или ср. олигоцен, Монголия (Эргиль-Обо). Нижних переднекоренных три. P_2 значительно редуцирован; P_3—P_4 моляризованы, но сохраняют внутренние моделированные бугорки. Нижние заднекоренные сходны с зубами *Hyracodon*. Череп, верхние зубы и посткраниальный скелет неизвестны. (Рис. 411, 412.) Два вида. Ср. олигоцен Казахстана (оз. Челкар-Тениз); н. или ср. олигоцен Монголии (Эргиль-Обо).

СЕМЕЙСТВО AMYNODONTIDAE SCOTT ET OSBORN, 1883. БОЛОТНЫЕ НОСОРОГИ

Крупные, безрогие; череп сильно укорочен, особенно в лицевой части, относительно широкий. Стреловидный гребень хорошо выражен; заставный и заслуховой отростки сближены вплотную или раздвинуты. $I\frac{3-1}{3-1}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4-3}{4-3}\,M\frac{3}{3}$. Резцы маленькие, часто сокращены в числе. Клыки очень крупные, особенно у более поздних; верхние противостоят нижним, при смыкании впереди них; верхние и нижние взаимно стираются. Переднекоренные сокращены в числе и размерах: P_1^1 часто, а иногда и P_2 отсутствуют, длина P^2—P^4 не превышает половины длины M^1—M^3. Степень моляризации верхних P различна. Верхние и нижние заднекоренные в общем плане — как у Rhinocerotidae, но длиннее и уже, особенно M_3^3, с сильнее скошенными поперечными гребнями; заметалофная часть эктолофа M^3 и его задняя долинка выражены хорошо, а на нижних — наружная бороздка, разделяющая переднее и заднее полулуния, мелкая или (у поздних) отсутствует. Конечности короткие. Малый вертел бедренной кости в виде гребешка по ее внутреннему краю, третий вертел большой, слегка загнутый вперед, на середине кости. Лучевая кость опирается только на ладьевидную и полулунную кости запястья; на головку большой кости запястья опираются в равной мере ладьевидная и полулунная первого ряда; полулунная спереди внизу вклинивается между большой и крючковатой второго ряда. На

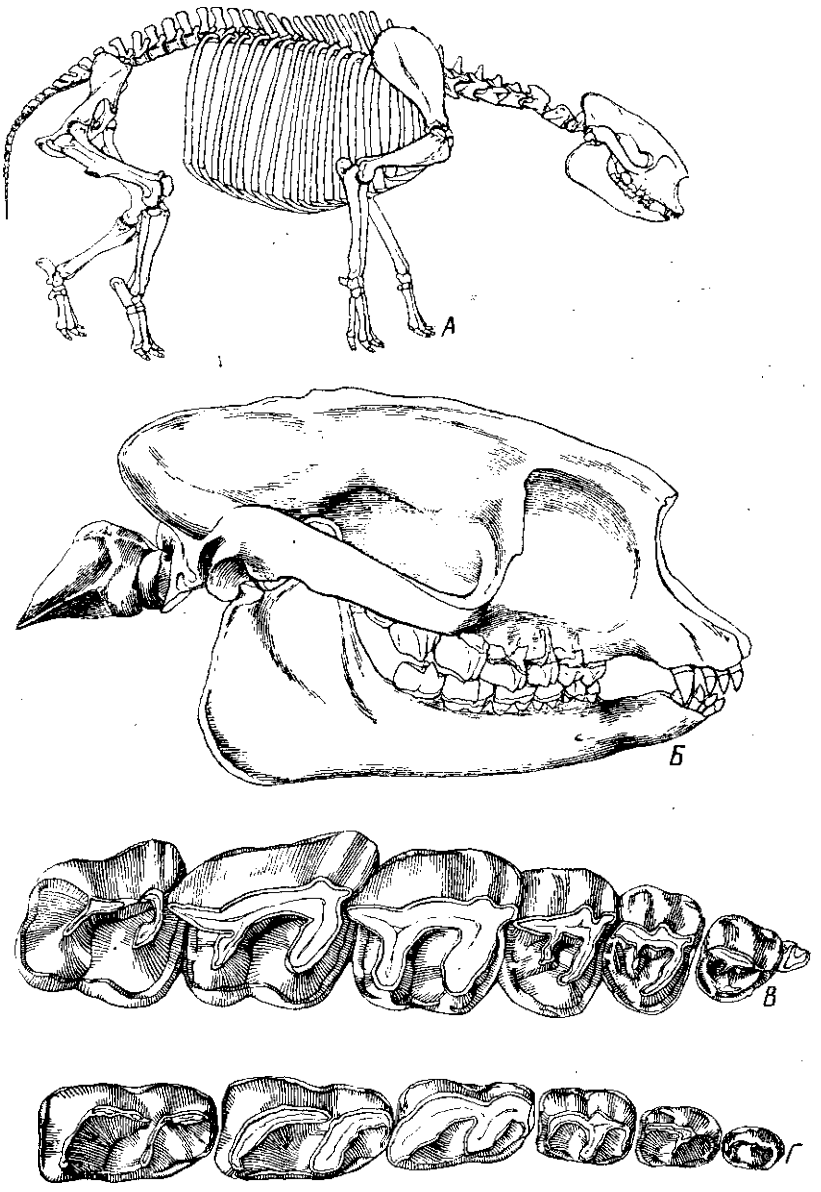


Рис. 413. *Amynodon mongoliensis* Osborn
А—скелет, × ок. 1/21; *Б*—череп и нижняя челюсть, × ок. 1/5; *В*—правые P^1—M^3 и левые P_3—M_3, ×1/3. В. эоцен Монголии (Osborn, 1936)

[1] Некоторыми учеными (Scott, 1941) принимаются за подвиды.

передних ногах по четыре, на задних — по три пальца, расположенных рядом и слабо различающихся по величине. Третьи фаланги уменьшены в ширину, без «ветвей». Ср. эоцен — н. миоцен.

Amynodon Marsh, 1877. Аминодонт. Тип рода — *A. advenus* Marsh, 1887; в. эоцен, M_3 — менее 50%. Переднекоренные умеренно сокращены в длине: длина P^2—P^4 около 50% длины M^1—M^3, длина P_3—P_4 около 36% длины M_1—M_3. P^1, когда он есть, очень маленький, однокорневой, видимо, рано выпадающий. P_3 слабо, а P_4 значительно моляризованы. Поперечные гребни верхних и нижних заднекоренных сравнительно слабо скошены к продольным (под углом 50—65°); вторичные складочки на верхних отсутствуют, задний конец эктолофа M^3 сильно отогнут наружу. Борозда наружной поверхности P_4—M_3, отделяющая заднее полулуние от переднего, четкая во всю высоту коронки. Конечности относительно длинные и тонкие. (Рис. 413). Шесть видов. В. эоцен С. Америки и Китая (Шаньси, Хэнань, Внутренняя Монголия).

Cadurcodon Kretzoi, 1942. Кадуркодонт. Тип рода — *Cadurcotherium ardynense* Osborn, 1923; н. или ср. олигоцен, Монголия (В. Гоби, Эргиль-Обо). Лицевой отдел черепа очень высокий, носовые кости короткие, широкие, носовые вырезки позади почти достигают уровня середины P^4. Предглазничная впадина большая, расположена близко к глазнице; засуставный и заслуховой отростки соединены. Число резцов уменьшенное — $\frac{2}{2-1}$ число переднекоренных $\frac{4-3}{3-2}$. Клыки у самцов очень боль-

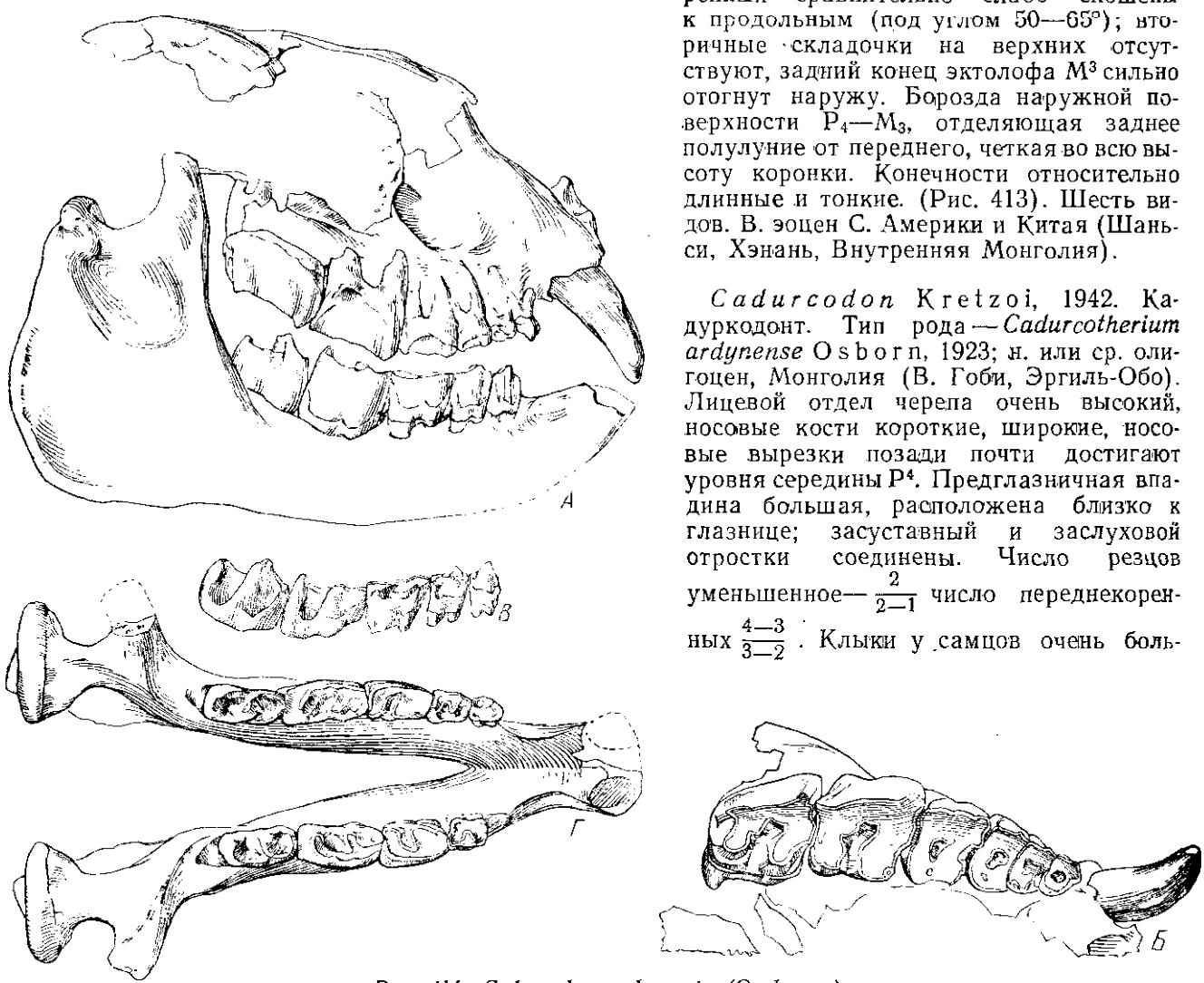


Рис. 414. *Cadurcodon ardynensis* (Osborn)
А—часть черепа и нижняя челюсть, ×1/4; *Б*—правые С, P^1—M^3, × 1/4. Нижняя челюсть с P_3—M_3, × ок. 1/4. *В*—сбоку, *Г*—сверху
Н. или ср. олигоцен Монголии (Osborn, 1924)

С. Америка. Высота лицевого отдела черепа различна. Предглазничная впадина большая. Засуставный и заслуховой отростки не соприкасаются. Число резцов полное, число переднекоренных — $\frac{4-3}{4-3}$. Клыки с замкнутыми корнями: у самцов умеренной величины, у самок маленькие. Коронка коренных низкая: высота M^3 (по эктолофу) менее 70% длины, высота шие, с открытыми корнями (постоянно растущие), у самок умеренной величины, с замкнутыми корнями. Коронка коренных высокая: высота M^3 (по эктолофу) 112—126% длины, M_3 — не менее 90%. Переднекоренные несколько сильнее сокращены в длине, чем у *Amynodon*: длина P^2—P^4 менее 50% длины M^1—M^3, длина P_3—P_4 менее 36% длины M_1—M_3. P^1 — как у *Amynodon*, P_2 также очень

маленький, однокорневой. P_3 моляризован в разной степени, P_4 значительно. Поперечные гребни верхних и нижних заднекоренных скошены более значительно, чем у *Amynodon* (под углом 30—55°). Из вторичных складочек имеется криста; задний конец эктолофа M^3 едва отогнут наружу. Борозда наружной поверхности P_4—M_3, отделяющая заднее полулуние от переднего, едва заметна или отсутствует. Конечности несколько более массивные и короткие, чем у *Amynodon*. (Рис. 414). Один вид из одного местонахождения.

Gigantamynodon Gromova, 1954. Гигантаминодонт. Тип рода — *G. cessator* Grom., 1954; н. или ср. олигоцен, Монголия (В. Гоби, Эргиль-Обо). Размеры очень крупные (длина M_3 61,5 *мм*). От всех родов аминодонтид отличается: мелкими относительно размеров черепа и более короткими и широкими коренными зубами (ширина M_3 около 59% длины, у остальных 33—56%), их более низкой коронкой (вычислить отношение полной высоты к длине нельзя), сильно сжатыми спереди назад верхними переднекоренными, с гладкой (без ребра) наружной поверхностью и с большим воротничком в основании, сильно отклоненной назад восходящей ветвью нижней челюсти (у остальных она отвесна), несущей в основании переднего края корытообразную впадину, и более простым строением коронки резцов. Вероятное число резцов $\frac{3}{3}$, верхних переднекоренных — 4. Известна лишь часть нижней челюсти с M_3, отдельные резцы и верхние переднекоренные. (Рис. 415.) Один вид из одного местонахождения.

Hypsamynodon Gromova, 1954. Гипсаминодонт. Тип рода — *H. progressus* Gromova, 1954; н. или ср. олигоцен, Монголия (В. Гоби, Эргиль-Обо). Известны только верхние заднекоренные зубы. Близок к *Cadurcodon;* отличается более высокой коронкой коренных зубов — высота M^3 (по эктолофу) около 150% его длины, — совершенно неотогнутым наружу задним концом эктолофа M^3 и более узкими наружным ребром и пластилем верхних заднекоренных. Один вид из одного местонахождения.

Procadurcodon Gromova, 1960. Тип рода — *P. orientalis* Grom., 1960; в. эоцен или н. олигоцен, СССР (Приморский край, Артём). Число переднекоренных $\frac{?}{2}$. Клыки у самцов(?) крупные, массивные, с замкнутыми корнями. Коронка коренных зубов уменренной высоты: высота M_2 около 94% ширины.[1] Поперечные гребни верхнекоренных скошены к эктолофу под углом 45—60°; вторичные складочки на гребнях отсутствуют. Задний конец эктолофа M^3 не отогнут наружу. Борозда на наружной поверхности P_4—M_3, отделяющая задние полулуния от передних, не выражена. Остальные признаки диагнозов других родов неизвестны. Один вид из одного местонахождения.

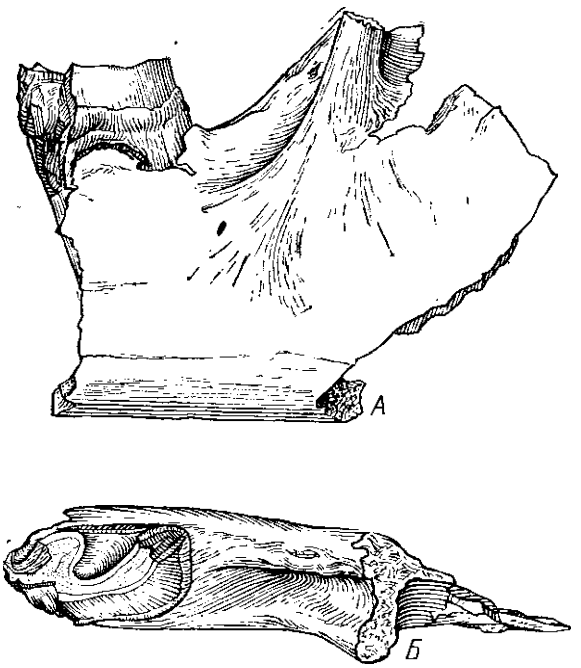


Рис. 415. *Gigantamynodon cessator* Gromova
Обломок нижней челюсти с M_3, × ок. 1/3. *А*—сбоку, *Б*—сверху. Н. или ср. олигоцен Монголии, Эргиль-Обо (Громова, 1954)

Кроме того: *Orthocynodon* Scott et Osborn, 1882 (ср. эоцен С. Америки); *Megalamynodon* Wood, 1945 (в. эоцен С. Америки); *Amynodontopsis* Stock, 1923 (в. эоцен С. Америки); *Paramynodon* Matthew, 1929 (в. эоцен Ю. Азии); *Metamynodon* Scott et Osborn, 1887 (н. и ср. олигоцен С. Америки); *Cadurcopsis* Kretzoi, 1942 (олигоцен С. Америки); *Cadurcotherium* Gervais, 1873 (н. и ср. олигоцен З. Европы и ?н. миоцен Ю.-З. Азии). Описанный из в. эоцена С. Америки *Mesamynodon* Peterson, 1932, по-видимому, не относится к Amynodontidae (Скотт, 1945).

[1] Остальные индексы недоступны.

СЕМЕЙСТВО INDRICOTHERIIDAE BORISSIAK, 1930. ГИГАНТСКИЕ НОСОРОГИ

Очень крупные, сильно изменчивые в размерах (меньшие особи $^2/_3$ и менее самых крупных); безрогие. Череп длинный и узкий, особенно в задней части; носовые кости длинные, без поддерживающей их носовой перегородки; стреловидный гребень очень слабый или отсутствует, засуставный отросток не соприкасается с заслуховым. В отличие от представителей других семейств, передний отдел нижней челюсти отогнут вниз. $I\frac{1}{2-1}C\frac{1-0?}{0}P\frac{4-3}{3}M\frac{3}{3}$. Два верхних резца ($I^2$) очень крупные, клыкообразные, направленные вниз, или очень маленькие; два нижних (I_1) — очень крупные, направленные прямо вперед; клыки рудиментарны или отсутствуют. Верхние переднекоренные слабомоляризованные, особенно P^3 и P^4: не имеют цельного до вершины металофа и раздельных до основания прото- и гипокона; длина P^2—P^4 значительно превосходит половину длины M^1—M^3; заднекоренные зубы сходны с теми же зубами Rhinocerotidae; M^3 со слабым рудиментом задней части эктолофа (без задней долинки). В отличие от всех носорогообразных, передние шейные позвонки длинные, узкие, с полостями внутри тел, и ноги очень длинные, колонновидные, почти не согнутые в суставах. Малый вертел бедренной кости отсутствует, третий — очень небольшой. Лучевая кость частично опирается на трехгранную запястья; на головку большой кости опирается только полулунная первого ряда, которая внизу спереди вклинивается между большой и крючковатой второго ряда. На всех ногах по три пальца, боковые сдвинуты назад относительно средних; пястные и плюсневые сильно удлиненные, боковые сильно сужены по сравнению со средними; суставы запястья, заплюсны и пальцев со слабым рельефом; фаланги средних пальцев очень короткие и широкие, боковых — сужены; третьи фаланги большие, с длинными «ветвями». Н. олигоцен — н. миоцен.

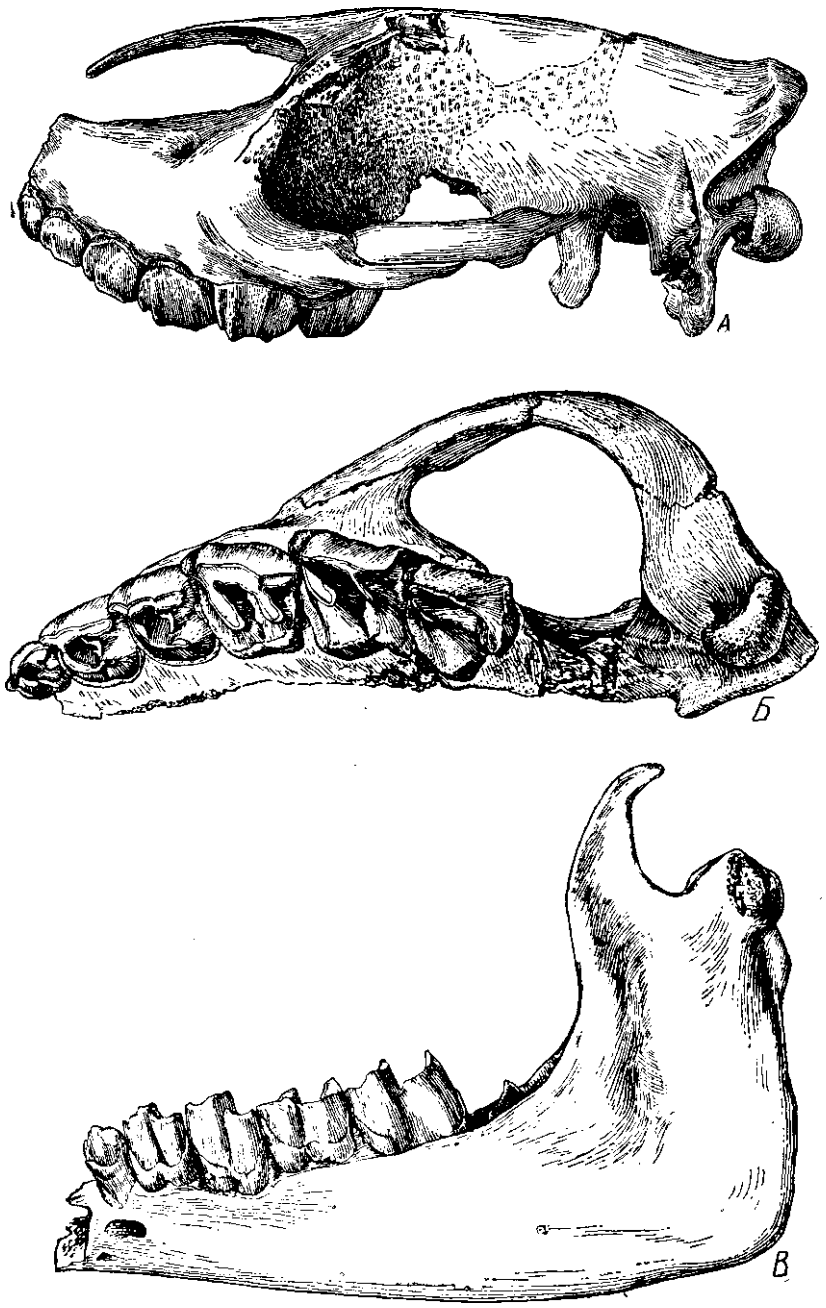


Рис. 416. *Paraceratherium prohorovi* (Borissiak)

А—череп (неполный). Тип вида, $\times^1/_8$; *Б*—левые верхние коренные зубы, $^1/_6$; *В*—левая ветвь нижней челюсти с P_3—M_3, $\times^1/_6$. Н. миоцен побережья Аральского моря (колл. ПИН, № 66, 42—44)

Paraceratherium F. Cooper, 1911 (*Aralotherium* Borissiak, 1939; *Baluchitherium* F. Cooper, 1913). Парацератерий.

Тип рода — *Aceratherium bugtiense* Pilgrim, 1908; н. миоцен, Белуджистан. Засуставный и заслуховой отростки черепа раздвинуты широко; предкоренной отдел обеих челюстей укорочен: длина диастемы I^2—P^2 почти равна длине P^2+P^3; на верхней челюсти он отклонен вниз слабо, на нижней — значительно; альвеолы I_1 позади достигают переднего края P_2; венечный отросток нижней челюсти узкий, загнут назад. Верхние резцы рудиментарны, нижние — с очень поздно замыкающимся корнем и относительно большой коронкой; P^1 отсутствует, P^2 удлинен, с шириной, почти равной длине или меньше ее; паракон и метакон P и M на наружной стороне эктолофа моделированы слабо; метаконуль переднекоренных присоединяется почти к середине гипокона; протокон выступает внутрь менее, чем гипокон; передняя шпора верхних M больше, чем у *Indricotherium;* на нижних P задняя стенка наружной ветви металофида округленная; энтоконид P_3 и P_4 не обособлен от гиполофида или обособлен лишь на вершине. Атлант с большими полостями внутри крыльев; нижний блок плечевой кости в наружной части без гребешка; суставы запястья, заплюсны и пальцев с уплощенными поверхностями; пятая пястная кость очень рудиментарна; «ветви» копытных фаланг очень длинные, задние на боковых пальцах значительно длиннее передних. (Рис. 416.) Два вида. Самый н. миоцен побережья Аральского моря (*P. prochorovi* Borissiak) и Ю. Азии (Белуджистан).

Indricotherium Borissiak, 1915 (part. *Baluchitherium* F. Cooper, 1913). Индрикотерий. Тип рода — *I. transouralicum* Pavlova, 1922; ср. олигоцен, Ц. Казахстан (р. Тургай). Засуставный и заслуховой отростки черепа раздвинуты слабо; предкоренной отдел обеих челюстей очень длинный: длина диастемы I^2—P^2 почти равна длине P^2—M^1; на верхней челюсти он отклонен вниз сильно, на нижней — умеренно; альвеолы I_1 далеко не достигают P_2; венечный отросток нижней челюсти широкий, почти отвесный. Верхние резцы (I^2) очень крупные, в форме сплющенного конуса, загнутого вниз, нижние — с рано замыкающимся корнем и относительно небольшой коронкой; P^1 имеется, P^2 короткий — ширина больше длины; пара- и метакон P и M на наружной стороне эктолофа моделированы ясно; метаконуль переднекоренных присоединяется к переднему концу гипокона; протокон выступает внутрь почти так же далеко, как гипокон; передняя шпора верхних M выражена слабо; на нижних P задняя стенка наружной ветви металофида с угловидным выступом назад, энтоконид почти до основания обособлен от гиполофида. Ат-

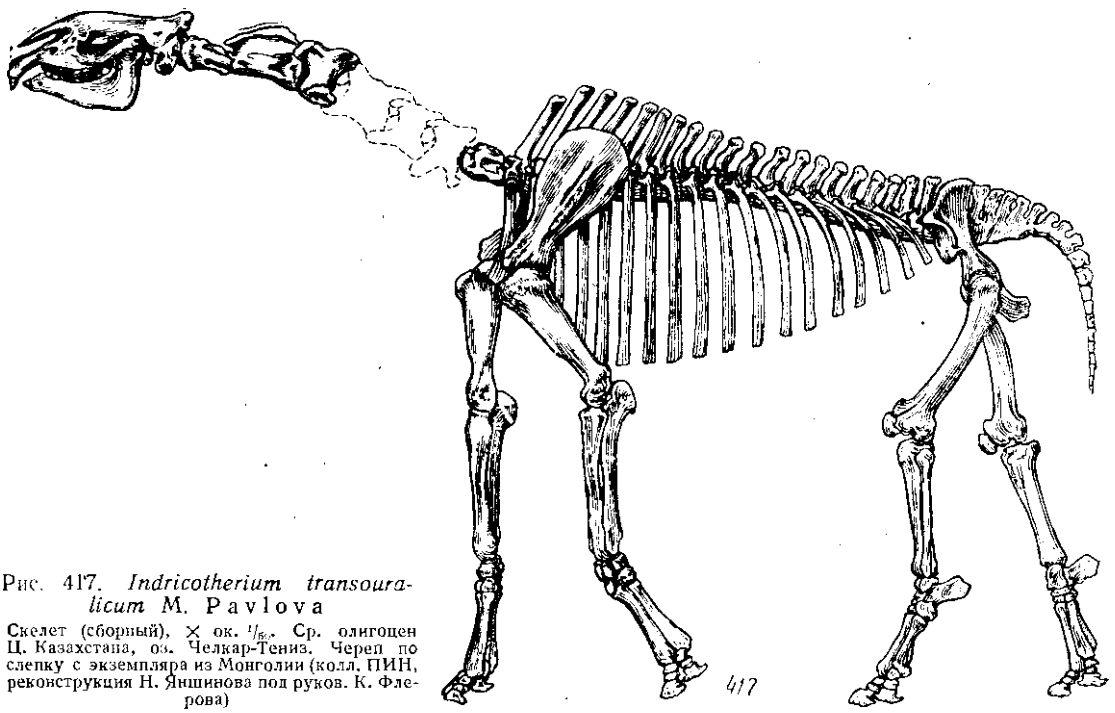
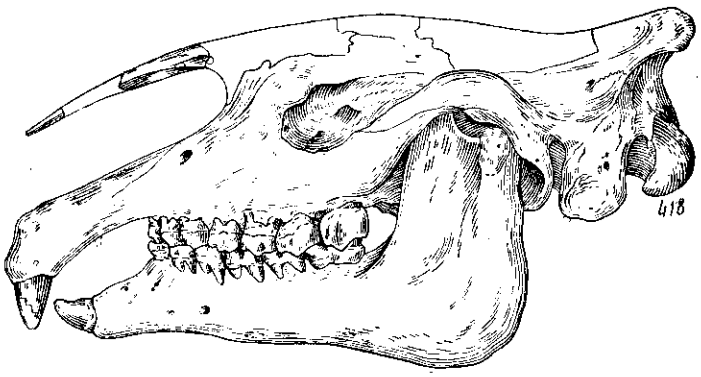
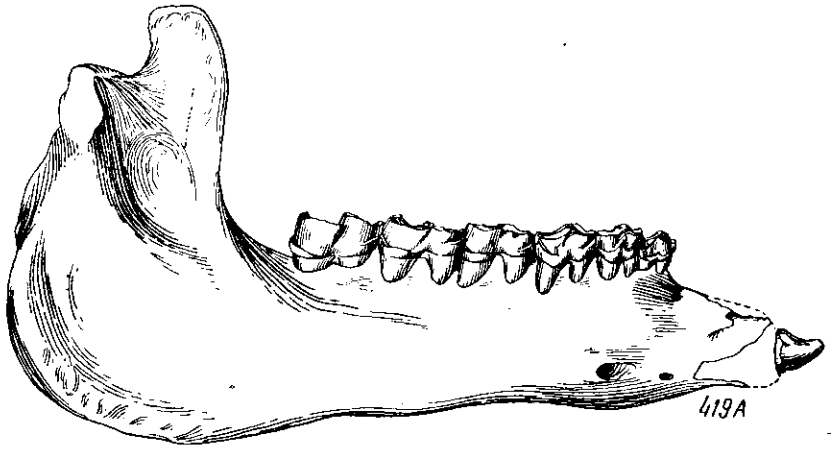
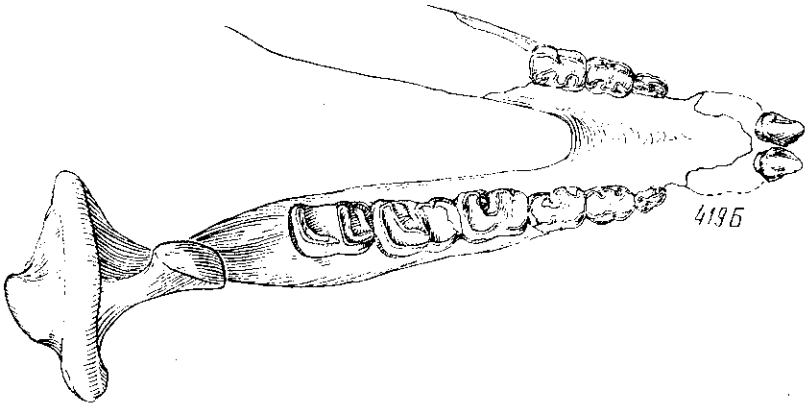


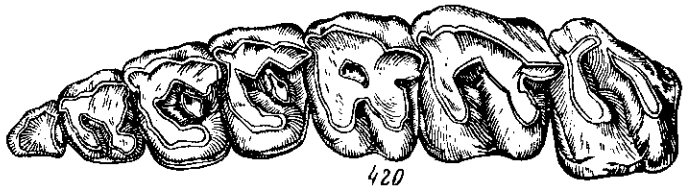
Рис. 417. *Indricotherium transouralicum* M. Pavlova

Скелет (сборный), × ок. 1/80. Ср. олигоцен Ц. Казахстана, оз. Челкар-Тениз. Череп по слепку с экземпляра из Монголии (колл. ПИН, реконструкция Н. Яншинова под руков. К. Флерова)









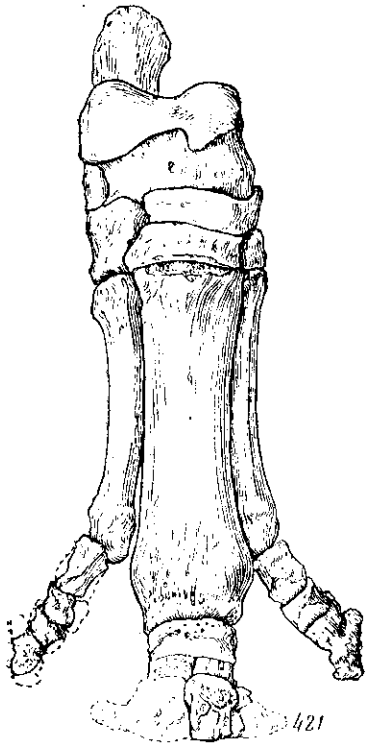


Рис. 418—421. *Indricotherium transouralicum* M. Pavlova

Рис. 418—череп, $\times 1/15$. Рис. 419—нижняя челюсть. *А*—сбоку, *Б*—сверху, × ок. $1/10$. Ср. олигоцен Монголии, Лу. Рис. 420—левые верхние коренные зубы, $\times 1/4$. Ср. олигоцен Ц. Казахстана оз. Челкар-Тениз. P^1 добавлен по экземпляру из Монголии (Granger and Gregory, 1936). Рис. 421—правая стопа, × $1/6$. Ср. олигоцен Монголии, Татал-Гол (колл. ПИН, № 475—1)

лант с маленькими полостями внутри крыльев; нижний блок плечевой кости с гребешком в наружной части; суставы запястья, заплюсны и пальцев с относительно рельефными, ясно выпукло-вогнутыми поверхностями; пятая пястная кость сравнительно большая; «ветви» копытных фаланг удлинены слабо, задние на боковых пальцах почти не длиннее передних. (Рис. 417—421.) Один вид. Ср. олигоцен Ц. Казахстана, Монголии, Китая.

Benaratherium Gabunia, 1955. Бенаратерий. Тип рода — *B. callistrati* Gabunia, 1955; ср. или в. олигоцен, Грузия (окр. сел. Бенара). Известна часть нижней челюсти с зубами, отдельные нижние переднекоренные и немногие кости конечностей. Размеры меньше, чем у других родов семейства, нижняя челюсть выше и менее суживается по направлению вперед под заднекоренными. Нижние переднекоренные со смешанными признаками тех же зубов у *Indricotherium* и *Paraceratherium*. Один вид из одного местонахождения. Indricotheriidae неясного родового положения известны из олигоцена Казахстана и, возможно, из нижнего(?) олигоцена Монголии (Громова, 1959). Неясна также родовая принадлежность остатков из Югославии, Монтенегро (Petronijevic und Thenius, 1957).

СЕМЕЙСТВО RHINOCEROTIDAE OWEN, 1845.

Размеры от небольших до крупных. Безрогие или с одним — двумя рогами (без костных стержней) на носовых или лобных костях, на которых в этом случае имеются бугристые, шероховатые участки — места прикрепления рогов. Череп удлиненный, относительно узкий. Носовые кости различной длины, иногда поддерживаются костной перегородкой, отсутствующей у представителей других семейств; стреловидного гребня нет; засуставный и заслуховой отростки соприкасаются или раздвинуты. Нижняя челюсть, в отличие от других носорогообразных, иногда с расширенным симфизным отделом. $I\frac{3-0}{3-0}C\frac{1-0}{1-0}P\frac{4-2}{4-2}M\frac{3}{3}$. Передние зубы нередко редуцированы, число резцов различно; I^1 и I_2 у некоторых специализированы в крупные бивни. Клыки почти всегда отсутствуют, кроме некоторых ранних форм. Коренные от низко- до высококоронковых; число P у поздних сокращено. Степень моляризации верхних P различна. Длина P^2—P^4 почти у всех больше половины длины M^1—M^3 (кроме Elasmotheriinae). Верхние заднекоренные с двумя поперечными гребнями, соединенными с наружным. Дополнительные складки гребней развиты в той или иной степени; переднее ребро приближено к парастилю; эктолоф M^3 не выступает назад за металоф или лишь немного (у некоторых ранних форм). Нижние заднекоренные образованы двумя полулуниями, изогнутыми под углом; наружная ветвь гиполофида присоединена к задней металофида; разделяющая их наружная долинка глубокая. Конечности длинные, стройные (всегда короче, чем у Indricotheriidae) или короткие, массивные; передние и задние всегда функционально трехпалые. Лучевая почти всегда опирается только на две кости запястья — ладьевидную и полулунную; на головку большой кости запястья опирается только полулунная первого ряда, которая внизу не вклинивается между костями второго ряда. Малый вертел бедренной кости в виде гребешка по внутреннему краю; третий — сильно развит, загнут вперед, находится почти на середине кости. Пястные и плюсневые относительно широкие, расположены почти рядом; боковые — немного у́же средних. Суставы запястья и заплюсны с хорошо развитым рельефом. Фаланги всех пальцев относительно короткие и широкие, третьи большей частью с относительно короткими «ветвями». Ср. эоцен — совр. Семь подсемейств: Caenopinae [1], Rhinocerotinae, Allaceropinae, Aceratheriinae, Teleoceratinae, Dicerorhininae, Elasmotheriinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО ALLACEROPINAE WOOD, 1932

Размеры небольшие. Угловой отдел нижней челюсти значительно выступает назад. Число резцов не установлено. В отличие от других Rhinocerotidae клыки [2] имеются в обеих челюстях; крупнее резцов. Коренные низкокоронковые, цемент отсутствует. По четыре верхних и нижних переднекоренных; верхние слабо моляризованы; в отличие от представителей других подсемейств воротничок на верхних P с выступающей треугольной вершиной на внутреннезаднем углу коронки. Парастильная складка на заднекоренных глубокая. Складки гребней на верхних заднекоренных отсутствуют, имеется лишь небольшое антекроше; протокон и гипокон едва обособлены бороздками от прото- и металофа. Скелет легкий; конечности длинные, стройные; передние с 3 пальцами. Череп и нижняя челюсть полностью неизвестны. Ср.—в. олигоцен. Один род.

[1] Представители подсем. Caenopinae известны из в. эоцена — н. плиоцена С. Америки, ср. эоцена — в. олигоцена З. Европы, в. (?) эоцена — ср. (?) олигоцена Азии. Недавно остатки *Eotrigonias* найдены в отложениях в. эоцена или н. олигоцена СССР (близ Владивостока).

[2] Некоторые авторы принимают за I_3.

Allaceropsis Wood, 1932. Аллацеропс. Тип рода—*Epiaceratherium turgaicum* Borissiak, 1915; ср. олигоцен, Казахстан (оз. Челкар-Тениз). (Рис. 422—425.) Один вид. Ср.-в. олигоцен Казахстана; ср. олигоцен Монголии.

ПОДСЕМЕЙСТВО ACERATHERIINAE DOLLO, 1885

Размеры от небольших до средних. Безрогие. Череп длинный. Носовые кости длинные или укороченные, прямые, узкие, суженные к переднему концу, гладкие; костная носовая перегородка отсутствует. Лобные кости гладкие[1]. Теменные гребни сближены; затылочный отдел высокий, узкий, немного наклонен назад. Заслуховой и засуставный отростки соприкасаются или слиты друг с другом, редко раздельны; симфизный отдел нижней челюсти спереди узкий; угловой отдел выступает назад в разной степени. Пара верхних резцов, две или одна нижних; первая пара верхних (I^1) и вторая нижних (I_2) увеличены. Коренные низкокоронковые, цемент отсутствует. Верхних переднекоренных — четыре, нижних—три, редко четыре; верхние, кроме P^1, моляризованы вполне или не полностью. Парастильная складка на заднекоренных глубокая; антекроше имеется всегда, кроше есть или отсутствует, криста бывает очень редко, слабая. Гипокон не обособлен от металофа, протокон от протолофа — слабо. Скелет легкий; конечности длинные, стройные, но массивнее, чем у Allaceropinae; передние с четырьмя или тремя пальцами. В. олигоцен — плиоцен.

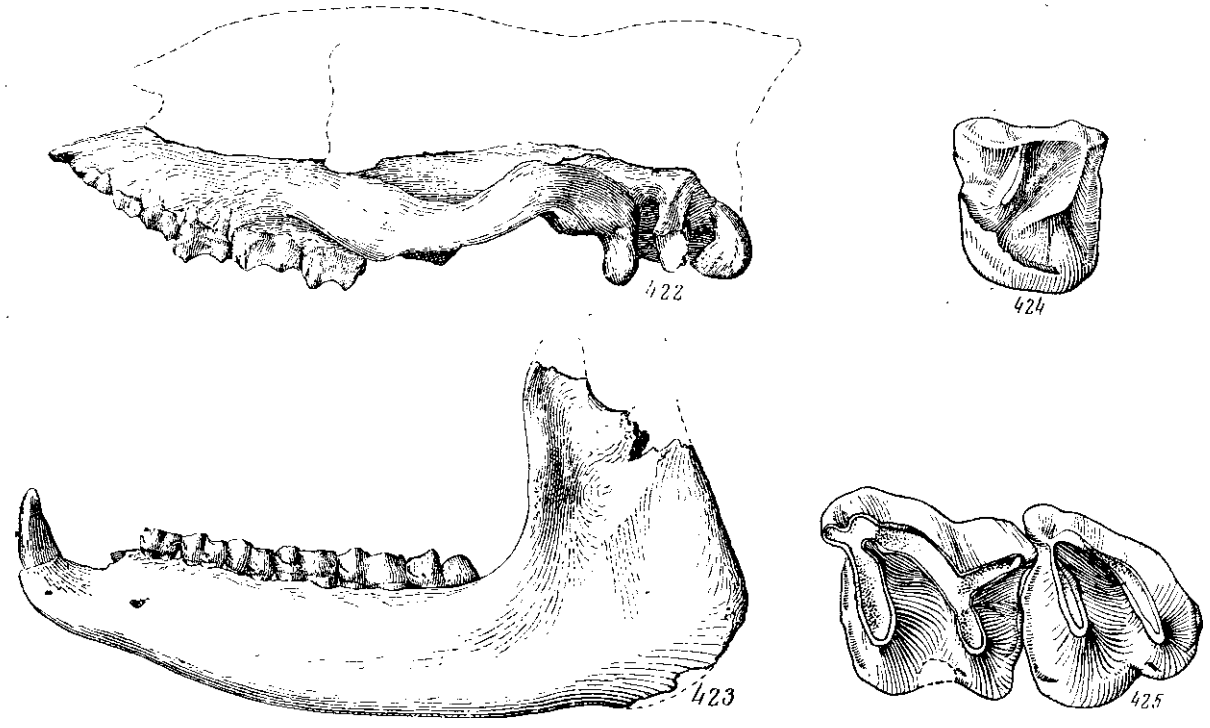


Рис. 422—425. *Allacerops turgaica* (Borissiak)

Рис. 422—череп, $\times^3/_9$ (колл. ПИН, № 1441). Рис. 423—нижняя челюсть, $\times^1/_4$ (колл. ПИН, № $^{1463}/_{23}$). Рис. 424—правый P^4, × ок. $^5/_8$ (колл. ПИН, № $^{1443}/_{136}$). Рис. 425—левые M^2, M^3, × ок. $^5/_8$. (С оригиналов. Борисяк, 1918). Ср. олигоцен Ц. Казахстана, оз. Челкар-Тениз

Aceratherium Kaup, 1832. Ацератерий. Тип рода — *A. incisivum* Kaup, 1832; н. плиоцен, Германия (Эппельсгейм). Размеры средние. Одна пара нижних резцов. Верхние переднекоренные вполне моляризованы. Антекроше и кроше развиты в разной степени. Лучевая опирается на две кости (ладьевидную и полулунную). (Рис. 426—428.) Более пяти видов. В. олигоцен — н. миоцен Казахстана; в. миоцен Крыма, Кавказа; в. миоцен — н. плиоцен Украины, Молдавии; в. олигоцен — плиоцен З. Европы; н.(?) миоцен — н. плиоцен Ю. и В. Азии.

Protaceratherium Abel, 1910. Протацератерий. Тип рода — *Rhinoceros minutus* Cuvier, 1822; в. олигоцен, Франция (Мой-

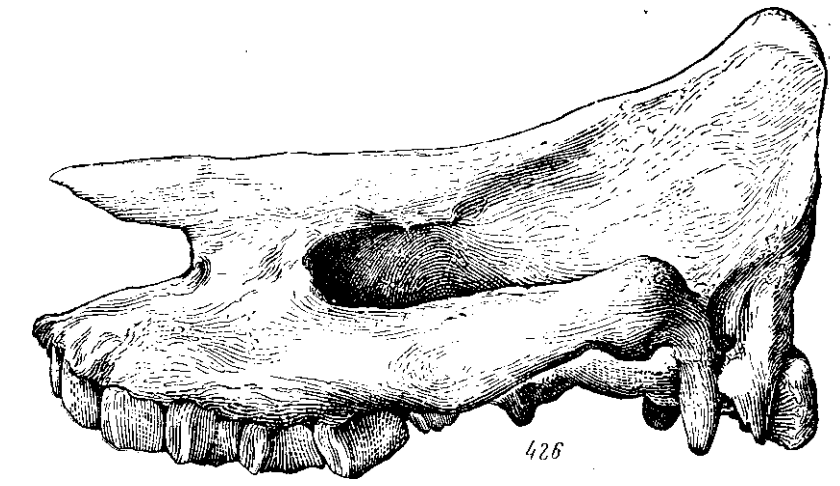
[1] Кроме одного случая у *Aceratherium incisivum* (Осборн, 1900, стр. 248).

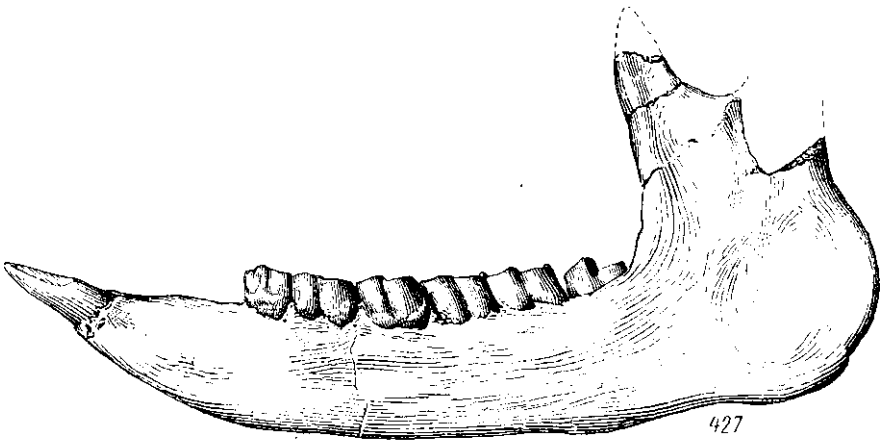
сак). Размеры небольшие. Две пары нижних резцов. Верхние переднекоренные вполне моляризованы. Антекроше больше, чем кроше. Известны только зубы и обломки нижних челюстей. Два вида. В. олигоцен Ю. Франции.

Plesiaceratherium Young, 1937. Плезиацератерий. Тип рода—*P. gracile* Young, 1937; в. миоцен, Китай (Шаньтунь). Сходен с *Aceratherium*, от которого отличается менее моляризованными верхними переднекоренными, менее глубокой парастильной складкой на верхних заднекоренных и сочленением лучевой с тремя костями запястья. Известны обломки челюстей, зубы и некоторые кости скелета. Один вид из одного местонахождения.

ПОДСЕМЕЙСТВО TELEOCERATINAE HAY, 1902

Размеры средние. Безрогие или с небольшим рогом на конце носовых костей[1]. Череп умеренно длинный. Носовые кости, носовая перегородка и лобные кости — как у Aceratheriinae, но на переднем конце носовых иногда имеется небольшая мозолистость. Теменные гребни сближены или отставлены друг от друга; затылочный отдел большей частью относительно низкий и широкий, не отклонен назад. Заслуховой и засуставный отростки слиты, иногда между ними остается небольшая щель. Симфизный отдел нижней челюсти спереди узкий или сильно расширен; угловой отдел слабо выступает назад. Верхних резцов нет или имеется одна пара, нижних — большей частью одна; I^1 и I_2 — крупные. Коренные низко- или высококоронковые, но всегда ниже, чем у Elasmotheriinae; цемент иногда имеется. Верхних переднекоренных четыре или три, нижних — три или два; верхние, кроме P^1, моляризованы. На верхних заднекоренных парастильная складка глубокая или мелкая; антекроше хорошо развито, кроше — слабое или сильное, криста иногда бывает слабая; протокон обособлен от протолофа хорошо, гипокон от металофа — слабо. Скелет массивнее, чем у Aceratheriinae; конечности короткие; число пальцев на передней конечности — как у Aceratheriinae. В. олигоцен — н. плиоцен.





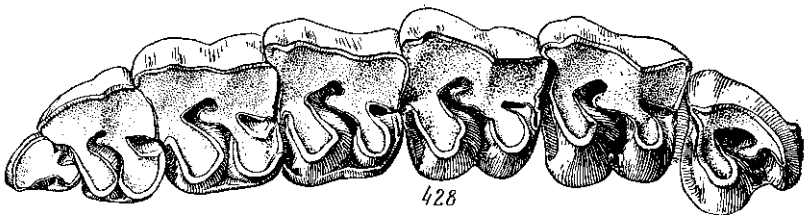
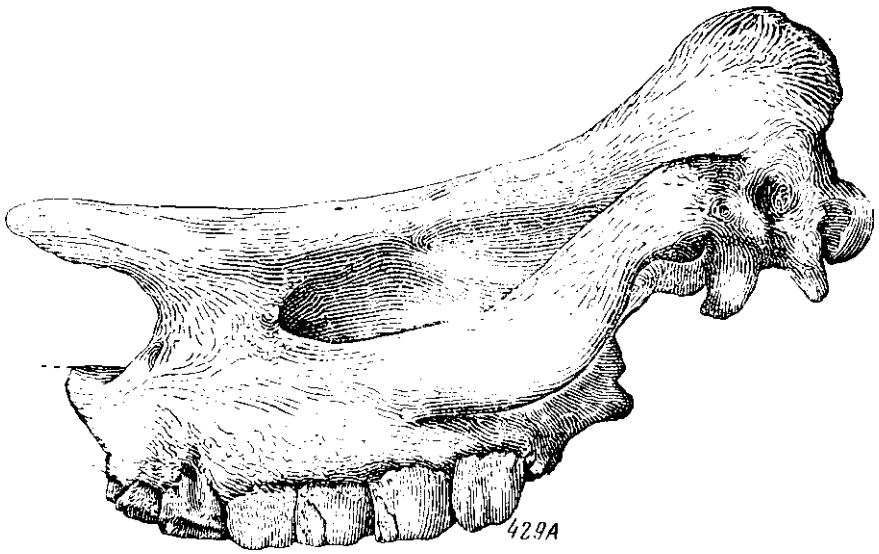


Рис. 426—428. *Aceratherium incisivum* Kaup

Рис. 426—череп, $\times^2/_9$ (колл. ПИН, № $^{1256}/_{2856}$). Рис. 427—нижняя челюсть, $\times^2/_9$ (колл. ПИН, № 1256—285). Рис. 428. Левые P^1—M^3, $\times^4/_9$. В. миоцен (мэотис) Молдавии, Тараклия

[1] Возможно, у самцов.

Brachypotherium Roger, 1904. Брахипотерий. Тип рода — *Rhinoceros brachypus* Lartet, 1837; в. миоцен, Франция (Сансан). Имеются небольшой рог и мозолистость на конце носовых костей.[1] Носовые кости обычно короткие; теменные гребни иногда сближены. Симфизный отдел нижней челюсти спереди слабо расширен. По паре верхних и нижних резцов (I^1, I_2). Коренные низкокоронковые; цемент не развит. Верхних переднекоренных четыре, нижних — четыре или три. Парастильная складка на верхних заднекоренных глубокая; кроше слабое, криста не развита. Передние конечности с четырьмя пальцами, пятый укорочен. (Рис. 429—430.) Более пяти видов. В. олигоцен — ср. миоцен Казахстана (Бет-Пак-Дала, среднее течение р. Джиланчика, Аральское море); в. олигоцен — н. плиоцен З. Европы; миоцен Японии.



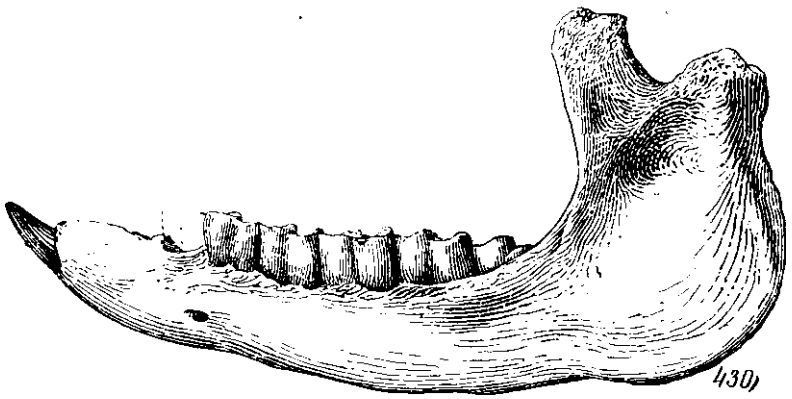
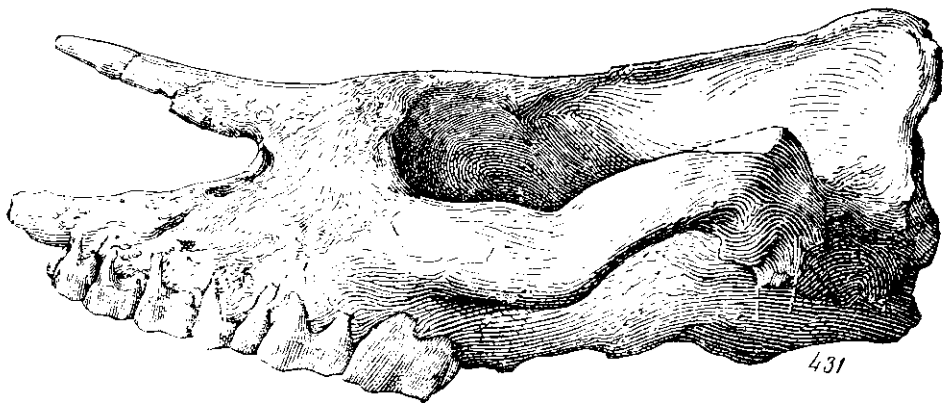


Рис. 429—430. *Brachypotherium aurelianense* var. *gailiti* Borissiak
Рис. 429. *А*—череп, $\times^2/_9$ (колл. ПИН, № 1401—399); *Б*—правые P^1—M^3, $\times^2/_3$ (колл. ПИН, № $^{1401}/_{906}$).
Рис. 430—нижняя челюсть, $\times^2/_9$ (колл. ПИН). Н. миоцен Ц. Казахстана, р. Джиланчик

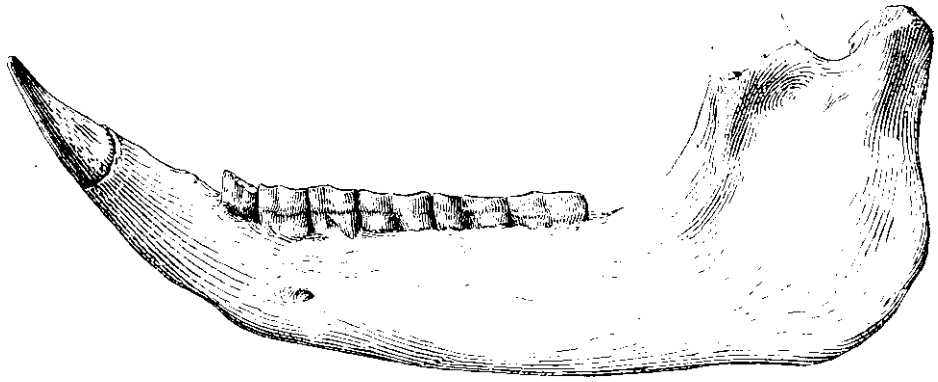
Chilotherium Ringström, 1924. Хилотерий. Тип рода—*Ch. andersoni* Ringström, 1924; н. плиоцен, Китай (Шаньси). Безрогие, мозолистости на конце носовых костей нет. Носовые кости длинные, теменные гребни отставлены друг от друга. Симфизный отдел нижней челюсти спереди очень широкий. Верхние резцы отсутствуют. Коренные высококоронковые; цемент на них имеется. Верхних переднекоренных — четыре, нижних — три; на верхних заднекоренных парастильная складка мелкая; кроше сильное, криста иногда есть. Передние конечности с тремя пальцами. (Рис. 431—433). Около десяти видов. В. миоцен — н. плиоцен В. и С. Казахстана, Киргизии; в. миоцен Ю. Украины, Молдавии; миоцен — н. плиоцен Азии; н. плиоцен ю.-в. З. Европы, Турции.

Aprotodon F. Cooper, 1918. Апротодонт. Тип рода—*A. smithwoodwardi* F. Cooper, 1915; в. олигоцен или н. миоцен, Белуджистан. Близок к *Chilotherium*; отличия: нижние резцы в сечении более округлые, а симфизный отдел относительно шире спереди и у́же сзади. Известны лишь обломки нижней челюсти. (Рис. 434, 435.) Два вида. В СССР — в. олигоцен или

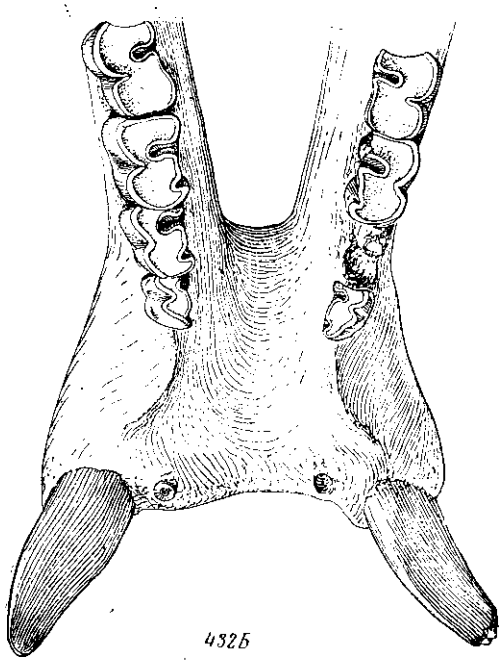
[1] Возможно, у самцов.



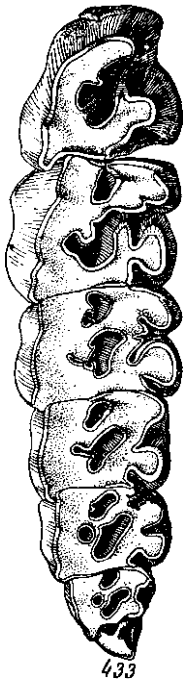
431



432А



432Б



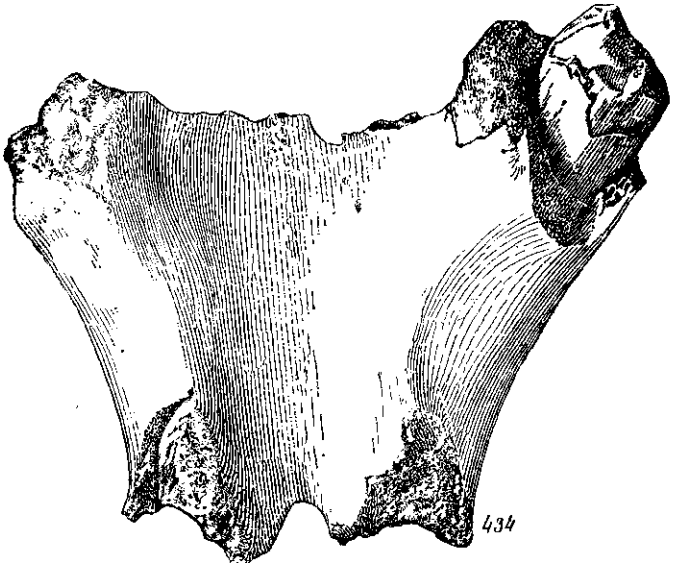
433

Рис. 431—433. *Chilotherium schlosseri* (Weber)

—череп, $\times^{3}/_{8}$ (колл. ПИН, № 2346). Рис. 432. *А*—нижняя челюсть, $\times^{3}/_{8}$ (колл. ПИН, № $^{3413}/_{454}$); *Б*—симфизный отдел нижней че- $\times^{1}/_{3}$ (колл. ПИН, № $^{2113}/_{454}$). Рис. 433—левые P^{1}—M^{3}, $\times^{1}/_{3}$ (колл. ПИН, № $^{3418}/_{870}$). В. миоцен или н. плиоцен В. Казахстана, г. Павлодар

н. (?) миоцен З. Казахстана (Аральское море); в. олигоцен или н. миоцен Белуджистана.

Teleoceras Hatcher, 1894. Телеоцерас. Тип рода — *Aphelops fossiger* Cope, 1879; н. плиоцен С. Америки. Череп и нижняя челюсть — как у *Brachypotherium*. По паре верхних и по две пары нижних резцов; I_1 — маленький; I^1 и I_2 — крупные. Коренные зубы высококоронковые, цемент на них развит. Верхних переднекоренных три, нижних — три или два. На верхних заднекоренных парастильная складка глубокая; кроше больше, чем у *Brachypotherium*, но меньше, чем у *Chilotherium*; кристы нет. Конечности очень укороченные, по три пальца на передних и задних. Около пяти видов. В. миоцен — н. плиоцен С. Америки; н. миоцен Африки (Египет).



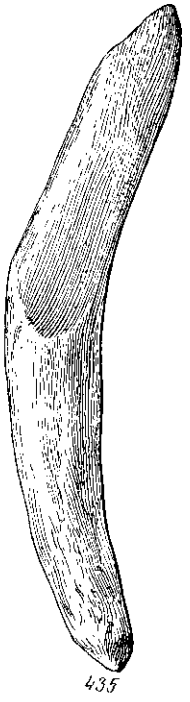


Рис. 434—435. *Aprotodon borissiaki* Beliajeva

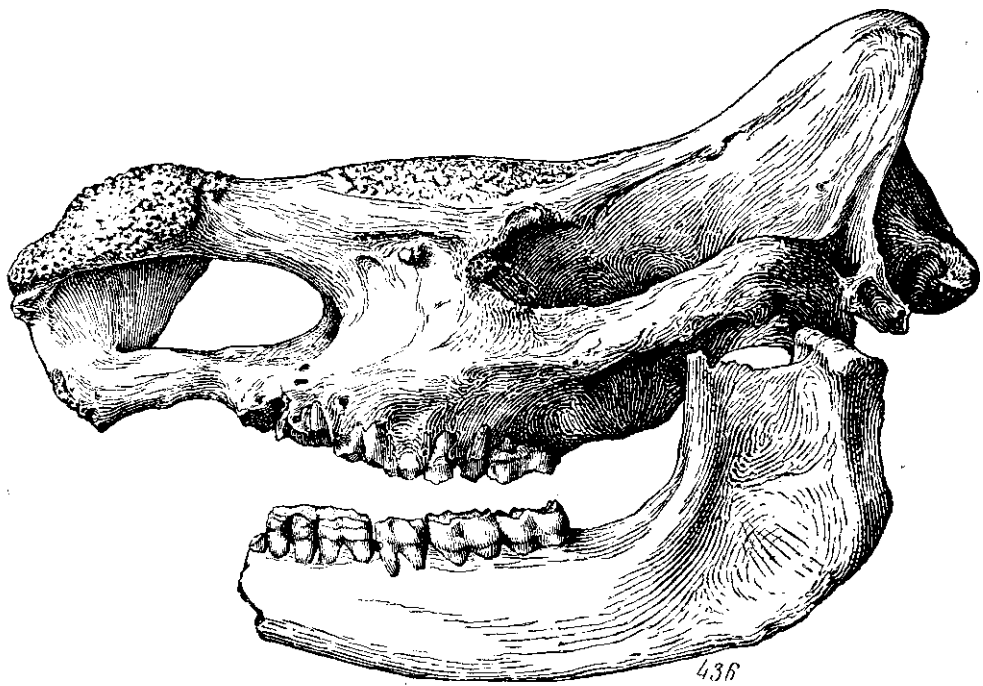
Рис. 434—симфизный отдел нижней челюсти, × ок. 1/2 (колл. ПИН, № 210—105). Рис. 435—правый I_2, ×3/8 (колл. ПИН, № 210—106). С оригиналов (Беляева, 1954). Н. миоцен (?) З. Казахстана, Северное Приаралье

ПОДСЕМЕЙСТВО DICERORHININAE SIMPSON, 1945

Размеры от средних до крупных. Безрогие (ранние формы) или с рогами, по одному на носовых и лобных костях; мозолистости на носовых и лобных отсутствуют (у ранних форм) или имеются. Череп умеренно или очень длинный. Носовые кости различной длины и формы в зависимости от отсутствия или присутствия рогов и носовой перегородки. Теменные гребни сближены или отставлены друг от друга. Форма затылочного отдела различна. Заслуховой и засуставный отростки обычно слиты. Симфизный отдел нижней челюсти спереди узкий или расширен, угловой отдел выступает назад слабо или не выступает. Большей частью по одной паре верхних и нижних резцов; иногда верхние отсутствуют. Коренные от низко- до высококоронковых (но верхних заднекоренных парастильная складка глубокая или мелкая; кроше и антекроше хорошо развиты, криста имеется не всегда; протокон и гипокон обособлены от поперечных гребней нерезко. Скелет легкий или более массивный; конечности длинные или несколько укорочены; передние с тремя пальцами. В. олигоцен — ныне.

Dicerorhinus Gloger, 1841 (=*Ceratorhinus* Gray, 1867). Дицерорин. Тип рода — *Rhinoceros sumatrensis* Cuvier, 1817; совр., Ю. Азия. Размеры средние или крупные. Рога есть или отсутствуют. Череп от умеренно длинного до длинного. Носовые кости длин-

ные, узкие или широкие, изогнутые на переднем конце вниз; костная перегородка отсутствует или развита не полностью. Затылочный отдел наклонен назад несильно. Симфизный отдел нижней челюсти спереди узкий. Большей частью по одной паре резцов. На заднекоренных парастильная складка глубокая; кроше иногда ветвится на конце; криста слабая, иногда также разветвляется на конце, но не сливается с кроше; поперечные гребни верхних заднекоренных направлены немного



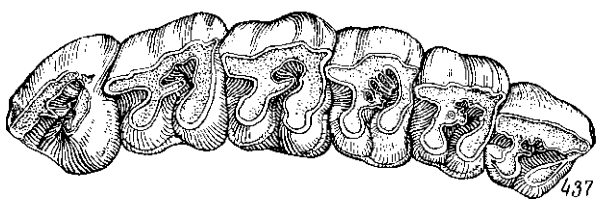


Рис. 436—437. *Dicerorhinus etruscus* (Falconer)
Рис. 436 — череп и нижняя челюсть, $\times^1/_5$. В. плиоцен С. Кавказа (колл. ГИН). Рис. 437 — правые P^2—M^3, $\times^1/_3$. В. плиоцен Италии (Falconer, 1868)

вкось к продольной оси зуба. Конечности относительно длинные. (Рис. 436, 437.) Около десяти видов. В. олигоцен — н. плейстоцен З. и Ц. Казахстана, Кавказа, В. Сибири, Поволжья, Заволжья, Украины, Молдавии; в. олигоцен — плейстоцен З. Европы; н. плиоцен — ныне Азии; плейстоцен С. Африки.

Coelodonta Bronn, 1831. Целодонта. Тип рода — *Rhinoceros antiquitatis* Blumenbach, 1807; плейстоцен Сибири (?). Размеры крупные. Два рога, по одному на носовых и лобных костях. Череп очень длинный. Носовые кости длинные, широкие, загнуты вниз. Костная носовая перегородка имеется, у взрослых полная[1]. Затылочный отдел сильно отклонен назад. Симфизный отдел нижней челюсти спереди расширен. Резцы отсутствуют[2]. Коренные высококоронковые, с цементом. Криста и кроше хорошо развиты, не разветвлены, сливаются друг с другом при стирании зуба, отделяя замкнутую дополнительную долинку. Поперечные гребни на верхних заднекоренных направлены очень косо к продольной оси зуба. Конечности укороченные, относительно массивные. (Рис. 438.) Два вида. В СССР широко распространен в ср. и в. плейстоцене (шерстистый или волосатый носорог), кроме Закавказья и крайнего юга на азиатской территории; в. плейстоцен Европы, Азии, С. Африки.

Diceros Gray, 1821. Дицерос. Тип рода — *Rhinoceros bicornis* L., 1766. Два вида. Находки в СССР (в. миоцен Украины и Молдавии) недостоверны; в. миоцен—н. плио-

[1] У самок, возможно, не всегда.
[2] Если имеются, то очень маленькие и рано выпадающие.

цен З. Европы, плейстоцен — совр. Ю. Африки.

Кроме того: *Ceratotherium* Gray, 1867 (плейстоцен — совр. Ц. и Ю. Африки).

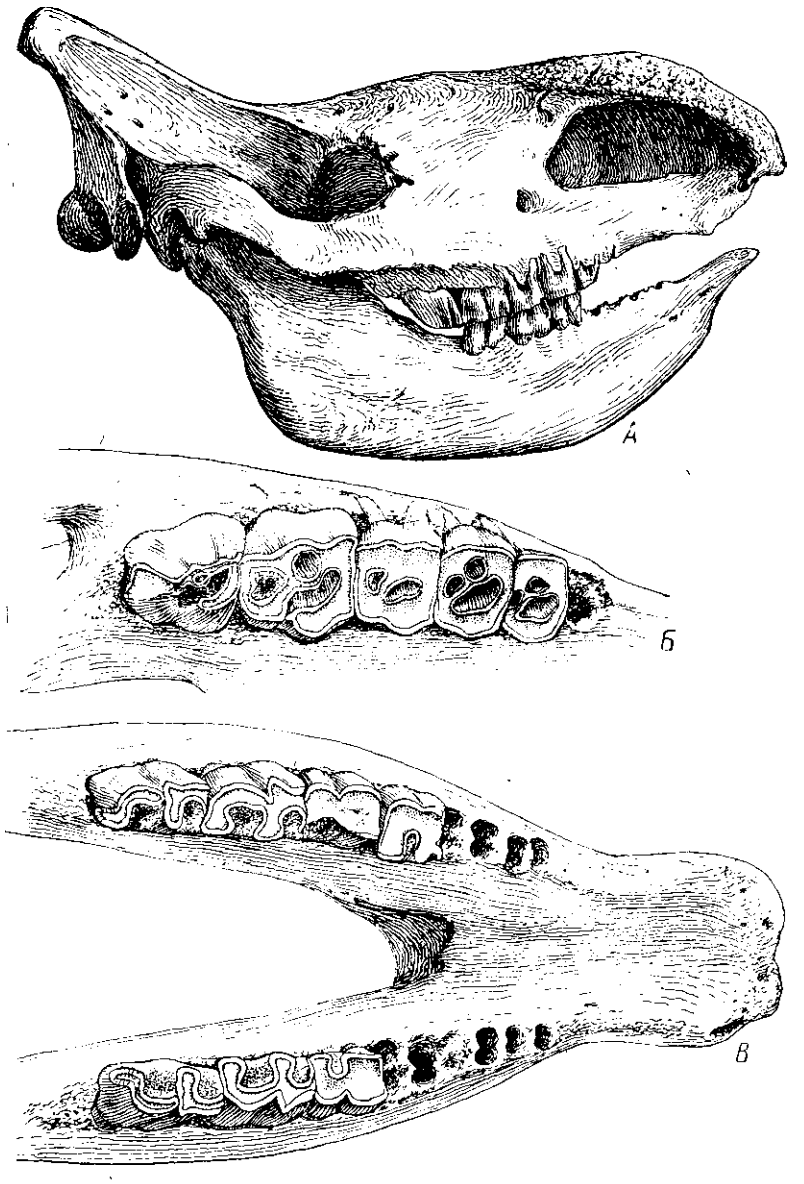


Рис. 438. *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach
А — череп, $\times^1/_8$; *Б* — правые P^3—M^3, $\times^1/_3$; *В* — передний отдел нижней челюсти с коренными зубами, $\times^1/_3$. В. плейстоцен СССР (ЗИН, № 10725)

ПОДСЕМЕЙСТВО ELASMOTHERIINAE DOLLO, 1885 [1]

Размеры от средних до крупных. Коренные субгипсодонтные или гипсодонтные, призматические. Цемент развит у поздних форм очень сильно. Эмаль слабо или, у поздних представителей, сильно складчатая. По три или по два моляризованных переднекорневых. Н.(?) миоцен — ср. плейстоцен.

Elasmotherium Fischer, 1808. Эласмотерий. Тип рода — *E. sibiricum* Fischer, 1808; Сибирь(?) [2]. Размеры крупные. Череп длинный, с рогом на куполообразном вздутии лобных костей; возможно, небольшой рог также на конце носовых. Носовые кости длинные, прямые, суживающиеся к переднему концу, на котором развита небольшая шероховатость. Костная носовая перегородка полная. Теменные гребни широко отставлены друг от друга. Затылочный отдел низкий, широкий, назад не отклонен. Заслуховой и засуставный отростки раздельны. Симфизный отдел нижней челюсти спереди немного расширен; угловой отдел челюсти назад не выступает. Резцы отсутствуют [3]. Коренные очень высокие, призматические; цемент сильно развит, эмаль очень складчатая. По три или два верхних и нижних переднекоренных. Парастильная складка почти не развита. Криста и антекроше сильно развиты, нередко имеется кристелла; кроше слабое, иногда почти отсутствует. Протокон резко обособлен от протолофа, гипокон от металофа отделен неотчетливо. Передние конечности с тремя функционирующими пальцами, пятая пястная очень небольшая. (Рис. 439—441.) Два вида [4]. В. плиоцен—ср. плейстоцен СССР — Украины, Кавказа, Поволжья, Заволжья, Приуралья, Узбекистана, Казахстана, В. Сибири; в. плиоцен — н. плейстоцен Китая, З. Европы(?).

Sinotherium Ringström, 1922. Синотерий. Тип рода — *S. lagrelii* Ringstr., 1922;

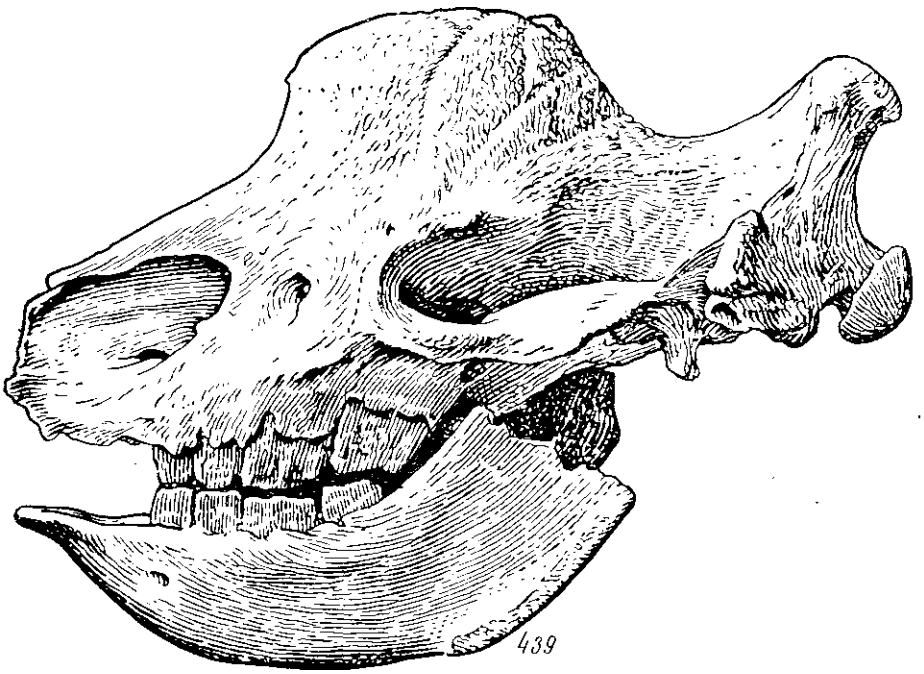
[1] Характеристика черепа и скелета не дана из-за отсутствия сведений для части родов (за исключением *Elasmotherium*).

[2] Точное местонахождение и возраст неизвестны.

[3] Если имеются, то небольшие, рано выпадающие.

[4] Новые виды *E. inexpectatum* из н. плейстоцена Шаньси(?) и *E. pei* из ср. или в. плейстоцена Ю. Шаньси (Minchen Chow, 1958) недостаточно обоснованы.

н. плиоцен, Китай (Шаньси). Размеры крупные. Череп и нижняя челюсть известны по обломкам. Коренные высококоронковые. Цемент развит несильно, складчатость эмали умеренная. По три верхних и нижних переднекоренных. Парастильная складка имеется; антекроше и криста развиты умеренно, кроше небольшое или отсутствует. Протокон резко отделен от протолофа, гипокон — ясной выемкой от металофа. Известны немногие кости скелета. (Рис. 442.) Один вид[1]. В. миоцен — н. плиоцен (?) В. Казахстана; н. плиоцен Китая (Шаньси).



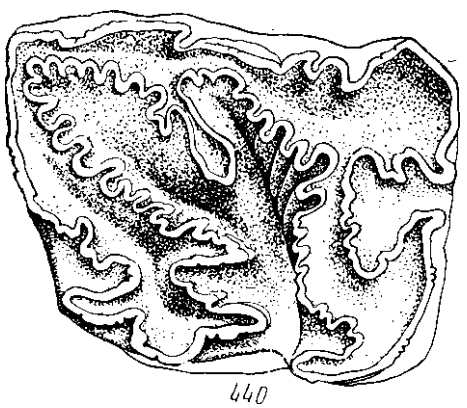


Рис. 439—441. *Elasmotherium sibiricum* Fischer

Рис. 439—череп (колл. ЗИН, № 10792) и нижняя челюсть (колл. ЗИН, № 10793), $\times^1/_8$. Плейстоцен Волги, Лучка (Brandt, 1878). Рис. 440—левый M^2, × ок. 1. Плейстоцен Волги, Астрахань (МГРИ). Рис. 441—правый M_3, $\times^2/_3$. Плейстоцен Европейской части СССР (Brandt, 1864)

Hispanotherium Crusafont Pairo, 1948. Испанотерий. Ср. миоцен, Испания, Португалия. Возможно, к этому же подсемейству принадлежит *Gobitherium* Kretzoi, 1943. Н. миоцен — н. плиоцен Монголии (Гоби).

[1] Новый вид *S. simplex* из н. плиоцена Шаньси (?) (Minchen Chow, 1958) мало обоснован.

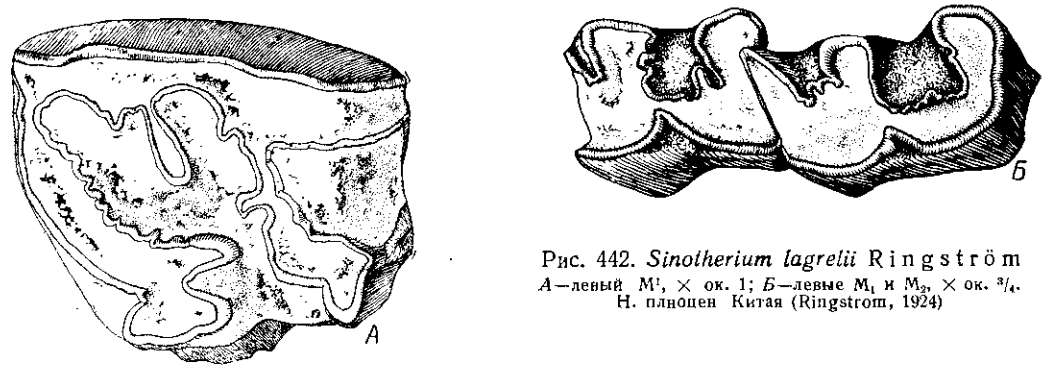


Рис. 442. *Sinotherium lagrelii* Ringström
А—левый M^1, × ок. 1; *Б*—левые M_1 и M_2, × ок. $^3/_4$.
Н. плиоцен Китая (Ringstrom, 1924)

ЛИТЕРАТУРА

Аванян Л. А., 1952. Остатки *Equus stenonis* из четвертичных отложений Армении. Научн. тр. Ереван. гос. ун-та, т. XXXVI, стр. 109—117.

Беляева Е. И., 1952. Примитивные носорогообразные Монголии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLI, стр. 120—142. — 1954_1. Новые материалы по третичным носорогообразным Казахстана. Третичные млекопитающие. Вып. 2. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLVII, стр. 24—54. — 1954_2. О находках анхитерия в Казахстане. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XVII, стр. 55—60; — 1954_3. Халикотериниды Советского Союза и Монголии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. LV, стр. 44—84.— 1960. Об ацератериях Монголии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. LXXVII, стр. 112—130. См. также: Beliajeva E. J. 1959. Бирюков М. Д., 1959. Новый гигантский носорог — пристинотерий и его стратиграфическое значение. Автор. диссерт. Алма-Ата, стр. 1—8. Борисяк А. А., 1914. О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* nov. sp. Изв. АН СССР, VI сер., т. VIII, № 9, стр. 555—586. — 1914, 1915. Севастопольская фауна млекопитающих. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 87, стр. 1—150; вып. 137, стр. 1—47. — 1915. Об индрикотерии (*Indricotherium* nov. gen.). Геол. вести., т. I, № 3, стр. 131—134. — 1917. Остеология индрикотерия. Изв. АН, VI сер., т. 11, № 4, стр. 287—299. — 1918_1. Остеология *Epiaceratherium turgaicum* nov. sp. Монография 1. Русск. Палеонт. об-во, Петроград, стр. 1—68; рез. франц., стр. 69—82. — 1918_2. Об остатках лофиодонтной формы из индрикотериевых слоев Тургайской области. Изв. Росс. АН, стр. 1319—1322. — 1920. Об остатках Chalicotherioidea из олигоценовых отложений Тургайской обл. Изв. Росс. АН, VI сер., т. XIII, № 12—15 (1919), стр. 687—710. — 1921. О нижней челюсти маленького носорога из индрикотериевых слоев Тургайской области. Изв. АН СССР, VI сер., т. XV, стр. 397—402. — 1923. О роде *Indricotherium* nov. gen. (сем. Rhinocerotidae). Зап. Росс. АН, ОФМ, VIII сер., т. 35, № 6, стр. 1—128. — 1924_1. *Indricotherium* and *Baluchitherium*. Докл. АН СССР, июль—сентябрь, стр. 148—149. — 1924_2. Новые материалы по подсем. Indricotheriinae Boriss. Изв. Росс. АН, VI сер., т. XVIII, № 1—11, стр. 127—150. — 1938. Об остатках анхитерия из среднемиоценовых отложений Северного Кавказа. Изв. АН СССР, мат.-ест., стр. 207—217. — 1939. О новом представителе сем. Indricotheriidae. В кн.: «Академику Обручеву», т. 2, АН СССР, стр. 271—276. — 1940. *Phyllotillon* (?) *betpakdalensis* (Fierov). Докл. АН СССР, т. XXVI, № 18, стр. 841—844. — 1944. Халикотерий как биологический тип. Зоол. журн., т. XXIII, № 4, стр. 125—134. — 1945. Об остатках представителей сем. Equidae из среднего миоцена Северного Кавказа. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XIII, вып. 1, стр. 1—52. — 1946. Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XIII, вып. 3, стр. 1—134. — 1954. О древнейшем ацератерии из Казахстана. Третичные млекопитающие. Вып. 2. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLVII, стр. 5—23. См. также: Borissiak A. A., 1921, 1926, 1927, 1938, 1945. Борисяк А. А. и Беляева Е. И., 1948. Местонахождения третичных наземных млекопитающих на территории СССР, Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XV, вып. 3, стр. 5—114.

Габуния Л. К., 1951_1. О представителях сем. Indricotheriidae из олигоценовых отложений Грузии. Докл. АН СССР, т. LXXXI, № 6, стр. 1135—1137. — 1951_2. Об остатках халикотерия из третичных отложений Грузии. Сообщ. АН Груз. ССР, т. XII, № 3, стр. 279—284.— 1953. Олигоценовая фауна млекопитающих Грузии. «Природа», № 4, стр. 109—111. — 1954. К истории гиппарионов. Автор. дисс. АН Груз. ССР. — 1955. О своеобразном представителе сем. Indricotheriidae из олигоцена Грузии. Докл. АН Арм. ССР, т. XXI, № 4, стр. 177—182. — 1957. О халикотерии из эоцена юга Грузии. Докл. АН СССР, т. 116, № 1, стр. 137—140. — 1959. К истории гиппарионов. АН СССР, стр. 1—570. Гаджиев В. Г., 1953. Бинагадинский ископаемый осел (*Eguus* cf. *hidruntinus* Reg.). АН Азерб. ССР. Тр. Ест.-Ист. музея им. Зардаби, вып. VI, стр. 5. Громова Вера, 1949. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XVII, вып. 1, стр. 3—375; вып. 2, стр. 5—162. — 1952_1. Новые находки анхитерия в Монголии. Тр. Палеон. ин-та, т. XLI, стр. 1—87. — 1952_2. Гиппарионы (род *Hipparion*). Тр. Палеон. ин-та, т. XXXVI, стр. 1—406. — 1952_3. Примитивные тапирообразные из палеогена Монголии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLI, стр. 99—199. — 1954. Болотные носороги (Amynodontidae) Монголии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. LV, стр. 86—188. — 1959. Гигантские носороги. Тр. Палеон. ин-та, т. LXXI, стр. 1—164. — 1960_1. Первая находка в Советском Союзе аминодонта (новый род *Procadurcodon*). Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. LXXVII, стр. 131—153. — 1960_2. Новые материалы по палеогеновым тапирообразным Азии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. LXXVII, стр. 75—110. См. также: Gromova Vera, 1958.

Иваньев А. Н. и Флоренсов И. А. 1958. Находки остатков гиппарионов в долине р. Чикоя. Тр. В.-Сиб. Фил. АН СССР, сер. геол., вып. 8, стр. 63—83.

Касьяненко В. Г., 1947. Аппарат движения и опоры лошади. Киев. Ковалевский В. О., 1948. Об *Anchitherium aurelianense* Cuvier. Палеонтология лошадей. Изд. АН СССР. Короткевич Е. Л., 1958_1. Новый вид хилотерия из верхнесарматских отложений Украины. Доповіді АН УРСР, № 12, стр. 1372—1376. —

1958$_2$. О некоторых особенностях строения конечностей сарматского хилотерия. Доповіді АН УРСР, № 4, стр. 467—471. Крокос В. И., 1915. *Rhinoceros longirostris* nov. sp. из плиоцена Ю. Бессарабии. Зап. Новорос. об-ва естеств., т. XLI, стр. 203—223. — 1917. *Aceratherium simplex* nov. sp., из мэотических отложений с. Тудорова, Бессарабской губ. Аккерманского уезда Зап. Новорос. об-ва естеств., т. XLI, стр. 1—14.

Макарова Л. А., 1955. Первые находки остатков лошади Стенона в Казахстане. Мат. по ист. фауны и флоры Казахстана, т. 1, АН Каз. ССР, стр. 29—39. Павлова М., 1905. *Rhinoceros Schleiermacheri* Kaup из окрестностей г. Ананьева. Ежегод. по геол. и минер. России, т. VII, вып. 5, стр. 1—22. — 1916. *Elasmotherium sibiricum* Ставропольской губернии и в других местах. Зап. Геол. отд. об-ва любит. естеств., антроп. и этногр., стр. 68—80. — 1925. Ископаемые млекопитающие из Тираспольского гравия Херсонской губ. Мем. геол. отд. об-ва любит. естеств., антроп. и этногр., вып. 3, стр. 5—74. См. также Pavlow Marie: 1889, 1891, 1892, 1893, 1913, 1914, 1925.

Слодкевич В. С., 1930. К остеологии передней конечности *Elasmotherium caucasicum*. Тр. Геол. музея АН СССР, т. VI, стр. 9—30. Соколов И. И., 1959. Копытные звери (отряды Perissodactyla, Artiodactyla). Фауна СССР. Млекопитающие, т. 1, вып. 3, нов. сер., № 77, Зоол. ин-т АН СССР, стр. 3—640.

Теряев В. А., 1929. О строении зубов и синонимика *Elasmotherium* Fisch. и *Enigmathertum* M. Pavlov. Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, т. XXXVIII, № 3—4, стр. 463—496. — 1930. Был ли *Elasmotherium* трехпалым? Ежег. Всер. Палеонт. об-ва (1928—1929), т. VIII, стр. 77—82. — 1948. Геологическое положение горболобого носорога (эласмотерия). Сов. геология, № 34, стр. 81—89. Трофимов Б. А., 1953. Древнетретичные млекопитающие на Дальнем Востоке СССР. «Природа», № 12, стр. 111—112.

Флеров К. К., 1938. Об остатках Ungulata из Бет-Пак-Дала. Докл. АН СССР, т. XXI, № 1—2, стр. 95—96.

Хоменко И. П., 1914. Мэотическая фауна с. Тараклии Бендерского уезда Fissipedia, Rodentia, Rhinocerinae, Equinae, Suidae, Proboscidea. Тр. Бессараб. об-ва естеств., т. V, стр. 1—55.

Яновская Н. М., 1953. Первая находка бронтотерия в СССР. Докл. АН СССР, т. 93, № 1, стр. 147—149. — 1954. Новый род Embolotheriinae из палеогена Монголии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. 55, вып. 3, стр. 5—43. — 1957. Первая находка *Rhinotitan* из сем. Brontotheriidae в СССР. Vert. Palas., vol. 1, No. 3, pp. 187—192.

Abel O., 1910. Kritische Untersuchungen über die palaeogenen Rhinocerotiden Europas. Abh. K. K. Geol. Reichsanst., Vienne, vol. 20, Hf. 3, SS. 1—52. — 1920. Studien über die Lebensweise von *Chalicotherium*. Acta zoologica, vol. I, SS. 1—60. — 1926. Die Molarisierung der Oberen Prämolaren von *Hyracodon nebrascensis* Leidy. Pal. Zeitschr., vol. VIII, Hf. 3, SS. 224—245. Andrews R., 1932. The new conquest of Central Asia: a narrative of the Central asiatic Expedition in Mongolia and China, 1921—1930, N. J., pp. 1—678. Arambourg C., 1948. Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. Mus. Nat. Hist., t. I, fasc. III, pt. 2, pp. 231—558.

Beliajeva E., 1959. Sur la découverte de Rhinoceros tertiaires anciens dans la Province Maritime de l'URSS. Vert. Palas, vol. III, n° 2, pp. 81—92. Böckh J. 1876. *Brachydiastematherium transilvanicum* Böckh et Maty, ein neues Pachydermen-genus aus den eocänen Schichten Siebenbürgens. K. geol. Anstalt Mitt. aus Jahrb., Bd. 4, SS. 125—150. Borissiak A., 1921. The remains of Chalicotherioidea of the Turgai Region. Ежег. Русск. палеон. об-ва, т. III, стр. 43—51. — 1926. On the lower jaw of a small *Rhinoceros* from the Indricotherium beds. Ежег. Русск. палеон. об-ва (1922—1924), т. IV, стр. 39—44. — 1927$_1$. *Aceratherium* Depereti nov. sp. from the Jilancik beds. Bull. Acad. Sc. URSS, VI, ser., vol. XXI, pp. 769—786. — 1927$_2$. *Brachypotherium aurelianense* Nouel var. nov. *Gailiti* from the Miocene deposits of the Turgai region. Bull. Acad. Sc. URSS, VI ser., vol. XXI, No. 3—4, pp. 273—286. — 1938. A new *Dicerorhinus* from the middle Miocene of North Caucasus. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. VIII, № 2, стр. 1—68. — 1945. The Chalicotheres as a biological Type. Am. Journ. Sc., vol. 243, pp. 667—679. Brandt J., 1877. Versuch einer Monographie der Tichorhinen Nashorner nebst Bemerkungen über *Rhinoceros leptorhinus* Cuv. u. s. w. Mém. Acad. S. Petérsb., VII, ser., vol. XXIV, Nr. 4, SS. 1—135. — 1878$_1$. Tentamen synopseos Rhinocerotidum Viventium et fossilium. Mem. Ac. Sc. Petérsb., ser. VII, vol. XXVI, No. 5, SS. 1—66. — 1878$_2$. Mitteilungen über die Gattung *Elasmotherium* besonders den Schädelbau derselben. Mem. Ac. Sci, ser. 7, vol. XXVI, No. 6, SS. 1—36. Breuning S. (1923) 1924. Beiträge zur Stammesgeschichte der Rhinocerotidae. Verh. Zool.-Botan. Ges. Wien., Bd. 73.

Chow Minchen, 1958. New Elasmotheriine Rhinoceroses from Shansi. Vertebr. Palas, vol. II, No. 2—3, pp. 135—142. Chow Minchen and Xu Yu-Xuan, 1959. *Indricotherium* from Hami Basin Sinkiang. Vert. Palas, t. III No. 2, pp. 93—96. Colbert E., 1934. Chalicotheres from Mongolia and China in the American Museum. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXVII, art. III, pp. 353—387. — 1935$_1$. Distributional and phylogenetic studies on Indian fossil Mammals. 3. A classification of Chalicotherioidea. Amer. Mus. Nov., No. 798, pp. 1—16. — 1935$_2$. Siwalik Mammals in the Amer. Museum of Natural History. Trans. of the Amer. Philos. Soc., new ser., Philadelphia, vol. 26, pp. X—401. — 1938. Fossil Mammals from Burma in the American Museum Nat. Hist., Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 74, art. 6, pp. 255—436. Cooper C., 1911. *Paraceratherium bugtiense*, a new Genus of Rhinocerotidae from the Bugti Hills of Baluchistan. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, vol. VIII, No. 43, p. 711. — 1913. *Thaumastotherium osborni*, a new genus of Perissodactyles from the upper oligocene Deposits of the Bugti Hills of Baluchistan. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, vol. XII, No. 67, pp. 376—504. — 1920. Chalicotheroidea from Baluchistan. Proc. Zool. Soc. London, pp. 357—366. — 1922. *Metamynodon bugtiense* sp. nov. from the Dera Bugti Deposits of Baluchistan. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, vol. LIII, pp. 617—000. — 1924$_1$. *Baluchitherium osborni*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, vol. CCXII, pp. 35—66. — 1924$_2$. On the Skull and dentition of *Paraceratherium bugtiense* etc. Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. CCXII, pp. 369—394. — 1934. The extinct Rhinoceroses of Baluchistan. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 223, pp. 569—616. Crusafont Pairo M. a. Villalta Comella J. F., 1947. Sobre un interessante rhinoceronte (*Hispanotherium* nov. gen.) del Mioceno del Valle del Manzanares. Las Ciencias, Madrid, t. XII, No. 4, pp. 869—883.

Dal Piatz G., 1930. Mammiferi dell'oligocene Veneto Trigonias ombonii. Mem. Inst. Geol. d. R., Univ. Parova, vol. IX, pp. 1—63. Déperet Ch., 1887. Rechèrches sur la succession des Faunes de Vertébrés miocenes. Arch. Mus. d'Hist. Nat., Lyon, vol. IV, pp. 45-313. — 1907. Études palaéontologiques sur les lophiodons du Minervois. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, vol. 9, pp. 1—48. Dietrich W., 1942. Ältestquartäre Säugetiere aus der Südlichen Seregenti. Deutsch. Ostafrica. Palaeontogr. Bd. XCIV, Abt. A., Lief 3—6, SS. 43—133.

Edinger T., 1948. Evolution of the horse brain. Mem. Geol. Soc. America, vol. 25, pp. 1—177.

Filhol H., 1891. Étude sur les mammifères fossiles de Sansan. Ann. Sci. geol., vol. XXI, pp. 1—319.

Flower W., 1876. *On the relation of extinct to existing* Mammalia, with special reference to the derivative hypothesis. Nature, vol. XIII, pp. 1—514.

Gaudry A., 1862—1867. Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Paris. Text., pp. 1—474. Atlas. — 1873. Animaux vertébrés fossiles du Mont Leberon. Paris. pp. 1—180. Gervais P., 1875. *Cadurcotherium cayluxi*, nouveau genre de la famille des Rhinocerotidés. Journ. Zool., t. X, pp. 32. Granger W. and Gregory W., 1936. Further notes on the gigantic extinct Rhinoceros, *Baluchitherium* from the oligocene of Mongolie. Bull. Amer. Mus. Hist., vol. 72, art. I, pp. 1—71. — 1938. A new titanothere genus from the upper eocene of Mongolia and North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 74, art. VI, pp. 435—436. — 1943. A revision of the mongolian titanotheres. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 80, art. 10, pp. 349—389. Gregory W., 1912. Note on the upper eocene titanotheroid *Telmatherium? incisivum* Douglass, from the Uinta Basin. Science, new ser., vol. XXXV, No. 901, p. 545. Gromova Vera, 1958. Nouvelles trouvailles des Amynodontidés en Mongolie. Vert. Palas., t. II,, No. 2—3, pp. *107—116*.

Hatcher J., 1895. On a new species of *Diplacodon*, with a discussion of the relations of that genus to *Telmatherium*. Am. Nat., vol. XXIX, pp. 1084—1090. — 1896. Recent and fossil Tapirs. Amer. Journ. of Sc., vol. 33, p. 172. Holland W. and Peterson O., 1914. The osteology of Chalicotheroidea with special reference to a mounted skeleton of *Moropus elatus* Marsch, now installed in the Carnegie Museum. Mem. Carn. Mus., vol. III, No. 2, pp. 189—406. Hooijer D. 1947. On fossil and prehistoric Remains of *Tapirus* from Java, Sumatra and China. Zool. Mededel., vol. XXVII, pp. 253—298. — 1949. Observations on a calvarium of *Equus sivalensis* Falc. et Cautl. from the Siwaliks of the Punjab, with craniometrical notes on recent Equidae. Arch. Néerland de Zool., t. VIII, livr. 3, pp. 243—266. 1958. Fossil Rhinoceroses from the Limeworks cave, Makapansgat. Palaeont. Afric., vol. VI, pp. 1—13.

Königswald G., 1932. *Metaschizotherium fraasi* gen. et sp. nov. Palaeontogr. supp. VIII, pp. 1—21.

Lavocat R., 1955. Le genre *Hipparion* la limite miopliocene, les correlations stratigraphiques entre Europe, Amerique et Inde. Bull. Soc. Geol. Fr., 6-e sér., t. V. pp. 326—329.

Marsh O., 1872. Communication on the discovery of new Roky Mountain fossils. Proc. Amer. Phil. Soc., vol. XII, pp. 578—579. Matthew W., 1926. The evolution of the horse. Quart. Rev. Biol., vol. I, No. 2, pp. 139—185. — 1929. Critical observations upon Siwalik Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LVI, pp. 437—560. — 1931. Critical observations on the Phylogeny of the Rhinoceroses. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept., Geol. Sci., vol. XX, pp. 1—9. — 1932. A Review of the Rhinoceroses with a Description of *Aphelops*. Material from the Pliocene of Texas. Univ. Calif. Pub., Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 20, pp. 411—480. Matthew W. and Granger W., 1923. The Fauna of the Ardyn-Obo Formation. Amer. Mus. Nov., No. 98 pp. 1—5. — 1925_1. New Ungulates from the Ardyn-Obo formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 195, pp. 1—12. — 1925_2. New Mammals from the Shara-Murun Eocene of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 196, pp. 1—11. — 1925_3. The smaller Perissodactyls of the Irdin-Manha Formation, Eocene Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 199, pp. 1—9. — 1926. Two new Perissodactyls from the Arschanto Eocene of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 208, pp. 1—5. Mecquenem R. 1924—1925. Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. Ann. Paléont., vol. XIII, pp. 135—160; vol. XIV, pp. 1—64.

Osborn H., 1898. The extinct *Rhinoceros*. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. I, pt. III, pp. 75—164. — 1900. Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 13, pp. 229—269. — 1908. New or little known titanotheres from the Eocene and Oligocene. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXIV, pp. 599—617. — 1913. *Eomoropus*, an american eocene Chalicothère. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXII, pp. 261—274. — 1914. Recent results in the phylogeny of the titanotheres. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. XXV, pp. 403—405. — 1918. Equidae of the oligocene of North America. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., New Ser., vol. II, pt. I, pp. 1—217. — 1923_1. *Baluchitherium grangeri*, a giant Horntess *Rhinoceros* from Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 78, pp. 1—15. — 1923_2. *Cadurcotherium* from Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 92, pp. 1,2; 1924. *Cadurcotherium ardynense*, oligocene. Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 147. — 1929_1. The titanotheres of ancient Wyoming, Dacota and Nebraska. Washington, vol. I, pp. 1—701; vol. II, pp. 703—953. — 1929_2. Embolotherium, gen. nov., of the Ulan Gochu, Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 353, pp. 1—20. — 1936. *Amynodon mongoliensis* from the upper Eocene of Mongolia Amer. Mus. Nov., No. 859.

Pavlow Marie, 1889. Le developpement des Equidae. Études sur l'histoire paléontologique des ongulés, II. Bull. Soc. Natur. Moscou, n° 1 (1888). — 1891_1. *Hipparion* de la Russie. Etudes sur l'histoire paléontologiqué des ongulés, IV. Bull. Soc. Natur. Moscou, n° 4 (1890). — 1891_2. Qu'est ce que s'est que l'Hipparion? Bull. Soc. Natur. Moscou, n°2 (1890.) — 1892. Études sur l'histoire paléontologique ongulés. VI. Les Rhinoceridae de la Russie et le développement des Rhinoceridae en géneral. Bull. Soc. Nat. Moscou, n° 2, pp. 147—231. — 1893. Note sur un nouveau crane d'Amynodon. Bull. Soc. Imp. Moscou, t. I. — 1913, 1914 (1915). Mammifères tertiaires de la nouvelle Russie. Now. Mem. Soc. Nat. Moscou, vol. XVII, fasc. 3, pp. 1—68; fasc. 4, pp. 1—65. — 1925. Nouvelles donnés scientifiques sur la position de Hipparion. Bull. Soc. Natur. Moscou, nouv. ser. 32, sect. géol., t. II, n° 4; t. III, n° 1—2. Peterson O., 1919. Report upon the Material discovered in the upper Eocene of the Uinta Basin by Earl Douglas in the Years 1908—1909, and by O. A. Peterson in 1912. Ann. Carneg Mus., vol. XII, No. 2—4, pp. 127—138. Petronijevic Z. und Thenius E., 1957. Über den ersten Nachweis von Indricotherien (=Baluchitherien; Rhinocerotidae, Mammalia) im Tertiär von Europa. Anz. d. math.-naturw. Kl. Österr. Akad. Wissensch., Nr. 9, SS. 153—155. Pilgrim G., 1912. The vertebrate Fauna of the Gaj Serie in the Bugti Hills and the Punjab. Pal. Indica, New Ser., vol. IV, No. 2, pp. 1—83.

Ringström T., 1924. Nashörner der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. Pal. Sinica, Ser. C., vol. I, pt. IV, SS. 1—156. — 1927. Über quartäre und jungtertiäre Rhinocerotiden aus China und der Mongolei. Pal. Sinica, Ser. C, vol. 4, SS. 1—21. Roman F., 1912. Les Rhinocéridés d'oligocéne d'Europe. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, vol. XI, pp. 1—92. — 1922. Monographie de la faune de mammifères de Mormoiron (Vaucluse), Ludien supérieur. Mem. Soc. Geol. Fr. Paléont. Mem., n° 57. Roman F. et Joleaud L., 1909. Le *Cadurcotherium* de l'île sur Sorgues et Revision de Genre *Cadurcotherium*. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, t. 10.

Schlaikjer E., 1935. Contributions to the stratigraphy and palaeontology of the Goshen Hole Area, Wyoming. Bull. Mus. Compar. Zool. at Harvard College, vol. 76, No. 3, pp. 71—93. Scott W., 1896. Osteologie von *Hyracodon*. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig.

H. — 1935. The Mammalia of the Duschesne River oligocene. Trans. Amer. Philos. Soc., Philad., No. 3, vol. 28, pt. 5. Scott W. and Osborn H., 1882 *Orthocynodon*, an animal related to the Rhinoceroses. Amer. Journ. Sc., ser. 3, vol. 24. — 1883. On the skull of the eocene *Rhinoceros*, *Orthocynodon*. Contrib. E. M. Mus. Geol. and Archeol. Princeton College, vol. 3. Scott W., Jepson G. and Wood A., 1936, 1937, 1940, 1941. The Mammalian Fauna of the White River oligocene. Trans. Mer. Phil. Soc., new ser., vol. 28, pt. I, pp. 1—153; pt. 2, pp. 155—269; pt. 3, pp. 271—362; pt. 4, pp. 363—746; pt. 5, pp. 748—980. Sefve J., 1927. Die Hipparionen Nord- Chinas. Paleont. Sin. C, vol. IV, fasc. 2, SS. 1—91. Simionescu J., 1940. Mammiferele pliocene dela Cimislia (România). IV. Rhinocerotidae. Les mammifères pliocènes de Cimislia (Roumanie). IV. Rhinocerotidae. Academia Română, t. IX, n° 53, pp. 1—26 (рум.), pp. 27-47. (франц.) Simpson G., 1945. Notes on pleistocene and recent tapirs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 86, Art. 2, pp. 39—81. — 1951. Horses. The Story of the Horse Familie in Modern World and through Sixty Million Years History. New York, pp. 1—247. Stehlin H., 1939. Zur Characteristik einiger *Palaeotherium*-Arten des oberen Ludien. Eclog. Geol. Helv. Bd. 31, SS. 265—292. Steinmann G. and Döderlein L., 1890. Elemente der Paläontologie. Leipzig, pp. 1—848. Stirton R., 1940. Phylogeny of North-American Equidae. Univ. California Public. Bull. Geol. Sc., vol. XXV, No. 4, pp. 165—197. Stock Ch., 1936. Titanotheres from the Titus Canyon formation, California. Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, vol. XXII, pp. 656—661.

Theilhard de Chardin P. et Piveteau J., 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine) Ann. de Paléont., t. 19, pp. 3—134. Thenius E., 1951. Die Rhinocerotiden (Mammalia) des Wiener-Jungtertiäres. Anz. Öst. Akad. Wiss. Bd. 88, SS. 343—347.

Viret J., 1945. Sur la coexistence des Équidés *Anchitherium* et *Hipparion* en Europe occidentale. Bull. Soc. Geol. France, ser. 5, t. XV, fasc. 7—8, pp. 361—364. — 1947. Découverte d'un nouvel Ancylopode dans le Pontien de Soblay. C. R. Ac. Paris., t. 294, pp. 353—354.

Wood H., 1926. *Hyracodon petersoni*, a new Cursorial *Rhinoceros* from the lower oligocene. Ann. Carn. Mus., vol. XVI, No. 7, pp. 315—318. — 1927. Some early tertiary Rhinoceroses and Hyracodontes. Bull. Amer. Palaeont., vol. XIII, No. 50, pp. 161—269. — 1932. Status of *Epiaceratherium* (Rhinocerotidae). Journ. Mamm., vol. XIII, No. 2, pp. 169—170. — 1934. Revision of the Hyrachyidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXVII, pp. 181—295. — 1941. Trends in *Rhinoceros* Evolution. Trans. New York, Acad. Sci., ser. 2, vol. 3, pp. 83—96. Wortman and Earle. 1893. Ancestors of the Tapir from the lower miocene of Dakota. Bull. Amer. Mus Nat. Hist., vol. 5, pp. 159—180.

ОТРЯД ARTIODACTYLA. ПАРНОПАЛЫЕ[1]

Характеристика. Мозговая полость черепа и полушария большого мозга крупные. Лицевой отдел черепа большей частью длиннее мозгового. Стреловидный гребень на черепе отсутствует или имеется. Слуховые пузыри всегда есть, вздуты в разной степени; костный слуховой канал всегда есть; заглазничные отростки развиты различно, иногда замыкаются в костную дугу. Скуловые дуги и нижняя челюсть разной формы и массивности. Верхние резцы от полного числа до полного отсутствия. Верхние клыки часто отсутствуют, иногда — очень крупные, постоянно растущие; нижние имеются, нередко резцевидные, прилегающие к резцам, иногда отставлены, крупные. Переднекоренные никогда вполне немоляризованные, заднекоренные — бугорчатые или частично, или вполне состоят из соединенных полулуний. Конечности большей частью копытоходящие; самые крупные пальцы — третий и четвертый, которые преимущественно выносят давление тяжести тела и через которые проходит ось конечности; их пястные и плюсневые кости часто сращены. Конечности почти всегда двух- или четырехпалые; пястные и плюсневые кости боковых пальцев и их фаланги в большей или меньшей степени уменьшены в ширине и длине, иногда сокращены до рудиментов или совсем исчезают. Плечевая кость без внутреннего, а большей частью и без среднего надмыщелковых отверстий. Верхняя суставная поверхность лучевой кости расчленена переднезадними гребнями и бороздами. Локтевая кость развита различно, иногда очень тонкая или неполная; свободна или сращена с лучевой. Бедренная кость без третьего вертела; малая берцовая свободна, иногда редуцирована до верхнего и нижнего концов, из которых нижний — в виде самостоятельной лодыжковой косточки, сочленяющейся с большой берцовой (отсутствует у других млекопитающих). Астрагал, в отличие от астрагала остальных млекопитающих, с двумя блоками, верхним и нижним, не сужен в шейку и не образует внизу обособленной головки; нижним блоком сочленяется с ладьевидной и кубовидной костями заплюсны. Ладьевидная и полулунная кости запястья раздельны, свободной центральной нет; трапециевидная и большая кости запястья и ладьевидная и кубовидная заплюсны раздельны или сращены. Последние фаланги третьего и четвертого пальцев большей частью в форме копыт, асимметричные, зеркальноподобные друг другу, редко симметричные (у Tylopoda). Н. эоцен — ныне. Три подотряда: Suiformes, Tylopoda и Ruminantia. Неясна принадлежность к подотряду сем. Xiphodontidae

[1] Авторы: общая часть — В. И. Громова; подотр. Suiformes — Б. А. Трофимов; подотр. Tylopoda — Я. И. Хавесон; подотр. Ruminantia: общая часть — Б. А. Трофимов и В. И. Громова; Tragulidae — Б. А. Трофимов, Cervidae — К. К. Флеров; Giraffidae — А. Я. Година; Bovidae — И. И. Соколов (включая «Пояснения...», см. стр. 363 и след.).

из палеогена З. Европы, с тремя родами, иногда относимого к Tylopoda.

Основные приспособления и история развития. Парнопалые — очень разнородная группа, с далеко и рано разошедшимися ветвями, что отражается в нечеткой характеристике отряда. Все ветви объединяются двумя особенностями строения: опорой тела преимущественно или исключительно на два средних пальца (III и IV) и своеобразным строением заплюсны, не встречающимся у других млекопитающих. Для зубов характерна тенденция к образованию бугорков в форме полулуний, которая, однако, проявляется в полной мере только в двух подотрядах — мозоленогих и жвачных; у свинообразных она встречается не во всех ветвях и выражена менее ясно (подробно — в описании подотряда). Как и у других растительноядных, наблюдается постепенное повышение коронок коренных зубов, особенно значительное у групп, перешедших к питанию жесткой травянистой растительностью (многие полорогие). Только в отряде парнопалых, а именно — у большинства жвачных, наблюдается развитие парных костных выростов на лобных костях.

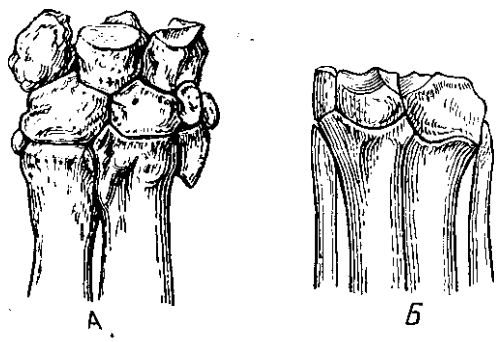


Рис. 443. Тип строения запястья копытных
А — инадаптивный у *Anoplotherium*, *Б* — адаптивный у *Tayassu* (Ковалевский, 1876)

Парнопалость у более примитивных представителей отряда иногда выражена еще не в полной мере; так, например, у аноплотериев и некоторых антракотериев третий палец развит заметно сильнее четвертого, и второй — сильнее пятого, — строение, как бы промежуточное между парно- и непарнопалостью. В процессе эволюции давление тяжести тела все более концентрируется на два средних пальца; боковые (II и V), вначале лишь немногим более тонкие и короткие, чем средние, укорачиваются и утончаются, а на высших этапах эволюции исчезают (у поздних мозоленогих и полорогих). Параллельно этому процессу идет удлинение конечностей, особенно кисти и стопы. Все эти изменения направлены на увеличение быстроты бега и аналогичны изменениям в конечностях многих непарнопалых (стр. 29 и 290). В условиях развития открытых травянистых пространств эти приспособления облегчали для травоядных животных возможность спасаться от хищников.

Изменение запястья и заплюсны, связанное с сокращением боковых пальцев, может идти двумя путями. В одних случаях (у антракотериев, аноплотериев и др.) пястные кости уменьшенных, а позже — переставших функционировать боковых (второго и пятого) пальцев до конца сохраняют связь с соответствующими им костями запястья и заплюсны. Этот тип (рис. 443*А*) механически невыгоден, так как при нем запястье и заплюсна передают получаемое ими сверху давление тяжести тела в опорные (третий и четвертый) пальцы только средней своей частью; боковые их участки сочленяются со свободно повисающими рудиментами. Естественно, что такие конечности отличаются слабой устойчивостью. В других случаях (у свиней, мозоленогих, жвачных) третьи и четвертые пястные и плюсневые кости на верхних концах расширяются в стороны, пододвигаясь под боковые кости запястья и заплюсны, так что запястье и заплюсна целиком опираются на функционирующие средние пальцы; боковые метаподии не сочленяются с костями запястья и заплюсны или причленяются к ним сбоку сильноскошенной фасеткой (рис. 443*Б*). Такие конечности более устойчивы. Особенно заметно различие двух типов на внутренних лучах (сочленение трапециевидной со второй пястной и второй клиновидной со второй плюсневой). Почти у всех жвачных при этом внутренние кости запястья (трапециевидная и большая) срастаются в одну, целиком опирающуюся на третью пястную, сросшуюся у них с четвертой. В. Ковалевский, первый обративший внимание на различный способ сокращения боковых пальцев парнопалых (1875), назвал первый тип инадаптивным, второй — адаптивным. При этом он отметил, что первый тип характерен для вымерших групп, второй — для процветающих до настоящего времени, и высказал мысль, что само вымирание групп первого типа отчасти является результатом мало удачного строения конечностей.

Наиболее характерно для парнопалых строение астрагала и пяточной кости. Астрагал большинства млекопитающих (рис. 444*А*) только на передневерхней поверхности имеет

суставный блок[1] для сочленения с голенью. Блок этот, как правило, слабо вогнут в боковом направлении, с мелкой срединной бороздой. Ниже блока кость имеет узкую шейку, внизу расширяющуюся в головку, более узкую, чем верхний блок, сильно выпуклую в боковом направлении и слегка — в переднезаднем, для сочленения с ладьевидной костью, а иногда частично и с кубовидной. На задней поверхности три суставные фасетки для пяточной кости (рис. 444 A^1, *c*, c^1, c^2), две из которых большой осью скошены к оси астрагала. Пяточная кость (рис. 444 *Б*) имеет три соответствующие фасетки на передней поверхности для сочленения с астрагалом (рис. 444 *Б*, *a*, a^1, a^2); вся кость массивна, и ее нижняя фасетка (для кубовидной кости) — широкая, вогнутая. В общем типе (с некоторыми видоизменениями) такое строение двух костей первого ряда заплюсны характерно для насекомоядных, хищных, приматов, кондилярт, грызунов; его следует предполагать и у древнейших млекопитающих. При специализованных движениях того или иного рода форма обеих костей значительно изменяется. У парнопалых (рис. 444*В*) верхний блок астрагала приобретает глубокую срединную борозду; четко выделенных шейки и головки нет. Наиболее характерно видоизменение нижней суставной поверхности во второй — нижний блок сильно выпуклый спереди назад, а в боковом направлении плоский в кубовидном отделе и слегка вогнутый — в ладьевидном. Оба блоковидных сустава имеют оси вращения, перпендикулярные к оси кости и конечности. На задней поверхности астрагала — только одна, очень большая, суставная фасетка для пяточной кости (рис. 444B^1, *c*), вытянутая вдоль оси кости; две другие сдвинуты на ее наружную сторону. Соответствующие двум последним фасетки пяточной кости перемещены на внутреннюю сторону отростка (*proc. lateralis*, *Г*, *pl*), отсутствующего у большинства, млекопитающих; большая фасетка для астрагала (*a*) направлена не прямо вперед, а несколько вниз. Вся пяточная кость узкая, очень узка и ее нижняя суставная поверхность (для кубовидной кости).

Характерное строение заплюсны парнопалых проявляется у древнейших представителей отряда из раннего эоцена — раньше, чем другие, свойственные парнопалым, черты — парнопалость, лунчатые зубы и пр.; появившись, этот тип строения сохраняется (с небольшими изменениями) у всех потомков. Очевидно, такой тип строения был ведущим при образовании отряда парнопалых. Оно давало животным преимущество в смысле экономии затраты энергии при увеличении быстроты бега. Нижний блоковидный сустав между астрагалом, с одной стороны, и ладьевидной и кубовидной костями — с другой,

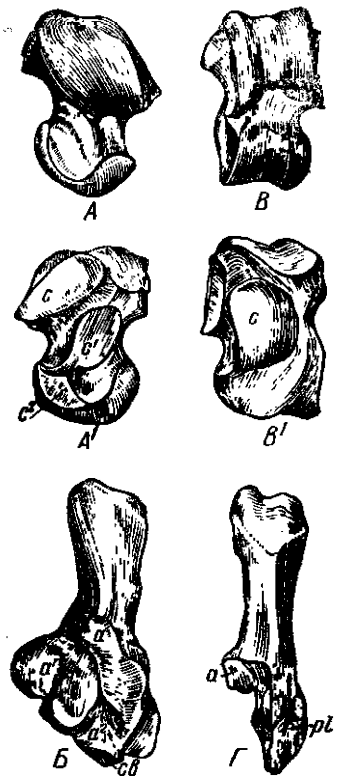


Рис. 444. Отличия в строении астрагала и пяточной кости Artiodactyla и других млекопитающих (левая сторона)

A, A^1—астрагал *Choeroclaenus*; *Б*—пяточная кость *Claenodon* (Condylarthra); *B*, B^1 — астрагал *Diacodexis*; *Г*—пяточная кость *Merycochoerus* (Artiodactyla, Suiformes) [Schaefler, 1947]. *c*—фасетки астрагала для сочленения с пяточной костью; *a*—фасетки пяточной кости для сочленения с астрагалом, *св.*—фасетка пяточной кости для сочленения с кубовидной, *pl*—боковой отросток

делает возможным движение сустава лишь в направлении сгибания и разгибания. Именно этот сустав берет на себя главную роль в первые фазы разгибания голеностопного сустава, как целого, при продвижении тела вперед; благодаря наклонному положению астрагала в этой фазе движения, плечо силы мышц-раз-

[1] Для упрощения следует представить себе кости стопы расположенными осью вертикально; действительное положение их, даже в состоянии покоя, различно. Блоковидная поверхность вогнута в одном направлении (в данном случае — в боковом) и выпукла — в перпендикулярном к нему (в данном случае — в переднезаднем).

гибателей рычага этого сустава больше, а плечо сопротивления — меньше, чем для верхнего блоковидного сустава — между астрагалом и голенью. В верхнем суставе разгибание происходит в следующей, более поздней фазе движения.

Древнейшие парнопалые известны из нижнего эоцена С. Америки. Строение их стопы уже типично для отряда (см. выше). Они принадлежат к сем. Dichobunidae подотряда свинообразных, с мелкими примитивными зубами, из которых заднекоренные еще сохранили исходный трехбугорчатый тип строения. По всей вероятности, парнопалые произошли в палеоцене от какой-либо из групп Condylarthra; чаще всего их сближают с сем. Hyopsodontidae, зубы которых почти неотличимы от зубов ранних Dichobunidae. Вероятно, в палеоцене первичный ствол парнопалых разделился на три крупные ветви, которые пошли по разным путям развития. Первая ветвь, свинообразные, несмотря на разнообразие входящих в нее групп, сохраняет почти у всех представителей хотя бы частично (во внутреннем отделе верхних заднекоренных и в некоторых частях нижних) бугорчатые элементы; зубы их большей частью низкокоронковые. Приспособление к бегу в этой группе выражено нерезко: кисть и стопа удлинены умеренно, средние пястные и плюсневые кости никогда не срастаются вполне, а боковые никогда не исчезают полностью; соответственно этому, свободны и взаимноподвижны кости предплечья и не сращены между собой кости запястья и заплюсны; все это — признаки примитивные. Вторая ветвь, мозоленогие, имеет заднекоренные зубы с бугорками, полностью превращенными в четыре полулуния. Приспособление к бегу пошло у ее представителей своеобразными путями. Конечности их сильно удлинены, особенно в части кисти и стопы, и полностью теряют боковые пальцы; локтевая кость у поздних форм неподвижно сращена с лучевой и сохраняется только на нижнем и верхнем концах. В то же время нижние концы сросшихся средних пястных и плюсневых раздвинуты, и кости запястья и заплюсны свободны. В отличие от других групп парнопалых, опирающихся только на подошвенные площадки третьих фаланг, мозоленогие опираются на нижние поверхности всех трех фаланг, чем и объясняется своеобразное строение третьих. Третья группа, жвачные, ушла дальше двух других по пути эволюции, характерному для парнопалых. У высокоразвитых форм коренные зубы приобрели полностью лунчатое строение и очень высокую коронку; удлиненные пястные и плюсневые кости полностью срослись; как правило, конечности совершенно утеряли боковые пальцы, локтевая кость сращена с лучевой и кости запястья и заплюсны частично срастаются между собой. Все это — признаки специализации к бегу (стр. 28—29).

Три основные группы парнопалых приспособлены к разной жизненной обстановке и к разному роду пищи. Свинообразные — преимущественно жители влажных, болотистых мест, прибрежных зарослей, а частично даже водоемов (гиппопотамы); они питаются сравнительно мягкими травами и листьями, иногда с примесью легко добываемой мелкой животной пищи (черви, личинки и пр.). Жвачные — преимущественно жители леса (мелкие примитивные формы оленей, часть полорогих) и степей (многие полорогие); их пища, как правило, более твердая, особенно у обитателей степей, питающихся жесткими травами; эти последние, естественно, являются и лучшими бегунами среди парнопалых. Верблюды, также питающиеся жестким кормом пустынь, приспособились к передвижению по сыпучим пескам, отсюда — их раздвинутые нижние концы метаподий и пальцехождение (вероятно, вторичное), увеличивающие площадь опоры; с пальцехождением связаны и некоторые примитивные черты строения конечностей при хорошем в общем приспособлении к бегу. Употреблением жесткой пищи двумя последними подотрядами объясняется их сложный пищеварительный аппарат, известный по современным представителям.

Бóльшая часть ветвей свинообразных вымерла к среднему или даже к раннему миоцену; остались только свиньи (Suidae) и гиппопотамы. Мозоленогие сохранились, хотя и в небольшом числе, до ныне. Напротив, жвачные — олени, быки, всевозможные антилопы и бараны — были многочисленны на протяжении неогена и процветают еще в настоящее время. Этот процесс отражает постепенное исчезновение палеогеновых тропических лесов и развитие в неогене степных пространств, значительно распространенных еще и в настоящее время.

Геологическое и географическое распространение семейств отр. Artiodactyla показано на рис. 445.

Строение коренных зубов. Заднекоренные зубы парнопалых весьма разнообразны (рис. 446), но по основным чертам строения могут быть разделены на три типа: бугорчатые, бугорчато-лунчатые и лунчатые. Исходным был бугорчатый тип, выраженный уже у древнейших парнопалых. При этом верхние заднекоренные имеют четыре основ-

ных бугорка (*А, Б*), характерные для многих древних млекопитающих (стр. 26), нижние — также четыре бугорка. Следует отметить, что задний внутренний бугорок верхнекоренных зубов парнопалых, по мнению некоторых исследователей, гомологичен не гипокону других млекопитающих, а метаконулю, увеличивающемуся в размерах, в то время как гипокон у них исчез. В настоящей сводке он называется гипоконом. Этот основной бугорчатый тип удерживается у многих представителей подотряда свинообразных — у Entelodontidae, Tayassuidae, Suidae и др. (*Г, З*); при этом иногда (у Suidae и др.), кроме четырех основных крупных бугров, развиваются в различном числе более мелкие дополнительные.

В других ветвях парнопалых, а именно — у некоторых свинообразных (антракотерии и др.) часть бугорков (наружные — на верхних зубах и внутренние — на нижних) развивается в полулунные гребии — возникает смешанный бугорчато-лунчатый (буноселенодонтный) тип строения (*В, Ж*). При этом иногда образуются различные ребра и стили, в частности, пара-, мезо- и метастиль (*Д, Е*). Бугорчатые и бугорчато-лунчатые зубы имеют, как правило, низкую коронку.

Лунчатый (селенодонтный) тип лучше всего выражен в подотряде жвачных, особенно у позднейших его представителей. По мере перехода к питанию травянистой растительностью у них сначала становились полулунными наружные бугорки верхних коренных и внутренние — нижних, так что у жвачных архаического типа зубы были бугорчато-лунчатыми. У более поздних форм все четыре бугорка принимают полулунную форму. Четыре полулуния глубокими выемками (внутренними на верхних и наружными на нижних) делятся на переднюю и заднюю колонки, каждая из которых заключает по два полулуния — наружное и внутреннее (рис. 446*Д, Е; И, К*). При этом нередко возникают элементы, осложняющие строение коронки. Так, иногда на верхних заднекоренных имеется не четыре, а пять полулуний; в задней половине зуба сохраняются и метаконуль, и гипокон. У некоторых жвачных (например, у палеомерицин) присутствует так называемая палеомериксовая складка — выступ на протоконе и протокониде в выемку, разделяющую переднюю и заднюю половины зуба (*К, pm*). Иногда развиваются различные ребра — наружные на верхних зубах и внутренние — на нижних.

Для большинства парнопалых характерно значительное увеличение заднего отдела M_3, а для некоторых — и M^3, принимающих форму дополнительной пятой доли или колонки (рис. 459, 461, 467 и др.). Нередко эту долю называют талонидом (на нижних) и талоном (на верхних). Такой «талонид» соответствует не всему талониду других млекопитающих (стр. 27), а лишь одному заднему его элементу — гипоконулиду.

Среди лунчатозубых парнопалых встречаются формы с наиболее высокой коронкой коренных.

Переднекоренные зубы парнопалых в отличие от таковых непарнопалых никогда не моляризуются вполне — не уподобляются в полной мере заднекоренным. Как у всех примитивных эутерий, они первоначально однобугорчатые или трехбугорчатые с продольно расположенными бугорками (средний крупнее других). Нередко они вытянуты и сужены. У многих Sniformes они, кроме P^4, а иногда — и P^3, такими и остаются. В других случаях в процессе эволюции происходит усложнение от заднего зуба к передним. На верхних развивается внутренний бугорок, так что зуб делается двухбугорчатым (у жвачных — двулунчатым), с расположенными поперечно бугорками или полулуниями. При высшей степени моляризации (у более поздних жвачных и мозоленогих) каждый верхний P представляет собой как бы половину M (у непарнопалых соответствует целому M). На нижних переднекоренных исходный трехбугорчатый зуб удлиняется, суживается; его бугорки сливаются в наружный гребень, от которого отходят кулисообразно внутрь две-четыре складки, иногда ветвящиеся или замыкающиеся в кольцо, сливаясь друг с другом. Типы строения нижних P, особенно P_4, имеют значение для систематики Bovidae (стр. 383) и Cervidae (см. диагнозы на стр. 368—378).

ЛИТЕРАТУРА

Соколов И. И., 1959. Копытные звери (отр. Perissodactyla, Artiodactyla). Фауна СССР. Млекопитающие, том 1, вып. 3. Зоолог. ин-т АН СССР, № 71, стр. 639.

Frechkop S., 1958. Des critères de la Systématique des ongulés. Mammalia. Paris, vol. 22, n° I, pp. 12—27.

Kowalevsky W., 1874. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen. Huftiere. Palaeontographica, Bd. 22, SS. 131—346.

Lavocat R., 1958. Classification des ongulés d'après leur origine et leur évolution. Mammalia, Paris, vol. 22, n° I, pp. 28—44. Loomis F., 1925. Dentition of

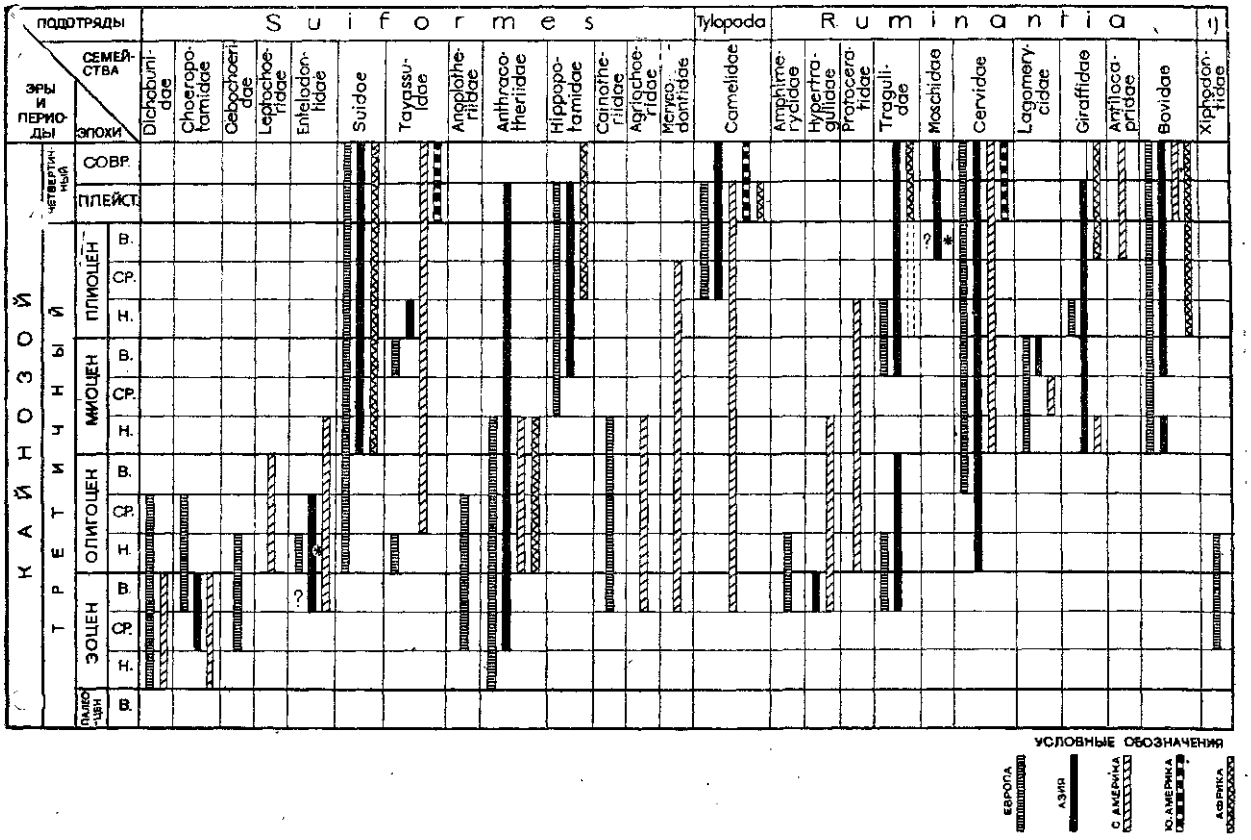


Рис. 445. Геологическое и географическое распространение семейств отр. Artiodactyla

Знак вопроса слева от ломки означает сомнительность геологического возраста. Звездочка означает неуточненность геологического возраста в пределах эпохи. Цифра со скобкой—подотряд не выяснен

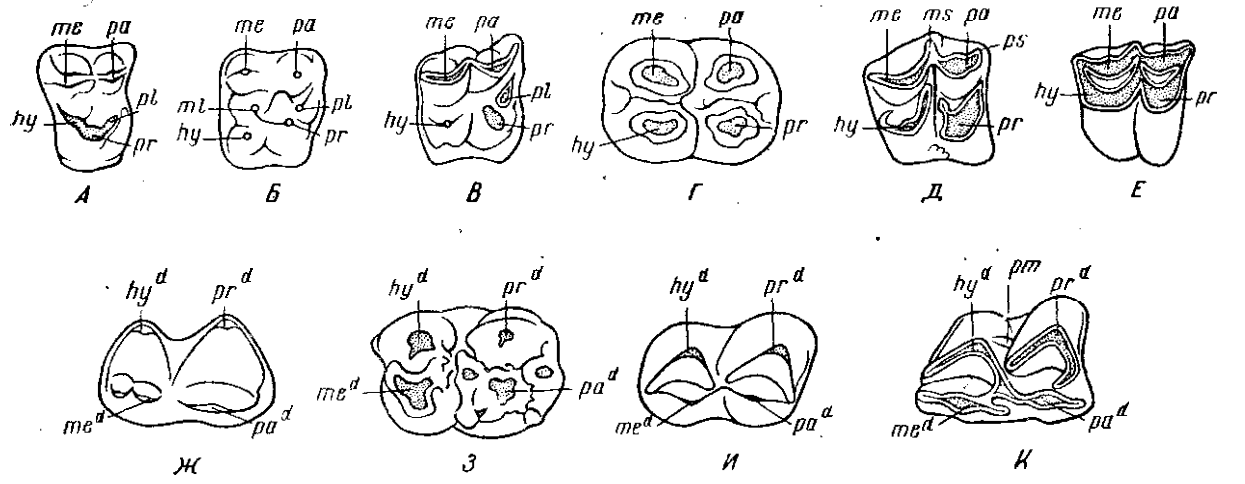


Рис. 446. Строение заднекоренных зубов Artiodactyla разных типов. Схемы

А–Е—правые верхние, *Ж–К*–левые нижние. *А—Diacodexis*; *Б—Dichobune*; *В—Anthracotherium*; *Г, З—Microstonyx*; *Д, К—Dicrocerus*; *Е—Tragocerus*; *Ж—Anoplotherium*; *И—Archaeomeryx*. Обозначения –как на рис. 3; *pm*—палеомериксовая складка

Artiodactyla. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. XXXVI, pp. 583—604.
Matthew W., 1929. Reclassification of the Artiodactyla Families. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 40, pp. 403—408.
Pilgrim G., 1941. The Dispersal of the Artiodactyla. Bull. Rev., vol. 16, pp. 134—163.

ПОДОТРЯД SUIFORMES. СВИНООБРАЗНЫЕ

Безрогие. Стреловидный гребень на черепе имеется или теменные гребни не сходятся, и между ними остается узкая площадка. Глазница сзади почти всегда открыта [1]. Сосцевидная кость не выходит на наружную поверхность черепа; слуховые пузыри большей частью сильно вздутые. Межчелюстные кости выступают вперед не дальше или немногим дальше, чем носовые; их верхние ветви умеренной длины. Нижняя челюсть массивная, обе половины ее сращены. Угловой отросток отсутствует (кроме Hippopotamidae). Зубной ряд у большинства представителей полный, иногда отсутствуют некоторые из передних коренных или наружные резцы. Резцы, особенно нижние, удлиненные; клыки большей частью крупные, иногда очень большие и с постоянным ростом; переднекоренные иногда, кроме P_4^4, не моляризованы, обычно однобугорчатые, заднекоренные обычно низкокоронковые, бугорчатые или бугорчато-лунчатые, редко лунчатые (у Oreodontidae) [2]. Конечности копытоходящие. Локтевая всегда, а малая берцовая почти всегда цельные, не сращены с лучевой и большой берцовой. Трапециевидная и большая кости запястья и ладьевидная и кубовидная кости заплюсны свободны. Нижний блок астрагала смещен наружу по отношению к верхнему, его гребни скошены к направлению гребней верхнего блока. Пястные и плюсневые кости третьего и четвертого пальцев свободные или срастание их неполное (у Tayassuidae и Oreodontidae): нижние концы расходятся и полость диафиза разделена костной пластинкой; третьи фаланги средней высоты, асимметричные (кроме Hippopotamidae). Пястные и плюсневые боковых пальцев и их фаланги большей частью лишь немногим тоньше, чем средних, полностью никогда не исчезают. Н. эоцен — ныне.

Тринадцать семейств: Dichobunidae, Choeropotamidae, Cebochoeridae, Leptochoeridae, Entelodontidae, Suidae, Tayassuidae, Anoplotheriidae, Anthracotheriidae, Hippopotamidae, Cainotheriidae, Agriochoeridae, Merycodontidae.

Строение, приспособления. Признаки, по которым свинообразных выделяют в один подотряд, отчетливо выражены в зубах, некоторых особенностях черепа и конечностей, а также во внутренних органах. Характерны: бугорчатые или слабо лунчатые дробящие зубы, присутствие верхних резцов и увеличенных клыков, удлиненный лицевой отдел черепа, четырехпалые конечности с почти всегда раздельными пястными и плюсневыми костями, простой желудок и др. Однако есть формы, лишь с натяжкой помещаемые в подотряд свинообразных. Таковы американские ореодонты (Oreodontidae) и европейские кайнотерии (Cainotheriidae). Ореодонты — широко распространенная и богатая формами группа, просуществовавшая с в. эоцена до ср. плиоцена; они отличаются от других свинообразных вполне лунчатыми заднекоренными, сходными с зубами жвачных; кайнотерии не пережили н. миоцена; своеобразен их короткий, высокий череп и другие особенности. Положение в системе обеих групп неясно; возможно, что они не относятся к подотряду свинообразных.

Свиньи, пекари, гиппопотамы, антракотерии, аноплотерии и некоторые другие группы имеют более ясные признаки подотряда, а также много общих черт в образе жизни и приспособлениях. Большинство их, несмотря на разнообразие в размерах, массивные животные, с короткими, толстыми, четырехпалыми ногами, все пальцы которых почти равномассивны; локтевая и малая берцовая хорошо развиты. Почти все они — обитатели болотистых мест с мягким грунтом, чем и объясняется, по-видимому, консерватизм их посткраниального скелета и более медленная, чем в других отрядах, эволюция. Расхождение ветвей выразилось морфологически главным образом в разном направлении изменений черепа и зубов.

Для древних форм, питавшихся преимущественно мягкой пищей, были характерны вертикальные (давящие) движения нижней челюсти и, в соответствии с этим, бугорчатые, низкокоронковые зубы; лунчатость их встречается редко и зачаточная. У более поздних представителей, частично перешедших на более твердую пищу, вырабатываются также переднезадние и боковые (перетирающие) движения и развиваются более высокие, а иногда — и частично лунчатые коренные зубы (некоторые Anthracotheriidae); зубов ти-

[1] Кроме сем. Oreodontidae и Hippopotamidae.
[2] Принадлежность к подотряду сем. Oreodontidae с лунчатыми молярами и другими своеобразными особенностями не вполне обоснована.

пично лунчатых, подобных зубам жвачных, в подотряде свинообразных не встречается (кроме ореодонтов). В связи с добычей пищи рытьем произошло удлинение лицевого отдела черепа (челюстных, носовых и других костей), а у некоторых — и значительное увеличение клыков; последние служат также и для защиты.

Форма нижних клыков в некоторых группах (подсем. Suinae) существенна для их систематики. Треугольное поперечное сечение их различно: различают «тип verrucosus» (по

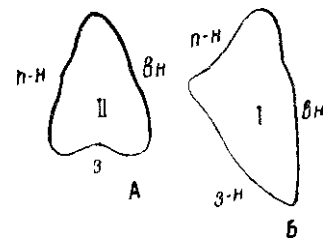


Рис. 447. Форма сечения зубов Suinae
А—тип *verrucosus*; *Б*—тип *scrofa* (Weber, 1928) *п-н*—передненаружная сторона; *вн*—внутренняя сторона; *з*—задняя сторона; *з-н*—заднеиаружная сторона

Sus verrucosus — бородавчатая свинья), когда короче других задняя сторона треугольника сечения (рис. 447 *А*), и «тип scrofa» (по *Sus scrofa* — обыкновенная свинья), когда самая короткая — передненаружная его сторона (рис. 447*Б*).

История развития. Древнейшие свинообразные и в то же время наиболее архаические изо всех парнопалых, выделяемые в надсем. Dichobunidae, известны с н. эоцена до ср. олигоцена в С. Америке (роды *Diacodexis, Homacodon* и др.) и Европе *(Dichobune* и др.). Это были мелкие животные, высотой с зайца, с четырехпалыми конечностями, с пальцами почти одинаковой массивности (у некоторых еще сохранился небольшой первый, пятый по счету, палец). Череп они имели низкий, с малоудлиненным лицевым отделом, коренные зубы тупобугорчатые, редко с очень слабо выраженной лунчатостью; клыки маленькие *(Dichobune)* или увеличенные (американские формы). Уже в эоцене появляется ряд ветвей, филогенетическая связь между которыми, как и с дихобуноидными формами, пока неясна. В в. эоцене появляется более высокоразвитое семейство Entelodontidae, древнейший представитель которого, короткорылый североамериканский *Achaenodon,* вероятно, был предковой формой для более поздних энтелодонтид.

Энтелодонтиды в олигоцене достигли расцвета и уже к концу миоцена исчезли, вероятно, в связи с инадаптивной редукцией конечностей и с узкой специализацией. Поздние их формы — крупные животные (высотой до 1,5 *м*, длиной — до 3 *м*), с удлиненной лицевой частью черепа и короткой мозговой, с массивными клыками и переднекоренными и с бугорчатыми заднекоренными в верхней челюсти, несущими по 5 бугорков. Свисающие лопасти на скуловых дугах и два бугра на нижней челюсти, вероятно, служили для прикрепления мощных жевательных мышц; некоторые предполагают, что верхние лопасти служили оружием. Эти гигантские и относительно длинноногие животные были, по-видимому, самыми плотоядными изо всех свинообразных и филогенетически далекими от настоящих свиней.

В эоцене же возникает, возможно, из сем. Cebochoeridae, ветвь антракотериев (Anthracotheriidae) — животных также преимущественно с длинной лицевой частью; конечности у них короткие, функционально четырехпалые; заднекоренные зубы с низкими коронками, у некоторых — частично лунчатые. Антракотерии, по-видимому, вели земноводный образ жизни, сходный с таковым гиппопотамов, которые, вероятно, и произошли от специализованных антракотериид, близких к роду *Merycopotamus*. В Азии антракотерии дожили до плейстоцена.

Гиппопотамы (сем. Hippopotamidae) известны лишь с в. миоцена, когда они были распространены в Индии, их вероятной родине, и в Средиземноморье; возникли они, видимо, раньше. Их распространение всегда было связано с теплыми, незамерзающими водоемами, но всегда ограничивалось Восточным полушарием. Еще в раннем плейстоцене ареал их был значительно шире, чем сейчас, — они известны из Франции, Англии, Германии; ныне они сохранились только в Африке.

Пекари (сем. Tayassuidae), близкие к настоящим свиньям, с которыми их объединяют в одно надсем. Suoidea, отделились от свиней с н. олигоцена; их ранние представители еще очень близки по строению к олигоценовым Suidae Евразии. Это — преимущественно лесные животные, сохранившие много примитивных черт: маленькие размеры, короткую лицевую часть черепа, маленькие клыки, верхние из которых направлены вниз, простые бугорчатые заднекоренные зубы и т. д. Однако при этом их конечности значительно более специализованы, чем у настоящих свиней: третьи и четвертые пястные и плюсневые кости почти полностью срослись, а вторые и пятые сохранились только в виде рудиментов (сокращены по адаптивному типу). Широко распространенные в Евразии и Америке до

плиоцена, они сохранились сейчас только на Американском материке.

С н. олигоцена существуют в качестве самостоятельной ветви и настоящие свиньи (сем. Suidae). Наиболее древние формы известны из н. олигоцена Европы; это — род *Propalaeochoerus* из подсем. Hyotheriinae, величиной с зайца, с четырехпалыми конечностями; близок к нему его вероятный миоценовый потомок — *Palaeochoerus*. Оба они архаичного типа: череп низкий, с коротким лицевым отделом и неотодвинутыми назад глазницами (над M^1) и с короткими яремными отростками; суставный валик нижней челюсти расположен низко. Клыки маленькие, заднекоренные четырехбугорчатые, короткие (длина обычно равна ширине).

В миоцене, а возможно, и в олигоцене, начинается выделение нескольких более специализованных ветвей (подсемейств) сем. Suidae. У Listriodontinae произошло некоторое удлинение лицевой части, увеличение клыков, бугорки заднекоренных слились в поперечные гребни (конвергенция с тапирами, стр. 310). Эта исключительно евразиатская группа дожила до н. плиоцена. В подсем. Tetraconodontinae произошло сильное увеличение двух задних P при незначительном изменении черепа. Ранние, миоценовые его представители (Conohyus) были еще весьма сходны с древними Hyotheriinae. В плиоцене в этой группе возникли гигантские формы (род *Tetraconodon*).

В подсем. Suinae, возникшем позже других, специализация достигла высшего проявления. Именно здесь встречаются формы с самым длинным лицевым отделом черепа, с самыми крупными клыками и с наиболее сложными бугорчатыми коренными. Все эти особенности характерны и для рода *Sus*, появившегося в в. миоцене или даже в нижнем (в Африке; Arambourg, 1951) и процветающего ныне, и для *Microstonyx* в гиппарионовых фаунах, — крупной свиньи с мелкими клыками, прикрытыми мощными выростами верхних челюстей. Высоко специализован также африканский бородавочник (*Phacochoerus*), со сложнобугорчатыми, очень высокими, постоянно растущими задиекоренными (P — нет); бородавочник известен только с плейстоцена, но, вероятно, возник раньше. Своеобразна современная бабирусса (*Babirussa*) из Вест-Индии, с очень длинными, загнутыми наверх, клыками, и некоторые другие формы.

В стороне от других Suiformes стоят Oreodontidae и Cainotheriidae, систематическое положение которых не ясно.

Расцвет свинообразных был значительно раньше, чем жвачных парнопалых, и в настоящее время они представлены значительно беднее, чем последние. Это, вероятно, объясняется сокращением, начиная с неогена, площади с характерным для них биотопом — влажными, болотистыми пространствами.

СЕМЕЙСТВО ENTELODONTIDAE LYDEKKER, 1883. ЭНТЕЛОДОНТИДЫ

Лицевая часть черепа обычно значительно длиннее мозговой; стреловидный гребень хорошо развит. Скуловые дуги большей частью с отростками, направленными вперед и книзу, нижняя челюсть также с одной или двумя парами отростков (или бугров) на нижнем крае. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$. Резцы в разрезе овальные, заостренные к концам, с корнями, внутренние меньше боковых. Клыки крупные, конические, с замкнутыми корнями; верхние направлены всегда вниз. Заднекоренные зубы очень низкие, нижние с четырьмя, верхние — с пятью простыми буграми (имеется протоконуль). Талон и талонид M_3^3 не развиты или развиты слабо. Конечности сравнительно длинные; в отличие от других семейств двупалые, и малая берцовая часто сращена с большой, причем сохраняется только ее верхний или нижний конец. В. эоцен—н. миоцен. (Рис. 448.) Иногда подразделяются на два подсемейства: Achaenodontinae и Entelodontinae.

Entelodon Aymard, 1847 (*Elotherium* Pomel, 1847). Тип рода — *E. magnum* Aymard, 1847; н. олигоцен, Франция (Ронзон, Верхняя Луара). Лицевая часть черепа значительно длиннее мозговой, диастемы между C и P^1 и между P^1 и P^2 длинные. Скуловые дуги с небольшими отростками, направленными вниз. Затылочные мыщелки удлиненные. Яремные отростки широкие в поперечнике. Нижняя челюсть имеет два бугра (выступа) на передней части нижнего края. P^4 почти квадратный в очертании, с хорошо развитой внутренней частью. M_3^3 без талона и талонида. Длина M^1, M^2 и M^3 приблизительно равна их ширине. Большая и малая берцовые кости не сросшиеся. (Рис. 449—450.) Семь видов. Ср. олигоцен Казахстана, оз. Челкар-Тениз (*E. diconodon* Trofimov, 1952); н. и ср. олигоцен Европы, Азии и С. Америки.

Ergilobia Trofimow, 1958 (*Brachyodon* Trofimov, 1952). Тип рода — *B. gobiensis* Trofim., 1952; н. или ср. олигоцен Монголии (Эргиль-Обо). Известен только фрагмент верхней челюсти. Передняя часть черепа относительно короткая; подглазничное отвер-

стие расположено над P^4, диастемы между I_3^3 и С и между С и P^1 отсутствуют. Длина M^1, M^2 и M^3 меньше их ширины (для M^3 приблизительно вдвое). Большая и малая берцовая кости несросшиеся. Один вид из одного местонахождения.

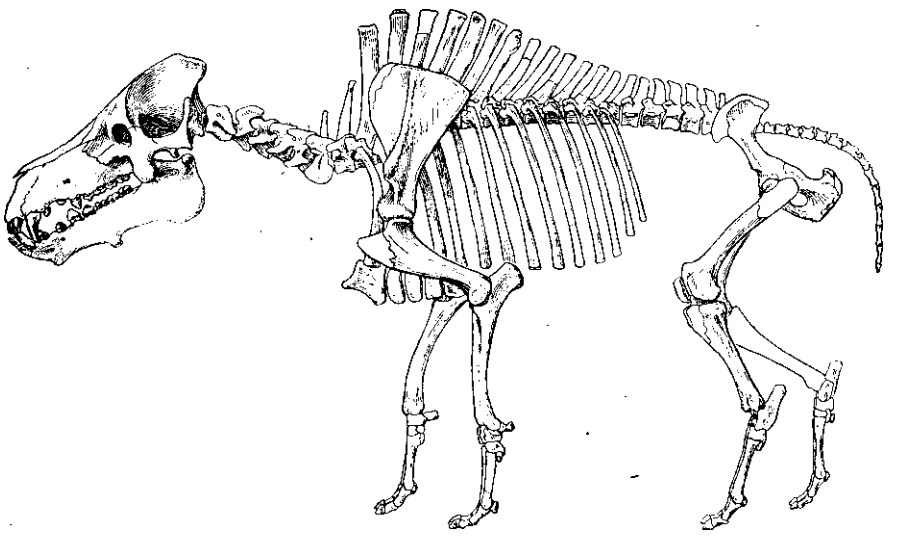
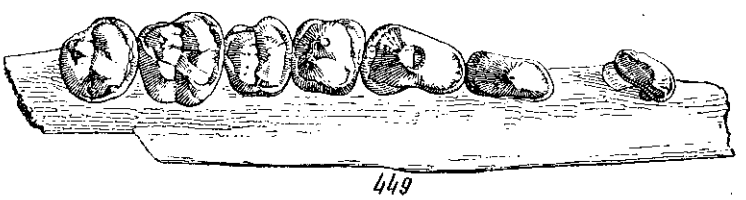
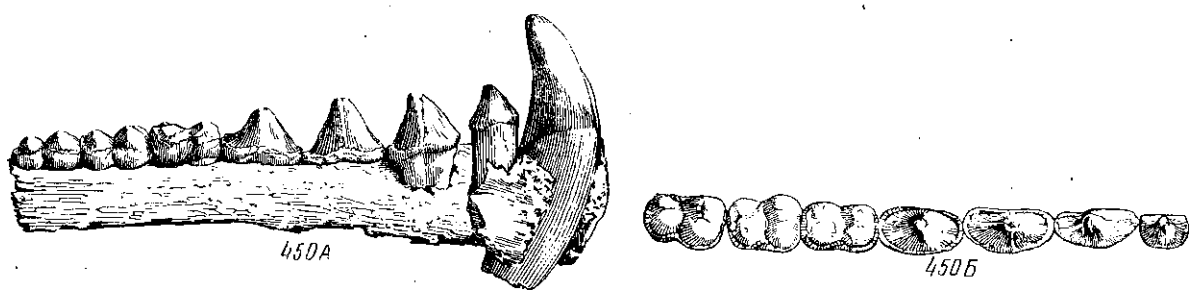


Рис. 448. *Dinohyus hollandi* Peterson (Entelodontidae)
Скелет, $\times 1/_{30}$. Н. миоцен С. Америки (Peterson, 1909)

Кроме того: *Achaenodon* Cope, 1873 (включая *Protelotherium* Osborn, 1895, в. эоцен С. Америки); *Eoentelodon* Chow, 1958 (в. эоцен Китая); *Archaeotherium* Leidy, 1850 (включая *Pelonax* Cope, 1874); *Megachoerus* Troxell, 1920; *Choerodon* Troxell, 1920; *Scaptohyus* Sinclair, 1921 (в. олигоцен С. Америки, ? олигоцен Азии); *Daeodon* Cope, 1879, включающий, вероятно, *Dinohyus* Peterson, 1905; *Boochoerus* Cope, 1879; *Ammodon* Marsh, 1893 (н. миоцен С. Америки).



449



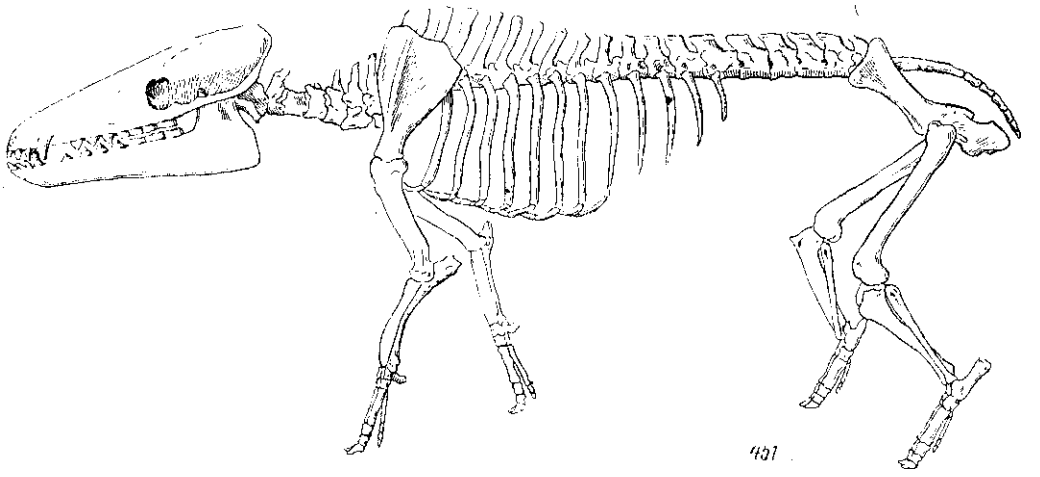
450А

450Б

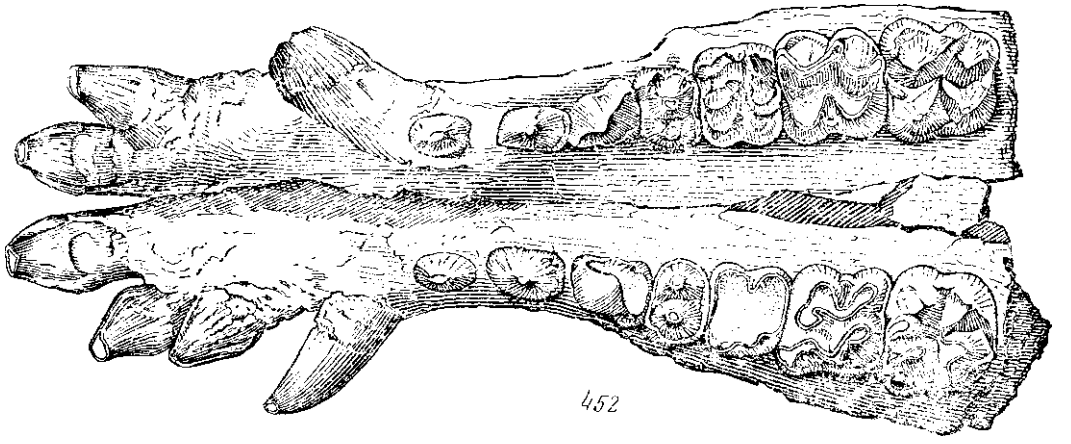
Рис. 449—450. *Entelodon magnum* Cuvier
Рис. 449 — часть правой верхней челюсти с P^1—M^3, × ок. $^1/_3$. Рис. 450. *А* — часть нижней челюсти с С, P_1—M_3, × ок. $^1/_5$; *Б* — нижние коренные зубы, × ок. $^1/_3$. Н. олигоцен Франции, Ронзон (Ковалевский, 1875)

СЕМЕЙСТВО ANTHRACOTHERIIDAE GILL, 1872. АНТРАКОТЕРИЕВЫЕ

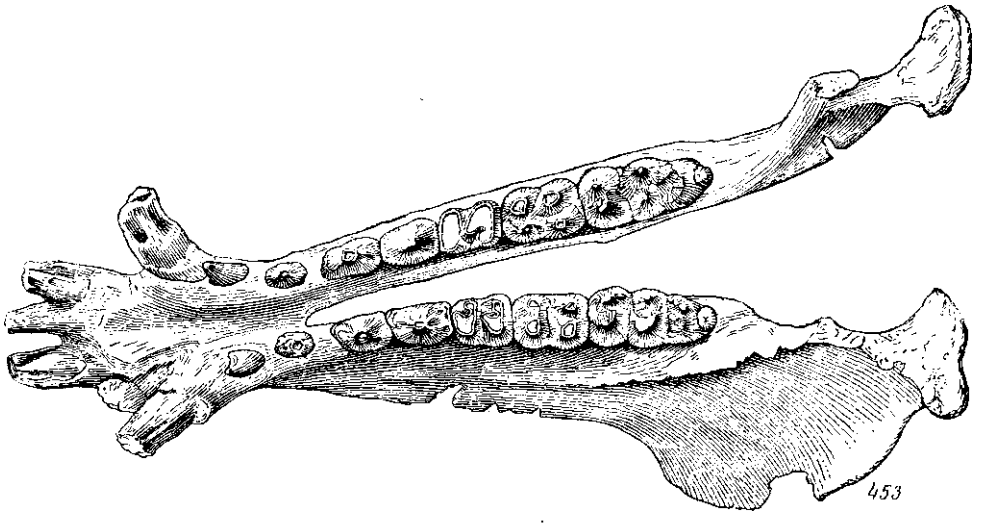
Лицевая часть черепа, как правило, значительно длиннее мозговой, и стреловидиый гребень имеется. Скуловые дуги и нижняя челюсть не несут отростков. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$. Фор-



451



452



453

Рис. 451—453. *Anthracotherium magnum* Cuvier

Рис. 451—скелет, $\times^{1}/_{20}$. Рис. 452—верхняя челюсть с зубами, $\times^{1}/_{3}$. Рис. 453—нижняя челюсть с зубами, $\times^{1}/_{3}$. Олигоцен Франции (В. Ковалевский, 1874)

ма резцов, как у Suidae; величина их уменьшается от I_1 к I_3. Клыки умеренно развиты, даже у поздних форм конические, с замкнутыми корнями. Заднекоренные низкие, бугорчатые или бугорчато-лунчатые; верхние с четырьмя главными буграми и почти всегда с одним промежуточным, нижние — обычно с двумя коническими или слаболунчатыми

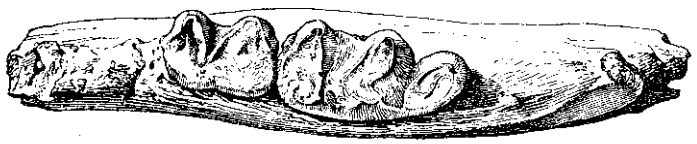


Рис. 454. *Brachyodus* sp.
Обломок нижней челюсти с M_2—M_3, $\times^3/_5$. Н. миоцен Казахстана, Асказан-Сор (колл. ПИН, № 135)

внутренними и двумя бугорчатыми или лунчатыми наружными буграми. Талон и талонид M_3^3 хорошо развиты лишь у поздних форм. Конечности средней длины, всегда четырехпалые, боковые пальцы много слабее (тоньше и короче) средних. Н. эоцен — плейстоцен.

Anthracotherium Cuvier, 1822. Тип рода — *A. magnum*, 1822; н. олигоцен, Франция. Лицевая часть черепа сравнительно длинная. Резцы большей частью с тупо обрезанным передним краем. Клыки относительно крупные, несплющенные, в разрезе широкие, овальные. M^1—M^3 в ширину больше, чем в длину, с четырьмя V-образными или почти коническими буграми и одним промежуточным (протоконуль), отделенным отчетливо от протокона. Мезостиль не выражен. Внутренний бугорок талона M^3 имеется, небольшой. Нижние заднекоренные четырехбугорчатые с сильно развитым, длинным, широким талонидом M_3, с одним бугорком. «Брахиодусовая складка» отсутствует. (Рис. 451—453.) Около пяти видов, сильно варьирующих в размерах: от бегемота (*A. magnum* Cuvier) до свиньи (*A. minus* Cuvier, *A. validense* Kovalevsky). Н. олигоцен — миоцен Европы, Азии.

Brachyodus Depéret, 1895. Тип рода — *Anthracotherium onoideus* Gervais, 1848—1852; олигоцен, Франция. Лицевая часть черепа относительно короткая. Резцы плоские, с округлым передним краем. Клыки небольшие, сильно сплющены в ширину, с режущими краями. M^1—M^3 квадратные, с отчетливой лунчатостью бугров, особенно наружных. Протоконуль хорошо развит и ясно отделен от протокона. Мезостиль хорошо выражен. Внутренний бугорок талона M^3 отсутствует. Нижние заднекоренные лунчатые, лунчатость слабее выражена на переднем внутреннем бугре, с так называемой «брахиодусовой складкой», идущей от заднего внутреннего к заднему наружному полулунию. Талонид M_3 широкий, с одним бугром, короткий, полукруглый. (Рис. 454). Около пяти видов. В СССР в н. миоцене Казахстана, Асказан-Сор (*Brachyodus* sp., К. Флеров, 1938). Олигоцен—миоцен Европы, Азии, Африки.

Hemimeryx Lydekker, 1878. Тип рода — *H. blanfordi* Lydekker, 1878; н. миоцен(?), С. Индия. Лицевая часть черепа длинная. M^1—M^3 — квадратные, с лунчатыми буграми, кроме протокона (неполная лунчатость). Протоконуль отсутствует. Мезостиль хорошо выражен. Нижние заднекоренные лунчатые, талонид M_3 небольшой, слабо лунчатый, узкий, с одним бугорком. Три вида. Ср. олигоцен Казахстана, оз. Челкар-Тениз (*H. turgaicus* Borissiak, 1919); ср. олигоцен — н. плиоцен Азии.

Кроме того: *Haplobunodon* Depéret, 1908 (ср.—в. эоцен Европы); *Lophiobunodon* Depéret, 1908 (ср. эоцен Европы); *Thaumastognathus* Filhol, 1890 (в. эоцен Европы); *Rhagatherium* Pictet et Humbert, 1855—1857 включая *Amphirhagatherium* Depéret, 1908 (ср. эоцен — н. олигоцен Европы; н. олигоцен С. Африки; ? н. плиоцен Азии); *Anthracobune* Pilgrim, 1940 (ср. эоцен Азии); *Anthracohyus* Pilgrim et Cotter, 1916; *Anthracokeryx* Pilgrim et Cotter, 1916, *Anthracothema* Pilgrim, 1928, и *Anthracosenex* Zdansky, 1930 (в. эоцен Азии); *Bothriodon* (Aymard, 1846) (=*Ancodon* Pomel, 1847; *Ancodus* Pomel, 1848; *Hyopotamus* Owen, 1848; *Aepinacodon* Troxell, 1921) (н. олигоцен Европы; н.—ср. олигоцен С. Америки); *Elomeryx* Marsh, 1894 (в. олигоцен С. Америки); *Heptacodon* Marsh, 1894 (н.—в. олигоцен С. Америки); *Ostacodon* Marsh, 1894 (в. олигоцен С. Америки); *Arretotherium* Douglass, 1901 (н. миоцен С. Америки); *Microbunodon* Depéret, 1895, включая *Microselenodon* Depéret, 1908 (ср. олигоцен Европы); *Hyoboops* Troussart, 1904, включая *Merycops* Pilgrim, 1910 (н. миоцен — н. плиоцен Азии; н. миоцен Африки); *Telmatodon* Pilgrim, 1907, включая *Gonotelma* Pilgrim, 1908 (н. миоцен—н. плиоцен Азии); *Parabrachyodus* Forster Cooper; 1915 (н. миоцен Азии); *Choeromeryx* Pomel, 1848 (н.—ср. плиоцен Азии); *Merycopotamus* Falconer et Cautley, 1847 (ср. плиоцен—

плейстоцен Азии, н. плиоцен С. Африки). Упоминание о находке *Merycopotamus* в н. миоцене Казахстана (Джиланчик) требует проверки.

СЕМЕЙСТВО HIPPOPOTAMIDAE GRAY, 1821. БЕГЕМОТЫ

Лицевая часть черепа по длине значительно превышает мозговую. Стреловидный гребень имеется. В отличие от представителей других семейств глазница позади замкнута костной дугой. Скуловые дуги не несут отростков. Нижняя челюсть массивная, с широкой симфизной частью; с двумя небольшими отростками внизу (возможно, соответствуют угловым). $I\frac{3-2}{3-1}C\frac{1}{1}P\frac{4-3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Резцы цилиндрические, без корней; внутренние больше боковых. Клыки крупные, без корней (постоянно растущие), загнутые назад; в отличие от других семейств с крупноморщинистой (бороздчатой) эмалью; верхние в разрезе почковидные, с глубокой бороздой сзади, направлены вниз; нижние — в разрезе треугольные, с более короткой задней стороной. Заднекоренные с коронкой средней высоты, с четырьмя тупыми

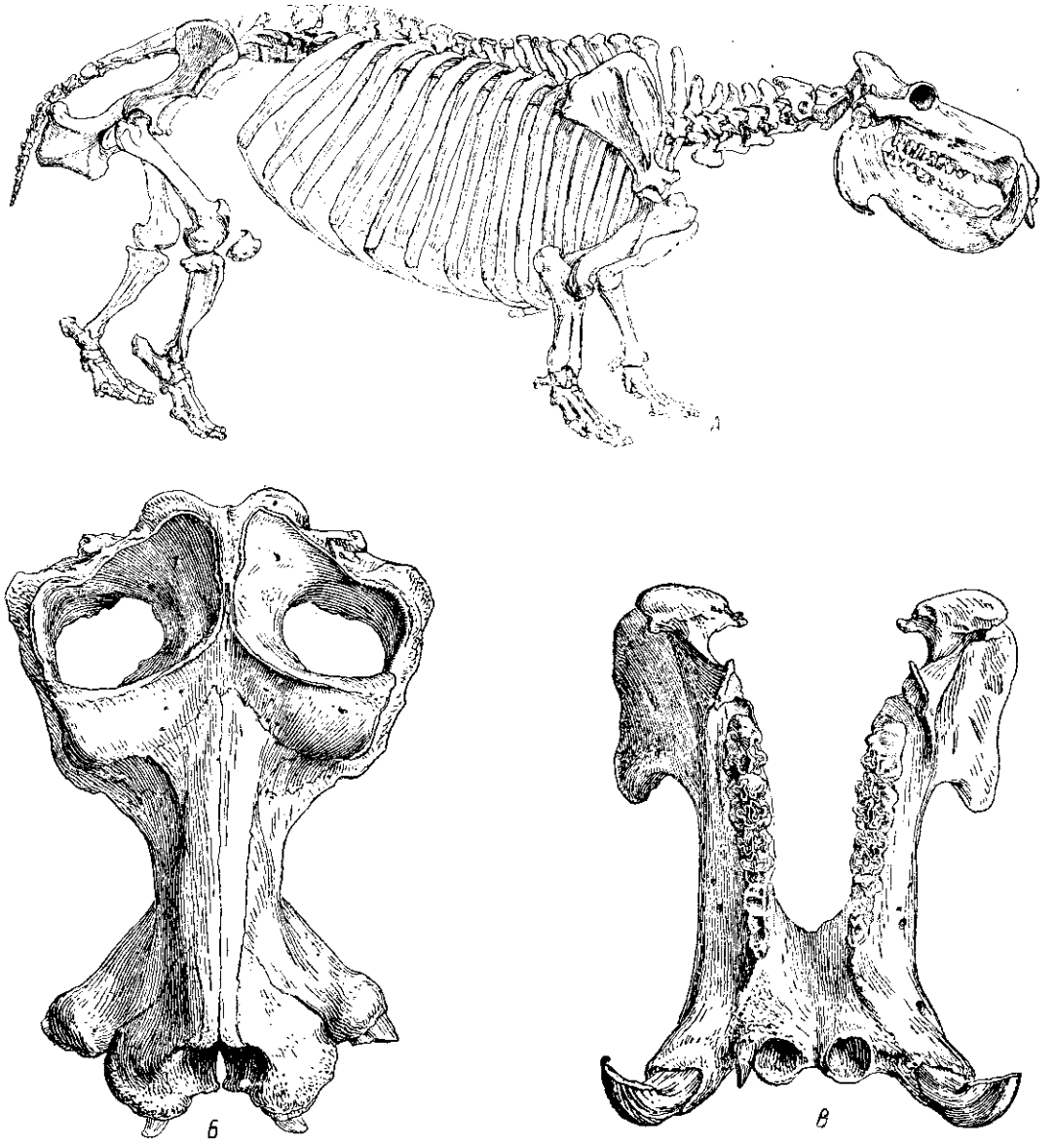


Рис. 455. *Hippopotamus amphibius* Linnaeus
А—скелет, ×1/25; *Б*—череп, × ок. 1/8; *В*—нижняя челюсть, × ок. 1/8. Современный. Африка (Blainville, 1839)

складчатыми буграми. На M_3 — одно-двухбугорчатый талонид, на M^3 талон отсутствует. Конечности очень короткие, четырехпалые, пальцы сильно раздвинутые; боковые лишь немного тоньше и короче средних. В отличие от других семейств, третьи фаланги широкие, с ногтеобразными копытами. В. миоцен — ныне.

Hippopotamus Linnaeus, 1758. Тип рода *H. amphibius* L., 1758; ныне, Африка. Размеры очень крупные. I_1^1 значительно крупнее, чем I_2^2; наружные резцы и P_1^1 отсутствуют. (Рис. 455.) Три вида. В СССР: н. плейстоцен Грузии, Ахалкалаки (*H. georgicus* Vekua, 1959); кроме того, имеется указание на нахождение *Hippopotamus* sp. в плиоцене в бассейне р. Прут (Хоменко, 1914; Беляева, 1948). В. плиоцен — плейстоцен Азии; н.—ср. плейстоцен Ю. Европы; плиоцен — ныне Африки.

Кроме того: *Hexaprotodon* Falconer et Cautley, 1836 (в. миоцен—плейстоцен Индии и Средиземноморья; в. плиоцен С. Африки); *Prochoeropsis* Deraniyagala, 1948 (в. плейстоцен Египта); *Choeropsis* Leidy, 1853 (плейстоцен — ныне Африки). Некоторые (Hooijer, 1950) признают в семействе только один род *Hippopotamus* с подродами и многочисленными видами.

СЕМЕЙСТВО SUIDAE GRAY, 1821. СВИНЫЕ

Кроме древних, лицевая часть черепа значительно длиннее мозговой. У древних имеется стреловидный гребень, у поздних отсутствует. Скуловые дуги и нижняя челюсть без отростков. $I\frac{3-1}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{4-2}{4-2}M\frac{3}{3}$. Резцы с корнями; уменьшаются от I_1 к I_3; верхние — короткие, овальные в сечении; нижние — длинные. Клыки, кроме древних, крупные; верхние обычно в разрезе округлые, часто загнуты вверх, нижние — трехгранные; у самцов более поздних форм — без корней (постоянно растущие). Заднекоренные от низких до очень высоких (у *Phacochoerus*) с четырьмя основными буграми и дополнительными, особенно многочисленными у высокоразвитых форм, имеющих также длинные и сложные талон и талонид M_3^3. Конечности короткие, четырехпалые; пальцы сближены, боковые развиты слабее средних. Олигоцен — совр. Шесть подсемейств: Hyotheriinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Kubanochoerinae, Sanitheriinae и Suinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО HYOTHERIINAE COPE, 1888

Лицевая часть черепа равна или незначительно длиннее мозговой. Скуловые дуги слабые. Стреловидный гребень имеется. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$. Зубной ряд почти непрерывный (без диастем). Клыки мелкие, в сечении округлые; верхние направлены вниз. Переднекоренные немоляризованные, режущие; P_4 двухбугорчатый. Заднекоренные очень низкие, почти квадратные, состоящие, как правило, лишь из четырех основных бугров; талон и талонид M развиты слабо. Н. олигоцен — ср. плиоцен Азии.

Palaeochoerus Pomel, 1846. Тип рода — *P. typus* Pomel, 1846; н. миоцен, Франция. Размеры мелкие (длина черепа

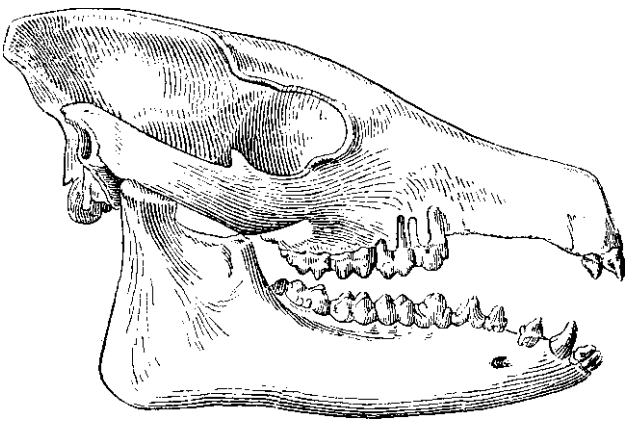


Рис. 456. *Palaeochoerus typus* Pomel
Череп с нижней челюстью сбоку, $\times^2/_5$. Н. миоцен Франции, Альс (Zittel, 1925)

около 270 *мм*). Клыки незначительно крупнее или такого же размера, как резцы и переднекоренные, с одним корнем. Верхние и нижние заднекоренные четырехбугорчатые, без дополнительных бугорков, квадратные в очертании. Талон и талонид M_3^3 короткие. (Рис. 456.) Четыре вида. В СССР имеется указание (Трофимов, 1949) на нахождение *Palaeochoerus* sp. в нижнемиоценовых отложениях Казахстана, р. Джиланчик. В. олигоцен — ср. миоцен Европы; н. миоцен — ср. плиоцен Азии.

Hyotherium Meyer, 1834. Тип рода — *H. sommeringi* Meyer, 1834; ср. миоцен, Швейцария. Сходен с *Palaeochoerus*; отличается более крупными размерами, более удлиненными лицевой частью черепа и передне- и заднекоренными. Верхние клыки с двумя корнями. Три вида. Широко распространен в ср. миоцене Европы.

Кроме того: *Propalaeochoerus* Stehlin, 1929 (в. олигоцен Европы); *Chleuastochoerus* Pearson, 1928 (н. плиоцен Китая).

ПОДСЕМЕЙСТВО LISTRIODONTINAE LYDEKKER, 1886

Лицевая часть черепа значительно длиннее мозговой. Скуловые дуги слабые. Стреловидный гребень отсутствует. $I\frac{3}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Зубной ряд с диастемами между I и C, C и P. Резцы крупные, лопатовидные. Клыки трехгранные в сечении; верхние толстые и короткие, загнутые вверх; нижние длинные. Переднекоренные, кроме трехбугорчатых P^4, простые, однобугорчатые, нережущие. Заднекоренные низкие, с двумя поперечными гребнями. Талон и талонид M_3^3 относительно слабые. Н. миоцен — ср. плиоцен.

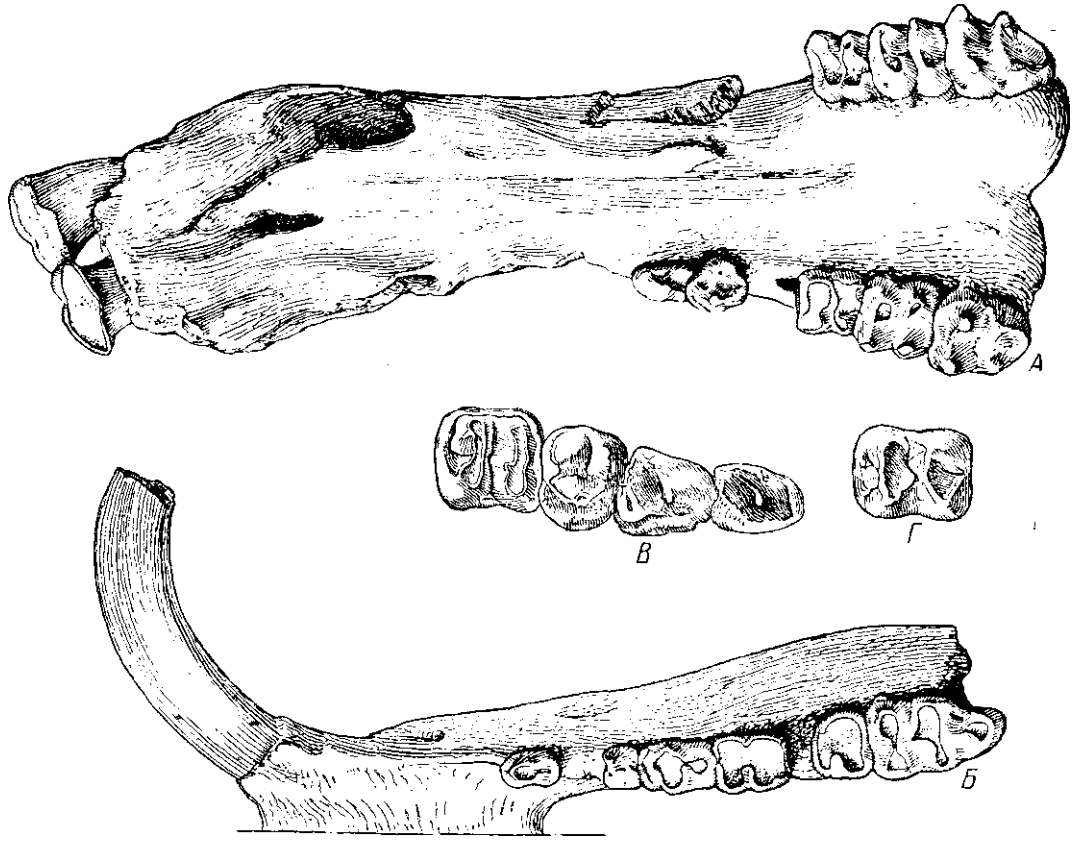


Рис. 457. *Listriodon splendens* Meyer
Челюсти, × ок. ½, *А*—верхняя, *Б*—нижняя. Миоцен Франции (по слепкам колл. ПИН). *В*—P^3—M^1; *Г*—M_3, × ок. 1. Н. миоцен Австрии (Zittel, 1925)

Listriodon Meyer, 1946. Тип рода — *L. splendens* Meyer, 1846; ср. миоцен, Германия. Резцы широкие, очень крупные; верхние и нижние задиекореиные сравнительно широкие, с хорошо развитым талоном или талонидом, особенно M_3. (Рис. 457). Около трех видов. Некоторыми разделяются на два рода: *Listriodon* и *Bunolistriodon*. Имеется непроверенное указание на находку *Listriodon* sp. в в. миоцене (сармат) С. Кавказа близ г. Ставрополя, гора Куцай (Иванов, 1916; Борисяк и Беляева, 1948). Н.—в. миоцен Европы; в. миоцен — ср. плиоцен Азии; н. миоцен Африки.

Кроме того: *Schizochoerus* Crusafont et Lavocat, 1954 (в. миоцен Испании).

ПОДСЕМЕЙСТВО TETRACONODONTINAE LYDEKKER, 1886

Лицевая часть черепа у древних незначительно, у поздних значительно длиннее мозговой. Скуловые дуги массивные. Стреловидный гребень имеется почти у всех родов. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4-3}M\frac{3}{3}$. Зубной ряд (кроме *Conohyus*) с длинными диастемами между I и C, C и P. Клыки умеренно развиты (у древних) или крупные, верхние округлые, загнутые вверх, нижние — округло-трехгранные, разной длины. В отличие от представителей других подсемейств

переднекоренные конические, однобугорчатые, из них P_3 и P_4 увеличенные, особенно у поздних форм. Заднекоренные низкие, четырехбугорчатые, мало удлиненные. Талон и талонид M_3^3 развиты слабо, особенно у древних. Н. миоцен — плейстоцен.

Conohyus Pilgrim, 1926. Тип рода — *Hyotherium sindiense* Lydekker, 1926; в. миоцен, Индия. Размеры мелкие (как у *Palaeochoerus*). Лицевая часть черепа немного длиннее мозговой. Скуловые дуги относительно невелики. Диастемы между I и C, C и P небольшие (зубной ряд почти непрерывный). Сечение нижнего клыка типа scrofa (стр. 344). P_1 имеется. P_3 и P_4 увеличены менее, чем у других родов. Заднекоренные простые, почти квадратные в очертании (кроме M_3^3), с бугорками конической формы. (Рис. 458 *А—В*.) Четыре вида. Н. миоцен Казахстана—Бет-Пак-Дала, Асказан-Сор (*C. betpakdalensis* Trofimov, 1949). Ср. миоцен З. Европы; н. миоцен — ср. плиоцен Азии.

Кроме того: *Tetraconodon* Falconer, 1868 (н. плиоцен — плейстоцен Индии), *Sivachoerus* Pilgrim, 1926 (ср. плиоцен—плейстоцен Индии; плиоцен и н. плейстоцен Африки).

ПОДСЕМЕЙСТВО KUBANOCHOERINAE GABUNIA, 1958

Лицевая часть черепа раза в два длиннее мозговой. В отличие от всех Suidae имеются рогообразные выросты на черепе: один непарный на лбу и позади него пара маленьких боковых. Скуловые дуги очень широкие и массивные. Стреловидный гребень отсутствует. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{3}M\frac{3}{3}$. Зубной ряд с длинной диастемой между C и P. Верхние клыки большие, округлые, загнутые в стороны и наверх; нижние—

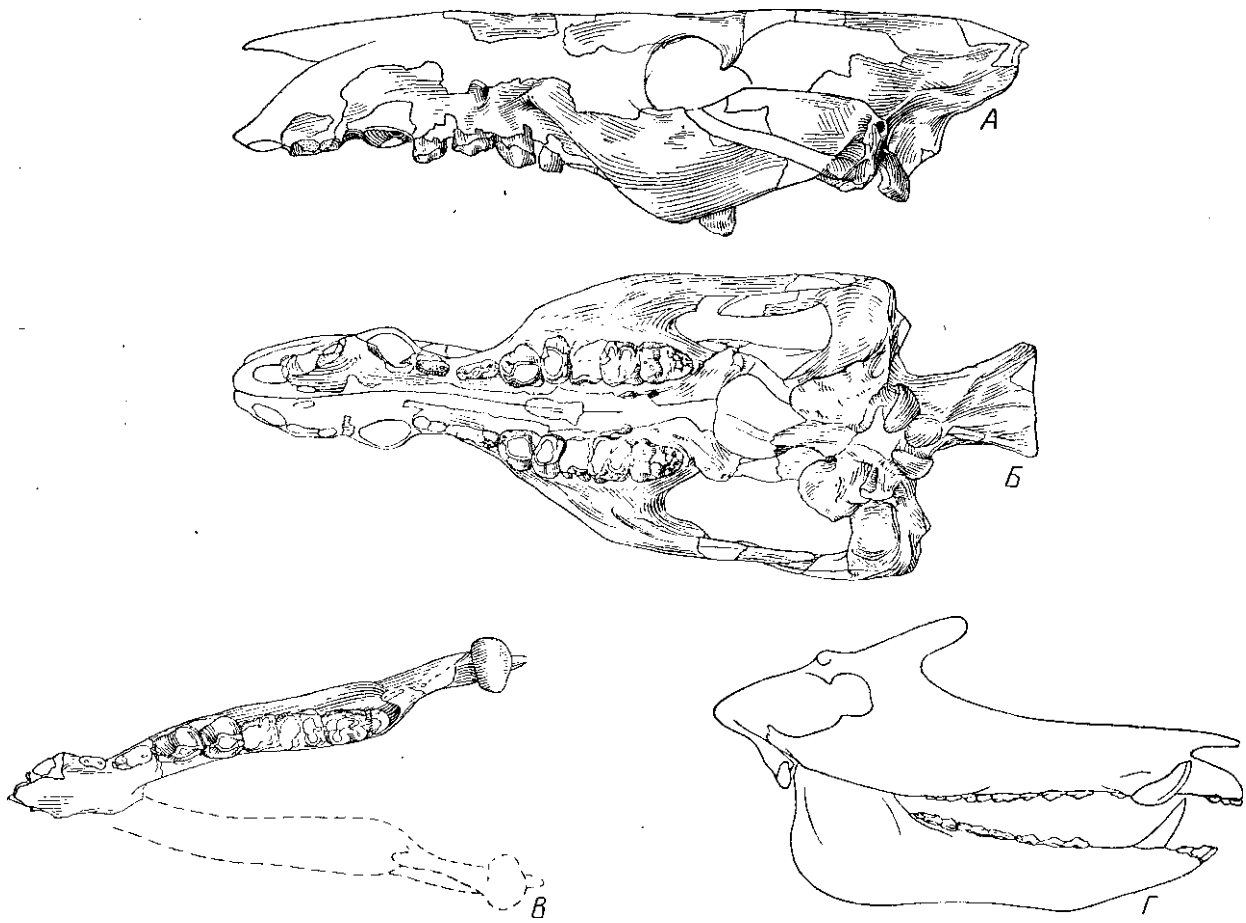


Рис. 458. *Conohyus sindiense* (Lydekker)

Череп, $\times 1/3$. *А*—сбоку, *Б*—снизу, *В*—нижняя челюсть сверху. В. миоцен С. Индии, Сиваликские холмы (Colbert, 1933). *Г*—*Kubanochoerus robustus* Gabunia. Череп с нижней челюстью, реконструкция, × ок. $1/10$ (Габуния, 1955)

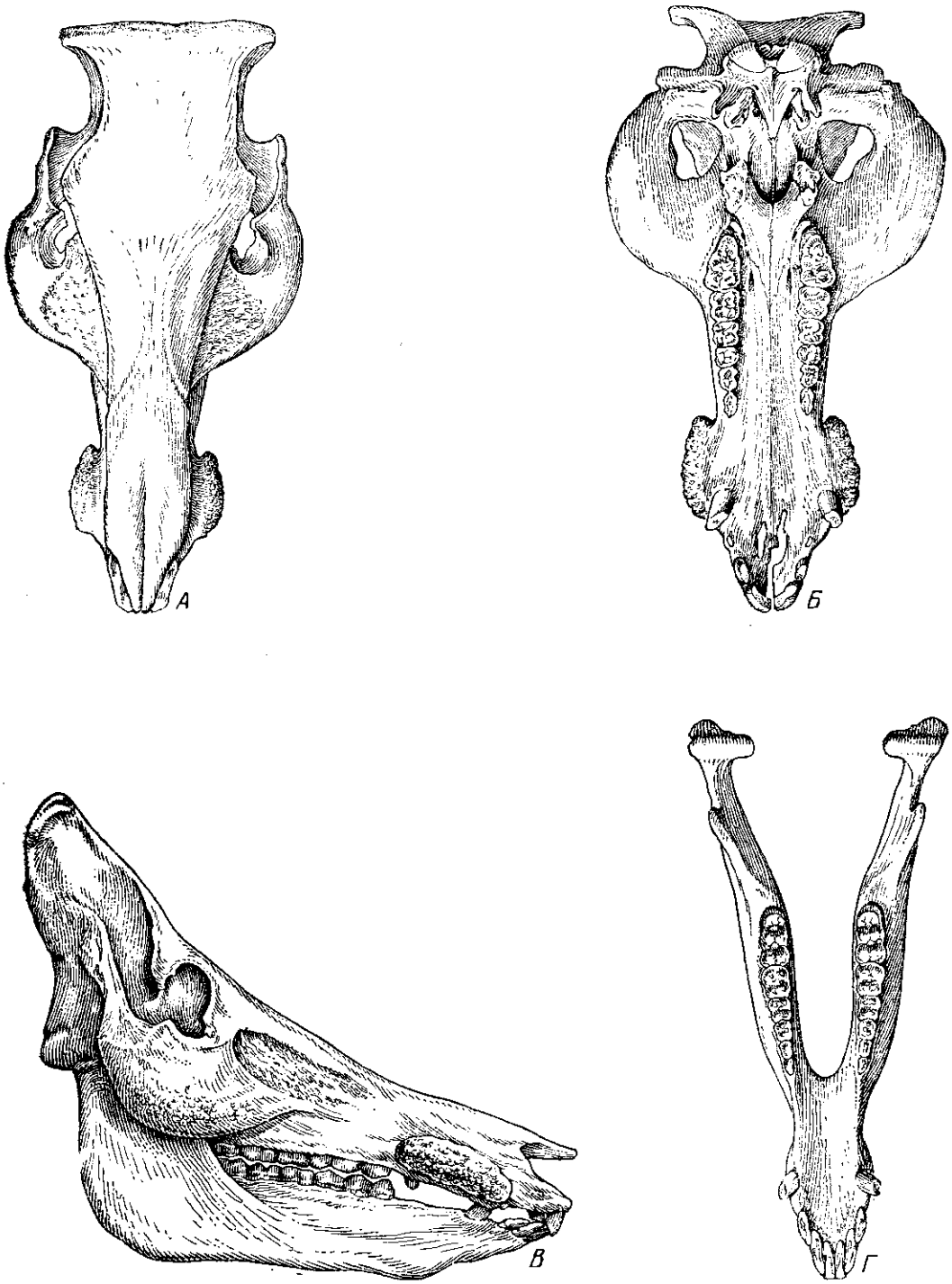
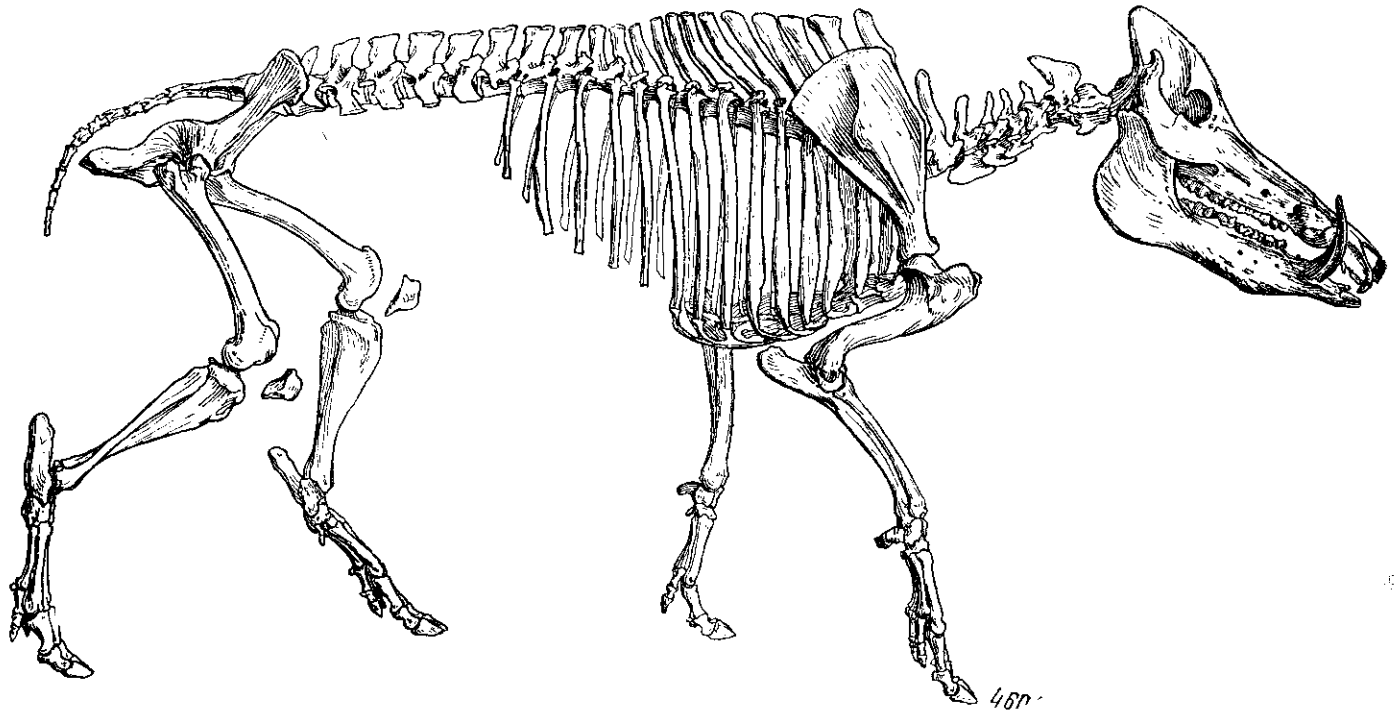
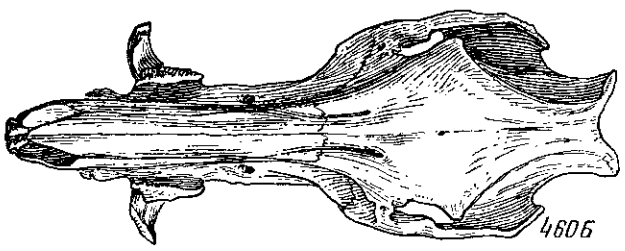
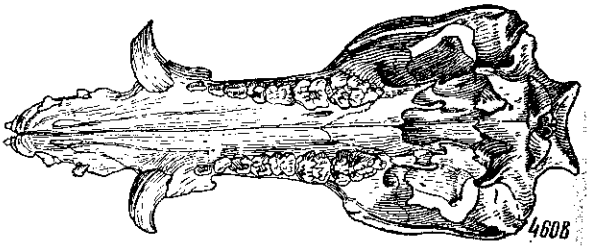


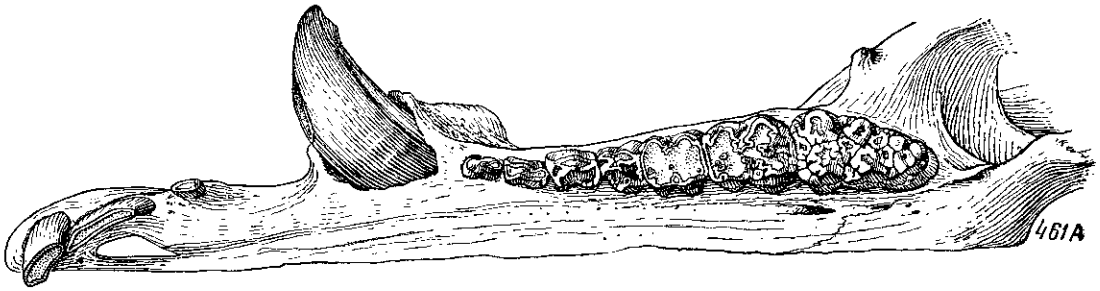
Рис. 459. *Microstonyx major* (Gervais), $\times^{3}/_{20}$

Череп. *А*—сверху; *Б*—снизу; *В*—череп с нижней челюстью сбоку; *Г*—нижняя челюсть сверху. Меотис Украины, Одесская обл., **Гребеники** (Трофимов, 1954)









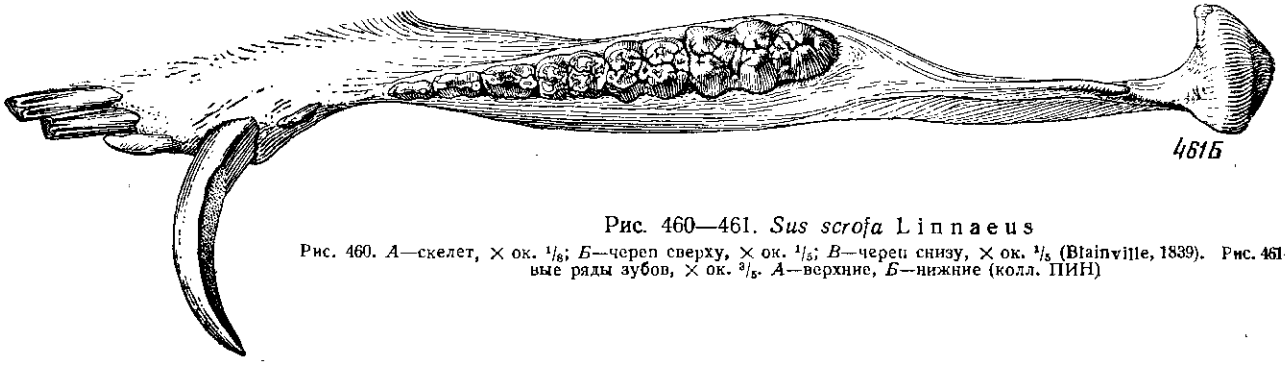


Рис. 460—461. *Sus scrofa* Linnaeus

Рис. 460. *А*—скелет, × ок. 1/8; *Б*—череп сверху, × ок. 1/5; *В*—череп снизу, × ок. 1/5 (Blainville, 1839). Рис. 461—зубные ряды зубов, × ок. 3/5. *А*—верхние, *Б*—нижние (колл. ПИН)

трехгранные типа verrucosus (стр. 344). Передние коренные, кроме P^1, режущего типа. Заднекоренные с четырьмя основными буграми и дополнительными. (Рис. 458.) Один род.

Kubanochoerus Gabunia, 1955. Тип рода — *K. robustus* Gab., 1955. Ср. миоцен (чокрак), С. Кавказ, Беломечетская. (Рис. 458 *Г*.) Один вид из одного местонахождения.

ПОДСЕМЕЙСТВО SUINAE ZITTEL, 1893

Лицевая часть черепа значительно длиннее мозговой. Скуловые дуги хорошо развиты, иногда мощные. Стреловидный гребень отсутствует. $I\frac{3-1}{3-2}C\frac{1}{1}P\frac{4-2}{4-2}M\frac{3}{3}$. Зубной ряд с длинными диастемами между I и C, C и P. Клыки разного размера, чаще крупные; верхние в сечении округлые, часто загнуты наверх, нижние — трехгранные. Переднекоренные простые, не увеличены; P_4^4 двух- или трехбугорчатые, реже P_4 однобугорчатый. Заднекоренные низкие, реже высокие (у *Phacochoerus* и *Hippohyus*), удлиненные, с четырьмя основными буграми и многими мелкими дополнительными, особенно на M_3^3, на которых хорошо развиты талон или талонид. В. миоцен — ныне.

Microstonyx Pilgrim, 1926. Тип рода — *Sus major* Gervais, 1848—1852; в. миоцен или н. плиоцен, Франция (Кюкюрон). Размеры очень крупные (основная длина черепа около 500 *мм*). Лицевая часть черепа широкая и очень длинная, в два с лишним раза длиннее мозговой. Мозговая коробка с широкой, короткой и плоской крышей, с высокой затылочной частью. Глазницы овальные, сдвинуты назад за M^3. Скуловые дуги мощные, полого спускающиеся вниз, нижний край их расположен на уровне или ниже жевательной поверхности M_3. Альвеолярный гребень над верхними клыками, особенно у самцов, сильно развит в виде своеобразного разращения. Диастема между C и P длиннее M_3. P_1^1 иногда отсутствуют. Верхние и особенно нижние клыки у самцов и самок маленькие, нижние типа verrucosus (стр. 344), верхние направлены вниз. Заднекоренные низкие, с четырьмя тупыми главными буграми и многочисленными добавочными. M_3^3 с длинными талоном и талонидом, состоящим из нескольких бугорков. (Рис. 459.) Два вида. В СССР многочислен в в. миоцене (в гиппарионовых фаунах). В. миоцен — н. плиоцен Европы, Азии.

Sus Linnaeus, 1758 (включая подрод *Porcula* Hodgson, 1847). Тип рода — *S. scrofa* L., 1758; совр., Германия. Размеры различны (длина черепа от 300 до 400 *мм*). Лицевая часть черепа узкая и длинная — приблизительно в два раза длиннее мозговой. Крыша мозговой коробки средней ширины и длины, в виде низкого поперечного свода; затылочная часть различной высоты. Глазницы округлые, расположены обычно над M^3. Скуловые дуги умеренно развиты, круто опускаются вниз до уровня M^3 или немного выше. Альвеолярный гребень над верхними клыками умеренно развит в виде чехла. Диастема между C и P обычно короче M^3. P_1^1 всегда имеются. Верхние и нижние клыки, особенно у самцов, крупные; нижние в сечении треугольные, варьирующие по форме сечения (типы scrofa и verrucosus, стр. 344), верхние округлые, у самцов загнуты вверх. Заднекоренные зубы — как у *Microstonyx*, большей частью с несколько менее сложной жевательной поверхностью и более короткими талоном и талонидом M_3^3. (Рис. 460, 461.) Около десяти видов. Ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер), в. плиоцен Приазовья (Хапры) и многочисленны в плейстоцене; в. миоцен — ныне Европы и Азии; н. миоцен — ныне Африки; домашние формы во всем мире.

Кроме того: *Propotamochoerus* Pilgrim, 1926 (н.—ср. плиоцен Европы, Азии); *Potamochoerus* Gray, 1854 (плейстоцен Азии; плейстоцен — ныне Африки); *Hyosus* Pilgrim, 1926 и *Sivahyus* Pilgrim, 1926 (ср. плиоцен Азии); *Hippohyus* Falconer et Cautley, 1840—1845 (н. плиоцен — плейстоцен Азии); *Dicoryphochoerus* Pilgrim, 1926 (н. плиоцен — плейстоцен Азии); *Celebochoerus* Hooijer, 1950 (плейстоцен, Азия, Зондские о-ва); *Phacochoerus* Cuvier, 1817 (плейстоцен — ныне, Африки); *Hylochoerus* Thomas, 1904 (плейстоцен — совр. Африки); *Metridiochoerus* Hopwood, 1926, *Notochoerus* Broom, 1925, *Mesochoerus* Schaw et Cooke, 1941 (в. плиоцен — плейстоцен Африки); *Omochoerus* Arambourg, 1943 (плейстоцен Африки); *Babirussa* Frisch, 1775 (ныне, В. Индия, Индонезия).

ЛИТЕРАТУРА

Борисяк А. А., 1923. Об остатках Anthracotheriidae из индрикотериевых слоев. Изв. Росс. Акад. Наук, VI сер., т. XVII, № 1—18, стр. 103—110. Бурчак-Абрамович Н. О., 1941. Матеріали до вивчення пікермійской фауни півдня України. III. *Sus erymanthius* Roth et Wagner з мэотичных відкладув с. Гребеників. Геол. журн., т. VIII, вип. 1.

Векуа А. 1959. О гиппопотаме из нижнеплейстоценовых отложений Грузии. Сообщ. АН Груз. ССР, т. XXIII, № 5, стр. 561—566.

Габуния Л. К., 1955. Новый представитель Suidae из среднего миоцена Беломечетской (Северного Кавказа). Докл. АН СССР, т. 102, № 6, стр. 1203—1206. — 1958. О черепе рогатой ископаемой свиньи из среднего миоцена Кавказа. Докл. АН СССР, т. 118, № 6, стр. 1187—1190. — 1959. О первой находке листриодона в миоцене СССР. Сообщ. АН Груз. ССР, т. XXII, № 1, стр. 55—56.

Ковалевский В. О., 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelocus* Aymardi. Изв. Имп. об-ва любит. естеств., антропол. и этнограф., т. XVI, вып. I, стр. I—59.

Трофимов Б. А., 1949. Древнейший представитель примитивных свиней в Азии. Докл. АН СССР, т. LXVII, № 6, стр. 1101—1104. — 1952. Новые энтелодонтиды из Монголии и Казахстана. Тр. Палеон. ин-та, т. XLI, стр. 145—154. — 1954. Ископаемые свиньи рода *Microstonyx*. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLVII, стр. 61—99. — 1958. О переименовании энтеолодона *Brachyodon* Trofimov, (1952) в *Ergilobia* nom. nov. Материалы к «Основам палеонтологии», вып. 2, стр. 119.

Arambourg C., 1934. Mammifères miocénes du Turkana (Afrique orientale). Ann. Paléont., t. XXII, fasc. 3,4.

Bastin A., 1933. Sur la prêsence de l'Hippopotame quaternaire dans le Nord-Est de la France. Annales de la Soc. Geol. du Nord. Lille, t. LVIII.

Chow Minchen, 1958. *Eoentelodon* — a new primitive Entelodont from the Eocene of Lunan, Yunnan. Vert. Palas., vol. II, No. I, pp. 30—34. Colbert E., 1933. The skull and mandible of *Conohyus*, a primitive suid from the Siwalik Beds of India. Amer. Mus. Nov., No. 621. — 1938. Fossil Mammals from Burma in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXXIV, art. 6, pp. 255—436. Cooper C., 1924. The Anthracotheriidae of the Dera Bugti deposits in Baluchistan. Paléont. Indica, No. 5, vol. VIII, pp. 1—72. Crusafont Pairo M. y Lavocat R., 1954. «*Schizochoerus*», un nuevo genero de Suidos del Pontiense inferio (Vallesiense) del Vallesiense del Valles-Penedes. Not. Comun. del Inst. Geol. Min. de Espana, No. 36, pp. 1—12.

Hooijer D., 1950. The fossil Hippopotamidae of Asia with Notes on the recent Species. Zool. Verhandl., Rijksmus. N. H. Leiden, No. 8, pp. 1—124. — 1954. Pleistocene Vertebrates from Celebes. VII. Dentition and squeleton of *Celebochoerus heekereni* Hooijer, Zool. Verhandl., No. 24, pp. 1—46. — 1958. Pleistocene Remains of *Hippopotamus* from the Orange Free State. Navorsinge. Researches of the Nation. Mus. Bloemfontein, vol. I, pt. II, pp. 259—266. Hürzeler J., 1936. Osteologie und Odontoligie der Caenotheriiden. Abh. Schweiz. Pal. Gesellsch., Bd. LVIII, SS. 1-88; Bd. LIX, SS. 91—112.

Kowalevsky W., 1873_1. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere. Palaentographica, Bd. 22, SS. 131-346. — 1873_2. On the osteology of Hyopotamidae. Philos. Trans. Roy Soc. London, vol. CLXIII, pp. 19—94.

Lydekker R., 1883—1884. Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. Siwalik selenodont Suina. Siwalik and Narbada bunodont Suina. Paleont. Indica, ser. 10, vol. II, pt. 5, pp. 143-177; vol. III, pt. 2, pp. 33—104.

Macdonald J., 1956. The North American Anthracotheres. Journ. Palaeont., vol. 30, No. 3, pp. 615—645.

Pavlow Marie, 1899. Études sur l'histoire paléontologique des Ongulés. VII. Artiodactyles anciens. Bull. Soc. Nat. Moscou, n° 2-3, pp. 268—328. Pearson H., 1927. On the skull of Early Tertiary Suidae, together with an Account of the Otic Region in some other primitive Artiodactyla. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, vol. CCXV, pp. 389—460. — 1928. Chinese Fossil Suidae. Pal. Sinica, Ser. C, vol. V.

Stehlin H., 1899—1900. Über die Geschichte des Suiden—Gebisses. Abhandl. Schweiz. Paläont. Geselsch., Bd. XXVI—XXVII.

ПОДОТРЯД TYLOPODA. МОЗОЛЕНОГИЕ [1]

Безрогие. Стреловидный гребень на черепе всегда имеется, развит в разной степени. Глазница у древних позади открыта, у более поздних замкнута костным кольцом. Сосцевидная кость выходит на наружную поверхность черепа. Слуховые пузыри слабо вздуты или не вздуты, очень высокие, сильно выступающие ниже уровня основной затылочной кости. Межчелюстные кости выступают вперед дальше, чем носовые. Нижняя челюсть массивная, обе половины ее сращены, имеется угловой отросток; суставная поверхность полусферическая. Верхние резцы у древних представителей в полном числе, у более поздних сохраняются только I^3, имеющие всегда клыковидную форму. Клыки большие, особенно у самцов. Из переднекоренных исчезают P^2 позже P_3 и иногда P^3, у одной из позднейших форм уменьшен P^4. P_1^1 у большинства имеются, клыкообразные; P_4 у позднейших значительно моляризован. Заднекоренные от низко- до высококоронковых, лунчатые. В отличие от других парнопалых межпоперечные отверстия II—VI шейных позвонков имеют выход в позвоночный канал. Конечности пальцеходящие, опираются на третью, вторую и часть первой фаланги [2]. Кроме самых древних, локтевая кость сращена с лучевой; у поздних сохраняются только верхний и нижний ее концы. От малой берцовой сохраняется только нижний конец в форме лодыжковой косточки. Трапециевидная и большая кости запястья, а также ладьевидная и кубовидная заплюсны свободны. Нижний блок астрагала не смещен, его гребни параллельны гребням верхнего блока. Вторые и пятые пястные и плюсневые кости, кроме самых древних форм, отсутствуют; их фаланги отсутствуют всегда. Третьи и четвертые пястные и плюсневые, начиная с верхнего миоцена, почти у всех сращены в одну кость с расходящимися нижними кон-

[1] В подотряд не включено своеобразное сем. Xiphodontidae Flower, 1884, из эоцена — олигоцена Европы, систематическое положение которого неясно.

[2] У современных форм подошвы мозолистые, — отсюда название подотряда.

цами; третьи фаланги низкие, симметричные. Одно семейство.

Замечание. Группа Tylopoda (Illiger, 1811) первоначально рассматривалась как семейство отр. «Bisulca» («Парнокопытные»). Лидеккер (1915) признал Tylopoda подсемейством. Симпсон (1945) отделил Tylopoda от собственно жвачных, присвоив им ранг подотряда в пределах отр. Artiodactyla.

Однако имеются общие черты у Artiodactyla (без Tylopoda) и Perissodactyla, противопоставляемые Tylopoda: более мощное развитие задних конечностей, чем передних (у Tylopoda наоборот); отсутствие характерного для Tylopoda выхода межпоперечных отверстий II—VI шейных позвонков в мозговой канал; отсутствие ангулярных отростков нижней челюсти, имеющихся у Tylopoda; иной характер редукции премоляров; иной характер строения затылочной части черепа; копыта у первых и выпуклые ногти у вторых; овальные эритроциты у Tylopoda. Согласно этим данным следует поставить вопрос о выделении Tylopoda в самостоятельный отряд, не менее древний, чем Artiodactyla (в составе подотр. Ruminantia и Suiformes), что представляется достаточно обоснованным.

Строение и приспособления. Подотряд эволюционировал в направлении приспособления к специфическим условиям песчаных пустынь и сухих степей с растительностью из сухолюбов и солелюбов. Строение конечностей, высоких и стройных, опирающихся не на копытную фалангу, а на мозолистую подошву пальцев в целом, обеспечивает быстрое передвижение не только по травянистым пространствам, но и по сыпучему грунту. Примечательно большее развитие скелета и мускулатуры передних конечностей по сравнению с задними. При этом бедренная часть задней конечности не включена в общий кожный мешок туловища, так что эта конечность на некотором протяжении выше колена охвачена кожным покровом. Большой длине конечностей соответствует очень длинная шея. Кости черепа отличаются прочностью, в частности нижняя челюсть и кости мозгового отдела. Общий облик черепа в ряде отношений напоминает облик черепа хищных, а не травоядных. Для трубчатых костей характерна очень густая сеть гаверсовых каналов (Богдашев, 1930). Эритроциты у мозоленогих овальны, чего нет ни у какой другой группы современных млекопитающих.

«Жвачность» Tylopoda лишь конвергентна «жвачности» Ruminantia. Это доказывается совершенно иным макро- и микростроением камер желудка у современных верблюдов и лам, с одной стороны, и собственно жвачных, с другой (Авербург, 1931, 1933, 1940). Зубная система выделяется частичным сохранением верхних резцов и хорошим развитием клыков как органов защиты; поразительна конвергенция с Ruminantia в отношении строения заднекоренных, выполняющих сходную функцию при вторичной обработке пищи после отрыгивания. У современных форм моляризация сохраняющихся третьих и четвертых переднекоренных верхней челюсти и четвертых нижней челюсти выражена отчетливо; первые переднекоренные всегда клыкообразны и сохраняются у большинства родов, в том числе даже у современных верблюдов.

Мозговой отдел черепа и большие полушария мозга в филогенетическом ряду верблюдов прогрессивно увеличиваются, и у современных форм *Camelus* большой мозг более развит, чем у Bovidae и Equidae (Берггрин, 1934).

История развития. Мозоленогие известны с в., а может быть и со ср. эоцена (Симпсон, 1945, стр. 264). Верхнеэоценовые *Protylopus* были несколько крупнее кролика; они обладали полным зубным рядом и совершенно раздельными локтевой и лучевой костями и средними пястными и плюсневыми. Начиная с олигоцена происходит уменьшение и исчезновение переднекоренных при одновременной моляризации сохраняющихся, кроме P^1 и P_1, которые остаются клыкообразными. Локтевая и лучевая срастаются, так же как и средние пястные и плюсневые; рудименты первой и пятой пястных утрачиваются. У поздних форм от локтевой остаются только верхний и нижний концы, границы которых с лучевой костью неразличимы; от малой берцовой также сохраняется один нижний конец в форме лодыжковой косточки (как у Ruminantia). Сросшиеся пястные и плюсневые имеют у них широко раздвоенные концы; однако вплоть до верхнего миоцена были формы и с раздельными третьей и четвертой метаподиями (например, *Oxydactylus* из н. миоцена, *Protolabis* — из среднего и верхнего). В то же время размеры мозоленогих увеличиваются и, начиная с миоцена, появляется ряд крупных и очень крупных форм. С другой стороны, доныне дожили и относительно мелкие представители подотряда — виды рода *Lama*.

Из исходной архаичной группы мозоленогих (Poëbrotheriinae) в среднем-верхнем олигоцене выделились четыре ветви: 1) основной ствол (Camelinae), доходящий до современных верблюдов и лам, а также до крупных ламоподобных форм плиоцена и плейстоцена, 2) ветвь питавшихся листвой деревьев

«жирафоподобных» верблюдов (Alticamelinae), из которых известна очень крупная форма *Alticamelus altus* из ср. миоцена Колорадо, 3) ветвь мелких «газелеобразных» верблюдов (Stenomylinae) с двумя родами и 4) выделенный в особое подсем. Pseudolabidinae верхнеолигоценовый род *Pseudolabis*.

За исключением основного ствола, Camelinae, и родов *Alticamelus* и *Rakomylus*, доживших до нижнего плиоцена, мозоленогие не пережили ср. миоцена или даже в. олигоцена. Эволюция группы происходила в С. Америке, одновременно с эволюцией лошадей. В Ю. Америку мозоленогие вселились приблизительно в начале плейстоцена по образовавшемуся в это время Панамскому перешейку, когда туда мигрировали предки рода *Lama*, дожившего там до настоящего времени. Североамериканские верблюды позднего рода *Camelops* вымерли в постплейстоцене (Romer, 1929), по-видимому, уже после переселения в Америку человека из С.-В. Азии.

Миграция мозоленогих в Восточное полушарие произошла, по всей вероятности, в ср. или н. плиоцене — в это время туда вселился род *Paracamelus* (Хавесон, 1954). Этот род скорее всего возник из рода *Pliauchenia* или близкого к нему и мигрировал в Азию через Аляскинско-Чукотское соединение. *Paracamelus* достиг на западе Ольтении в предгорьях Ю. Карпат (Румыния). Он дал в в. плиоцене начало собственно верблюдам—роду *Camelus*, но сам не пережил эпохи н. плейстоцена. Род *Camelus* разделился, по-видимому, в н. или ср. плейстоцене на два вида: одногорбых, *C. dromedarius*, — около трех подвидов в жаркой сухой зоне Ю. Азии и С. Африки, и двугорбых, *C. bactrianus*, — два очень близких подвида (*C. b. knoblochi* и *C. b. ferus*) в зоне относительно прохладных степей Евразии. В настоящее время род *Camelus* представлен обоими упомянутыми видами, обращенными в домашнее состояние[1]. Известна исчезающая дикая форма *C. bactrianus ferus* в пустынях Ц. Азии.

СЕМЕЙСТВО CAMELIDAE GRAY, 1821. ВЕРБЛЮДОВЫЕ

В. эоцен — ныне. Пять подсемейств: Poëbrotheriinae, Camelinae, Pseudolabidinae, Alticamelinae, Stenomylinae.

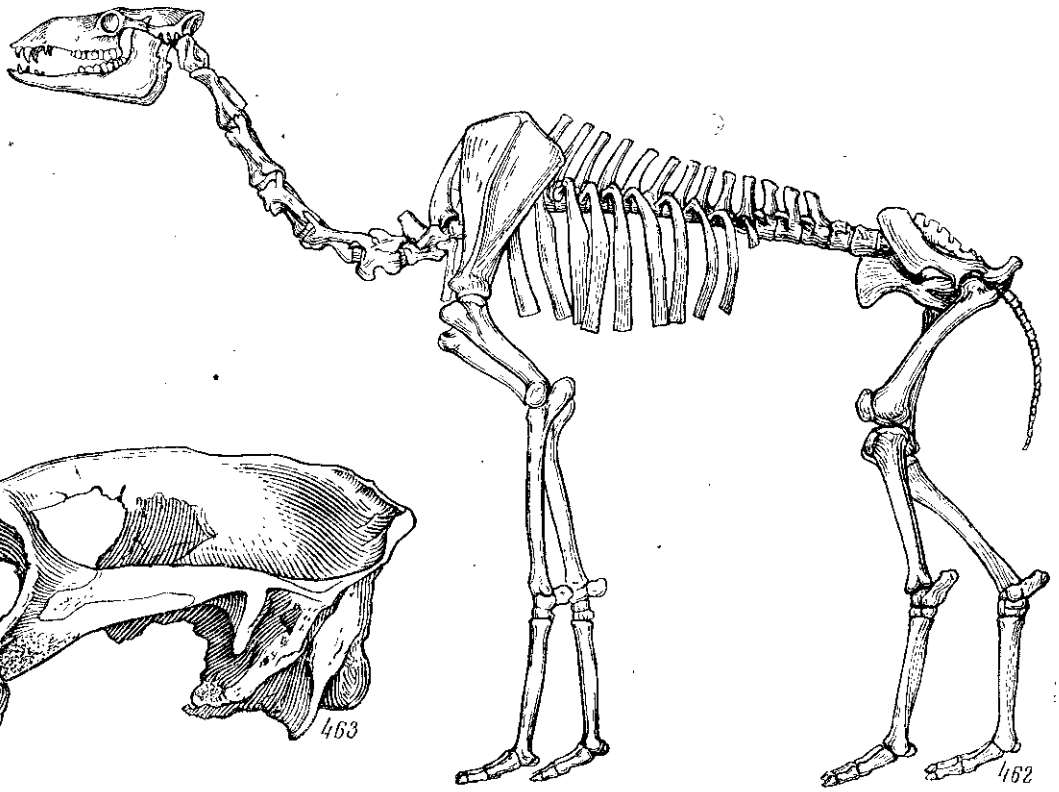
1 В одомашненном состоянии: *C. bactrianus* в Забайкалье, Монголии, С. Китае, Синьцзяне, Казахстане, Астраханской обл., изредка в степях С. Кавказа и Закавказья; *C. dromedarius* в Узбекистане, Туркмении, Ю. Казахстане, С.-З. Индии, Иране, Малой Азии, в Закавказье (мало), Леванте, Аравии, С. и В. Африке до влажной зоны, ввезен в Австралию.

ПОДСЕМЕЙСТВО CAMELINAE ZITTEL, 1893

Глазница позади замкнута костной дугой. P_2^2 всегда отсутствуют, P_3^3 могут редуцироваться. Заднекоренные зубы высококоронковые. Ноги высокие, шея длинная. На всех конечностях по два пальца. Пястные и плюсневые кости на большей части своего протяжения слиты. В. олигоцен — ныне.

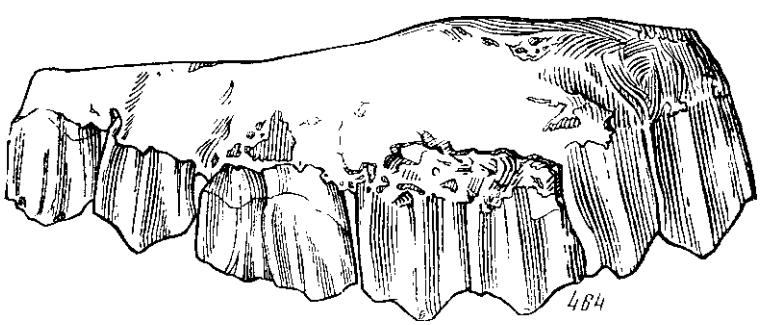
Paracamelus Schlosser, 1903. Тип рода — *P. gigas* Schloss., 1903; в. плиоцен, Китай. Череп узкий и длинный, особенно в лицевом отделе; передний край глазницы над передним краем M^3. Теменные, стреловидный и затылочный гребни выражены резко. Нижняя челюсть относительно низкая: ее высота под серединой M_3 составляет 15,5—17% ее длины от переднего края до заднего края M_3. У самцов почти всегда, а у самок часто имеются клыкообразные премоляры (P_1^1). Верхние заднекоренные с хорошо развитыми парастилем, мезостилем и срединными ребрами на наружных поверхностях полулуний. P_3 хорошо развит; у молодых имеется pd_2. P_4 с открытой передней долинкой и с дополнительным вертикальным желобком в передневнутреннем углу (этого желобка нет у близкого рода *Gigantocamelus*). M_3 относительно короткий: его длина 14—16% длины челюсти до заднего края M_3. На M_2 и M_3 у большинства видов имеются передненаружные складки. (Рис. 462—465.) Пять видов. Ср. или в. плиоцен С. Кавказа, С. Казахстана, З. Сибири, Прииртышья (*P. gigas* Schl., 1903; *P. praebactrianus* Orlov, 1927) и ср. плиоцен Одессы («катакомбы») и Ю. Молдавии (*P. alexejevi* Havesson, 1950); ср. плиоцен — н. плейстоцен С. Китая, Монголии, СССР, Румынии, Венгрии. Имеется измельчавшая подродовая группа *Neoparacamelus* (плиоцен — н. плейстоцен Причерноморья), обычно без передненаружных складок на M_2 и M_3.

Camelus Linnaeus, 1758. Верблюды. Тип рода — *C. bactrianus* L., 1758; современный домашний двугорбый. Череп в лицевой части значительно короче и относительно шире, чем у *Paracamelus*; емкость черепа больше; передний край глазницы над передней долей M^2. Черепные гребни, как у *Paracamelus*. Нижняя челюсть относительно высокая: ее высота над серединой M_3 составляет 17—24% ее длины от переднего края до заднего края M_3. P^1, как у *Paracamelus*. На верхних молярах парастиль, мезостиль и срединные наружные ребра развиты слабо. P_3 и pd_2 отсутствуют. На P_4 передняя долинка может быть замкнута; вер-

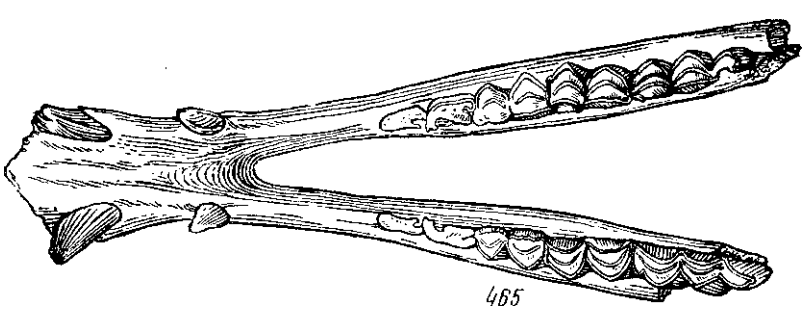


463

462



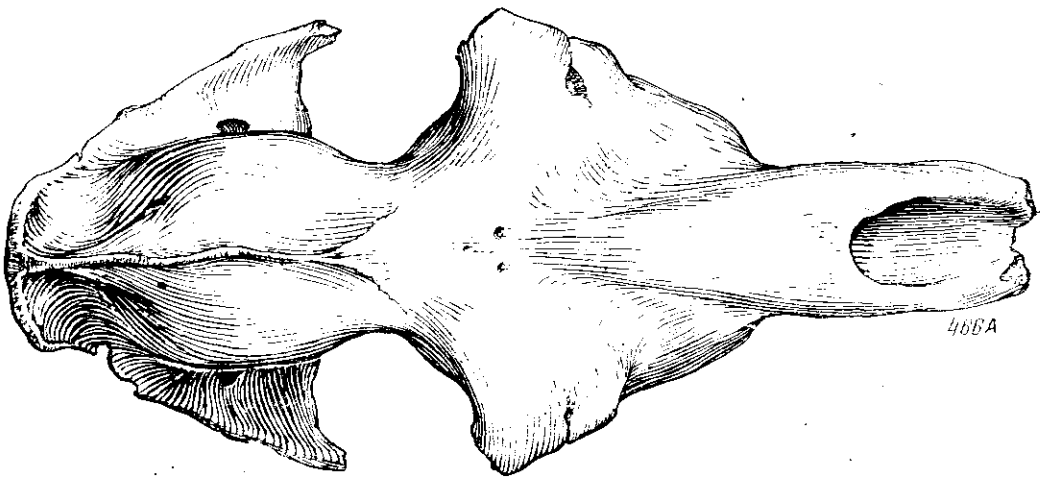
464

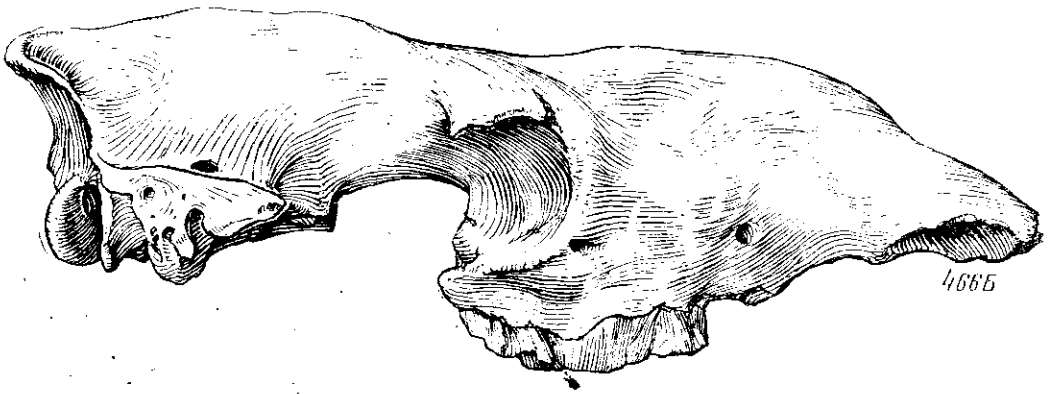


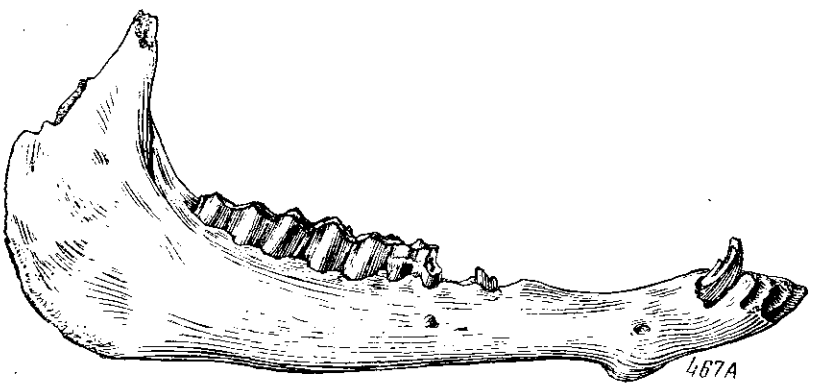
465

Рис. 462—465. *Paracamelus alexejevi* Havesson

Рис. 462—скелет, × ок. $^1/_{39}$. Рис. 463—неполный череп, × ок. $^1/_6$. Рис. 464—левая верхняя челюсть с P^3—M^3, × ок. $^2/_3$. Рис. 465—нижняя челюсть сверху, × ок. $^2/_7$. Ср.(?) плиоцен СССР, Одесса (Одесский Гос. ун-т)







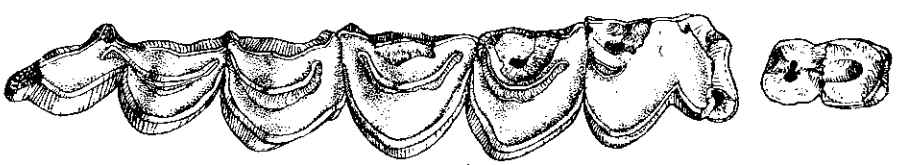


Рис. 466—467. *Camelus knoblochi* Poljakov

Рис. 466—череп, $\times^3/_9$. *А*—сверху, *Б*—сбоку. Ср. плейстоцен Волги. Передний отдел—слепок с типичного экземпляра, задний—с о-ва Хорошевского (колл. ПИН, № 113—131). Рис. 467. *А*—правая ветвь нижней челюсти, $\times^3/_9$; *Б*—правый ряд нижних коренных зубов, $\times^3/_5$

тикальный желобок в его передневнутреннем углу всегда отсутствует. M_3 относительно длинный: его длина 16—21% длины челюсти до заднего края M_3. Передненаружные складки на M_2 и M_3 рудиментарны и могут отсутствовать. (Рис. 466, 467.) Два вида. В СССР — ср. плейстоцен З. Сибири, Причерноморья и Поволжья (*C. bactrianus knoblochi* Poljakov, 1880[1]) и в. плейстоцен или голоцен Армении — оз. Севан (*C. dromedarius dahli* Havesson, 1954). Плейстоцен Европы, Азии и С. Африки; современный дикий — в Азии.

ЛИТЕРАТУРА

Буйновский Н. А. и Хавесон Я. И., 1953. Первая находка черепа плейстоценового верблюда в Сибири. АН СССР, Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичного периода, № 19, стр. 79—81.

[Орлов Ю. А.] Orlov J., 1927. Über die Reste eines fossilen Kamels aus dem Gouvernement Akmolinsk (Westsibirien). Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, стр. 496—538. — 1929. Über die Reste der fossilen Cameliden aus dem Gouv. Akmolinsk (Westsibirien). Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, стр. 549—589. — 1930. Über die Reste der fossilen Camelidae aus dem Gouvernement Semipalatinsk (Westsibirien). Ежегодн. Русск. палеонт. об-ва, т. 8, стр. 99—116.

[Павлова М. В.] Pavlow Marie, 1904. *Procamelus* du gouvernement de Kherson. Записки Новорусс. об-ва естествоисп., Одесса, т. 25, вып. 2, стр. 113—133.

Хавесон Я. И., 1940. Дикие и домашние формы верблюдовых. АН СССР. Проблемы происхождения, эволюции и породообразования домашних животных. М., стр. 291—358. — 1948. Краниологические различия между дикими и домашними двугорбыми верблюдами [(*Camelus bactrianus ferus* Przewalski et *Camelus bactrianus* L. (*domesticus*)]. Докл. АН СССР, т. 60, № 6, стр. 1093—1096. — 1950. Верблюды рода *Paracamelus*. Докл. АН СССР, т. 70, № 5, стр. 917—920. — 1954[1]. Третичные верблюды Восточного полушария (род *Paracamelus*). АН СССР. Тр. ПИН, т. 47, стр. 100—162. — 1954[2]. Дикий одногорбый верблюд из отложений оз. Севан (Армения). Докл. АН СССР, т. 98, № 3, стр. 475—478. — Хоменко И. П., 1912. *Camelus bessarabiensis* и другие ископаемые формы южной Бессарабии. Тр. Бессар. об-ва естествоисп. и любит. естествозн., т. 3, стр. 92—127. — 1914. Открытие руссильонской фауны и другие результаты геологических наблюдений в южной Бессарабии. Тр. Бессарабск. об-ва естествоисп. и любит. естествозн., т. 6, стр. 3—11.

Lesbre F., 1903. Recherches anatomique sur les Camélidés. Arch. du Mus. d'Hist. nat. de Lyon, t. VIII, pp. 1—195.

Nehring A., 1901. Ein fossiles Kamel aus Südrussland, nebst Bemerkungen über die Heimat der Kamele. «Globus»; Braunschweig. Bd. 80, No. 12, SS. 188—189.

Simionescu J., 1932. Tertiäre und Pleistozäne Camelidae in Rumänien. Bull. de la Sect. Scient. de l'Acad. Roum., vol. XV (1932—1933), No. 1—2, pp. 1—8. Stefanescu G., 1895. Le chameau fossile de Roumanie. Annal. Mus. de Geol. si de Paleont.; pp. 90—123 (2 pls.).

Wortman J. L., 1898. The extinct Camelidae of North America and some associated forms. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 10, art. 7, pp. 93—142.

Zdansky O., 1926. *Paracamelus gigas* Schlosser. Palaeont. Sinica. ser. C; vol. II, fasc. 4, pp. 1—44.

ПОДОТРЯД RUMINANTIA. ЖВАЧНЫЕ

Большей частью с рогами. Стреловидный гребень, кроме самых древних, отсутствует. Глазница позади замкнута костной дугой. Сосцевидная кость выходит на наружную поверхность черепа. Слуховые пузыри развиты в разной степени. Межчелюстные кости большей частью выступают вперед значительно дальше, чем носовые; их верхние ветви длинные. Нижняя челюсть сравнительно низкая и тонкая; обе половины ее не сращены (соединены хрящом); суставная поверхность слабо вогнута или слабо выпукла; угловой отросток отсутствует. Верхние резцы почти всегда, а большей частью и верхние клыки отсутствуют; нижние клыки резцевидные, вплотную прилежат к резцам. Коренные зубы с коронками разной высоты; из переднекоренных большей частью отсутствуют P_1; заднекоренные слабо или ясно лунчатые. Кроме M_3 — с четырьмя, редко с пятью полулуниями; M_3 с дополнительной пятой задней полулунной долей. Конечности копытоходящие. Локтевая кость цельная, значительно тоньше лучевой, свободна или сращена с ней. Степень редукции малой берцовой различна; у поздних сохраняется только рудимент нижнего конца в форме лодыжковой косточки (*os malleolare*). Трапециевидная с большой костью в запястье и ладьевидная с кубовидной в заплюсне большей частью сращены; иногда также и с третьей клиновидной. Нижний блок астрагала не смещен по отношению к верхнему; гребни того и другого параллельны. Пястные и плюсневые кости второго и пятого пальцев редуцированы в разной степени; те же кости третьего и четвертого пальцев почти всегда сращены, их нижние концы параллельны; третьи фаланги высокие, асимметричные. В. эоцен — ныне. 10 семейств: Amphimerycidae, Hypertragulidae, Protoceratidae, Tragulidae, Moschidae, Cervidae, Lagomerycidae, Giraffidae, Antilocapridae, Bovidae.

Строение и приспособления. Подотряд включает хорошо очерченную группу парнопалых. Некоторые исследователи включают в него Tylopoda; архаические формы, часто объединяемые в инфраотряд Tragulina (Hypertragulidae, Tragulidae и др.), они исклю-

[1] Описание повторено Нерингом (Nehring, 1901).

чают. В большинстве новейших работ мозоленогие выделяются в особый подотряд, а все трагулины включаются в Ruminantia; это принимается и в настоящем обзоре.

Многочисленные семейства жвачных объединяются рядом общих признаков, а также основным направлением эволюции, которое заключается в приспособлении к жизни в лесостепных и степных местностях, к быстрому передвижению и питанию жесткими травами. Все это сказалось на строении черепа, зубов и конечностей. Большинство жвачных сделалось стройными животными с длинными и тонкими ногами. Желудок их приобрел сложное строение: у современных трагулид он состоит из трех отделов, у остальных жвачных — из четырех. С таким устройством связан своеобразный процесс жвачки: захваченное в короткое время большое количество плохо пережеванной растительной пищи после, в спокойном и безопасном от врагов месте, частями отрыгивается в рот и подвергается неторопливому пережевыванию. При этом в первом отделе желудка происходит мацерация пищи и воздействие на нее живущих здесь микроорганизмов, что облегчает ее измельчение при вторичном пережевывании.

В черепе, с хорошо развитой и видимой снаружи сосцевидной костью, удлинились носовые и лобные кости, увеличилась пневматизация, а также, в связи с изменением механизма жевания и развитием рогового вооружения, — прочность отдельных костей. Рога отсутствуют только у примитивных ныне живущих и ископаемых (взамен этого у них, как правило, крупные верхние клыки) и у самок некоторых высокоспециализованных форм (у некоторых баранов и др.). Верхние резцы уже́ у древних жвачных заменены утолщенной верхней губой, а нижние клыки прилегают к резцам и приобрели сходное с ними строение. Рано исчезают первые переднекоренные и развивается длинная диастема между C и P. Верхние переднекоренные моляризуются, но не полностью, и даже у высокоразвитых форм представляют собой лишь два полулуния — наружное и внутреннее; нижние переднекоренные моляризованы еще слабее; недостаток моляризации (по сравнению с травоядными же непарнопалыми) компенсируется процессом жвачки. Заднекоренные почти у всех с четырьмя элементами, уже с древнейших времен имеющими форму полулуний. На верхних пара-, мета-, прото- и гипокон; на нижних соответственно — пара-, мета-, прото- и гипоконид. Гипокон некоторыми считается гомологичным метаконулю других млекопитающих. На M_3 имеется еще заднее непарное полулуние. Для заднекоренных характерно увеличение высоты коронки и утолщение эмали, что способствует пережевыванию жесткой пищи.

Конечности жвачных (как и лошадиных из непарнопалых) достигают высшей степени приспособления к быстрому бегу. В связи с этим происходит сращение (почти всегда) трапецоидной и большой костей запястья и (всегда) ладьевидной и кубовидной — заплюсны, а также сращение средних пястных и плюсневых, завершившееся образованием единой удлиненной кости так называемой *os canon*; тот же процесс влечет почти полное исчезновение боковых (второго и четвертого) пальцев, потерю взаимной подвижности костей предплечья и почти полную утрату малой берцовой. Суставы конечностей приобретают форму, исключающую боковые сдвиги и ориентирующую их движение только в одной, вертикальной плоскости. Параллельно увеличивались размеры животных и крепость скелета.

История развития. Первые жвачные известны с эоцена, но в палеогене преобладающими растительноядными были непарнопалые и свинообразные, жвачные же широко распространились и бурно развивались, особенно в Восточном полушарии, начиная с миоцена. Ближе всего к корню подотряда стоят семейства амфимерицид (Amphimerycidae), гипертрагулид (Hypertragulidae), протоцератид (Protoceratidae) и трагулид (Tragulidae), нередко объединяемые в инфраотряд Tragulina. Наиболее древнее и примитивное семейство амфимерицид представлено родом *Amphimeryx* и несколькими близкими к нему из эоцена Европы. Это очень мелкие, величиной с крысу, формы, у которых уже наметились признаки жвачных в конечностях: четыре удлиненных сближенных пальца, третий и четвертый из которых длиннее других, но их пястные и плюсневые еще не сращены, хотя ладьевидная и кубовидная заплюсны уже слились; коренные зубы лунчатые, но бугорков на верхних заднекоренных еще пять, и их лунчатость выражена слабо. Амфимерициды имеют некоторое сходство с древнейшими свинообразными.

Весьма примитивны также представители сем. Hypertragulidae из эоцена и олигоцена С. Америки и Азии. Наибольший интерес представляет *Archaeomeryx,* почти полный скелет которого найден в эоцене Китая (Внутренняя Монголия), — мелкое жвачное, величиной с лисицу. Археомерикс имеет полное число резцов и клыков, причем нижние клыки уже резцеобразной формы, а переднекоренные относительно велики и совсем не моляризо-

ваны. Заднекоренные с ясными четырьмя полулуниями. Кисть и стопа в основном — как у *Amphimeryx*, локтевая и малая берцовая цельные, относительно большие. Археомерикс или близкая к нему форма, вероятно, были исходными для всех более поздних жвачных Восточного полушария. Гипертрагулиды С. Америки более специализированы, — их переднекоренные мельче, средние пястные и плюсневые сращены. По-видимому, они дали начало американской группе Protoceratidae (н. олигоцен — н. плиоцен), с длинным черепом и своеобразно ветвистыми рогами.

Развитие форм типа *Archaeomeryx* приводит в эоцене и олигоцене к образованию трагулид (Tragulidae), представленных современными *Tragulus* и *Hyaemoschus* и многими ископаемыми родами. Это мелкие безрогие формы, с крупными саблевидными верхними клыками; верхние резцы у них уже отсутствуют, заднекоренные — с хорошо выраженной лунчатостью. Ноги длинные, четырехпалые, но средние пястные и плюсневые уже сращены. По ряду признаков трагулиды примыкают к высшим жвачным, которые известны с миоцена, но, очевидно, выделились из трагулид еще в верхнем олигоцене. Уже с начала развития высших жвачных наметилось отчетливое разделение их на две группы, которые иногда рассматриваются как надсем. Cervoidea и Bovoidea. Первая группа включает кабарог (Moschidae), оленей (Cervidae) и жираф (Giraffidae) — животных преимущественно листоядных, с низкими заднекоренными зубами, обитателей лесов и кустарниковых зарослей; ко второй группе относятся вилороги (Antilocapridae) и полорогие (Bovidae) с наиболее высокими коренными зубами, приспособленными для поедания трав с большим содержанием кремнезема и примесью земли. В обеих группах развиваются выросты лобных костей или рога разного типа (стр. 21).

Предковым для Cervoidea можно считать подсем. оленей Palaeomerycinae из в. олигоцена — плиоцена Евразии и С. Америки; это еще небольшие формы с длинными саблевидными верхними клыками, без рогов, с так называемой палеомериксовой складкой на нижних заднекоренных (стр. 341 и рис. 446, *pm*); у более примитивных из них еще не вполне срослись средние пястные и плюсневые кости и не слишком сильно уменьшены боковые пальцы. Возможно, что олигоценовый *Amphitragulus* Восточного полушария был предком Cervinae, а какой-либо из североамериканских представителей (*Blastomeryx* или др.) — родоначальником американской ветви оленей (Odocoileinae). Таким образом, уже в миоцене олени разделились на две независимые ветви — евразийскую и американскую, развивавшиеся в дальнейшем в значительной степени параллельно в отношении строения конечностей, зубов, а отчасти черепа и рогов.

Кабарги (Moschidae), известные с плиоцена из Азии, вероятно, существовали и раньше; по строению зубов близки к палеомерицинам, но отличаются прыгательными приспособлениями в конечностях. Не исключено, однако, их происхождение и непосредственно от трагулид типа *Hyaemoschus*.

Ранняя история жираф, также возникших от предков, близких к палеомерицинам, не ясна, так как они известны лишь с н. миоцена.

Вилороги — чисто американская группа неясного происхождения.

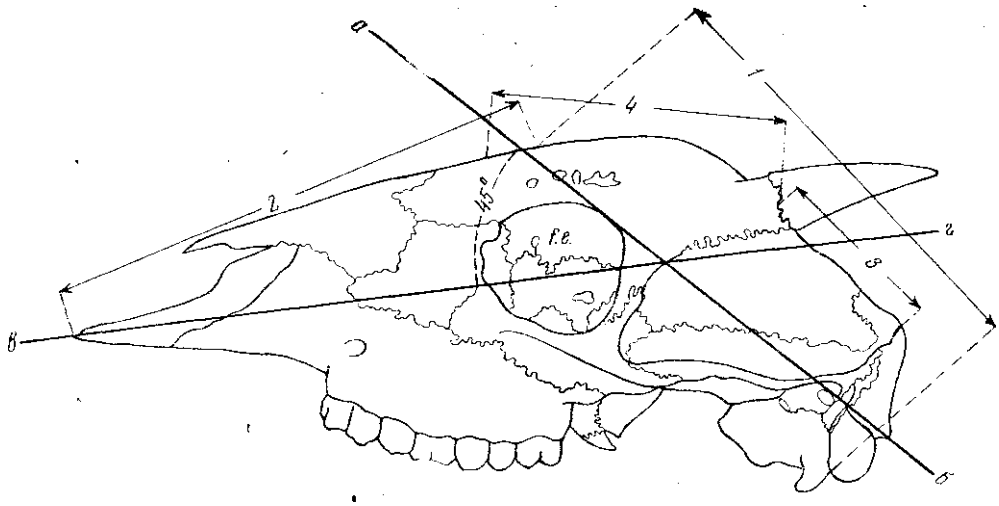
Полорогие (Bovidae), известные также с н. миоцена, достигли расцвета в плиоцене и четвертичном периоде. Их ближайшие предки неизвестны, — вероятно, это формы типа *Archaeomeryx* и *Gelocus*. Первые известные представители найдены в н. миоцене Монголии (*Gobiocerus*) и в н. и ср. миоцене Европы (*Eotragus, Hypsodontus, Protragocerus*). Все они уже имеют высокие коронки коренных зубов, что свидетельствует об их высокой специализации, а следовательно, и о более раннем происхождении всей группы. Вероятно, развитие полорогих началось на просторах Ц. Азии и в прилегающих районах. Дальнейшее развитие их также в основном происходило в Восточном полушарии; лишь изредка в С. Америку проникали некоторые формы — бараны, зубры; антилопы никогда не были ее обитателями.

Олени и полорогие и в настоящее время принадлежат к процветающим, богатым формами и широко распространенным группам. Напротив, жирафы, многочисленные и разнообразные в в. миоцене и плиоцене, уцелели теперь только в Африке в виде двух родов — *Giraffa* и *Okapia*. Также мало осталось и мелких архаических жвачных — всего два рода из семейства Tragulidae: *Hyaemoschus* и *Tragulus*.

Пояснения к признакам, упоминаемым при описании семейства полорогих (Bovidae).

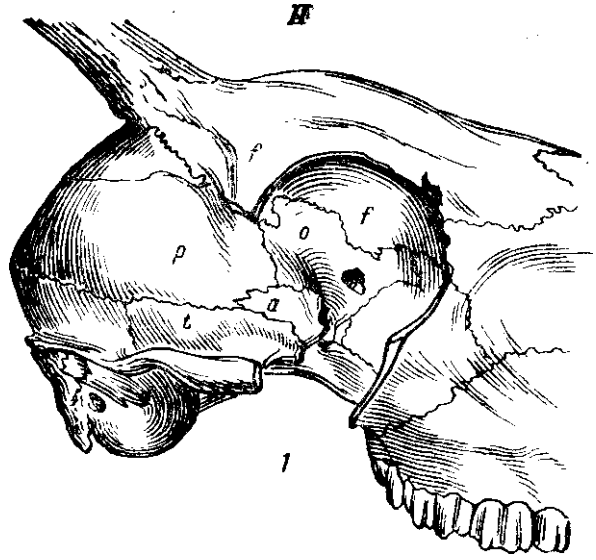
1. Длина мозговой части черепа — расстояние от нижнего края затылочного отверстия (*basion*) до уровня этмоидального отверстия (не смешивать с этмоидальной щелью!) на сагиттальном лобном шве (рис. 468 *A*, *1*).

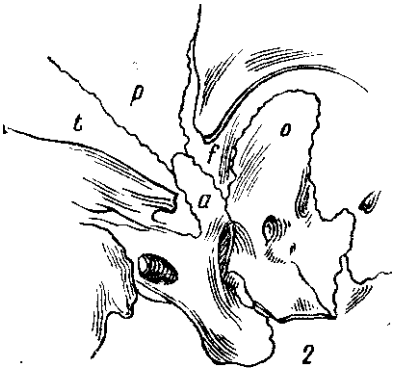
2. Длина зароговой части черепа — расстояние от крайнего выступа затылочного бугра (*acrocranion*) до среднероговой точки, т. е. точ-



I

II





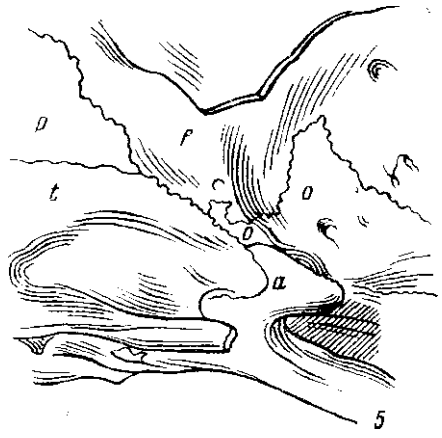


Рис. 468.

I — промеры на черепе полорогих. *1*—длина мозговой части черепа; *2*—длина лицевой части; *3*—длина зарогового отдела черепа; *4*—длина лобной зоны; *а—б*—ось мозгового отдела черепа; *в—г*—ось лицевого отдела черепа; *f. e*—этмоидальное отверстие. II—типы сочетания костей в черепе полорогих на границе височных впадин и глазниц (пояснение в тексте). *f*—лобная кость, *p*—теменная, *t*—височная, *a*—алисфеноид (крылоклиновидная часть основной кости), *o*—орбитосфеноид (глазнично-крыловидная ее часть)

ки срединного лобного шва на середине между поперечными линиями, соединяющими передние и задние края оснований роговых отростков. (Рис. 468 *I*, *3*).

4. Угол излома оси черепа — дополнительный угол к углу, заключенному между осью мозгового и осью лицевого отделов, т. е. между касательной к наиболее выдающейся точке че-

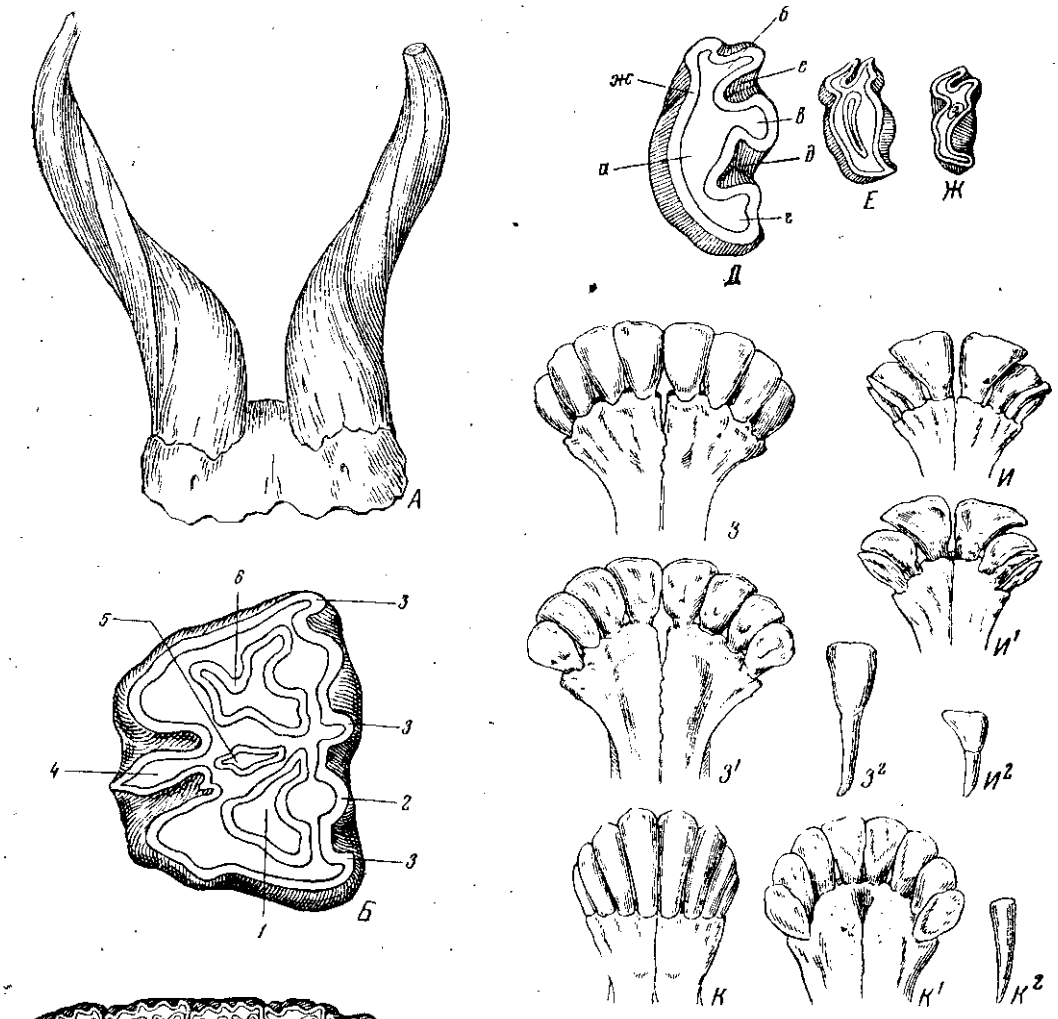


Рис. 469. Существенные диагностические признаки в черепе и зубах полорогих

А—гомонимное свертывание рогов (*Oioceros rothi* Wagner); *Б*—элементы заднекоренного зуба полорогих. *1*—луика, *2* ребро, *3*—стили, *4*—добавочный столбик, *5*—добавочный островок эмали, *6*—шпора. Типы верхних заднекоренных зубов. *В*—*Bubalus bubalis* L.; *Г*—*Capra cylindricornis* Blyth. *Д*, *Е*, *Ж*—типы строения P_4. *Д*—*Bison bonasus* L.; *Е*—*Capra caucasica* Güld.; *Ж*—*Saiga tatarica* L. *а*—главный конус зуба; *б*—заднее крыло; *в*—среднее крыло; *г*—переднее крыло, *д*—передняя долинка; *е*—задняя долинка; *ж*—бороздка. Типы строения резцов и нижних клыков. *З*, $З^1$, $З^2$—*Bison bonasus* L.; *И*, $И^1$, $И^2$—*Aepyceros melampus* Licht.; *К*, $К^1$, $К^2$—*Capra cylindricornis* Blyth

3. Длина лицевой части черепа — расстояние от передних концов межчелюстных костей (*prosthion*) до уровня этмоидального отверстия на срединном продольном лобном шве. (Рис. 468 *I*, *2*.)

шуи височной кости над наружным слуховым проходом и к верхнему краю глазницы (рис. 468 *I*, *а—б*) и линией, идущей через передние края межчелюстных костей (*prosthion*) и через точку слёзно-скулового шва на краю глазницы

до пересечения с осью мозговой части. (Рис. 468 *I*, *в—г*). Линии обеих осей берутся в проекции на вертикальную плоскость.

5. Рога называются свернутыми или изогнутыми в том случае, когда ось рога делает изгиб и при этом не укладывается в одну плоскость. (Рис. 469 *А*). Скрученными называются рога с более или менее прямой осью, вокруг которой скручен стержень рога. (Рис. 529, 530).

6. Скручивание и свертывание рогов может быть гомонимным, когда они свернуты внутрь (рис. 469 *А*), и гетеронимным, когда свертывание идет наружу (рис. 532).

7. Типы сочетания (соединения) костей в области крыловидных гребней на границе височных впадин и глазниц (рис. 468 *II*): 1) теменная кость образует шов, как с алисфеноидом, так и с орбитосфеноидом, лобная кость не соприкасается ни с алисфеноидом ни с височной костью, равно как с последней не соприкасается и орбитосфеноид (рис. 468 *II*, *1*); 2) теменная кость образует шов с алисфеноидом, но не соединяется с орбитосфеноидом; последний не соприкасается и с височной костью; лобная кость входит в контакт с алисфеноидом, но не достигает височной (рис. 468, *II*, *2*); 3) теменная кость не соприкасается ни с алисфеноидом, ни с орбитосфеноидом; лобная кость соединяется швом не только с алисфеноидом, но и с височной костью; орбитосфеноид не соприкасается ни с височной, ни с теменной костями (рис. 468 *II*, *3*); 4) теменная кость соединяется швом с орбитосфеноидом, но отделена от алисфеноида; лобная кость не касается ни алисфеноида, ни височной кости; орбитосфеноид соприкасается не только с теменной, но и височной костью (рис. 468 *II*, *4*); 5) теменная кость не соединяется ни с алисфеноидом, ни с орбитосфеноидом; лобная кость соединяется с височной, но отделена от алисфеноида; орбитосфеноид не соединяется с теменной, но входит в контакт с височной костью (рис. 468 *II*, *5*).

8. Длина лобной зоны (длина лба) — расстояние от средины линии, соединяющей передние края глазниц на срединном лобном шве, до среднероговой точки (рис. 468 *I*, *4*).

9. Типы заднекоренных зубов. Объяснение терминов для элементов заднекоренных зубов — см. рис. 469 *Б*. Существует два крайних типа устройства этих зубов, связанные рядом переходов: 1) с хорошо развитыми ребрами и высокими закругленными стилями и мощно развитыми добавочными столбиками (рис. 469 *В*); 2) с очень слабо развитыми ребрами или без них, с высокими узкими стилями и полным отсутствием добавочных столбиков и добавочных островков (рис. 469 *Г*).

10. Типы строения P_4. Объяснение терминов для элементов P_4 — см. рис. 469 *Д*. В одних случаях и передняя и задняя долинки открыты (рис. 469 *Д*). В других — среднее крыло, разрастаясь, сливается с передним и передняя долинка замкнута, а задняя открыта (рис. 469 *Ж*). В третьих — среднее крыло сливается с задним; передняя долинка остается открытой, а задняя замкнута (рис. 469 *Е*).

11. Типы резцов и нижних клыков (рис. 469 *З—К*): 1) коронки низкие, но широкие, близкие к форме симметричных лопаток и постепенно убывающие в ширине от первой пары к клыкам (рис. 469 *З*); 2) коронки короткие; внутренняя их пара — широкие, в виде асимметричных лопаток, с вытянутыми в стороны наружными углами; остальные резцы резко убывают в ширине и клыки имеют форму тонких изогнутых штифтов (рис. 469 *И*); 3) коронки высокие, узкие, почти симметричные, с передней поверхностью в виде долота и постепенно убывающие от внутренней пары к клыкам (рис. 469 *К*); 4) коронки низкие и узкие, в виде почти симметричных лопаток, равномерно убывающие от первой пары к клыкам; сходны с первым типом (рис. 469 *З*), но более мелкие и узкие.

СЕМЕЙСТВО TRAGULIDAE MILNE-EDWARDS, 1864. ОЛЕНЬКИ [1]

Размеры мельче, чем у большинства представителей других семейств. Череп безрогий. Лобные кости не пневматизированы. Лицевой отдел не длиннее или едва длиннее мозгового. Стреловидный гребень имеется невысокий, короткий. Предглазничные ямки и слёзные отверстия на слёзных костях отсутствуют. $I\frac{0}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4-3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Резцы простые, с короткой коронкой, почти равной ширины, узкие, не налегают друг на друга. Верхние клыки сильноразвитые, особенно у самцов, саблевидные. P_1^1 чаще присутствуют. Коренные зубы низкокоронковые. Переднекоренные, кроме P_4^4, удлиненные, сжатые с боков; P_4^4 обычно двухбугорчатые, с наружным и внутренним бугорками. Заднекоренные низкокоронковые, у более древних со слабо выраженной лунчатостью, верхние иногда пятибугорчатые или

[1] Некоторые авторы (Шлоссер, 1886; Симпсон, 1945; Лавока в Грассе, 1955) выделяют из Tragulidae сем. Gelocidae, что, однако, не обосновано четко диагностически, так же как и разделение сем. Tragulidae на два подсем. Tragulinae и Gelocinae (Циттель, 1925).

пятилунчатые (кроме четырех основных элементов, имеется протоконуль); у более поздних — ясночетырехлунчатые. Палеомериксовая складка иногда (род *Bachytherium*) имеется. Эмаль на зубах гладкая или слабоморщинистая; цемента нет. Конечности четырехпалые.

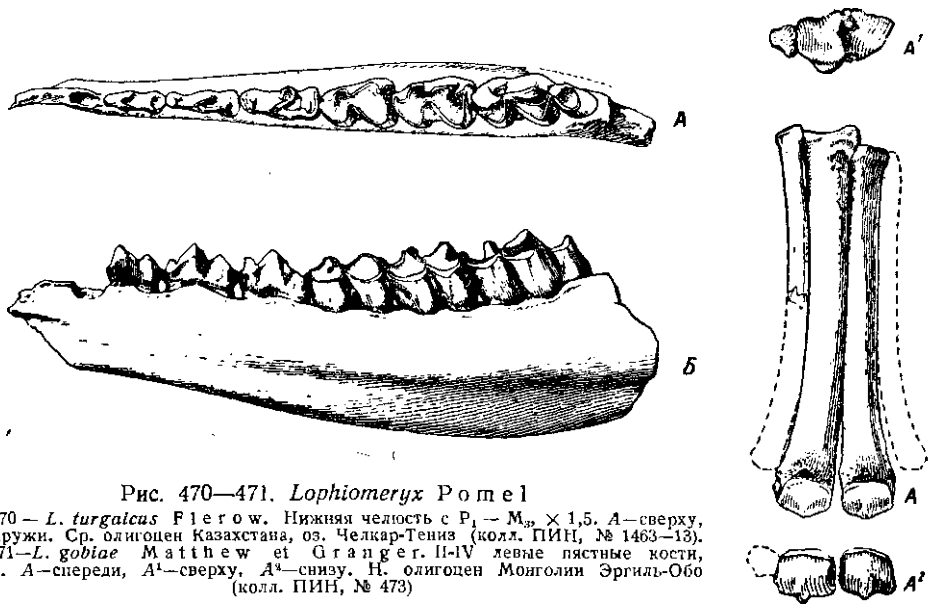


Рис. 470—471. *Lophiomeryx* Pomel

Рис. 470 — *L. turgaicus* Flerow. Нижняя челюсть с P_1 — M_3, × 1,5. *А*—сверху, *Б*—снаружи. Ср. олигоцен Казахстана, оз. Челкар-Тениз (колл. ПИН, № 1463—13). Рис. 471—*L. gobiae* Matthew et Granger. II-IV левые пястные кости, × 1,5. *А*—спереди, *А*¹—сверху, *А*²—снизу. Н. олигоцен Монголии Эргиль-Обо (колл. ПИН, № 473)

В отличие от других Ruminantia, ладьевидная и кубовидная, а также вторая и третья клиновидные кости заплюсны иногда раздельны. Третья и четвертая пястные и плюсневые раздельны или сросшиеся; вторая и пятая — уменьшены, у многих цельные; их фаланги имеются. Эоцен — совр.

Lophiomeryx Pomel, 1854. Тип рода — *L. chalaniati* Pomel, 1854; н. олигоцен, Франция (Керси). Верхние заднекоренные четырехбугорчатые со слабовыраженной лунчатостью. P^4 двухбугорчатый; гипокон M^3 небольшой, меньше протокона. P_1^1 обычно имеются. P_4 слабо моляризован. Нижние заднекоренные со слаборазвитыми внутренними полулуниями с коническим метаконидом (передний гребень отсутствует). M_1 и M_2 относительно широкие: длина немногим больше ширины. Талонид M_3 с низким внутренним гребнем. Средние (III и IV) пястные и плюсневые кости вполне раздельные, боковые (II и V) развиты полностью. Четыре вида. (Рис. 470, 471.) В. эоцен — ср. олигоцен Европы и Азии; ср. олигоцен Казахстана — оз. Челкар-Тениз (*L. turgaicus* Flerow, 1940); н. или ср. олигоцен Монголии — Эргиль-Обо (*L. angarae* Matthew et Granger, 1925, *L. gobiae* Mat. et Grang, 1925).

Miomeryx Matthew et Granger, 1925. Тип рода—*M. altaicus* Matt. et Grang., 1925; в. эоцен или н. олигоцен, Монголия (Эргиль-Обо). Известны только верхние зубы. По родовым признакам близок к *Lophiomeryx*. Отличается более низкими зубами, отсутствием внутренних бугорков на P^4 и более сильным развитием стилей и ребер на наружной поверхности верхних заднекоренных. Один вид из одного местонахождения.

Gobiomeryx Trofimov, 1956. Тип рода — *G. dubius* Trofim., 1956; н. или ср. олигоцен, Монголия (Эргиль-Обо). Известны только неполные нижние челюсти. Горизонтальные ветви нижней челюсти и заднекоренные очень узкие, у́же чем у других родов: длина M_1 и M_2 в два раза больше ширины. В отличие от других родов позади передней и задней частей нижних заднекоренных имеют-

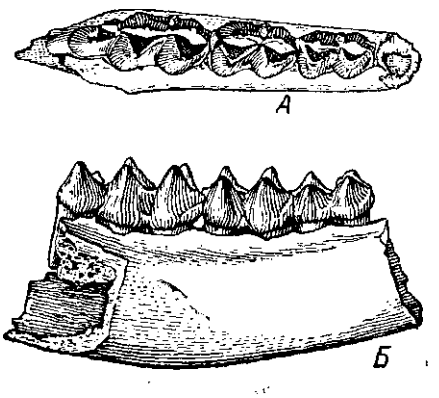


Рис. 472. *Gobiomeryx dubius* Trofimov

Фрагменты правой нижней челюсти с M_1 — M_3, × 1,5. *А*—сверху, *Б*—снаружи. Н. олигоцен Монголии, Эргиль-Обо (колл. ПИН, № 473)

ся изнутри дополнительные колонки, а на M_3 двухбугорчатый талонид, дополнительный бугорок расположен с наружной стороны, впереди заднего основного. (Рис. 472.) Один вид из одного местонахождения.

Prodremotherium Filhol, 1877. Тип рода — *P. elongatum* Filhol, 1877; ср. олигоцен, Франция (Керси). P_1^1 отсутствуют. P_4 слабо моляризован. Лунчатость заднекоренных хорошо выражена. Средние (III и IV) пястные и плюсневые кости сращены, на нижнем конце раздельны; боковые (II и V) тонкие, присутствуют лишь верхние концы. (Рис. 473—477.) Около четырех видов. Ср. олигоцен Казахстана — оз. Челкар-Тениз (*P. longipes* Trofimov, 1956); олигоцен З. Европы и Азии.

Кроме того: *Indomeryx* Pilgrim, 1928 (в. эоцен Азии); *Phaneromeryx* Schlosser, 1886 (в. эоцен Европы); *Cryptomeryx* Schlosser, 1886 (в. эоцен Европы); *Gelocus* Aymard, 1855, *Paragelocus* Schlosser, 1902, *Pseudogelocus* Schlosser, 1893 и *Bachitherium* Filhol, 1882 (н. олигоцен Европы); *Dorcatherium* Kaup, 1833 (в. миоцен — н. плиоцен Европы; в. миоцен — в. плиоцен Азии; н. миоцен В. Африки); *Dorcabune* Pilgrim, 1910 (и. — ср. плиоцен Азии); *Hyaemoschus* Gray, 1845 (плейстоцен — ныне Африки); *Tragulus* Brisson, 1762, включая *Moschiola* Hodgson, 1843 (?ср. плиоцен — ныне Азии).

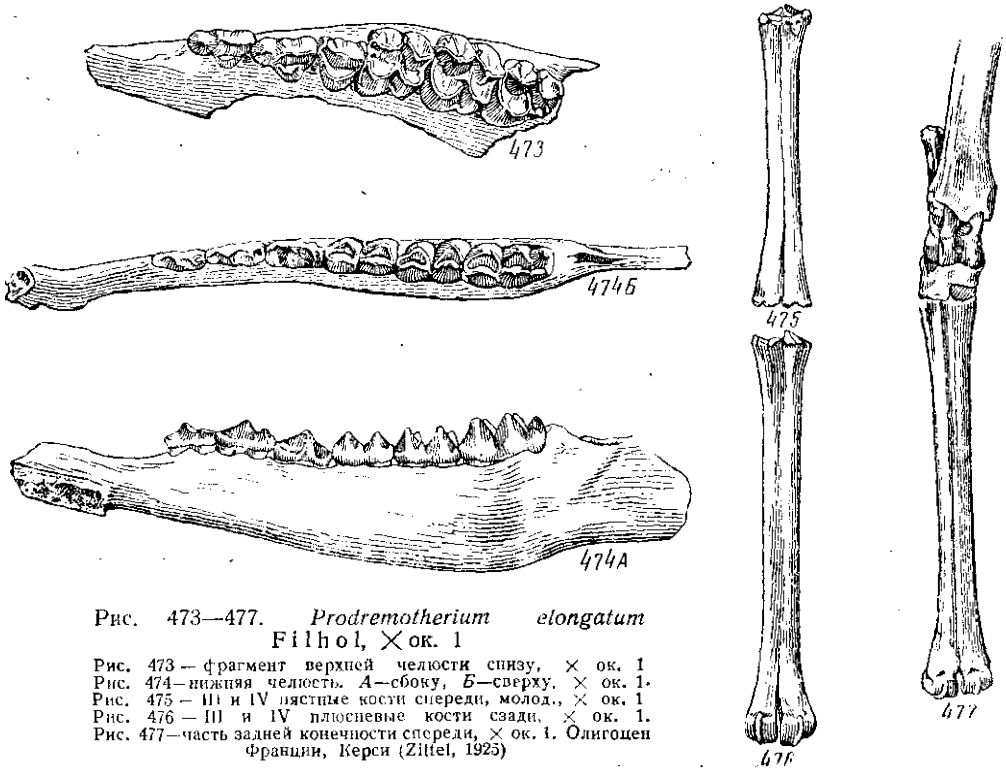


Рис. 473—477. *Prodremotherium elongatum* Filhol, × ок. 1

Рис. 473 — фрагмент верхней челюсти снизу, × ок. 1
Рис. 474 — нижняя челюсть. *А* — сбоку, *Б* — сверху. × ок. 1.
Рис. 475 — III и IV пястные кости спереди, молод., × ок. 1
Рис. 476 — III и IV плюсневые кости сзади, × ок. 1.
Рис. 477 — часть задней конечности спереди, × ок. 1. Олигоцен Франции, Керси (Zittel, 1925)

СЕМЕЙСТВО CERVIDAE GRAY, 1821, ОЛЕНИ

Размеры различны: от величины кролика до крупного лося. Кроме самых древних, самцы почти всех видов имеют на лобных костях пару или иногда больше плотных рогов разной формы и величины, большей частью ветвистых, сидящих на лобных выростах, не покрытых футлярами и ежегодно сбрасываемых (кроме пеньков); с возрастом они у большинства ежегодно усложняются. Самки безроги, за исключением *Rangifer*. Воздушные полости в лобных костях и пеньках рогов отсутствуют. Лицевой отдел черепа значительно длиннее мозгового. У более древних имеется невысокий стреловидный гребень, у более поздних — теменные широко расставлены. В отличие от других жвачных выемка между передними концами межчелюстных костей почти замкнута в кольцо. Предглазничные ямки есть почти всегда, разной величины и глубины; на слёзных костях два слёзных отверстия. $I\frac{0}{3}C\frac{1-0}{1}P\frac{3}{4-3}M\frac{3}{3}$. Коронки резцов короткие, хорошо отграниченные от корня с одним — двумя гребешками на задневерх-

ней поверхности: прямые или с сильно вытянутым в сторону наружным углом с асимметричной треугольной коронкой, I_1 большей частью значительно шире остальных. Резцы не налегают друг на друга. Верхние клыки иногда отсутствуют, иногда имеются, различной формы и величины; у самцов крупнее, иногда длинные саблевидные. P^1 — всегда, а P_1 — большей частью отсутствуют. Коренные зубы от низко- до среднекоронковых, коронка их шире, чем корень. Переднекоренные у древних длиннее, позже укорачиваются. Заднекоренные с ясно выраженной лунчатостью — с четырьмя (на M_3 — с пятью) полулуниями, у многих с палеомериксовой складкой (рис. 446, *pm*). Конечности почти всегда (кроме современных Cervulinae) функционально четырехпалые; боковые пальцы тоньше и короче средних. Средние пястные и плюсневые всегда сращены, боковые — у ранних цельные, у более поздних — сохраняются только верхние или только нижние концы, или как те, так и другие. Н. олигоцен — ныне. Шесть подсемейств: Palaeomerycinae, Dromomerycinae, Cervulinae, Hydropotinae, Cervinae, Odocoileinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО PALAEOMERYCINAE MATTHEW, 1904. ДРЕВНИЕ ОЛЕНИ

Мелкие или средней величины. Теменные гребни большей частью сходятся в стреловидный. У поздних имеются рога, пеньки их короткие. Верхние клыки самцов длинные, саблевидные. Заднекоренные зубы с очень низкой коронкой, палеомериксовой складкой и более или менее хорошо развитым воротничком. У некоторых имеется P_1. Переднекоренные большей частью длинные; только на P^4 оформлены наружное и внутреннее полулуния, на остальных они зачаточные. P_2 большей частью трехвершинный, с вершинами, расположенными в продольном ряду. Остальные признаки неизвестны. Н. олигоцен — ср. плиоцен.

Eumeryx Matthew et Granger, 1925. Тип рода — *E. culminis* Matt. et Grang., 1925; Ср. олигоцен, Монголия. Размеры мелкие. Череп неизвестен. Верхние и нижние переднекоренные удлиненные; P_1 присутствует, мелкий, с одним корнем; P_{2-4} с двумя корнями, с внутренними гребнями, простые. Палеомериксовая складка на верхних и нижних заднекоренных развита, иногда отсутствует.

Рогов, вероятно, нет. Имеются только верхние остатки боковых пястных и плюсневых костей. Пятые пястные и плюсневые срастаются с соседними, вторые — свободны. (Рис. 478.) Один вид. Ср. олигоцен Ц. Казахстана (Челкар-Тениз), Монголии (Татал-Гол).

Amphitragulus Pomel, 1846. Тип рода — *A. elegans* Pomel, 1846; н. миоцен, Франция. Размеры мелкие или средние. Стреловидный гребень имеется. Предглазничная ямка и слёзно-носовая щель отсутствуют. Верхние и нижние переднекоренные удлиненные, за исключением P_4^4. У большинства присутствует P_1. Палеомериксовая складка на верхних и нижних заднекоренных есть, небольшая. Рогов нет. Имеются только нижние остатки боковых пястных и плюсневых костей. Остальные признаки неизвестны. (Рис. 479—481.) Много видов. Н. миоцен Казахстана (Аральское море); в. олигоцен — н. миоцен З. Европы.

Dremotherium Geoffroy, 1833. Тип рода — *D. feignouxi* Geof., 1833; н. миоцен, Франция. Размеры средние (длина черепа около 180 *мм*). Стреловидный гребень имеется, длинный. Предглазничная ямка небольшая, глубокая; слёзно-носовая щель большая. Верхние и нижние переднекоренные удлиненные, за исключением P_4^4. P_1 всегда отсутствует. Палеомериксовая складка на верхних и нижних заднекоренных хорошо выражена. Рогов нет. Имеются только верхние остатки боковых пястных и плюсневых костей. (Рис. 482, 483.) Один вид. Н. миоцен юга Украины (Павлова, 1930, «*Palaeomeryx feignouxi*»), З. Европы.

Palaeomeryx Meyer, 1834. Тип рода — *P. eminens* Meyer, 1834; в. миоцен, Германия. Размеры от средних до относительно крупных (размера мелкого *Cervus*). Верхние и нижние переднекоренные короткие, P_1 отсутствует. Палеомериксовая складка на верхних и нижних заднекоренных хорошо развита, большая. Воротничок больше, чем у других родов; имеется на верхних заднекоренных снаружи, на нижних — внутри. В отличие от других родов эмаль на заднекоренных струйчатая. Некоторые виды имели рога, двух-, трехветвистые, уплощенные, продольноборозд чатые; два основных отростка отходят от основания рога. Около четырех видов. Ср. — в. миоцен юга Украины, Молдавии, З. Европы.

Кроме того: *Blastomeryx* Cope, 1877 (н. миоцен — ср. плиоцен С. Америки); *Machaeromeryx* Matthew, 1926 (н. миоцен С. Америки); *Longirostromeryx* Frick, 1937 (ср. миоцен — н. плиоцен С. Америки).

ПОДСЕМЕЙСТВО CERVULINAE SCLATER, 1870 (MUNTIACINAE POCOCK, 1923). МУНТЖАКИ

Мелкие или средней величины. Теменные гребни почти всегда широко расставлены, не сходятся в стреловидный (кроме *Micromeryx*). У самцов почти всегда имеются рога (кроме *Micromeryx);* пеньки длинные: их длина от края глазницы равна или больше длины ряда верхних коренных; спадающие части короткие, без главной штанги, простые или двухветвистые, иногда со многими отростками, куstообразно расходящимися непосредственно над пеньком. Сошник не вполне окостеневший, не делит хоанального отверстия вертикальной перегородкой и не достигает позади основной клиновидной кости. Этмоидальная щель есть не всегда, предглазничные ямки

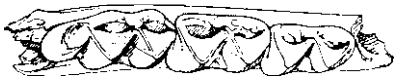
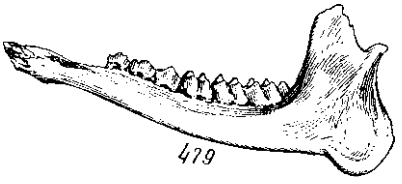
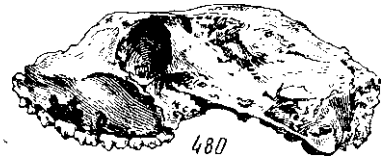


Рис. 478. *Eumeryx culminis* Matthew et Granger
M_1—M_3, × 2. Ср. олигоцен Монголии, Татал-Гол (колл. ПИН, № 475)





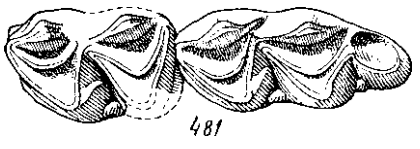
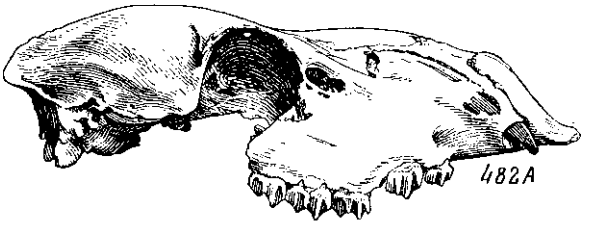


Рис. 479—481. *Amphitragulus* Pomel
Рис. 479—*A. elegans* Lartet. Нижняя челюсть сбоку, × 1/2. Н. миоцен Франции (Viret, 1929). Рис. 480—*A. lemanensis* Pomel. Череп сбоку, × 1/2. Н. миоцен Франции (Viret, 1929). Рис. 481—*Amphitragulus* sp. M_2—M_3, × ок. 2. П. миоцен Казахстана, берег Аральского моря (колл. ПИН)

большие. Слуховые пузыри маленькие, слабовыпуклые, угловатые; передние края межчелюстных костей совместно закруглены. Верхние клыки самцов длинные, саблевидные. Заднекоренные у более древних почти всегда низкокоронковые с палеомериксовой складкой и хорошо развитым воротничком; позже среднекоронковые, без складки и воротничка. Верхние переднекоренные с наружным и внутренним полулуниями; P_1 отсутствует. Н. миоцен — ныне.

Micromeryx Lartet, 1851. Тип рода — *M. flourensianus* Lartet, 1851; ср. миоцен, Франция. Размеры очень мелкие. Череп почти неизвестен. Стреловидный гребень имеется. Коренные зубы относительно высокие (коронки выше, чем у других ранних Cervu-



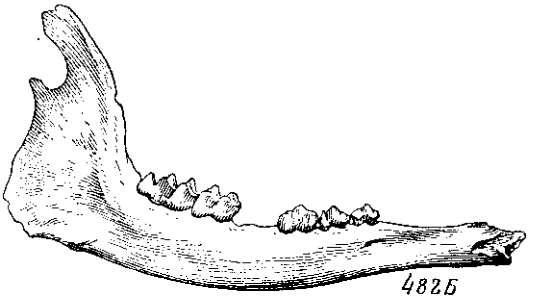


Рис 482—483. *Dremotherium feignouxi* Geoffroy, × ок. 1/2
Рис. 482—череп (А) и нижняя челюсть (Б) сбоку. Рис. 483—нижние коренные зубы, × ок. 1. Н. миоцен Франции (Viret, 1929)

linae). Палеомериксовая складка отсутствует. На нижних заднекоренных воротничок только на передней стороне коронки; на верхних — заходит и на боковые стороны. Рогов нет. (Рис. 484.) Ср. миоцен Кавказа (станица Беломечетская), ср. — в. миоцен З. Европы.

Dicrocerus Lartet, 1837. Тип рода — *D. elegans* Lartet, 1837; ср. миоцен, Франция. Размеры мелкие или средние. Череп известен слабо. Коренные зубы с низкими коронками. Эмаль ясноструйчатая. Палеомериксовая складка имеется, большая. Воротничок хорошо развит на передней стороне верхних и нижних заднекоренных. Наружные дополнительные колонки нижних М сильно развиты; задняя лопасть M_3 отклонена наружу

от оси зуба. Рога с двумя или тремя отростками, расходящимися от основания, иногда задний отросток делится на два-три. Роговые пеньки умеренной длины или длинные; сильно наклонены назад. (Рис. 485, 486.) Около трех видов. Ср. миоцен Кавказа (станица Беломечетская); в. миоцен (мэотис?) Кавказа (Ю. Осетия); н. (?) миоцен — в. плиоцен Европы, Ц. Азии (Китай).

Eostylocerus Zdansky, 1925. Тип рода — *E. blainvillei* Zd., 1925; в. миоцен, Китай. Размеры средние. Череп неизвестен. Зубы сходны с зубами *Dicrocerus*. Рога с двумя отростками, задний много больше переднего (приблизительно вдвое), лирообразно изогнутые, продольно-бороздчатые (сходны с рогами *Muntiacus*). Пеньки умеренной длины, их длина немного больше расстояния между их концами. Розетка большая, хорошо выраженная вокруг всего рога. (Рис. 487.) Два вида. В. миоцен Молдавии; в. миоцен — н. плиоцен З. Европы, Азии (Китай).

Stephanocemas Colbert, 1936. Тип рода — *S. thomsoni* Colb., 1936; в. миоцен, Монголия. Размеры мелкие. Череп неизвестен. Зубы сходны с зубами *Dicrocerus*. Отличия: воротничок на верхних заднекоренных большой, вдоль всей внутренней стороны зубов; наружные дополнительные колонки нижних заднекоренных сравнительно малы; тало-

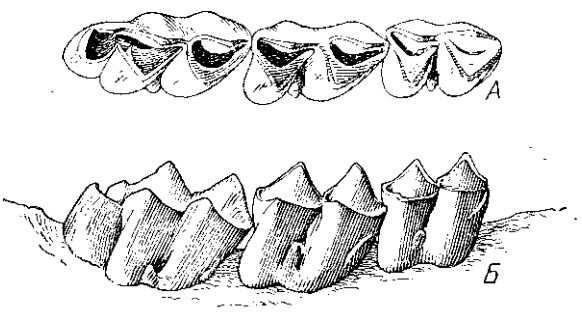


Рис. 484. *Micromeryx flowrensianus* Lartet
M_1—M_3. × 2. *А*—сверху, *Б*—сбоку. Ср. миоцен С. Кавказа, станица Беломечетская (ПИН

нид M_3 направлен прямо назад. Палеомериксовая складка на передних полулуниях нижних М очень мала. Рога длиневидные, соединяются с пеньком серединой широкой части; количество отростков у взрослых до шести-восьми. Пеньки умеренной длины. (Рис. 488.) Два вида. Ср. миоцен В. Казахстана, Китая; ср. миоцен — н. плиоцен З. Европы.

Muntiacus Rafinesque, 1815 (*Cervulus* Blainville, 1816). Мунтжаки. Тип рода—*Cervus muntjak* Zimmermann, 1780; совр., Индия. Размеры мелкие. В отличие от других родов вдоль внешних краев лобных костей резкие, реброобразно возвышающиеся продольные гребни, у самцов переходящие в роговые пеньки, у самок почти достигающие теменных костей; лобные кости между гребнями сильно вдавлены. Этмоидальная щель хорошо выражена. Предглазничная ямка всегда имеется, у большинства очень велика, приблизительно равна диаметру орбиты. На

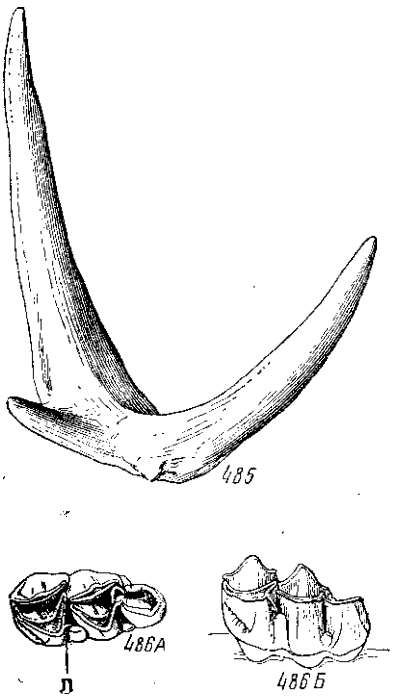


Рис. 485—486. *Dicrocerus elegans* Lartet
Рис. 485—рог, ×1/2. Рис. 486—M_3: *А*—сверху, *Б*—сбоку, × 1; *л*—палеомериксовая складка. Ср. миоцен С. Кавказа, станица [illegible] ПИН, № 47—189)

заднекоренных зубах палеомериксовая складка и воротничок отсутствуют. Роговые пеньки очень длинные, часто простираются назад за задний край черепа. Рога лирообразные, с двумя отростками (передний короче заднего). Розетка хорошо выражена. (Рис. 489.) Около восьми видов. В. плиоцен — ныне З. Европы, Азии.

Кроме того: *Platycemas* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1937 (?ср. плиоцен Азии); *Palaeoplatycerus* Pacheco, 1915 (ср. миоцен — н. плиоцен Европы); *Metacervulus* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1937 (ср. плиоцен — плейстоцен Азии; в. плиоцен Европы); *Elaphodus* Milne-Edwards, 1871 (ныне в Азии).

ПОДСЕМЕЙСТВО CERVINAE BAIRD, 1857. НАСТОЯЩИЕ ОЛЕНИ

От средних до очень крупных. Теменные гребни широко расставлены, не сходятся в стреловидный. У самцов всегда имеются рога; пеньки короткие: их длина от края

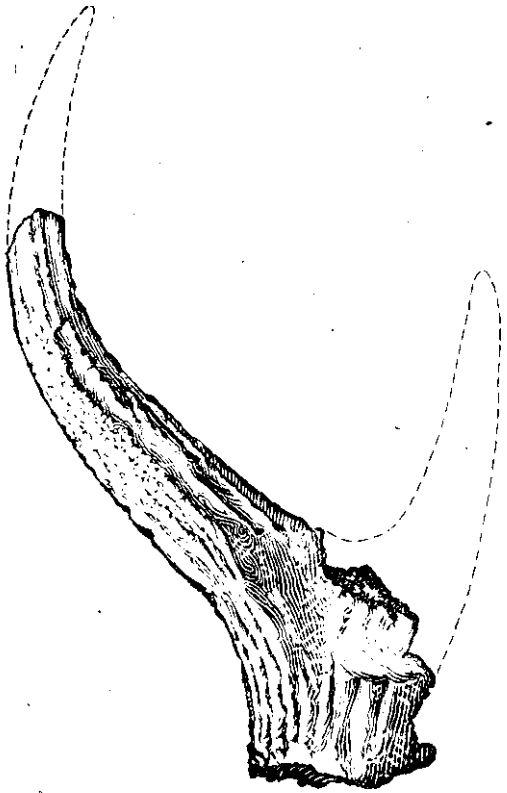


Рис. 487. *Eustylocerus blainvillei* Zdansky
Рог, ×⅓. Меотис Молдавии, Тараклия (колл. ПИН)

глазницы почти всегда меньше длины ряда верхних коренных; спадающие части длинные, с главной штангой, и у взрослых не менее, чем с тремя отростками, разные по величине и форме, иногда лопатовидные. Сошник, как в подсем. Cervulinae. Этмоидальная щель есть всегда, предглазничные ямки различны по величине. Слуховые пузыри изменчивы. Передние края межчелюстных костей, как в подсем. Cervulinae. Верхние клыки самцов отсутствуют или маленькие, тупые, реже саблевидные. Заднекоренные зубы от средне- до низкокоронковых; палеомериксовой складки у большинства нет, воротничок отсутствует или слабый. Переднекоренные — как в подсем. Cervulinae. В. миоцен — ныне.

Cervavitus Khomenko, 1913 (*Procervus* Alexejev, 1913; *Damacerus* Khomenko, 1913; *Cervocerus* Khomenko, 1913). Тип рода — *Procervus variabilis* Alexejev, 1913; в. миоцен (мэотис), Молдавия (Тараклия). Размеры средние (ширина в скуловых дугах около 130 *мм*). Предглазничная ямка расположена на большей части слёзной кости, хорошо ограничена, глубокая; этмоидальная щель короче переднезаднего диаметра глазницы. Имеются невысокие продольные лобные валики над глазницами, отсутствующие у других Cervinae. Верхние клыки у самцов большие, сплющенные. В отличие от других Cervinae коренные зубы низкокоронковые, с короткими трехгранными колонками, с более заостренными углами (внутренними на верхних, наружными на нижних). Воротничок слабый. Палеомериксовая складка имеется. M_3 со слабоограниченной внутри третьей долей, — его внутренняя поверхность почти плоская. Пеньки рогов умеренной длины; сильно наклонены назад (в отличие от других родов) в продолжении плоскости лба (как у *Dicrocerus*). Рога с хорошо выраженной в основании розеткой, с тремя отростка-

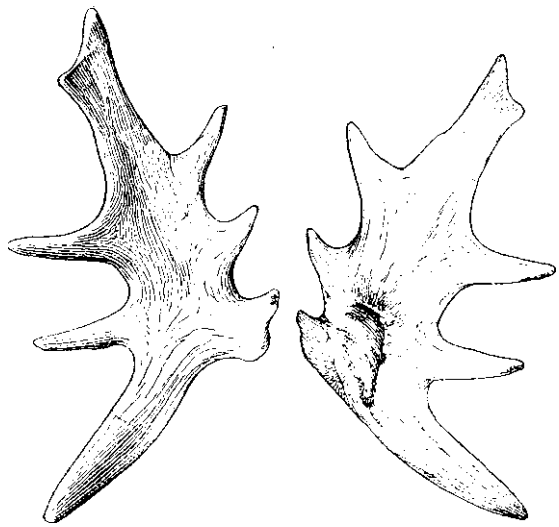


Рис. 488. *Stephanocemas thomsoni* Colbert
Рога, ×⅜. В. миоцен Монголии (Colbert, 1936)

ми, иногда вторично ветвящимися; более или менее уплощенные и продольно бороздчатые. (Рис. 490.) Три вида. В. миоцен — н. плиоцен почти всей Молдавии и юга Украины, Казахстана, З. Европы, Азии.

Pliocervus Hilzheimer, 1922. Тип рода — *Cervus matheroni* Gervais, 1852; плиоцен, Франция. Известны только рога и

части черепа с верхними коренными зубами. Размеры средние. Коренные зубы средней высоты, мало суживающиеся от основания коронки к жевательной поверхности; их наружные и внутренние стенки слабо наклонены. Палеомериксовой складки нет. M^3 имеет переднюю и заднюю колонки равной ширины.

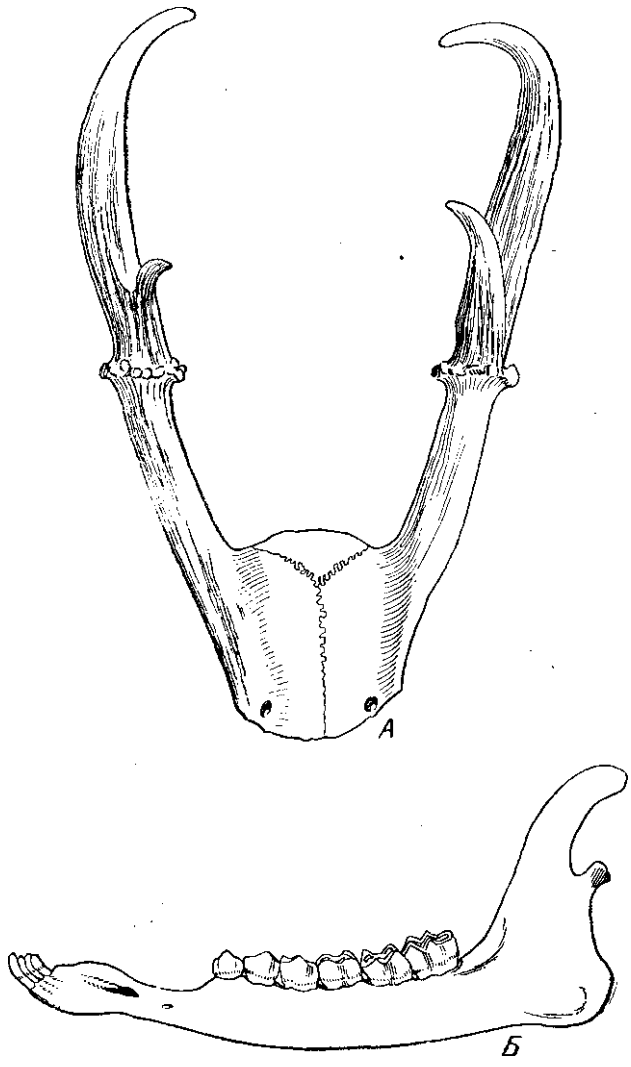


Рис. 489. *Muntiacus lacrimans* Milne-Edwards. Современный
А—часть черепа с рогами; *Б*—нижняя челюсть сбоку (колл. ЗИН)

Воротничок имеется на внутренней стороне верхних М. Рога с хорошо выраженной розеткой в основании, с почти прямой штангой, с одним высокорасположенным отростком и двураздельной вершиной; слаборебристые. (Рис. 491.) Два вида. Ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер); н. — в. плиоцен Европы.

Eucladocerus Falconer, 1868. Тип рода — *Cervus (Eucladocerus) sedgwicki* Falc., 1868; плейстоцен, Англия. Размеры от средних до очень крупных. Предглазничная ямка — как у *Cervavitus;* этмоидальная щель имеется, разной величины. Межчелюстные кости с лопастеобразными выростами в передней части наружного края. Коренные зубы с высокими коронками, сильно суживающимися от основания к жевательной поверхности; наружные стенки верхних отвесные, внутренние резко наклонные; воротничок развит очень слабо, палеомериксовой складки нет. P^2 внутри с бороздкой, проходящей ближе к заднему краю, чем к переднему. На M^3 задняя колонка уже передней. Рога с большой розеткой в основании, дихотомически разветвленные; имеют не менее трех-четырех отростков (и до 14—15); основная часть их округлая, верхняя — уплощенная; поверхность продольно бороздчатая. (Рис. 492, 493.) Около семи видов. Ср. плиоцен — н. плейстоцен С. Кавказа, юга Украины, З. Европы, Азии.

Рис. 490. *Cervavitus variabilis* (Alexejev)
Часть черепа с рогами, ×1/4. Мэотис Молдавии, Тараклия (ПИН)

Pseudalces Flerow gen. nov. Тип рода — *P. mirandus* Flerow sp. nov.; ср. плиоцен, С. Кавказ (окрестности Ставрополя, Косякинский карьер). Размеры очень крупные (заглазничная ширина лба 200 *мм*, длина ряда

M^1—M^3 87 *мм*). Отличия от других Cervinae: череп впереди глазниц сильно вытянут, задний край M^3 значительно впереди переднего края глазницы; слёзная кость очень узкая и длинная, ее длина в $1^1/_2$ раза больше переднезаднего поперечника глазницы; предглазничная ямка едва заметна в нижней части слёзной кости; лоб позади глазниц сильно сужен, так что межглазничная ширина почти в $1^1/_2$ раза больше заглазничной; коренные зубы расположены кулисообразно (как у *Eucladocerus* и *Alces*). Воротничок и палеомериксовская складка на коренных зубах отсутствуют. Пеньки рогов короткие, направлены назад, в стороны и вверх. Остальные признаки неизвестны. (Рис. 494.) Один вид из одного местонахождения.

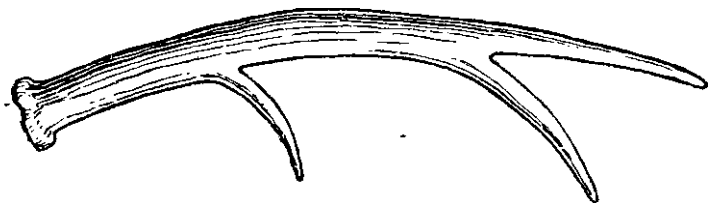


Рис. 491. *Pliocervus matheroni* (Gervais)
Рог, × ок. $^2/_9$. Плиоцен Европы (Gervais, 1852)

Procapreolus Schlosser, 1924. Тип рода — *P. latifrons* Schloss., 1924; н. плиоцен, Монголия. Известны неполные черепа и рога. Коренные зубы с коронкой средней высоты, с палеомериксовой складкой. Роговые пеньки умеренной длины, несколько отклонены назад. Рога с хорошо развитой розеткой в основании, лирообразные (по изгибу сходны с рогами *Capreolus*); «средний» отросток высокорасположенный, в основании расширенный и уплощенный; вершина простая или двураздельная. (Рис. 495.) Два вида. Ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер); в. миоцен — н. плиоцен З. Европы, Азии.

Megaloceros Brookes, 1828 (*Megaceros* Owen, 1844). Тип рода — *Alces gigantea* Blumenbach, 1803; плейстоцен, З. Европа. Размеры очень крупные. Слёзная кость длинная — длиннее переднезаднего поперечника глазницы. Предглазничная ямка небольшая, но глубокая. Этмоидальная щель маленькая, у самцов часто почти отсутствует. Межчелюстные кости — как у *Eucladocerus*. Верхних клыков нет. Коренные зубы с относительно высокой коронкой, не суживающейся от основания к жевательной поверхности; их наружные стенки почти отвесны. Воротничка и палеомериксовой складки нет. M^3 имеет заднюю колонку несколько более узкую, чем передняя. Пеньки рогов умеренной длины или короткие, направлены вверх, назад и в стороны. Рога очень большие (расстояние между концами до 2,5 *м*) с хорошо выраженной розеткой в основании, основная часть в сечении округлая, верхняя — почти всегда лопатовидная, расширенная и уплощенная, с отходящими дланевидно многочисленными отростками; кроме того, один «глазной» отросток близко от розетки, часто уплощенный и разветвленный, и один задний, против основания лопаты; поверхность рогов продольно бороздчатая. Рога очень из-

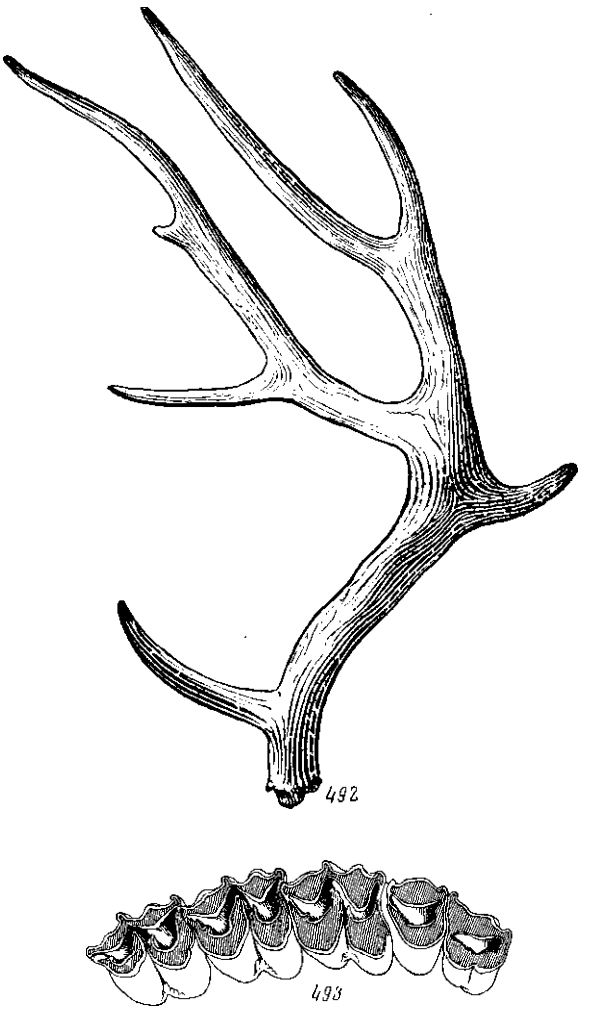


Рис. 492—493. *Eucladocerus pliotarandoides* Alessandri
Рис. 492—рог. $\times^1/_{10}$. Рис. 493—верхние коренные зубы, $\times^1/_2$. В. плиоцен С. Кавказа, Псекупс (колл. ГИН)

менчивы по величине лопаты, форме и числу ее отростков. (Рис. 496.) Около 10 видов. В недавнее время Кальке (H. D. Kahlke, 1956) выделил нижнеплейстоценовые и верхнеплиоценовые виды в два новых рода: *Orthogonoceros* (тип — *Cervus verticornis* Dawk.) и *Dolichodoryceros* (тип — *D. süssenbornensis* Kahlke). В СССР — в течение всего плейстоцена повсюду в средних и южных широтах, включая Кавказ и Крым; в. плиоцен — в. плейстоцен Европы, Азии, С. Африки; в Европе — до раннего голоцена.

Capreolus Gray, 1821. Косули. Тип рода — *Cervus capreolus* L., 1758; совр., Швеция. Размеры мелкие и средние (длина черепа 190—250 *мм*). Слёзные кости короткие — короче переднезаднего поперечника глазницы. Предглазничная ямка широкая, занимает бо́льшую часть слёзной кости, но очень мелкая и слабо ограниченная; расположена близко к краю глазницы. Этмоидальная щель очень изменчива по величине. Межчелюстные кости равномерно сужнваются вперед, не образуя лопастеобразных выступов на наружном крае. Резцы с умеренно расшнренными, не вполне симметричными, длинными коронками; I_1 раза в полтора больше I_2, который во столько же раз больше I_3. Нижний С по величине равен I_2, верхние С отсутствуют. Коренные зубы с коронкой средней высоты, мало суживающейся от основания к жевательной поверхности; их наружная стенка почти отвесная. P_4 с двураздельиой средней лопастью (передняя ветвь очень мала) и с простыми — передней и задней. M^3 с простой, не загнутой вперед, задней складкой наружной поверхиости. Пеньки рогов направлены назад и вверх; рога небольшие, с хорошо выраженной розеткой в основании, более или менее изогнутые лировидно; имеется высокорасположенный «средний» отросток и два-трн верхних; глазных нет. Основная часть рогов резко бугристая, остальная поверхность слабоборозлчатая. (Рис. 497.) Около пяти видов. В СССР в плейстоцене повсеместно в средних и южных широтах; ср. плиоцен — ныне Европы, Азии, С. Африки.

Cervus Linnaeus, 1758. Настоящий олень. Тип рода — *C. elaphus* L., 1758; совр., Швеция. Размеры от мелких до очень крупных (длина черепа 250—500 *мм*). Слёзные кости и предглазничная ямка по величине и форме изменчивы. Этмоидальная щель умеренной величины. Межчелюстные кости с лопастеобразными выступами на наружном конце переднего края. Резцы — как у *Capreolus*. Нижний клык меньше, чем I_3, верхние клыки есть или отсутствуют. Коренные зубы с довольно высокой коронкой, мало суживающейся от основания к жевательной поверхности; их наружная стенка почти отвесна. Воротнн-

Рис. 494. *Pseudalces mirandus* gen. et sp. nov.
P^4—M^3, $\times 1/2$. Ср. плиоцен С. Кавказа, окрестности Ставрополя (колл. ПИН, № 225)

чок заднекоренных едва заметен, палеомерниксовой складки нет. P_4 с трехраздельной средней лопастью, двураздельной передней (с почти равными ветвями) и простой задней. M^3—

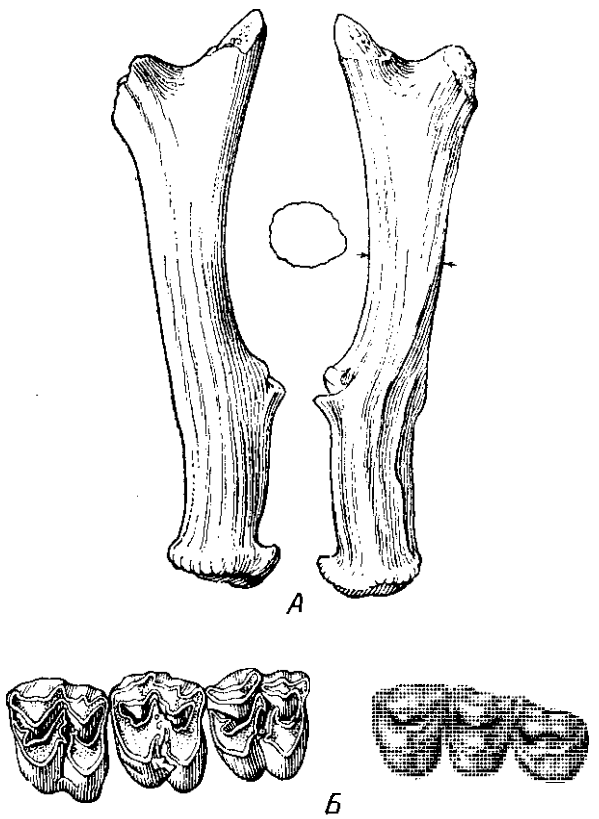


Рис. 495. *Procapreolus rütimeyeri* Schlosser, ок. $1/2$
А—рога; *Б*—верхние коренные зубы. Ср. плноце Монгол Эртемте (Schlosser, 1924

как у *Capreolus*. Пеньки рогов умеренной длины или короткие, направлены вверх, назад и в стороны. Рога разной длины, с хорошо развитой розеткой в основании; в сечении

округлые, на вершине иногда слабо сплющенные. Число отростков от трех до десяти и более (у взрослых); всегда присутствует хотя бы один «глазной». Поверхность рогов шероховато-бороздчатая. (Рис. 501.) Более 10 видов. В СССР со ср. плиоцена; в плейстоцене повсюду в средних и южных широтах; ср.

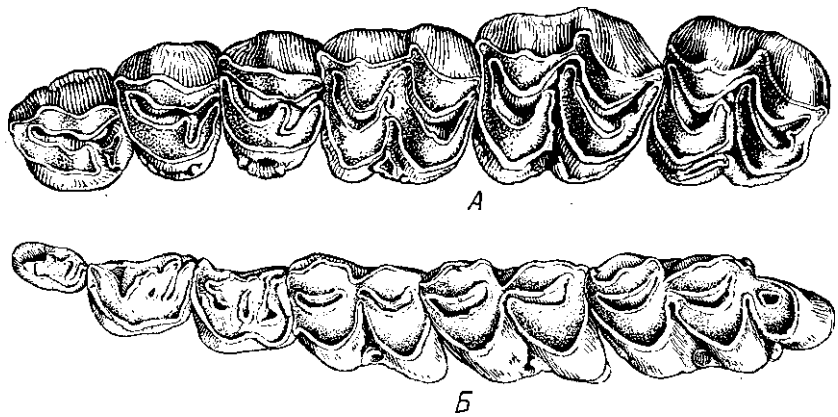


Рис. 496. *Megaloceros giganteus* (Blumenbach)
Зубы, $\times^2/_3$. *А*—верхние коренные; *Б*—нижние коренные. Плейстоцен Рязанской обл. (колл. ПИН, № 337)

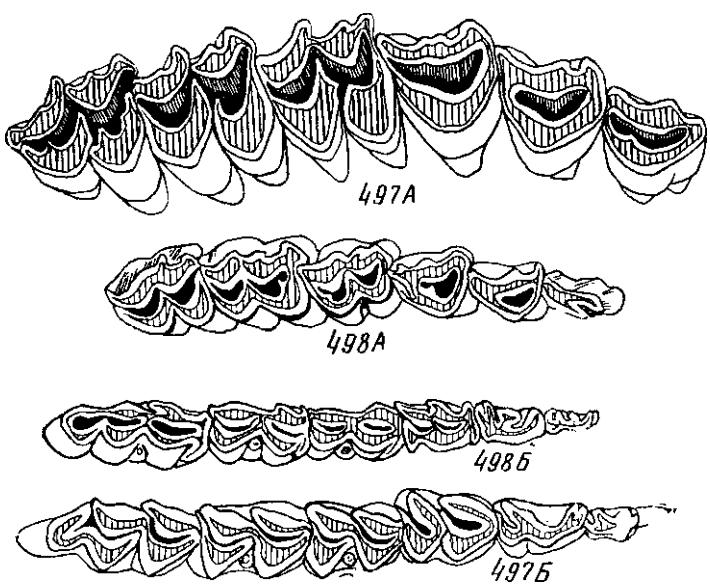


Рис. 497—498. Коренные зубы
Рис. 497—*Capreolus capreolus* L., × ок. 1. Рис. 498—*Moschus moschiferus* L., × ок. 1,5. *А*—верхние, *Б*—нижние

плиоцен — ныне Европы (вся), Азии, С. Африки.

Alces Gray, 1821. Лось. Тип рода — *Cervus alces* L., 1758; совр., Швеция. Размеры очень крупные (длина черепа до 650 *мм*). Слёзные кости длинные — несколько длиннее переднезаднего поперечника глазницы. Предглазничная ямка маленькая, неглубокая. Этмоидальная щель небольшая. Отличается от других Cervinae очень удлиненным передним отделом лицевой части черепа: межчелюстные кости более чем в $1^1/_2$ раза длиннее ряда коренных, а также очень укороченными носовыми костями, длинным носовым отверстием и маленькими, углубленными в дно черепа, слуховыми пузырями. Межчелюстные кости без лопастевидных выступов на наружном конце переднего края. Резцы с симметричными овальными коронками, с двумя ребрами на задневерхней стороне, почти равные по величине. Нижние С меньше I_3, верхние отсутствуют. Коренные зубы расположены кулисообразно, с низкой коронкой, сильно суживающейся от основания к жевательной поверхности; наружные стенки верхних сильно наклонены внутрь. На заднекоренных хорошо выражена палеомериксовая складка. В отличие от других Cervidae задненаружная часть P_4 обособлена в отдельную колонку, и M^3 с очень большой, карманообразно загнутой вперед, складкой по заднему краю наружной поверхности. Пеньки рогов короткие, направлены почти горизонтально в стороны. Рога большие, с розеткой в основании; в основной части в сечении округлые, без отростков, в верхней части длиневидно расширенные; поверхность рогов в основании шероховато-бороздчатая, на лопате — бороздчатая. (Рис. 500.) Два вида. В СССР — в плейстоцене везде, кроме Ср. Азии и Крыма; плейстоцен — ныне Европы, Азии, С. Америки.

Кроме того: *Tamanalces* N. Verestshagin, 1957 (н. плейстоцен Таманского п-ова [1]); *Elaphurus* Milne-Edwards, 1866 (ныне, Азия); *Cervalces* Scott, 1885 (плейстоцен С. Америки); *Megaceroides* Joleaud, 1914 (плейстоцен С. Африки).

ПОДСЕМЕЙСТВО ODOCOILEINAE РОСОСК, 1923. АМЕРИКАНСКИЕ ОЛЕНИ

От мелких до крупных. Теменные гребни, как в подсем. Cervinae. У самцов всегда имеются рога, у самок только у одного рода *Rangifer*; пеньки, как в подсем. Cervinae, спадающие части очень различны по форме и величине. Сошник, полностью окостеневший, делит вертикальной перегородкой хоанальное отверстие, далеко выступая назад за его край и достигая основной клиновидной кости, на которую опирается. Этмоидальная щель от средней до очень большой; предглазничная ямка маленькая, различная по глубине. Слуховые пузыри небольшие, слабовыпуклые, угловатые. Передние края межчелюстных костей посередине выступают общим углом, по бокам с выемками, ограниченными снаружи выступами. Верхние клыки (у самцов) отсутствуют или маленькие, тупые. Основные признаки коренных зубов — как в подсем. Cervinae. В. плиоцен — ныне.

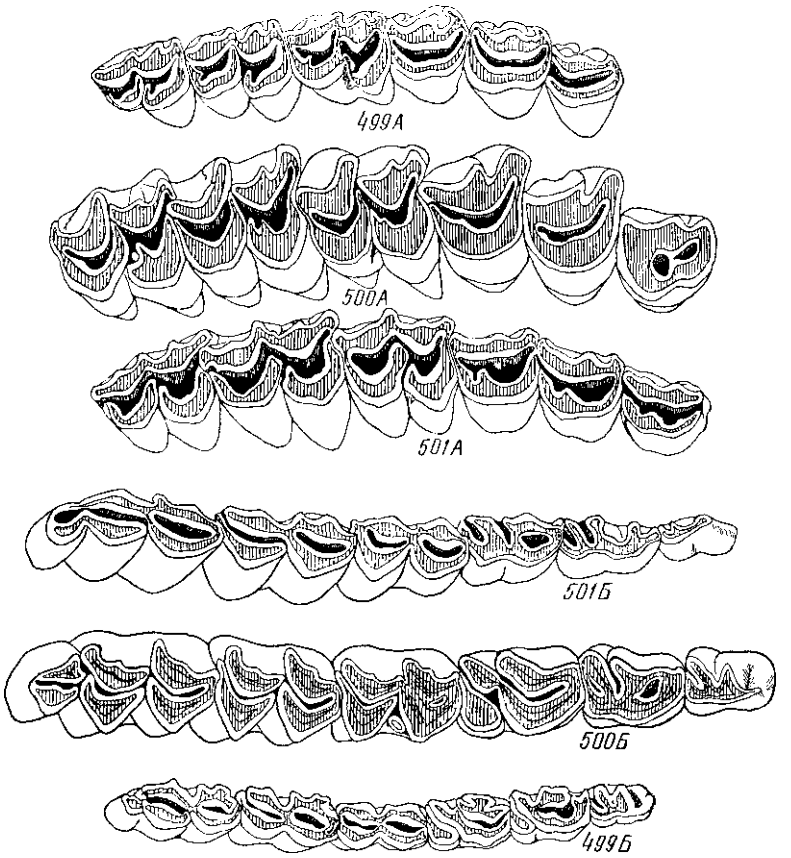


Рис. 499—501. Коренные зубы, $\times^2/_3$
А — верхние, *Б* — нижние. Рис. 499—*Rangifer tarandus* L. Рис. 500—*Alces alces* L. Рис. 501—*Cervus elaphus* L.

Rangifer H. Smith, 1827. Северный олень. Тип рода — *Cervus tarandus* L., 1758; современный, Швеция. Размеры средние или довольно крупные (длина черепа до 450 *мм*). Слёзные кости узкие, длинные; их длина больше переднезаднего поперечника глазницы. В отличие от других Cervidae глазницы трубкообразно выступают в стороны. Предглазничная ямка длинная, узкая, неглубокая. Этмоидальная щель имеется, длина ее примерно равна переднезаднему поперечнику глазницы. Резцы мелкие, со слабо оттянутыми наружу коронками, средние лишь немного шире боковых. Верхние клыки есть, небольшие. Коренные зубы с низкой коронкой; их наружные и внутренние стенки почти отвесны. Заднекоренные мелкие, почти равны по длине переднекоренным; их полулуния слабо изогнуты, почти прямые. Наружные складки всех коренных образуют вертикальные ребра, на M^3 при основании коронки с карманообразным углублением. Нижние заднекоренные уже переднекоренных. Задняя доля M_3 значительно короче и уже каждой из основных колонок. Воротничок на коренных и палеомериксовая складка отсутствуют. В отличие от других Cervidae рога имеются у обоих полов. Пеньки рогов очень короткие. Рога большие, с розеткой; в основании направлены косо назад, далее дугообразно изогнуты, с концами, направленными вперед. В основании рога почти округлые, выше — уплощенные и лопатообразно расширенные, с несколькими отростками на вершине, направленными назад. Имеются два глазных отростка, из которых нижний часто лопатообразно расширен; поверхность рогов

[1] Самостоятельность рода недостаточно обоснована.

гладкая. (Рис. 499.) Плейстоцен СССР (везде, кроме Кавказа и Ср. Азии); плейстоцен — ныне З. Европы, Азни, С. Америки.

Кроме того: *Antifer* Ameghino, 1899, *Epieuryceros* Ameghino, 1889; *Morenelaphus* Carette, 1922 и *Pampaeocervus* Carette, 1922 (плейстоцен Ю. Америки); *Mazama* Rafinesque, 1817, *Pudu* Gray, 1852 (плейстоцен — ныне Ю. Америки); *Odocoileus* Rafinesque, 1832 (плейстоцен — ныне С. и Ю. Америки).

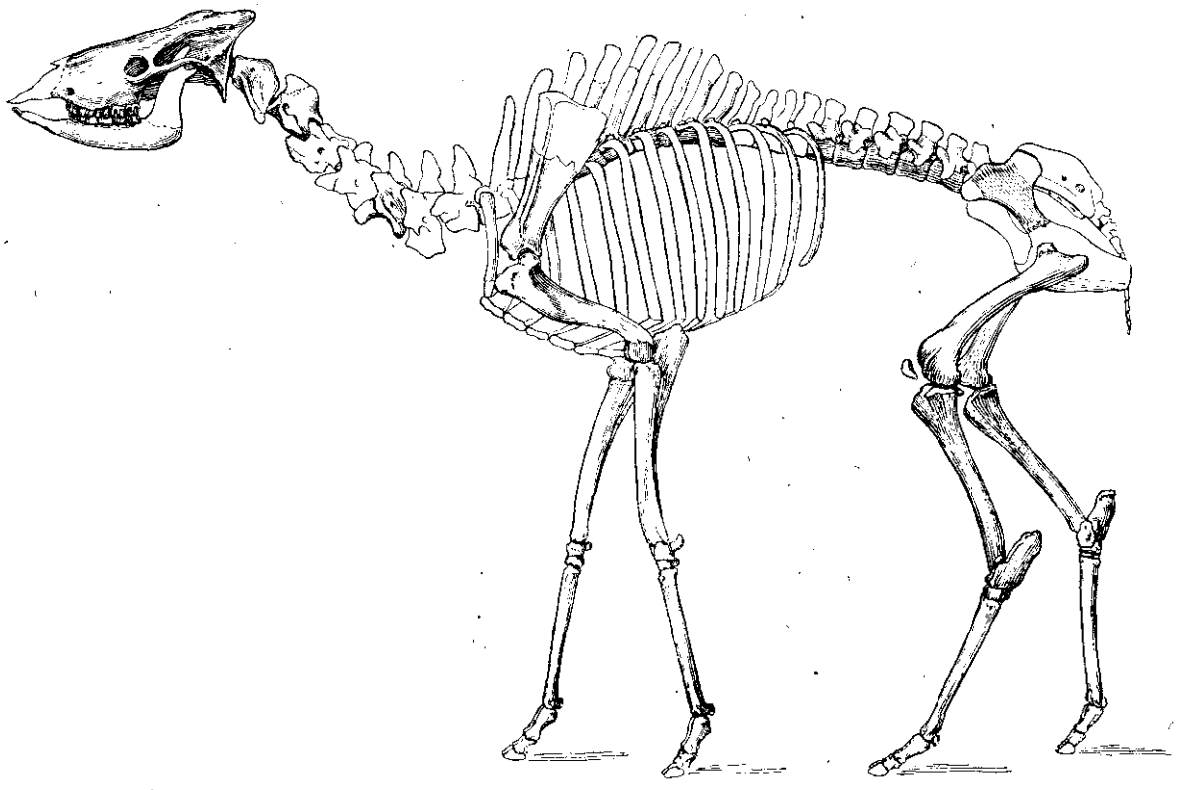


Рис. 502. *Helladotherium duvernoyi* Gaudry
Скелет, × ок. 1/21. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикермп (Gaudry, 1862–1867)

СЕМЕЙСТВО GIRAFFIDAE GRAY, 1821
ЖИРАФОВЫЕ

Размеры от средних до крупных; современные — до 3 *м* в холке. Череп большей частью с рогами, как правило, небольшими, простыми, разными по числу, положению и форме; у современных они покрыты кожей и шерстью[1]. Воздушные полости лобных костей заходят в основную часть рога, а иногда распространяются и на все протяжение главного ствола (у сиватерия). Соотношение мозгового и лицевого отделов черепа различно. Стреловидный гребень и предглазничные ямки отсутствуют; на слёзной кости одно или два слёзных отверстия. $I\frac{0}{3}\,C\frac{0}{1}\,P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$. Резцы наружные слегка налегают на внутренние; коронки, как правило, удлиненные, хорошо ограничены от корня. Верхних клыков нет; нижние, в отличие от представителей других семейств, двулопастные. P_1^1 всегда отсутствуют. Коренные зубы низко- и среднекоронковые, с морщинистой эмалью; переднекоренные средней длины, общий тип их строения, как у Bovidae; палеомериксовые складки, как правило, отсутствуют; цемента на зубах нет. Конечности и шея, в отличие от других жвачных, у многих в большей или меньшей степени удлинены, у некоторых передние больше задних. Конечности двупалые; кости запястья и заплюсны — как в диагнозе Bovidae. Третья и четвертая пястные и плюсневые кости сращены, от боковых иногда сохраняются очень

[1] Кроме верхушки у взрослых самцов *Okapia*.

маленькие верхние рудименты; их пальцы отсутствуют. (Рис. 502.) Н. миоцен — ныне. Три подсемейства: Palaeotraginae, Sivatheriinae, Giraffinae. Некоторые авторы выделяют еще подсем. Okapiinae (Bohlin, 1927; Arambourg et Piveteau, 1929; Crusafont Pairo, 1952) и Helladotheriinae (Pilgrim, 1911, Arambourg et Piveteau, 1929).

ПОДСЕМЕЙСТВО PALAEOTRAGINAE PILGRIM, 1911

Размеры средние; череп удлиненный; рога простые, как правило, расположены только на лобных костях[1]. Воздушные полости в черепе небольшие. Зубы от низкокоронковых до среднекоронковых. Шея и конечности удлинены умеренно, задние приблизительно равны или несколько длиннее передних. Н. или в. миоцен — ныне.

Samotherium Forsyth Major, 1888 (*Alcicephalus* Rodler et Weithofer, 1890; *Chersonotherium* Alexejew, 1916; *Shansitherium* Killgus, 1922). Тип рода — *S. boissieri* Forsyth Major, 1888; в. миоцен или н. плиоцен, о-в Самос. Череп с удлиненным лицевым отделом, особенно между P^2 и глазницей, с одной парой широко расставленных надглазничных лобных рогов, хорошо развитых у самцов, плохо развитых или отсутствующих у самок. Впереди первой пары может быть вторая пара небольших, иногда зачаточных, более сближенных (по отношению друг к другу) рогов. Лоб сверху вдавлен; профиль носовых костей прямой. Верхний край глазницы на уровне профиля носовых и лобных костей или выше него; передний край глазницы над M^3 или позади него. Зубы среднекоронковые, с умеренно крупной скульптурой эмали. Шея и конечности удлинены незначительно. Ость лопатки оканчивается сравнительно высоко; акромиальный отросток отсутствует. Метаподии удлинены в средней степени; задняя сторона их в верхнем и среднем отделах вогнута умеренно. Ширина пястной кости посредине, как правило, больше переднезаднего поперечника. (Рис. 503—506.) Восемь видов. В. сармат, мэотис, понт Молдавской ССР, юга Украины, Восточного Казахстана, Ц. и Ю. Азии (Китай, Монголия, Иран, Турция), З. Европы (о-в Самос).

Palaeotragus Gaudry, 1861 (*Achtiaria* Borissiak, 1914). Тип рода — *P. rouenii* Gaudry, 1861; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Лоб и расположение единственной пары рогов — как у самотериев, но череп с менее удлиненным лицевым отделом между P^2 и глазницей. Профиль носовых костей прямой или слегка выпуклый; верхний край глазницы расположен, как у самотериев, передний край — над M^2 или M^3. Зубы низкокоронковые. Шея и конечности удлинены значительнее, чем у самотерия. Ость лопатки оканчивается низко; акромиальный отросток имеется. Метаподии тонкие и удлиненные. Задняя сторона их в верхнем и среднем отделах вогнута сильно. Ширина пястной кости посредине меньше переднезаднего поперечника. (Рис. 507—510.) Семь видов. В. сармат, мэотис, понт Молдавии, Украины, Крыма, Кавказа, Казахстана, З. Европы (о. Самос, Греция, Франция, Болгария, Испания), Азии (Китай, Иран), Африки (Алжир).

Кроме того: *Giraffokeryx* Pilgrim, 1910 (в. миоцен или н. плиоцен Индии, Югославии)[1]; *Propalaeomeryx* Lydekker, 1883 (н. плиоцен Азии); *Progiraffa* Pilgrim, 1908 (н. миоцен Азии)[2]; *Okapia* Lankester, 1901 (н. плейстоцен — ныне Африки).

ПОДСЕМЕЙСТВО SIVATHERIINAE ZITTEL, 1893

Размеры крупные; череп у большинства родов короткий, широкий; рога иногда лопастные, уплощенные, расположены на лобных и на теменных костях. Воздушные полости в черепе большие. Зубы среднекоронковые. Шея и конечности большей частью не удлинены, массивные. В. миоцен — плейстоцен.

Helladotherium Gaudry, 1860. Элладотерий. Тип рода — *H. duvernoyi* Gaudry, 1860; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Череп сравнительно длинный и относительно низкий. Роговые выросты отсутствуют. Лобные и теменные кости выпуклые. Носовые кости, по-видимому, длинные; их профиль прямой. Мозговая и лицевая части черепа приблизительно на одном уровне; ширина переднего и заднего отделов черепа почти одинаковы. Передний край глазницы про-

[1] Кроме рода *Giraffokeryx* — на лобных и частично на теменных.

[1] Указание — см. E. Thenius, Boletin Informativo, 1959, No. 20—23, p. 34, Espana, Sabadell.

[2] *Propalaeomeryx* и *Progiraffa* относятся к подсем. Palaeotraginae условно. Crusafont Pairo (1952) относит их к сем. Palaeomerycidae.

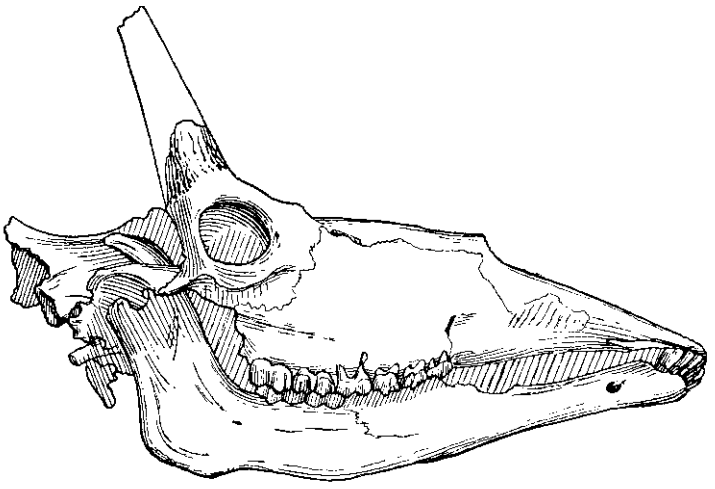
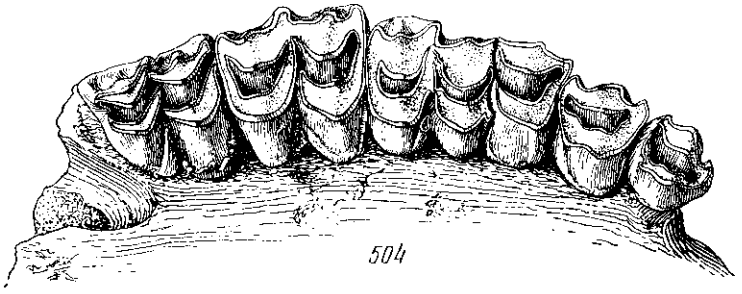
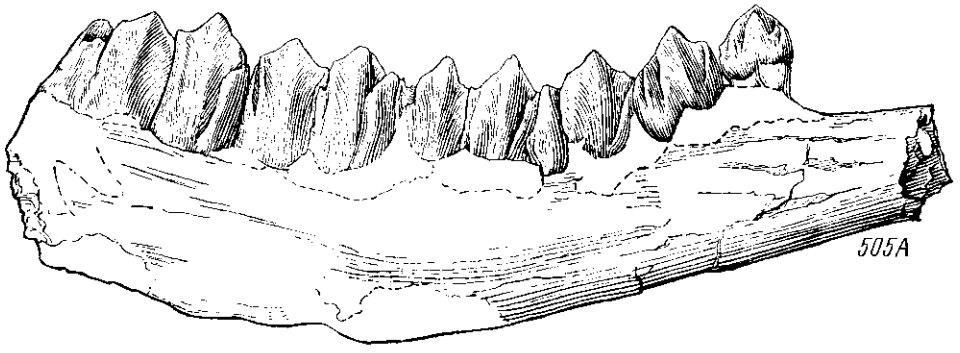


Рис. 503. *Samotherium boissieri* Forsyth Major

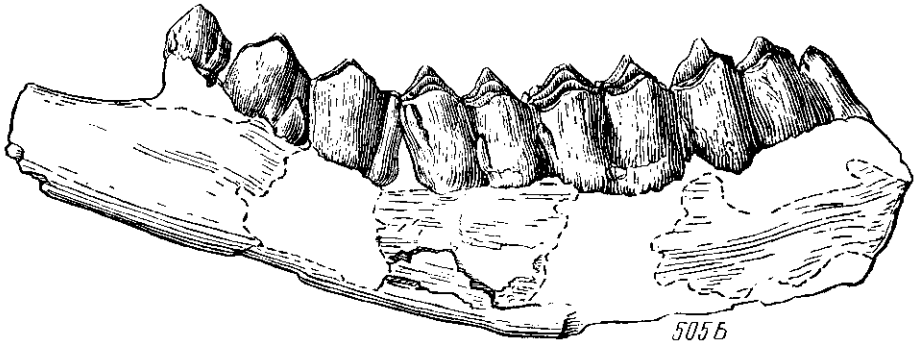
Череп, × ок. $^{2}/_{9}$. В. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос (Forsyth Major, 1891)



504

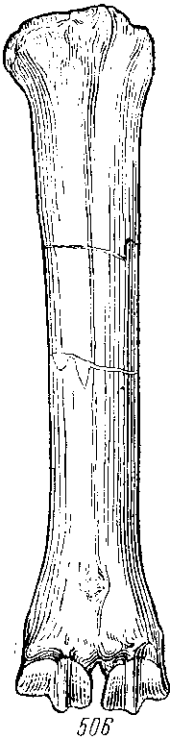


505А



505Б

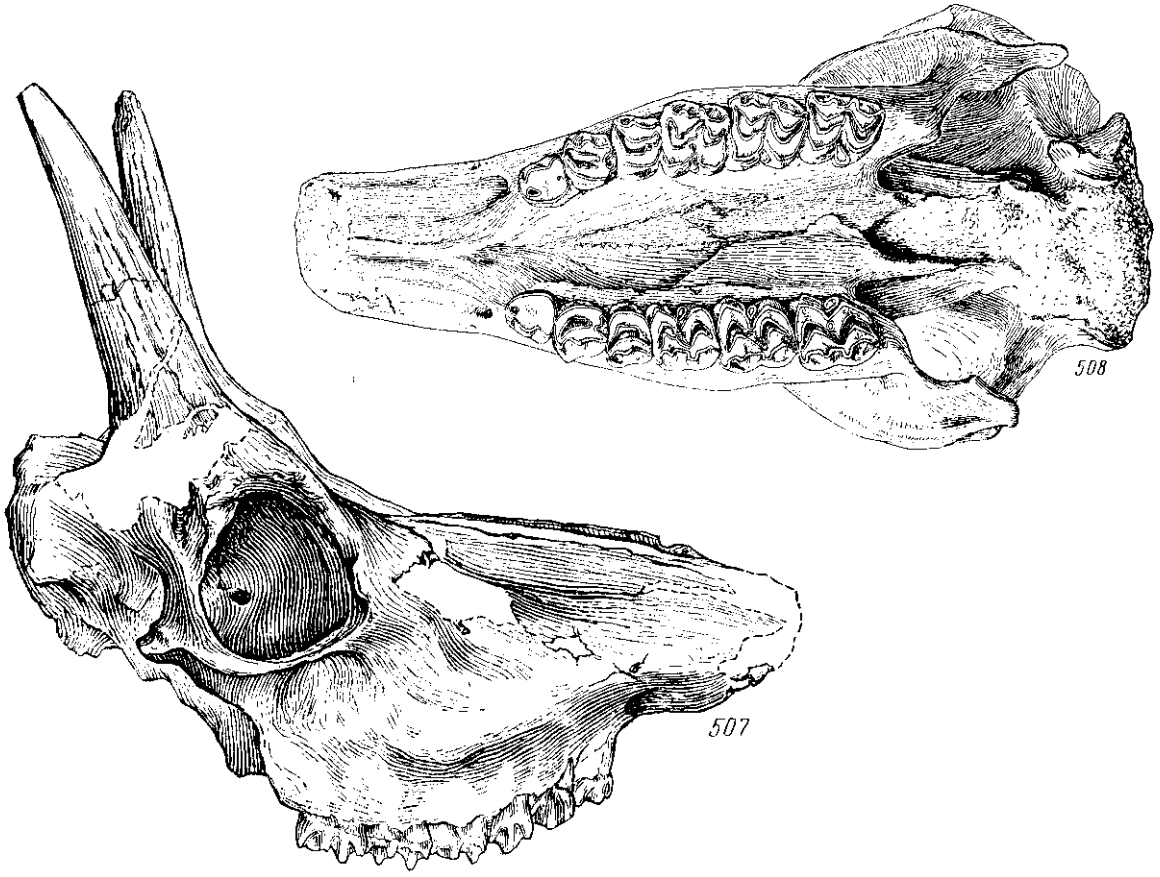
505В



506

Рис. 504—506. *Samotherium irtyshense* Godina

Рис. 504—часть левой верхней челюсти с P^3—M^3, $\times^{2}/_{3}$. (колл. ПИН, № $^{2346}/_{1}$). Рис. 505—*А*, *Б*, *В*—часть левой ветви нижней челюсти с P_2—M_3, $\times^{1}/_{2}$. *А*—снаружи, *Б*—изнутри, *В*—сверху (колл. ПИН, № $^{2413}/_{6812}$). Рис. 506—пястная кость, × ок. $^{1}/_{4}$ (колл. ПИН. № $^{2413}/_{6883}$). В. миоцен или н. плиоцен Казахстана, г. Павлодар (Година, Палеонтологический журнал, 1962, № 1)



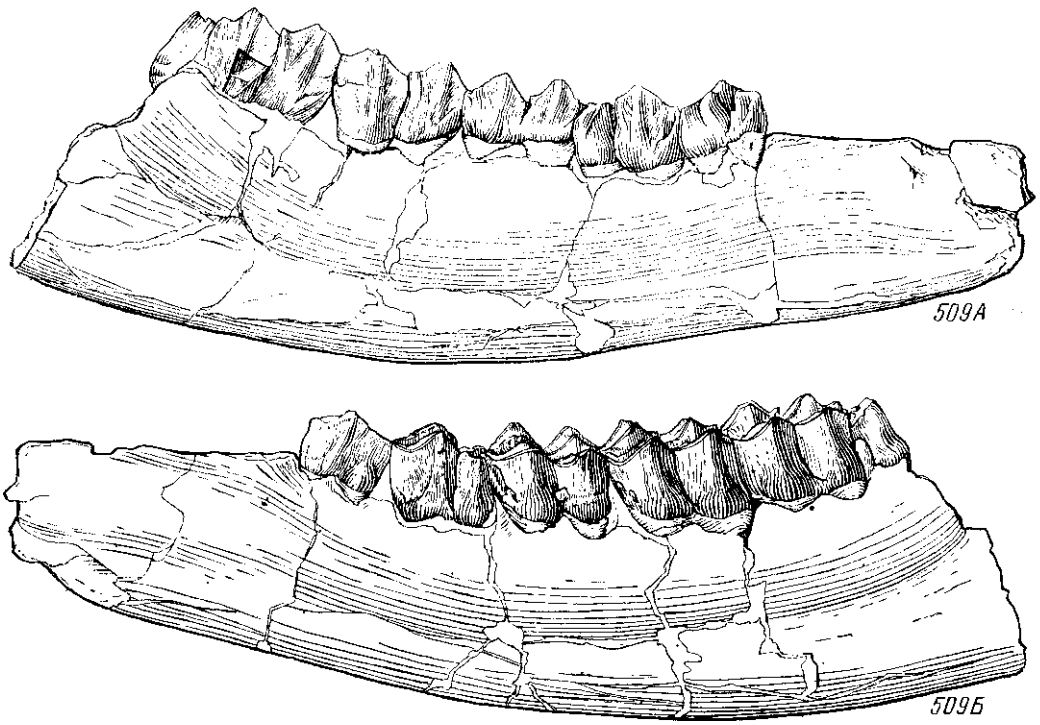


Рис. 507—510.

Palaeotragus rouenli G a u d r y. ×$^{3}/_{5}$. Рис. 507—череп сбоку. Рис. 508—череп снизу. Мэотис Молдавии—Тараклия (колл. ПИН, № $^{1250}/_{4606}$). Рис. 509—*P. borissiakii* (A l e x e j e w). Часть левой ветви нижней челюсти с P_3—M_3. ×$^{2}/_{5}$. *А*—изнутри, *Б*—снаружи. Верхний сармат, Кавказ, Эльдар. С оригинала (Алексеев, 1930). Рис. 510—*P. microdon* (K o k e n). Пястная кость, ×$^{1}/_{3}$. В. миоцен или н. плиоцен Китая, Каису (Bohlin, 1927)

тив M^3. Шея и конечности несколько удлинены. Конечности умеренно массивные. (Рис. 511—512.) Два вида. Мэотис, понт Молдавии; имеются указания (Беляева, 1948) на находки немногих костей *Helladotherium* на Кавказе и на юге Украины. З. Европа (Греция — Пикерми, Болгария), Азия.

Sivatherium Falconer et Cautley, 1835 (*Indratherium* Pilgrim, 1910). Тип рода — *S. giganteum* Falc. et Caut., 1835; в. плиоцен (верхние сивалики — зона Pinjor), Индия. Череп самца короткий, высокий, резко расширяется спереди назад, с двумя парами рогов: передние — конические, направленные вперед, расположены на лобных костях, задние — мощные, лопастные, уплощенные, находятся на теменных костях. Лобные кости расширенные, плоские, в передней части несколько вогнутые продольно. Носовые кости короткие и дугообразно изогнутые в вертикальной плоскости в виде свода. Череп самки[1] безрогий, более длинный и более низкий, без резкого расширения спереди назад, с выпуклыми лобными костями. Лицевой отдел черепа у обоих полов короткий, передний край глазницы над M^2. Мозговой отдел черепа выше уровня лицевого, у самца значительнее, чем у самки. Шея и конечности не удлинены, массивные. (Рис. 513—514.) Два вида[2]. В. плиоцен Азии (Индия); плейстоцен Африки.

Кроме того: *Bramatherium* Falconer, 1845 (ср. плиоцен Азии); *Hydaspitherium* Lydekker,

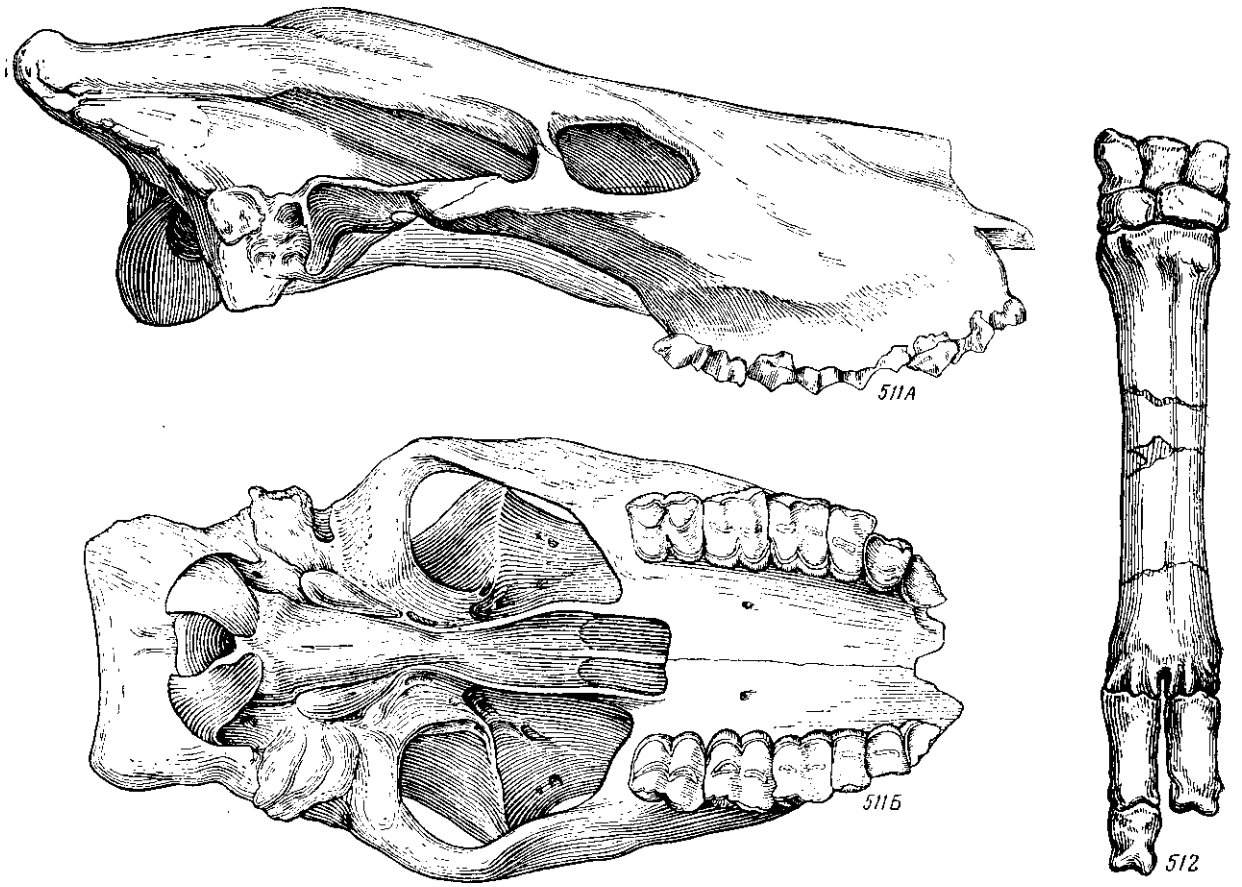


Рис. 511—512. *Helladotherium duvernoyi* Gaudry

Рис. 511. *А*—череп сбоку, × ок. 1/4; *Б*—череп снизу, × ок. 2/5. Рис. 512—часть кисти, ×1/7. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикерми (Gaudry, 1862—1867)

[1] Некоторые авторы относят череп самки к другим родам подсемейства или даже выделяют в особый род — *Indotherium* (Pilgrim, 1910).

[2] Из них *S. olduvaiensis* описан по очень неполным остаткам.

1878 и *Vishnutherium* Lydekker, 1876 (ср. плиоцен Азии); *Griquatherium* Haughton, 1922 (плейстоцен Африки); *Birgerbohlinia* Crusafont Pairo, 1952 (н. плиоцен Ю. Европы); *Orangiatherium* van Hoepen, 1932 (плейстоцен Африки); *Libytherium* Pomel, 1893 (плейстоцен Африки). Для СССР имеется указание на находку отдельных костей *Sivatherium* в Сибири (Орлов, 1939). Остатки (большая берцовая кость) представителя подсемейства найдены на С. Кавказе (близ Ставрополя); род неизвестен.

ПОДСЕМЕЙСТВО GIRAFFINAE. ZITTEL, 1893

Размеры от средних до крупных; череп несколько удлиненный; рога простые, расположены на лобных, теменных, а иногда и на носовых костях. Воздушные полости в черепе у более поздних большие. Зубы от средне- до низкокоронковых. Шея и конечности (у современных) сильно удлинены, передние длиннее задних. В. миоцен или н. плиоцен — ныне.

Роды *Honanotherium* Bohlin, 1927; *Bohlinia* Matthew, 1929[1] (в. миоцен или н. плиоцен Греции, Испании, Турции); *Giraffa* Brisson, 1756 (плиоцен Азии; плейстоцен—ныне Африки); *Decennatherium* Crusafont Pairo, 1952 (н. плиоцен Ю. Европы).

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821 (=CAVICORNIA ILLIGER, 1811). ПОЛОРОГИЕ[2]

Размеры различны: от величины кролика до крупного быка. Самцы, а часто и самки, имеют на лобных костях пару постоянных, несменяемых выростов (роговых отростков), покрытых несменяемыми же футлярами или чехлами из ороговевшего эпидермального слоя кожи. В лобных костях обычно имеются пазухи, нередко распространяющиеся в роговые отростки и иногда доходящие до их верхушек. Лицевой отдел черепа длиннее мозгового, а если короче, то очень редко больше чем на $^1/_6$ длины последнего. Теменные гребни всегда отставлены друг от друга и не образуют стреловидного. Предглазничные ямки имеются или отсутствуют; на слёзной кости одно слёзное отверстие. $I\frac{0}{3}C\frac{0}{1}P\frac{3-2}{3-2}M\frac{}{3}$*. P^1 и P_1 всегда, а иногда и P_2^2 отсутствуют. Резцы от короткокоронковых, с ясной границей между коронкой и корнем, до длиннокоронковых, с незаметным переходом коронки в корень;

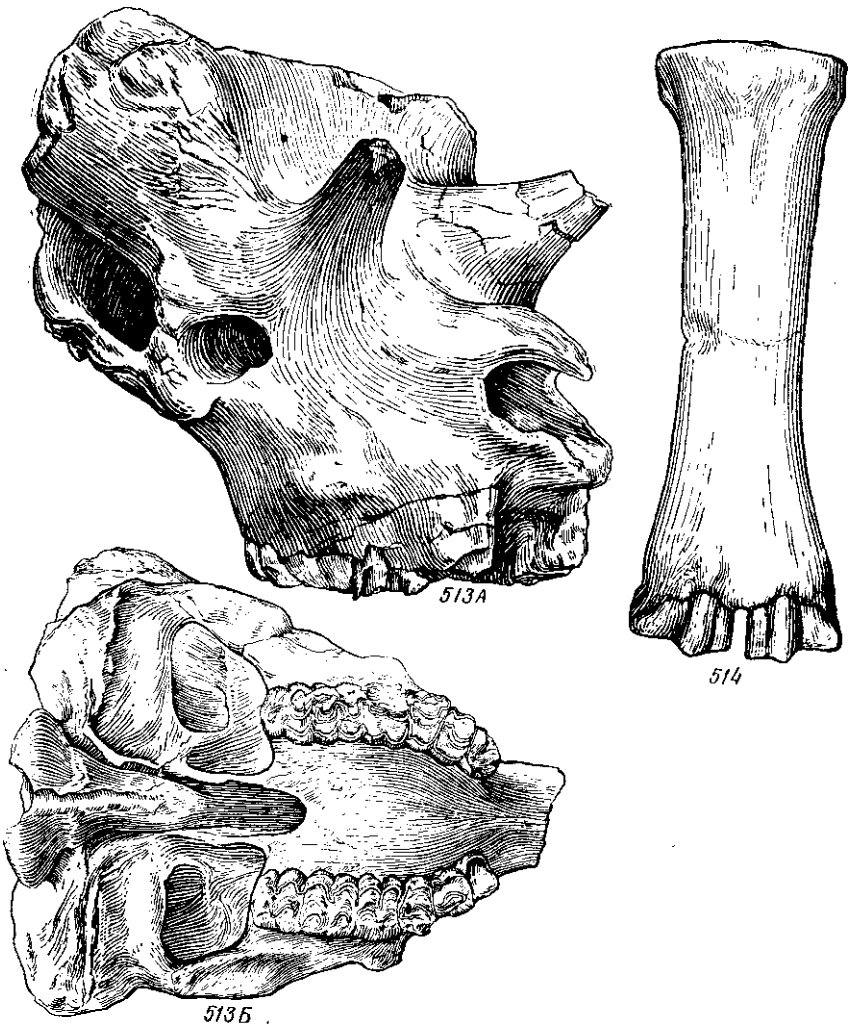


Рис. 513—514. *Sivatherium giganteum* Falconer et Cautley

Рис. 513. *А*—череп сбоку—спереди, $\times^1/_7$; *Б*—снизу, $\times^1/_8$. Рис. 514—пястная кость, $\times$ок. $^1/_4$. (колл. ПИН, со слепка). В. плиоцен Индии (Falconer and Cautley, 1846—1849)

[1] Некоторые авторы относят этот род к подсем. Okapiinae.

[2] Автор — И. И. Соколов.

* Исключение — род *Myotragus* Bate, 1909, из плейстоцена о-вов Майорки, Минорки и Сардинии, с зубной формулой $I\frac{0}{1}C\frac{0}{0}P\frac{2}{1}M\frac{3}{3}$.

форма их разнообразная, иногда внутренние (I_1) значительно шире остальных, с асимметричной треугольной коронкой с сильно вытянутым в сторону наружным углом. Коронки резцов наружными краями часто налегают друг на друга. Верхних клыков нет. Коренные зубы от низкокоронковых (у примитивных форм) до высококоронковых (у прогрессивных). Переднекоренные относительно короткие, верхние моляризованные (см. стр. 24). Заднекоренные яснолунчатые — с четырьмя полулуниями (на M_3 обычно имеется еще пятая, дополнительная долька — пятка), палеомериксовая складка всегда отсутствует. Эмаль коренных зубов гладкая, неморщинистая, очень часто покрыта сверху слоем цемента. Конечности функционально двупалые. В запястье сращена большая кость с трапециевидной, а в заплюсне — ладьевидная с кубовидной и вторая клиновидная с третьей. Третья и четвертая пястные и плюсневые кости всегда сращены, боковые (вторые и пятые) отсутствуют или неполные (без нижних концов); в скелете боковых пальцев могут оставаться лишь рудименты одной или двух фаланг, и то очень редко. Шесть подсемейств: Gasellinae, Hippotraginae, Alcelaphinae, Caprinae, Bovinae, Cephalophinae. Н. миоцен — ныне.

ПОДСЕМЕЙСТВО GASELLINAE COUES, 1889 (PART. ANTILOPINAE AUCT.). ГАЗЕЛЕВЫЕ

Размеры разные. Череп с хорошо развитой зароговой частью; длина последней заметно больше длины лба[1]; мозговая коробка округлая, часто вздутая; теменные гребни слабо развиты, иногда совсем незаметны; лицевая часть черепа умеренной длины или короткая, часто короче длины мозговой части и очень редко превосходит последнюю больше, чем на $^1/_4$; чешуя височной кости соприкасается с верхней затылочной костью; сосцевидная кость не соприкасается с теменной; слуховые пузыри вздутые, выступают ниже уровня основной затылочной кости; основная затылочная кость различной формы; в области крыловидного гребня (*crista pterygoidea*), на границе височной впадины и глазницы, ни лобная кость, ни глазничные крылья клиновидной кости не соприкасаются с чешуей височной кости; передний край хоан всегда расположен впереди уровня заднего края M^3; предглазничные ямки и этмоидальные щели чаще имеются, но иногда отсутствуют; носовые кости в задней половине не расширены и не принимают участия в образовании предглазничных ямок[1]; профиль носовых костей обычно прямой; глазницы в различной степени выступают в стороны; передние края их всегда расположены впереди уровня заднего края M^3; лобные кости короткие, слабо или вовсе не пневматизированы; полости из них не заходят в роговые отростки; лобная поверхность, за редкими исключениями, вдавлена между глазницами; надглазничные отверстия, как правило, большие, расположены в обширных надглазничных ямках.

Рога у самок чаще отсутствуют; роговые отростки основаниями расположены непосредственно над глазами, круглого или овального сечения, без килей (ребер), прямые, лировидные, дугообразно загнутые вперед или свернутые в плотную гетеронимную штопорообразную спираль. Диастема нижней челюсти разной длины.

Резцы с низкими коронками; внутренние (I_1) значительно шире остальных и имеют асимметричные коронки с сильно вытянутыми в стороны наружными углами (рис. 469 *Н*); коренные зубы от низко- до высококоронковых, разнообразной формы и строения.

14 современных и 11 ископаемых родов. Миоцен — ныне.

Gazella Lichtenstein, 1814 (включая *Procapra* Hodgson, 1846 и *Antidorcas* Sundevall, 1844). Газели. Тип рода — *Capra dorcas* L., 1758; совр., С. Африка. Размеры небольшие или средние. Череп с укороченной и обычно суженной лицевой частью; длина последней не больше длины мозговой. Межчелюстные кости не образуют на переднем конце лопатовидного расширения; предглазничные ямки и этмоидальные щели, за очень редкими исключениями, имеются; диастема нижней челюсти короткая, обычно не больше 65% длины ряда коренных зубов (P_2—M_3); глазницы заметно выступают в стороны. Рога имеются большей частью не только у самцов, но и у самок; от оснований они круто поставлены и почти параллельны, затем дугообразно загибаются назад и сильнее расходятся в стороны, с ясновыраженным лировидным изгибом; поперечное сечение — продольно-овальное. Заднекоренные зубы у ранних и примитивных форм с низкими коронками, с добавочными бугорками на внутренней

[1] Длина зароговой части — расстояние от заднего выступа затылочного бугра до срединной точки между основаниями роговых отростков. Длина лба — расстояние от срединной точки между основаниями роговых отростков до уровня задних краев глазниц по средней линии.

[1] Исключение — современный африканский род *Aepyceros* Sundevall, 1845.

стороне верхних и наружной — нижних (между основаниями главных полулуний) и с умеренно развитыми ребрами и стилями на наружной стороне верхних; у более поздних и прогрессивных заднекоренные зубы с высокой коронкой без добавочных бугорков и со слаборазвитыми ребрами на наружной стороне верхних. (Рис. 515.)

Вместе с современными около 50 видов, группируемых в три подрода: *Gazella* s. stricto; *Antidorcas* Sundevall, 1844; *Procapra* Hodgson, 1846. В СССР ископаемые виды: *G. deperdita* (Gervais, 1847); *G. schlosseri* M. Pavlow, 1914; *G. capricornis* (Wagner, 1848) и др.; современные — *G. subgutturosa* (Güeldenstaedt, 1870) и *Gazella (Procapra) gutturosa* (Pallas, 1777). В. миоцен и н. плиоцен юга Украины (Крым, Одесская обл.), Молдавии (Бендеры, Тирасполь, Тудорово, Тараклия), С. Кавказа

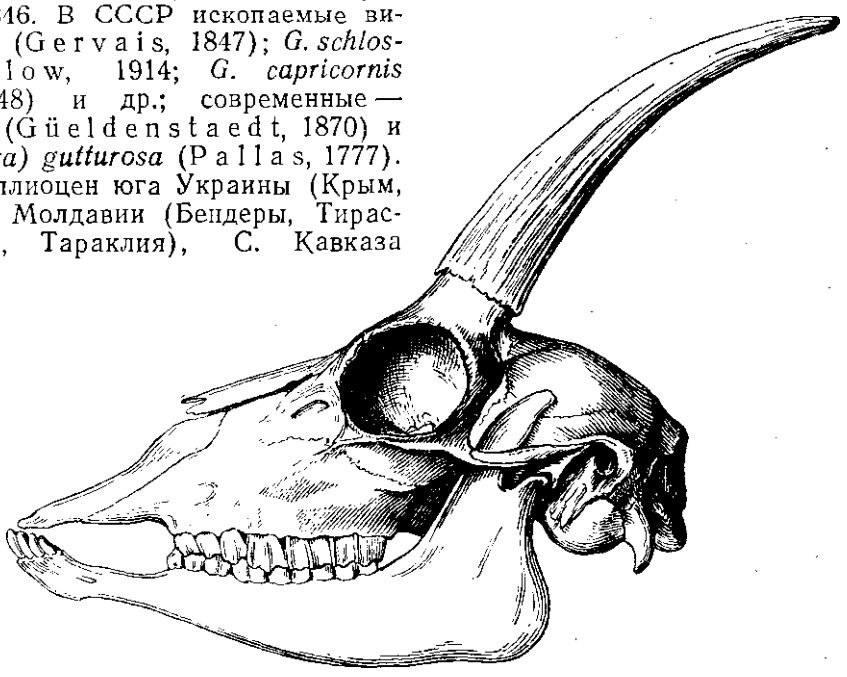


Рис. 515. *Gazella subgutturosa* Güldenstaedt. Современный.
Череп, ×2/5

(Удабно); ср. плиоцен С. Кавказа (Косякинский карьер), Казахстана (Павлодар, Джунгарский Алатау); в. миоцен — совр. Европы, Азии и Африки от Атлантического до Тихого океана и к северу до 50° с. ш.

Procobus Khomenko, 1913. Тип рода — *P. melania* Khom., 1913; в. миоцен (мэотис), Молдавия (с. Тараклия). Размеры крупные; лицевая часть черепа впереди глазниц расширена. Роговые отростки расходятся под углом около 35°, наклонены назад, вершинами загнуты вперед, продольно-овального поперечного сечения; на передней и боковых сторонах роговых отростков чередующиеся поперечные выпуклости и вдавливания между ними. Остальные признаки черепа неизвестны. Верхние заднекоренные зубы с низкой коронкой, с невысокими добавочными столбиками; наружные доли верхних с умеренно развитыми недифференцированными ребрами и довольно высокими закругленными стилями. (Рис. 516.) Кроме типичного, вид *P. brauneri* Khomenko, 1913, найденный там же. В. миоцен (мэотис) Молдавии (с. Тараклия).

Кроме того: *Praemadoqua* Dietrich, 1950 (плейстоцен В. Африки); *Dorcadoxa* Pilgrim, 1939 (н. плиоцен Индии); *Phenacotragus* Schwarz, 1937 (ср. плейстоцен В. Африки); *Dorcadoryx* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1938 (н. плиоцен Китая); *Sivacobus* Pilgrim, 1939 (в. плиоцен Индии); *Vishnucobus* Pilgrim, 1939 (в. плиоцен Индии); *Sivadenota* Pilgrim, 1939 (в. плиоцен Индии); *Indoredunca* Pilgrim, 1939 (в. плиоцен Индии); *Cambayella* Pilgrim, 1939 (н. плиоцен Индии); *Kobikeryx* Pilgrim, 1939 (в. миоцен Индии); *Menelikia* Arambourg, 1941 (н. плейстоцен Абиссинии); современные роды: *Lithocranius* Kohl, 1886 (Африка); *Aepyceros* Sundevall, 1845 (Африка); *Antilope* Pallas, 1766 (Индия); *Neotragus* H. Smith, 1857 (Африка); *Ourebia* Laurillard, 1841 (Африка); *Raphicerus* H. Smith, 1827 (Африка); *Madoqua* Ogilby, 1836 (Африка); *Oreotragus* A. Smith, 1834 (Африка); *Kobus* A. Smith, 1840 (Африка); *Adenota* Gray, 1850 (Африка); *Re-*

dunca H. Smith, 1827 (Африка); *Ammodorcas* Thomas, 1891 (Африка); *Pelea* Cray, 1850 (Африка). Принадлежность рода *Menelikia* к данному подсемейству спорна.

ПОДСЕМЕЙСТВО HIPPOTRAGINAE BROOKE, 1876 (=ORIGINAE POCOCK, 1910; PART. PSEUDOTRAGINAE SCHLOSSER, 1904). ЛОШАДИНЫЕ АНТИЛОПЫ

Размеры средние или крупные. Зароговая часть черепа у ранних примитивных форм длинная, в ходе эволюции несколько укорачивается, но всегда хорошо развита; мозговая коробка округлая, но невздутая; лицевая

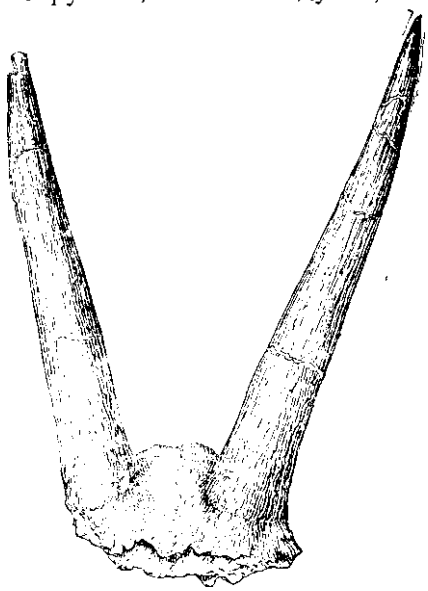


Рис. 516. *Procobus melania* Khomenko
Часть черепа с рогами, × 3/5. Меотис Молдавии, Тараклия (Хоменко, 1913)

часть черепа умеренной длины или несколько вытянутая, превосходит длину мозговой части не меньше чем на $^1/_4$, но не больше чем на $^1/_2$ длины последней; чешуя височной кости не всегда соприкасается с верхней затылочной костью; иногда сосцевидная входит в контакт с теменной; слуховые пузыри умеренно вздутые, сжатые с боков и вытянутые, не всегда выступают ниже уровня основной затылочной кости; основная затылочная кость короткая, немного сужена в передней части, с боковыми продольными валиками и срединным желобком между ними; в области крыловидного гребня на границе височной впадины и глазницы ни лобная кость, ни глазничные крылья клиновидной кости не соприкасаются с чешуей височной кости; передний край хоан расположен впереди уровня заднего края M^3; предглазничные ямки у наиболее ранних и примитивных форм имеются, но в ходе эволюции редуцируются, и у современных отсутствуют совсем; этмоидальные щели имеются; носовые кости в задней половине не расширены и не принимают участия в образовании предглазничных ямок; профиль носовых костей прямой; глазницы мало выступающие в стороны; у примитивных форм передний их край расположен над заднекоренными зубами, у прогрессивных несколько сдвигается назад за уровень заднего края последних; лобные кости умеренной длины или короткие, пневматизированные, но воздушные полости (лобные синусы) выше оснований роговых отростков не заходят; лобная поверхность невдавленная, обычно расположена даже несколько выше уровня верхних краев глазниц (при горизонтальном положении черепа); надглазничные отверстия небольшие, открываются в неглубокие узкие желобки или непосредственно на лобную поверхность. Рога имеют и самцы и самки, роговые отростки иногда средней длины, чаще длиннее, дугообразно (саблевидно) загнутые назад, прямые или свернутые в пологую гетеронимную спираль; основания их расположены над глазницами, реже непосредственно позади последних; отходя от черепа, роговые отростки слабо расходятся в стороны, иногда почти параллельные; поперечные сечения их продольно-овальные или круглые; кили (ребра) на их поверхности отсутствуют. Диастема нижней челюсти средней длины или короткая.

Резцы с короткими коронками, внутренние (I_1) значительно шире остальных и имеют асимметричные коронки с сильновытянутыми в стороны наружными углами. Заднекоренные зубы у древних форм низкокоронковые, с добавочными бугорками; верхние — со слабовыраженными ребрами и стилями на наружной поверхности; в процессе эволюции зубы приобретают очень высокие коронки, мощно развитые Т-образные добавочные столбики, высокие закругленные ребра и стили на наружной поверхности моляров; на переднем наружном крае нижних заднекоренных развиваются хорошо выраженные поперечные складки. Три современных и 14 ископаемых родов. Миоцен — ныне.

Tragoreas Schlosser, 1904. Тип рода — *T. oryxoides* Schlosser, 1904; в. миоцен или н. плиоцен, о-в Самос. Размеры сравнительно небольшие. Череп с хорошо развитой и почти горизонтально расположенной роговой частью; длина последней больше длины лба, профиль лобно-лицевой части че-

репа прямой; угол схождения лобной и зароговой поверхности черепа около 160°; гребешок вдоль срединного лобного шва отсутствует; предглазничные ямки имеются. Роговые отростки длинные, основаниями сближены и расположены непосредственно над глазницами, сильно наклонены назад, лишь немного поднимаются выше уровня лобной поверхности, слабо дугообразноизогнутые, почти прямые; продольно-овального поперечного сечения.

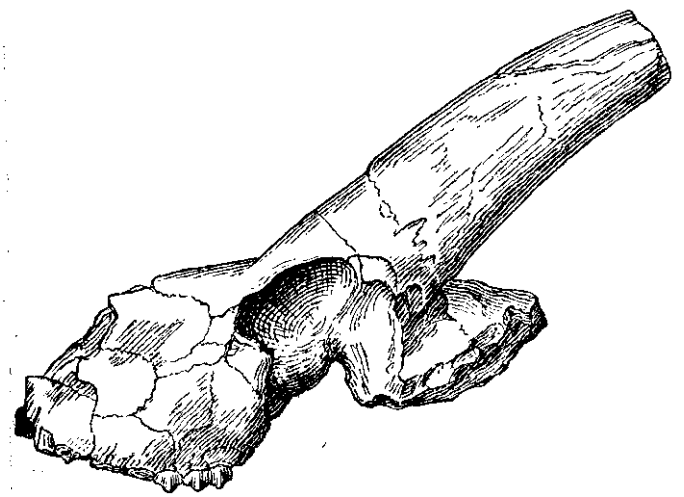


Рис. 517. *Tragoreas oryxoides* Schlosser
Череп, × ок. 1/2. В. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос (Schlosser, 1904)

Зубы с низкими коронками; как верхние, так и нижние заднекоренные имеют добавочные бугорки; наружные поверхности верхних заднекоренных с умеренно развитыми срединными ребрами и низкими, слабообособленными стилями; наружные складки на переднем крае нижних заднекоренных не развиты; серия переднекоренных мало редуцированная; длина их ряда в верхней челюсти составляет не меньше 43% длины всего ряда коренных зубов. Остальные признаки рода неизвестны. (Рис. 517.) Кроме типичного вида, *Tragoreas*(?) sp. из в. миоцена или н. плиоцена о-ва Самос. В. миоцен Крыма (Севастополь, в. сармат), Бессарабии (Тараклия, мэотис), Индии (сивалик), о-ва Самос и Китая.

Protoryx Major, 1891. Тип рода — *P. carolinae* Major, 1891; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Размеры крупные. Череп с хорошо развитой зароговой частью; длина последней больше длины лба, лицевая часть черепа стройная, высокая, часто сжата с боков; профиль лобно-лицевой части вогнутый; угол схождения лобной и зароговой части — 105—130°; передние края глазниц расположены на одном уровне или несколько позади заднего края M^3; гребешок вдоль срединного лобного шва слабо развит и заметен лишь в задней половине; предглазничные ямки имеются; роговые отростки длинные, основаниями сближены и расположены непосредственно над глазницами, круто поставлены, дугообразно загнуты назад, умеренно расходятся в стороны, вершинами иногда загнуты слегка внутрь; поперечное сечение роговых отростков в форме продольного овала.

Зубы с невысокими коронками. Заднекоренные имеют небольшие добавочные бугорки, но иногда лишены их; наружные доли верхних заднекоренных имеют слаборазвитые ребра и невысокие, слабообособленные стили; наружные складки на переднем крае нижних заднекоренных не развиты; серия переднекоренных зубов обычно несколько редуцирована; длина их ряда в верхней челюсти составляет 37—43% длины всего ряда коренных зубов. (Рис. 518.).

Кроме типичного, четыре-пять видов; принадлежность некоторых из них к роду *Protoryx* сомнительна. В. миоцен или н. плиоцен Греции (Пикерми), о-ва Самос, С. Ирана (Марага); н. и ср. плиоцен С. Китая; может быть найден в третичных отложениях юга СССР.

Рис. 518. *Protoryx carolinae* Major
Череп, × 2/3. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикерми (Pilgrim and Hopwood, 1928)

Palaeoryx Gaudry, 1861. Тип рода — *Antilope pallasii* Wagner, 1857; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Размеры крупные. Зароговая часть укорочена в разной

степени, иногда короче длины лба; лицевая часть несколько вытянута, постепенно суживается впереди глазниц; профиль лобно-лицевой части черепа прямой; угол схождения лобной и зароговой части 110—120°; передние края глазниц, как правило, расположены позади уровня заднего края M^3; вдоль срединного лобного шва имеется в той или иной мере развитый гребешок; предглазничные ямки имеются. Роговые отростки средней длины или длинные, основания их сближены и иногда немного сдвинуты за глазницы, лишь

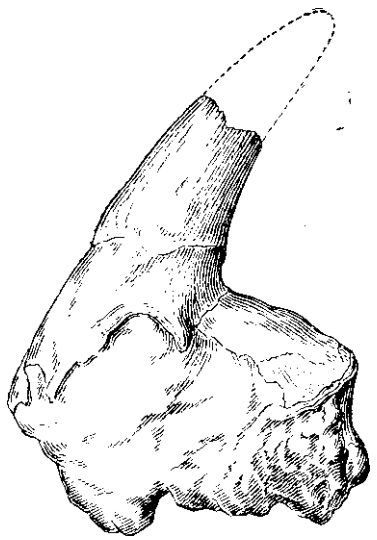


Рис. 519. *Palaeoryx longicephalus* Sokolov

Часть черепа, ×2/3. В. миоцен или н. плиоцен СССР, Новочеркасск (Соколов, 1955)

слегка загнуты и сильно наклонены назад, обычно не поднимаются выше уровня лобной поверхности, умеренно расходятся в стороны, верхушками обычно слегка загнуты внутрь; поперечное сечение роговых отростков круглое или продольно-овальное. Зубы с низкими коронками; добавочные бугорки на заднекоренных иногда имеются, иногда отсутствуют; наружные доли поверхности верхних заднекоренных с хорошо развитыми ребрами и низкими, но широкими закругленными стилями; наружные складки на переднем крае нижних заднекоренных зубов не развиты; серия переднекоренных мало редуцирована; длина их ряда в верхней челюсти составляет 40—44% длины всего ряда коренных зубов. (Рис. 519.)

Кроме типичного, шесть-семь видов, из которых на территории СССР лучше известны *P. majori* Schlosser, 1904; *P. longicephalus* Sokolov, 1955.

В. миоцен (мэотис) многих местонахождений юга СССР (Украины, Молдавии); в. миоцен или в. плиоцен Португалии, Ю.-В. Европы (Пикерми, Салоники, о-в Самос) и Китая.

Кроме того: *Sivoryx* Pilgrim, 1939 (ср. и в. плиоцен Индии); *Paraprotoryx* Bohlin, 1935 (в. миоцен или н. плиоцен Китая); *Pseudotragus* Schlosser, 1904 (в. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос); *Leptotragus* Bohlin, 1936 (н. плиоцен о-ва Самос); *Microtragus* Andree, 1926 (н. плиоцен о-ва Самос); *Pachytragus* Schlosser, 1904 (н. плиоцен о-ва Самос); *Olonbulukia* Bohlin, 1937 (в. миоцен или н. плиоцен Китая); *Sinoryx* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1938 (в. миоцен или н. плиоцен С. Китая); *Sivatragus* Pilgrim, 1939 (ср. и в. плиоцен Индии); *Prosinotragus* Bohlin, 1935 (в. миоцен или н. плиоцен С. Китая); *Sinotragus* Bohlin, 1935 (в. миоцен или н. плиоцен С. Китая); современные африканские роды: *Hippotragus* Sundevall, 1844; *Oryx* Blainville, 1816 и *Addax* Rafinesque, 1815. Принадлежность к подсем. Hippotraginae родов *Sinoryx, Sivatragus, Prosinotragus* и *Sinotragus* недостоверна.

ПОДСЕМЕЙСТВО ALCELAPHINAE PILGRIM, 1939 (=BUBALINAE SEU BUBALIDINAE AUCT.). КОРОВЬИ АНТИЛОПЫ

Размеры крупные. Зароговая часть черепа у ранних и примитивных форм хорошо развита, в ходе эволюции укорачивается и у наиболее специализованных очень короткая, причем дорзальная ее поверхность иногда почти в одной плоскости с затылком; мозговая коробка иногда круглая, иногда дорзальная ее поверхность отделена высокими теменными гребнями от височных впадин; лицевая часть черепа сильно вытянутая, длинная, больше чем в $1^1/_2$ раза превосходит длину мозговой части (характерный признак подсемейства) *; в отличие от других подсемейств предглазничные отверстия расположены на уровне P^3 или P^4 **; чешуя височной кости, как правило, не соприкасается с верхней затылочной костью; сосцевидная кость входит в контакт с теменной; слуховые пузыри вздутые, выступают ниже уровня основной затылочной кости, с мощно развитыми мышечными отростками; основная затылочная кость сужена в передней части, с резко выступающими мускульными бугорками; в области крыловидного гребня с

* Исключение — современный вид *Connochaetes* Zimmermann.

** У других подсемейств обычно на уровне P^2.

чешуей височной кости соединяются одновременно и лобная кость и глазничные крылья клиновидной; крыловидные гребни, в противоположность другим подсемействам, сильно выступают в сторону глазниц; хоаны узкие, вытянутые, передний край их расположен впереди уровня заднего края зубного ряда; предглазничные ямки иногда имеются, иногда отсутствуют; этмоидальные щели отсутствуют; носовые кости узкие и длинные, задние концы их не расширены и не принимают участия в образовании предглазничных ямок; верхний профиль носовых костей прямой; глазницы сдвинуты назад и расположены целиком позади уровня заднего края M^3, иногда резко выступают в стороны; лобные кости длинные, пневматизированные, но полости из них не заходят в роговые отростки выше чем на $^1/_4$ длины последних; лобная поверхность узкая, вытянутая, плоская, неровная или слегка выпуклая; надглазничные отверстия открываются в неглубокие сосудистые желобки или непосредственно на лобную поверхность. Роговые отростки имеются у самцов и самок; основания их у примитивных форм расположены непосредственно за глазницами, у специализованных — сдвинуты далеко назад и иногда расположены почти на одном уровне с затылочной плоскостью; форма их разнообразная, но никогда рога не бывают прямыми; поперечное сечение роговых отростков круглое или продольно-овальное, без килей; диастема нижней челюсти длинная, обычно не меньше 80—85% длины соответствующего ряда коренных зубов. Резцы с низкими коронками, внутренние (I_1) значительно шире остальных и имеют асимметричные коронки с сильно вытянутыми в стороны наружными углами; коренные зубы, кроме самых ранних форм, сравнительно высококоронковые; заднекоренные лишены добавочных столбиков и бугорков; наружные доли верхних заднекоренных имеют хорошо развитые ребра и невысокие закругленные стили; наружные складки на переднем крае нижних заднекоренных отсутствуют. Характерна относительная короткость ряда коренных зубов и высокая степень редукции переднекоренных; длина их ряда в верхней челюсти даже у наиболее ранних форм не превышает 38% длины всего ряда коренных. Четыре современных и восемь ископаемых родов. В. миоцен — ныне:

Parabubalis Vera Gromova, 1931. Тип рода — *P. capricornis* Vera Gromova, 1931. Предположительно плейстоцен, Забайкалье. Череп с укороченной зароговой частью; дорзальная поверхность последней сдвинута назад и расположена почти в одной плоскости с затылком; дорзальный профиль зароговой части черепа прямой; височные впадины позади рогов незаметно переходят в поверхность зароговой части черепа; лобные кости сильно пневматизированы, но полости из них не заходят в роговые отростки. Роговые отростки сближены основаниями, сдвинуты назад, за глазницы, овального сечения, без внутренних полостей, слегка гомонимно скручены. Остальные признаки рода неизвестны. (Рис. 520). Один вид известен по единственной находке.

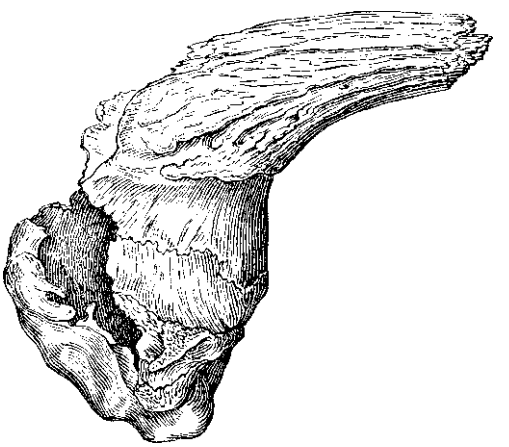


Рис. 520. *Parabubalis capricornis* Gromova
Часть черепа, $\times^1/_3$. Плейстоцен Забайкалья (Громова, 1931)

Кроме того: *Damalavus* Arambourg, 1958 (в. миоцен С. Африки); *Damalops* Pilgrim, 1939 (в. плиоцен Индии); *Prodamaliscus* Schlosser, 1904 (в. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос); *Parmularius* Hopwood, 1934 (плейстоцен В. Африки); *Parestigorgon* Dietrich, 1950 (плейстоцен В. Африки); *Praedamalis* Dietrich, 1950 (плейстоцен В. Африки); *Peloroceras* van Hoepen, 1932 (плейстоцен Ю. Африки); *Orangiatherium* van Hoepen, 1932 (плейстоцен Ю. Африки); *Megalotragus* van Hoepen, 1932 (плейстоцен Ю. Африки); *Lunatoceras* Hoffman, 1953 (плейстоцен Ю. Африки) и современные африканские роды: *Alcelaphus* Blainville, 1816; *Damaliscus* Sclater et Thomas, 1894; *Connochaetes* Lichtenstein, 1814; *Gorgon* Gray, 1872.

ПОДСЕМЕЙСТВО CAPRINAE GILL, 1872. КОЗЛООБРАЗНЫЕ

Размеры большие или средние. Зароговая часть черепа хорошо развита или несколько укорочена, больше или меньше длины лба

мозговая коробка округлая, теменные гребни большей частью слабо развиты [1]; лицевая часть черепа сравнительно короткая, не превосходит полуторной длины мозговой, но не бывает и короче последней; чешуя височной кости не всегда соприкасается с верхней затылочной костью; сосцевидная кость часто входит в контакт с теменной; слуховые пузыри небольшие, мало или совсем не вздуты, сжаты с боков, мало или совсем не выступают ниже уровня основной затылочной кости; основная затылочная кость у примитивных форм суженная в передней части с приостренными боковыми краями и слаборазвитыми мускульными бугорками; у прогрессивных она короткая, широкая, уплощенная, почти квадратная [2]; характер сочетания костей в области крыловидных гребней на границе височной впадины и глазницы различен; различно положение заднего края костного нёба по отношению к заднему краю зубного ряда; предглазничные ямки имеются или отсутствуют; этмоидальных отверстий нет или они узкие, щелевидные; носовые кости большей частью короткие, узкие, на переднем крае медиально заострены, в задней половине не расширены и участия в образовании предглазничных ямок не принимают; профиль носовых костей различный, чаще выпуклый; глазницы у большинства родов сильно выступают в стороны, трубкообразные [3], передние их края расположены над заднекоренными зубами; лобные кости умеренной длины, пневматизированы; полости из них часто распространяются до вершин роговых отростков; форма лобной поверхности разнообразная; надглазничные отверстия располагаются по-разному.

Рога большей частью имеются и у самцов, и у самок; роговые отростки обычно сближены основаниями; форма, положение и поперечное их сечение разнообразные. Диастема нижней челюсти разной длины.

Резцы от короткокоронковых до очень длинных, долотовидных, узкие, равномерно убывающие в ширине от I_1 к C; внутренние (I_1) лишь немного шире соседних резцов, наружные их углы не оттянуты в стороны (рис. 469 *К*); коренные зубы у ранних и примитивных форм с низкими коронками, с умеренно развитыми и слабообособленными ребрами и стилями на наружной поверхности заднекоренных; в процессе эволюции высота коронок резко возрастает, исчезают добавочные бугорки и ребра на заднекоренных зубах, а стили становятся узкими и высокими.

11 современных и 18 ископаемых родов; в. или ср. миоцен — ныне.

Saiga Gray, 1843 (*Colus* Wagner, 1844). Сайга. Тип рода — *Capra tatarica* L., 1766; совр., Уральские степи. Размеры средние. Череп с вытянутой и загнутой на конце вниз ростральной частью. В отличие от других родов подсемейства, верхняя часть лицевого отдела черепа приподнята кверху и редуцирована; носовые кости сильно укорочены и без следа шва слиты с лобными костями; вход в носовую полость увеличен, особенно в дорзовентральном направлении; в противоположность другим родам подсемейства, в образовании края носового отверстия на значительном протяжении принимают участие слёзные кости; межчелюстные кости короткие, не соприкасаются с носовыми, их передние концы расширены и загнуты вниз. Предглазничные ямки очень мелкие; этмоидальные щели отсутствуют; излом оси черепа на границе мозговой и лицевой части умеренный; зароговая часть черепа хорошо развита, заметно больше длины лба; мозговая коробка широкая, округлая, дорзальная ее поверхность плоская; вдоль венечного шва и в задней половине срединного лобного шва развиты гребешки, последний из которых составляет резкую границу между лобной и теменной зоной; лобная поверхность вдавлена между глазницами и по бокам срединного шва позади последних; лобные кости короткие, совершенно не пневматизированы; глазницы большие, трубкообразные, выступающие в стороны; передний их край расположен позади уровня заднего края зубного ряда; профиль лобно-лицевой части черепа вогнутый, зароговой части — прямой; хоаны сдвинуты назад; их передний край расположен позади уровня заднего края M^3; основная затылочная кость короткая, квадратная, снизу плоская; сосцевидная кость не соприкасается с теменной; в области крыловидного гребня на границе височной впадины и глазницы лобная кость соприкасается с крыловидным отростком клиновидной; ни лобная кость, ни глазничный отросток клиновидной не входят в контакт с чешуей височной кости.

Рога имеются только у самцов; роговые отростки основаниями широко расставлены и расположены над глазницами, без внутренних полостей, с продольными желобками на наружной поверхности, слегка загнутые на-

---

[1] Исключение — современный род *Ovibos* Blainville, 1816 (см. стр. 393).

[2] Исключение — современный центральноазиатский род *Budorcas* Hodgson, 1850.

[3] Исключение — современные азиатские роды *Naemorhedus* Flower et Garson, 1884 и *Capricornis* Ogilby, 1836.

зад и расходящиеся в стороны; поперечное сечение их круглое.

Зубы с очень высокими коронками; резцы долотовидные, без ясной границы между корнем и коронкой; наружные доли поверхности верхних заднекоренных с узкими высокими стилями и едва заметными ребрами; в отли-

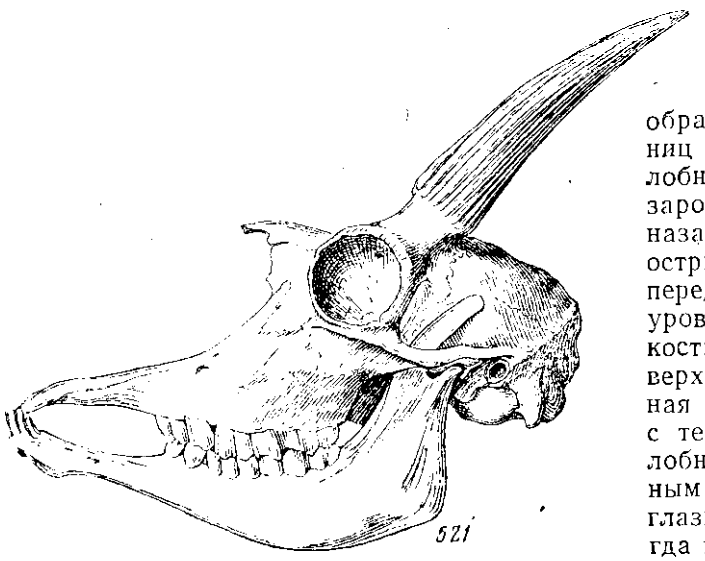


Рис. 521. *Saiga tatarica* Linnaeus
Череп, × ок. 1/3. Современный (колл. ЗИН, № 8457)

чие от других родов подсемейства, задняя половина M^3 увеличена в длину и имеет треугольную форму с обращенной назад острой вершиной; передняя и задняя половины нижних заднекоренных зубов отделены снаружи друг от друга глубокой щелью, доходящей почти до внутренней стенки зуба; переднекоренные зубы сильно редуцированы; длина ряда P^2—P^4 составляет меньше 1/3 всего ряда P^2—M^3; P_2 часто отсутствует; у P_4 передняя долинка не замкнута. (Рис. 521). Кроме типичного, один вид (*S. prisca* Nehring, 1891) из плейстоцена З. Европы. В. плейстоцен Крыма, Новосибирских о-вов, Западной Европы (Франция, Бельгия и Англия включительно), Аляски; сейчас — в степной и полупустынной зоне СССР и Монголии.

Rupicapra Blainville, 1816. Серна. Тип рода — *Capra rupicapra* L., 1758; совр. Швейцария. Размеры средние или небольшие. Череп с несколько укороченной лицевой частью; носовые кости сравнительно короткие; передние концы межчелюстных костей несколько расширены, но не загнуты вниз; межчелюстные кости не соприкасаются с носовыми; предглазничные ямки отсутствуют; этмоидальные отверстия щелевидные, иногда отсутствуют; характерен сильный излом оси черепа на границе лицевой и мозговой части; зароговая часть черепа хорошо развита, длиннее лба; мозговая коробка округлая, вздутая; лобные кости короткие, в задней половине пневматизированы, причем полости из них распространяются в роговые отростки не больше чем на 1/3 длины последних; поверхность лба сильно вдавлена между резко выступающими в стороны трубкообразными глазницами; передние края глазниц расположены на уровне M^3; профиль лобно-лицевой части черепа резко вогнутый, зароговой части — выпуклый, но круто падает назад и сходится с профилем лба под более острым углом, чем с плоскостью затылка; передний край хоан расположен впереди уровня заднего края M^3; основная затылочная кость немного сужена впереди, нижняя поверхность ее продольно выпуклая; сосцевидная кость лишь иногда входит в контакт с теменной; в области крыловидного гребня лобная кость не соединяется ни с крыловидным отростком клиновидной, ни с височной; глазничный отросток клиновидной кости иногда входит в контакт с височной.

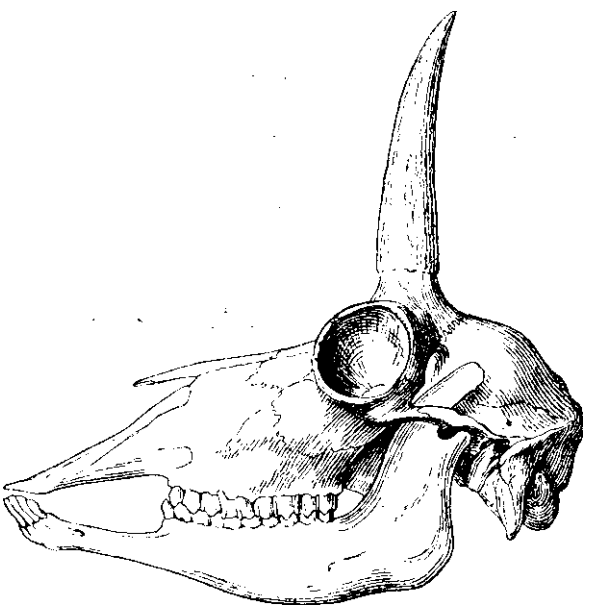


Рис. 522. *Rupicapra tragus* Linnaeus
Череп, × ок. 1/3. Современный (колл. ЗИН, № 8635)

Рога имеют и самцы, и самки; роговые отростки почти прямые, вертикальные [1],

[1] Роговые чехлы загнуты концами назад и вниз в виде крючков.

сближены основаниями, почти параллельные; основания их расположены непосредственно над глазницами; поперечное сечение роговых отростков продольноовальное, наружная поверхность ровная.

Резцы с короткими коронками, ясно отграниченными от корня (рис. 469*З*), коренные зубы с коронками средней высоты; длина ряда P^2—P^4 составляет 35—40% длины всего ряда P^2—M^3; P_2 всегда имеется; у P^4 передняя долинка замкнута. (Рис. 522.) Один вид. В. плейстоцен Закавказья (пещеры Девис-Хврели, Гварджилас-Клде, Вирхова); ср. и в. плейстоцен Италии, Франции, Бельгии и некоторых других стран З. Европы; ныне в горах Большого Кавказа и Закавказья, Малой Азии и З. Европы.

Рис. 523. *Capra aegagrus* Erxleben
Череп, ×2/9. Современный (колл. ЗИН, № 958)

Capra Linnaeus, 1758. Козлы. Тип рода — *C. hircus* L., 1758; домашний; совр., Швеция. Размеры средние. Череп с лицевой частью умеренной длины; носовые кости средней длины; межчелюстные кости соприкасаются с носовыми; передние их концы несколько расширены, но не загнуты вниз; предглазничные ямки отсутствуют; этмоидальные отверстия имеются, узкие, щелевидные; излом оси черепа на границе лицевой и мозговой части сильный; зароговая часть черепа хорошо развита; длина ее больше длины лобной зоны; мозговая коробка округлая; лобные кости не укорочены, пневматизированные, полости из них распространяются в роговые отростки и доходят до верхушек последних; лобная поверхность неровная; в передней части между глазницами несколько вдавленная, а между надглазничными отверстиями и основаниями роговых отростков в той или иной мере вздутая; глазницы заметно выступают в стороны; их передние края расположены на уровне M^3; профиль лобно-лицевой части черепа слабовогнутый, зароговой части—выпуклый; передний край хоан расположен впереди уровня заднего края M^3; основная затылочная кость снизу плоская, почти квадратная, в передней части обычно несколько более широкая, чем в задней; сосцевидная кость соприкасается с теменной; в области крыловидного гребня, на границе височной впадины и глазницы, глазничный отросток клиновидной соприкасается с височной; лобная кость не соприкасается ни с крыловидным отростком клиновидной, ни с теменной костью (рис. 468*Б*, *4*); теменные гребешки сближены, наименьшее расстояние между ними обычно меньше длины теменных костей по средней линии [1]. (Рис. 524*А*).

Рога имеются и у самцов и у самок; роговые отростки основаниями не всегда сближены и расположены над глазницами или непосредственно позади последних; пологие, дугообразно загнутые назад или расходящиеся в стороны или свернутые в штопорообразную гетеронимную спираль; поперечное сечение роговых отростков разнообразное: от линзовидного, почти грушевидного до треугольного или даже четырехугольного, сжатого с боков, с большой осью, направленной более или менее параллельно оси черепа, с двумя или тремя килями; стенки роговых отростков состоят из плотного костного вещества.

Коронки резцов длинные, без резкой границы с корнем; коренные с высокими коронками; наружная поверхность верхних заднекоренных зубов почти лишена срединных ребер, но имеет высокие заостренные стили; переднекоренные зубы сильно редуцированы; длина ряда P^2—P^4 составляет не свыше $^1/_3$ длины всего ряда P^2—M^3; P_2 всегда имеется; P_4 с замкнутой передней долинкой. Ширина верхнего конца пястной кости не меньше 20% ее длины [2]. (Рис. 523.)

Около семи видов, группируемых в четыре подрода: *Capra* s. stricto, безоаровые козлы; *Ibex,* козероги; *Orthaegoceros,* винторогие козлы; *Turus*, кавказские каменные козлы (туры).

[1] Отличие от рода *Ovis* (см. стр. 393).
[2] То же.

Н. плейстоцен — ныне; в плейстоцене Крыма (*C. prisca* Adametz, 1915); Львовской обл. (Золочев), Закавказья, Ю. Урала(?), Сибири (окрестности Красноярска), Ср. Азии (Тешик-Таш), ряда стран З. Европы (вплоть до Англии); сейчас — в горах Кавказа и Закавказья, М., Ср. и Ц. Азии, Ю. Сибири, Ю. и С. Европы, С. Африки.

Ovis Linnaeus, 1758. Бараны. Тип рода — *O. aries* L., 1766; домашний; совр.; Швеция. Размеры средние. Близок к роду *Capra*; отличия от последнего — зароговая часть черепа несколько укорочена: длина ее меньше длины лба от передних краев лобных костей до среднероговой точки (на сагиттальном лобном шве на уровне средины оснований роговых отростков); межчелюстные кости не всегда соприкасаются с носовыми; предглазничные ямки большей частью имеются (исключение — подроды *Ammotragus* и *Pseudois*); этмоидальные щели чаще отсутствуют; полости из синусов лобных костей обычно не доходят до верхушек роговых отростков; глазницы у некоторых форм сдвинуты за уровень заднего края M^3; профиль зароговой части черепа у примитивных форм выпуклый, у прогрессивных (особенно у самцов) — почти прямой; дорзальная поверхность зароговой части черепа сильнее наклонена назад и у наиболее специализованных форм (особенно у самцов) расположена почти в одной плоскости с затылком; глазничный отросток клиновидной кости соприкасается с височной костью не всегда, сосцевидная — не всегда соединяется с теменной; теменные гребешки сравнительно широко расставлены: наименьшее расстояние между ними больше длины теменных костей по средней линии. (Рис. 524*Б*.)

Рога у самок имеются не всегда; основания роговых отростков иногда сдвинуты немного назад за глазницы; поперечное сечение роговых отростков от линзовидного до треугольного, с большими осями, направленными под большим углом, иногда почти перпендикулярно оси черепа; стенки роговых отростков состоят из пористого губчатого костного вещества, поверхностный слой компактного вещества почти отсутствует. P_2 иногда отсутствует. Ширина верхнего края пястной кости составляет не больше 19% наибольшей ее длины. (Рис. 525.)

Около 10 видов, группируемых в четыре подрода: *Ovis* s. stricto (плейстоценовый *O. argaloides* Nehring, 1891); *Pachyceros* V. Gromova, 1936; *Ammotragus* Blyth, 1840; *Pseudois* Hodgson, 1833. В. плей-

Рис. 524.
А—Capra cylindricornis Blyth. (самка), череп, $\times 1/3$. Современный (колл. ЗИН, № 12292) *Б—Ovis ammon* L. (самка), череп, $\times 1/3$. Современный (колл. ЗИН, № 12212). Мозговая коробка сзади

стоцен Крыма, Кавказа и Закавказья, Черниговской обл., Ср. Азии, Сибири (около Красноярска, Иркутска), Забайкалья; стран З. Европы (вплоть до Англии); С. Америки; в. плиоцен Франции (Сенез) и Китая; ныне — некоторые острова Средиземного моря, М., Ср. и Ц. Азия, С. Америка.

Ovibos Blainville, 1816. Мускусный овцебык. Тип рода — *Bos moschatus* Zimmerman, 1780; совр., Гренландия. Размеры крупные. Череп с лицевой частью умеренной длины; носовые кости средней длины; меж-

глазничные кости не достигают и не соприкасаются с носовыми; передние концы их не расширены и не загнуты вниз; этмоидальные щели отсутствуют; предглазничные ямки имеются, но очень мелкие и слабо отграничены; в отличие от родов подсемейства, предглазничные отверстия расположены на уровне M^1; излом оси черепа на границе лицевой и мозговой частей слабый; роговая часть черепа сильно укорочена, короче лобной зоны; дорзальная ее поверхность плоская, горизонтальная, расположена под почти прямым углом к затылочной плоскости и плоскости височных

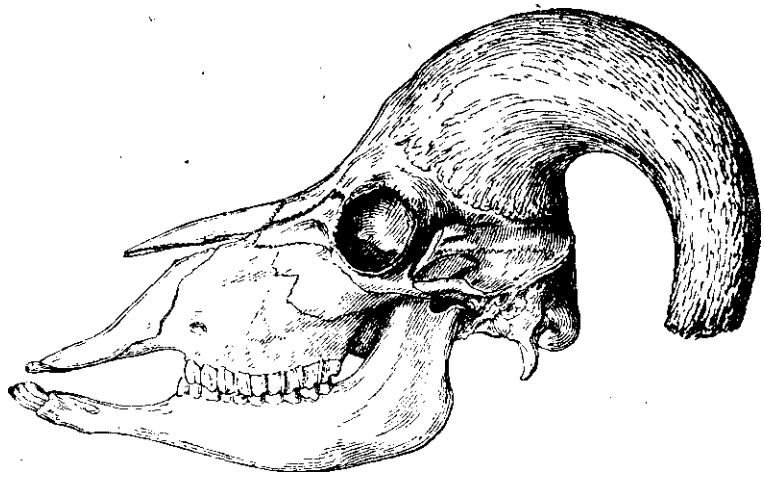


Рис. 525. *Ovis ammon* Linnaeus. Самец
Череп. $\times^3/_{10}$. Современный (колл. ЗИН, № 12208)

впадин; в отличие от других родов подсемейства, теменная часть верхней затылочной кости сильно укорочена и представлена узкой полоской впереди поперечного затылочного гребня; теменные гребешки ясно отграничивают крышу мозгового черепа от височных впадин. Мозговая коробка узкая, сжатая с боков; лобные кости удлиненные, слабопневматизированные; полости из них заходят лишь в основания роговых отростков; лобная поверхность плоская или слегка выпуклая; глазницы — сильно выступающие в стороны, трубкообразные; передние их края расположены на уровне M^3; профиль лобно-лицевой части черепа слабовогнутый, без заметной границы переходящий в прямой профиль зароговой части черепа; задний край костного нёба обычно позади уровня заднего края M^3. В отличие от других родов сошник срастается с нёбными костями и делит носовую полость до хоан; основная затылочная кость массивная, короткая, почти квадратная, снизу плоская, со срединным гребешком в передней части вместо характерной для большинства Bovidae вырезки; между краями затылочных мыщелков и основаниями яремных отростков имеется выступ в виде гребня с добавочной суставной поверхностью на его внутренней стороне для сочленения с атлантом; сосцевидная кость не соприкасается с теменной; в области крыловидного гребня на границе височной впадины и глазницы орбитосфеноид не соприкасается с теменной костью, лобная кость на значительном протяжении образует шов с чешуей височной (рис. 468,*3*.)

Рога имеют и самцы и самки; основания роговых отростков расположены за глазницами; отходя от черепа, роговые отростки направляются в стороны и вниз, вершинами слегка вперед [1]; в основаниях роговые отростки сильно сжаты сверху вниз, к вершинам круглые; поверхность лба и темени вокруг оснований роговых отростков, вследствие давления роговых чехлов, неровная, покрыта костными наростами, распространяющимися у самцов почти до срединного лобного шва, вперед — до уровня заднего края глазниц, а назад — почти до поперечного затылочного гребня; у самцов основания рогов почти сливаются друг с другом; поверхность роговых отростков состоит из чередующихся продольных гребешков и бороздок.

Резцы короткие, с ясно обозначенной границей между коронкой и корнем; коронки коренных зубов не очень высокие; наружная поверхность верхних заднекоренных с умеренно развитыми ребрами и высокими узкими стилями; длина ряда P^2—P^4 составляет 36—40% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 с замкнутой передней долинкой; P_2 всегда имеется. (Рис. 526.)

Кроме типичного, три-четыре вида из плейстоцена С. Америки.

В в. плейстоцене СССР широко распространен от побережья Ледовитого океана и Новосибирских о-вов до Молдавии, Черниговской, Воронежской обл. и Ю. Сибири; в. плейстоцен З. Европы до Франции, Англии, Польши; ср. плейстоцен — ныне, С. Америки и Гренландии; акклиматизирован на Шпицбергене.

Criotherium Major, 1891. Тип рода — *C. argaloides* Major, 1891; в. миоцен или

[1] Роговые чехлы, кроме того, вершинами загибаются вверх, в стороны и несколько назад.

н. плиоцен о-ва Самос. Размеры крупные. Череп с узкой вытянутой лицевой частью, которая, по-видимому, превосходит мозговую не меньше чем в $1^1/_2$ раза; носовые кости длинные, отделены швом от лобных, вход в носовую полость не увеличен; межглазничные кости не соприкасаются с носовыми; этмоидальные щели отсутствуют; предглазничные ямки небольшие; подглазничные отверстия расположены на уровне P^2; излом оси черепа

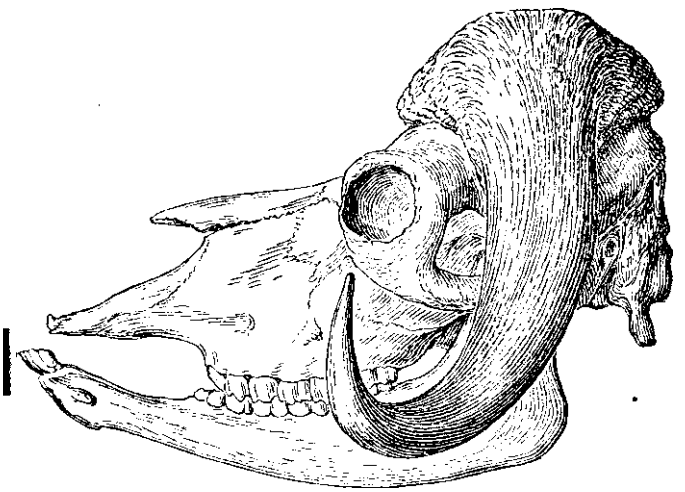


Рис. 526 *Ovibos moschatus* (Zimmerman). Самец
Череп, $\times^1/_5$. Современный (колл. ЗИН, № 8685)

на границе мозговой и лицевой частей слабый; зароговая часть черепа сильно укорочена, ее верхняя поверхность расположена в одной плоскости с затылком; лобные кости удлиненные, пневматизированные, но полости из них в роговые отростки не заходят; лобная поверхность выпуклая, крышеобразная, повышается к основаниям роговых отростков; глазницы совсем не выступают в стороны, сдвинуты назад за уровень заднего края M^3; профиль лобно-лицевой части черепа вогнутый, зароговой части — прямой; задний край костного нёба позади уровня заднего края M^3; основная затылочная кость вытянутая, слегка суженная в передней части; затылочные мыщелки — как у рода *Ovibos*.

Роговые отростки короткие, основаниями сдвинуты назад за глазницы, вертикально поставлены, слабо расходятся в стороны, гомонимно скручены, у оснований широкие, к вершинам быстро убывающие в толщине; поперечное их сечение у оснований круглое или треугольное, к вершинам становится овальным. Резцы короткие, с ясной границей между коронкой и корнем; коренные зубы с невысокими коронками; наружные доли верхних заднекоренных зубов со слаборазвитыми, мало обособленными ребрами и стилями; верхние и нижние заднекоренные зубы имеют небольшие добавочные бугорки; длина ряда P^2—P^4 коренных зубов верхней челюсти составляет 38—54% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 имеет открытые и переднюю и заднюю долинки. Остальные признаки рода неизвестны. (Рис. 527.) Один вид. В. миоцен или н. плиоцен Молдавии (Тараклия, мэотис), о-ва Самос, С. Ирана (Марага).

Кроме того: *Sivacapra* Pilgrim, 1939 (плиоцен Индии); *Tossunnoria* Bohlin, 1937 (в. миоцен или н. плиоцен Монголии); *Procamptoceras* Schaub, 1923 (в. плиоцен Франции и Италии); *Neotragocerus* Matthew et Cook, 1909 (н. плейстоцен С. Америки); *Oioceros* Gaillard, 1902 (в. миоцен Монголии, в. миоцен или н. плиоцен Ю. Европы и С. Ирана); *Miotragus* Bate, 1909 (плейстоцен о-вов Майорка, Минорка и Сардиния); *Pachygazella* Teilhard de Chardin et Young, 1931 (в. миоцен или н. плиоцен С. Китая); *Euceratherium* Sinclaire et Furlong, 1904 (ср. плейстоцен С. Америки); *Aftonius* Hay, 1913 (ср. плейстоцен С. Америки); *Boopsis* Teilhard de Chardin, 1936 (в. плиоцен Китая); *Urmiatherium* Rodler, 1889 (в. миоцен или н. плиоцен Ирана и С. Китая); *Parurmiatherium* Sickenberg, 1932 (в. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос); *Tsaidamotherium* Bohlin, 1935 (в. миоцен или н. плиоцен Китая); *Plesiaddax* Schlosser,

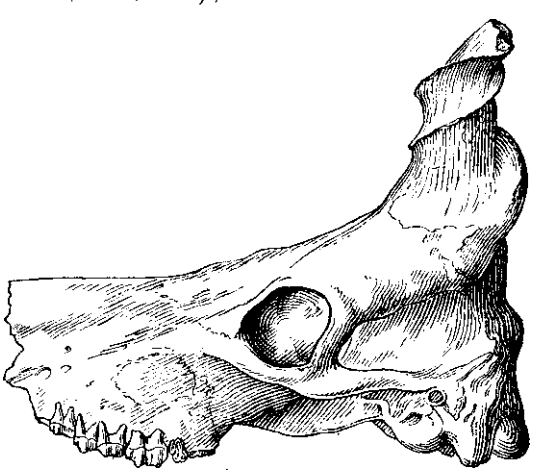


Рис. 527. *Criotherium argaloides* Major
Череп, $\times^3/_5$. В. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос (Schlosser, 1904)

1903 (в. миоцен или н. плиоцен Китая); *Megalovis* Schaub, 1923 (в. плиоцен Франции); *Soergelia* Schaub, 1951 (н. плейстоцен Тюрингии); *Numidocapra* Arambourg, 1949 (в. плиоцен Африки); *Rabaticerus*

Ennouchi, 1953 (плейстоцен С. Африки), а также шесть современных родов: *Hemitragus* Hodgson, 1841 (Азия), *Oreamnos* Rafinesque, 1817 (С. Америка); *Naemorhedus* H. Smith, 1827 (Азия); *Capricornis* Ogilby, 1836 (Азия); *Budorcas* Hodgson, 1850 (Азия); *Pantholops* Hadgson, 1838 (Азия).

ПОДСЕМЕЙСТВО BOVINAE GILL, 1872 (PART. TRAGELAPHINAE SCLATER ET THOMAS, 1899—1900 и BOSELAPHINAE KNOTTNERUS—MEYER, 1907). БЫЧЬИ

Животные большой, реже средней величины, у ранних и более примитивных форм череп с хорошо развитой мозговой и зароговой частью; в процессе эволюции характерно ее укорочение; у наиболее прогрессивных форм зароговая часть сильно укорочена, иногда целиком оттеснена назад, расположена вертикально в одной плоскости с затылком или даже нависает над последним: лобная часть, наоборот, расширяется и удлиняется за счет зароговой; лицевая часть черепа иногда короче мозговой, а если длиннее, то не больше чем на $^1/_3$ последней; чешуя височной кости всегда соприкасается с верхней затылочной костью; сосцевидная кость не соприкасается с теменной; слуховые пузыри большей частью большие, вздутые, сжатые с боков, почти всегда выступают ниже уровня основной затылочной кости[1], последняя вытянута, расширена в задней и сужена в передней части, снизу бывает уплощена только в средней части; боковые края не заострены. В области крыловидного гребня, на границе височной впадины и глазницы, сочетание костей бывает различным, но глазничные крылья клиновидной кости никогда не соединяются с височной костью; положение заднего края костного нёба по отношению к заднему краю зубного ряда различно; предглазничные ямки имеются только у наиболее примитивных и ранних форм; этмоидальные щели имеются или отсутствуют; носовые кости умеренной длины или длинные, на задних концах мало расширены, участия в образовании предглазничных ямок не принимают; профиль носовых костей прямой или слегка выпуклый; глазницы в различной степени выступают в стороны, передние края их не сдвигаются назад дальше уровня M^3; лобные кости в типичных случаях сильно пневматизированы; полости нередко заходят не только в роговые отростки до их верхушек, но и в соседние (теменную и затылочную) кости; форма лобной поверхности разнообразная, чаще неровная, вдавленная между глазницами; надглазничные отверстия различной величины и формы.

Рога, кроме самых примитивных форм, имеют и самцы и самки; роговые отростки обычно широко расставлены основаниями, разнообразного внешнего вида и направления; для прогрессивных форм характерно сдвигание оснований рогов далеко назад за глазницы, иногда на самый край мозговой коробки; поперечное сечение роговых отростков круглое, овальное или треугольное, большей частью с тремя килями.

Резцы с короткими коронками, ясно отграниченные от корней, широкие, равномерно убывающие в ширине от первой пары к клыкам (рис. 469,*3*), или внутренняя их пара (I^1) значительно шире остальных и имеет асимметричные коронки с сильно вытянутыми в стороны наружными углами; коренные зубы у ранних и примитивных форм имеют короткие коронки, в ходе эволюции высота коронок резко возрастает; верхние заднекоренные с добавочными столбиками или без них, но нижние обычно имеют добавочные бугорки или столбики; наружная поверхность верхних заднекоренных различного типа, иногда ребра и стили на них достигают мощного развития. 12 современных и 35 ископаемых родов. Ср. миоцен — ныне.

Eotragus Pilgrim, 1939 (*Eocerus* Schlosser, 1911[1]). Тип рода — *Antilope clavata* Gervais et Lartet, 1852; ср. миоцен, Ю. Франция (Сансан). Размеры средние. Череп с длинной, горизонтально расположенной, вытянутой мозговой и зароговой частью; длина последней значительно больше длины лба; профиль зароговой части черепа выпуклый; теменные гребешки развиты слабо; лобная поверхность плоская, расположена выше уровня глазниц; лобные кости не пневматизированы; поверхность лба и темя гладкие; глазницы мало выступают в стороны; передний край глазниц расположен на уровне M^2; основная затылочная кость треугольная, с правильно выпуклой нижней поверхностью; слуховые пузыри небольшие; предглазничные ямки большие и глубокие.

Роговые отростки короткие, основаниями расположены над глазницами, продольно-овального сечения, без килей, основаниями широко расставлены, почти вертикальные, прямые, параллельные друг другу, иногда за-

[1] Исключение — современный индийский род *Boselaphus* Blainville, 1816.

[1] Принадлежность к подсем. Bovinae недостоверна.

гнутые вперед и наружу. Коренные зубы крайне низкокоронковые; наружные поверхности верхних заднекоренных с умеренно развитыми ребрами и низкими необособленными стилями; как верхние, так и нижние заднекоренные имеют добавочные бугорки; длина ряда P^2—P^4 составляет около 46—48% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 имеет открытую переднюю долинку. Остальные родовые признаки неизвестны. (Рис. 528.) Кроме типичного, два вида. Ср. миоцен С. Кавказа (Беломечетская, *E. martiniana*), Франции, Германии, Швейцарии, В. Африки.

Palaeoreas Gaudry, 1861. Тип рода—*Antilope lindermayeri* Wagner, 1848; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Размеры средние или небольшие. Череп с хорошо развитой зароговой частью; длина последней больше длины лба; дорзальная поверхность зарогового отдела сильно наклонена назад, расположена под почти прямым углом к плоскости лба и очень тупым к плоскости затылка; профиль зароговой части черепа почти прямой; теменные гребешки развиты слабо; лобная поверхность расположена выше уровня глазниц, в средней части слегка вдавлена; надглазничные отверстия открываются в обширные надглазничные ямки между глазницами; поверхность лба и темя гладкие; глазницы слабо выступают в стороны; их передние края расположены на уровне M^3; основная затылочная кость довольно широкая, с боковыми продольными валиками на нижней поверхности и продольным желобком между ними; слуховые пузыри небольшие, округлые; сошник не делит хоан надвое и не срастается с нёбными костями; задний край костного нёба расположен впереди уровня заднего края M^3; предглазничные ямки и этмоидальные щели имеются, большие; межчелюстные кости соприкасаются с носовыми.

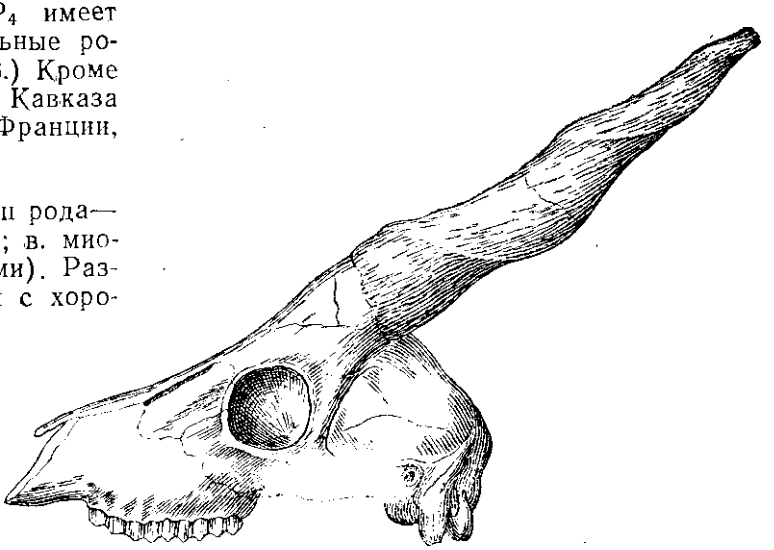


Рис. 529. *Palaeoreas lindermayeri* (Wagner)
Череп, ×1/3. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикерми (Gaudry, 1862—1867)

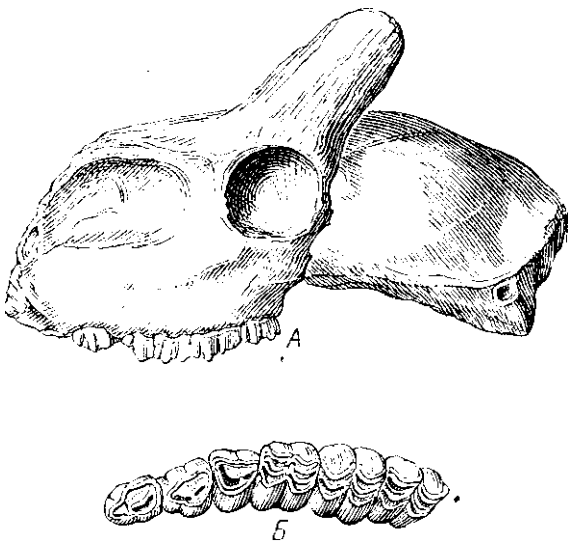


Рис. 528. *Eotragus clavatum* (Lartet), × ок. 1/2
А—часть черепа, *Б*—верхнечелюстные зубы. Ср. миоцен Франции, Сансан (Filhol, 1891)

Роговые отростки не короче черепа, без внутренних полостей, основаниями сближены и сдвинуты назад за глазницы, почти прямые, наклонены назад в плоскости лба, умеренно расходятся в стороны, гетеронимно скрученные, с двумя хорошо развитыми килями (ребрами) — передним закругленным и задним более острым; поперечное сечение роговых отростков в основаниях продольно-овальное, с выступами на месте килей. Коренные зубы с низкими коронками; наружная поверхность верхних заднекоренных с умеренно развитыми ребрами и слабо обособленными стилями; верхние заднекоренные обычно имеют добавочные бугорки; длина ряда P^2—P^4 не меньше 40% длины всего ряда P^2—M^3. Цемент на зубах отсутствует. (Рис. 529.) Один вид. В. миоцен Крыма (Севастополь, в. сармат); в. миоцен или н. плиоцен Греции (Пикерми, Салоники) и о-ва Самос.

Protragelaphus Dames, 1883. Тип рода — *P. skouzesi* Dames, 1883; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Размеры средние. Череп с несколько укороченной за-

роговой частью; длина последней лишь немного больше длины лба; профиль зароговой части черепа прямой; теменные гребешки развиты слабо; лобная поверхность плоская или слегка вдавленная между глазницами; надглазничные отверстия небольшие, открываются непосредственно на лобную поверхность между глазницами; глазницы заметно выступают в стороны; лоб и темя гладкие; основная затылочная кость со срединным продольным желобком на нижней поверхности; сошник не делит надвое хоан и не срастается

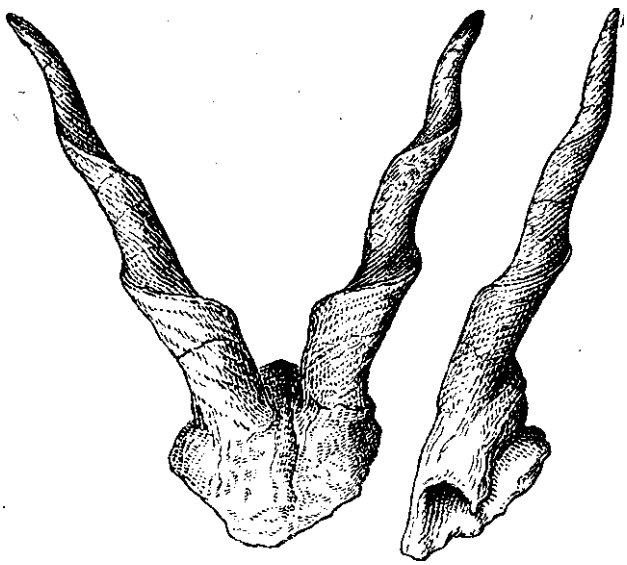


Рис. 530. *Protragelaphus skouzèsi* Dames
Часть черепа, ×1/3. В. миоцен или н. плиоцен Греции, Пикермн (Andrée, 1926)

с лобными костями; задний край костного нёба на одном уровне с задним краем M^3; предглазничные ямки и этмоидальные щели имеются.

Роговые отростки несколько короче черепа, сближены основаниями, отходят от черепа несколько позади глазниц, сильно отклонены назад и умеренно расходятся в стороны, отрицательно полусвернуты — полускручены, имеют один заостренный задний киль; поперечное сечение рога в основании круглое с выступом на месте киля.

Коренные зубы с низкими коронками; наружная поверхность верхних заднекоренных со слаборазвитыми ребрами и невысокими узкими стилями; добавочные бугорки на заднекоренных зубах имеются не всегда; длина ряда P^2—P^4 составляет около 40% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 имеет открытую переднюю долинку. Остальные признаки неизвестны. (Рис. 530.)

Один вид. В. миоцен юга Европейской части СССР (Гребеники, Тараклия); в. миоцен или н. плиоцен Греции (Пикерми) и о-ва Самос.

Tragelaphus Blainville, 1816. Лесные антилопы. Тип рода — *Antilope scripta* Pallas, 1766; совр., Африка (Сенегал). Размеры средние. Череп с хорошо развитой зароговой частью; длина последней больше длины лобной зоны, профиль зароговой части выпуклый, слабонаклоненный назад; теменные гребешки развиты слабо; лобная поверхность слегка вдавлена между глазницами; надглазничные отверстия открываются в надглазничные ямки; лобные кости не пневматизированы; глазницы слабо выступают в стороны; их передние края расположены на уровне M^2; основная затылочная кость сужена впереди, но не уплощена; слуховые пузыри большие, вздутые; сошник не делит надвое хоан и не срастается с нёбными костями; задний край костного нёба впереди уровня заднего края M^3; предглазничные ямки отсутствуют; этмоидальные щели имеются; межчелюстные кости соприкасаются с носовыми; в области крыловидного гребня на границе глазниц и височных впадин лобные кости не соприкасаются с височными.

Рога имеются обычно только у самцов; роговые отростки короче черепа, основаниями не сближены, отходят от черепа непосредственно за глазницами, сильно наклонены назад и умеренно расходятся в стороны, полусвернутые — полускрученные, с тремя килями (ребрами) — передневнутренним, задневнутренним и заднеенаружным, из которых последний развит сильнее других; внутренние полости только в основаниях роговых отростков; поперечное сечение роговых отростков яснотреугольное. Внутренние резцы (I_1) значительно шире остальных и имеют асимметричные коронки с сильно вытянутыми в стороны наружными углами. (Рис. 530). Коренные зубы со сравнительно невысокими коронками; наружная поверхность верхних заднекоренных со слаборазвитыми ребрами и узкими высокими стилями; добавочные столбики на заднекоренных отсутствуют; длина ряда P^2—P^4 составляет 40—43% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 с замкнутой передней долинкой. Цемент на зубах отсутствует. (Рис. 531.) Кроме типичного, три-четыре вида. В. плиоцен С. Кавказа (Краснодар); плейстоцен — ныне Африки.

Spirocerus Boule et Teilhard de Chardin, 1928[1]. Тип рода — *Capra suleman*

[1] Принадлежность к подсем. Bovinae недостоверна.

M. Pavlova, 1910; плейстоцен, Забайкалье. Размеры крупные. Череп с укороченной зарогового частью; длина последней меньше длины лобной зоны, профиль зарогового отдела прямой; теменные гребешки развиты слабо; лобная поверхность широкая, плоская, слегка вдавленная между глазницами; надглазничные отверстия большие, открываются в об-

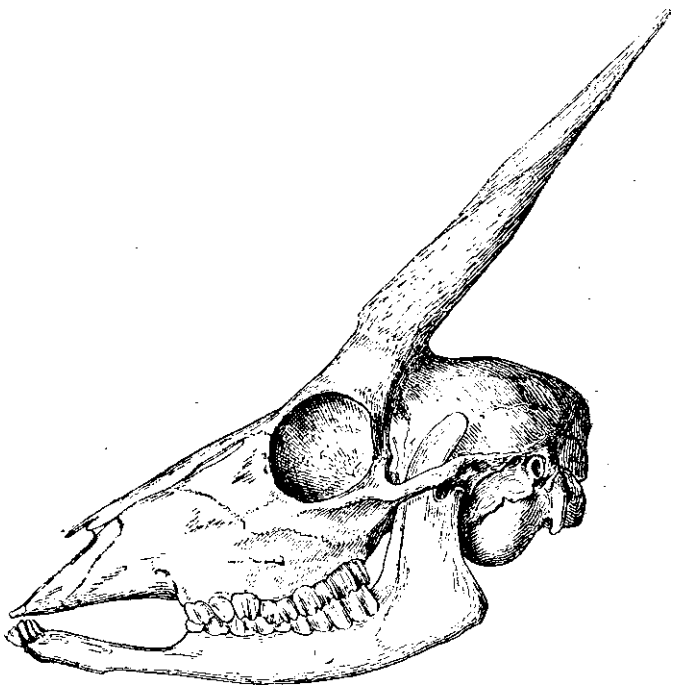


Рис. 531. *Tragelaphus scriptus* (Pallas). Самец
Череп, $\times^2/_3$. Современный

ширные надглазничные ямки между глазницами; лобные кости мало пневматизированы; полости из них в роговые отверстия не заходят; поверхность лба и темя гладкие, неморщинистые; глазницы резко выступающие в стороны, трубкообразные; основная затылочная кость короткая, в противоположность другим родам подсемейства, с мощно развитыми мускульными бугорками и продольными желобками на нижней поверхности; в области крыловидного гребня на границе глазниц и височных впадин лобные кости не соприкасаются с височными.

Роговые отростки несколько короче черепа, широко расставлены основаниями, отходят от черепа непосредственно позади глазниц, сильно наклонены назад (не поднимаются выше плоскости лба), умеренно расходятся под углом 45—60°, гетеронимно скручены, с одним или двумя острыми килями — передневнутренним и заднеснаружным (имеется не всегда); толстые в основаниях роговые отростки быстро утоняются к вершинам; поперечное сечение слегка продольно-овальное, почти круглое; к вершинам становится сплющенным. В отличие от других родов подсемейства резцы узкие, с симметричными коронками, постепенно убывающими от внутренней пары (I_1) к клыкам.

Коренные зубы с коронками умеренной высоты; *наружные доли верхних заднекоренных* со слабооформленными ребрами и невысокими узкими стилями; заднекоренные зубы без добавочных столбиков и бугорков; длина ряда P^2—P^4 составляет 28—32% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 имеет замкнутую переднюю долинку; коренные зубы покрыты тонким слоем цемента. Остальные родовые признаки неизвестны. (Рис. 532.)

Кроме типичного, один вид, *S. wongi* Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930 (н. — в. плейстоцен Алтая, Прибайкалья, Монголии; в. плиоцен — в. плейстоцен С. Китая).

Paratragocerus Sokolov, 1949. Тип рода — *P. caucasicus* Sokol., 1949; ср. миоцен,

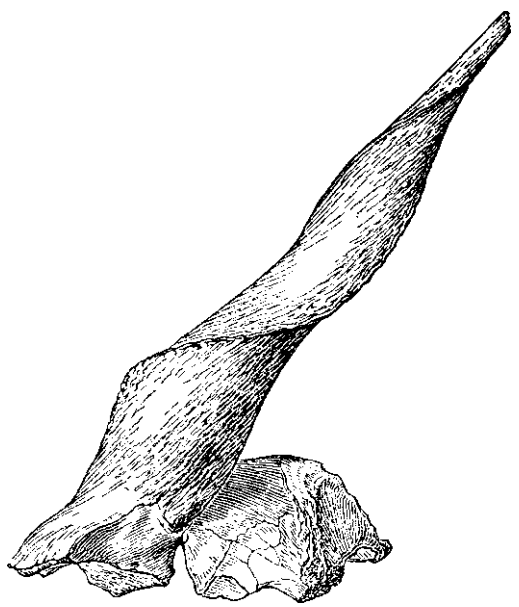


Рис. 532. *Spirocerus kiakhtenisis* M. Pavlova
Часть черепа, $\times^1/_3$. Плейстоцен СССР, Троицкосавск (Павлова, 1911)

С. Кавказ (станица Беломечетская). Размеры средние. Глазницы слабо выступают в стороны; роговые отростки широко расставлены основаниями и отходят от черепа непосредственно над глазницами, почти параллельные, довольно круто поставлены, на передней стороне их оснований имеется характерная

шероховатость, выше которой передний профиль отростка круто загибается назад, тогда как задний остается прямым; переднезадний диаметр роговых отростков быстро убывает к вершине; поперечное сечение оснований в форме удлиненного продольного овала с более выпуклой наружной поверхностью, без килей, к вершинам становится постепенно круглым. Коренные зубы с очень низкими коронками; ребра и стили ясно развиты только на передненаружных долях верхних

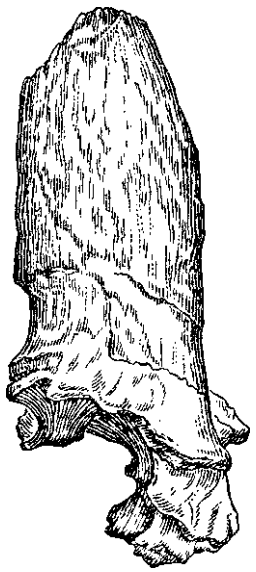


Рис. 533. *Paratragocerus caucasicus* Sokolov
Роговой отросток с частью черепа, ×4/5. Ср. миоцен С. Кавказа, станица Беломечетская (Соколов, 1949)

заднекоренных; верхние и нижние заднекоренные зубы имеют добавочные бугорки. P_4 с открытой передней долинкой. (Рис. 649 *Д*.) Остальные родовые признаки неизвестны. (Рис. 533.) Один вид из одного местонахождения.

Pronetragus Gabunia, 1955. Тип рода — *P. arknethensis* Gabunia, 1955; верхний миоцен (мэотис?), Грузия (с. Аркнети). Близок к роду *Paratragocerus*. Отличия от последнего: 1) роговые отростки отходят от черепа непосредственно за глазницами, расходятся в стороны под углом около 40°, сильно наклонены назад, не поднимаясь выше уровня лобной поверхности; 2) ребра и стили имеются и на передненаружных и на заднеНаружных долях верхних заднекоренных зубов. Один вид из одного местонахождения.

Tragocerus Gaudry, 1861 (Part. *Grecoryx* Pilgrim et Hopwood, 1928; *Tragoportax* Pilgrim, 1937; *Dystichoceras, Gazelloportax, Indotragus, Pikermicerus, Austroportax, Pontoportax* Kretzoi, 1941). Тип рода — *Capra amalthea* Roth et Wagner, 1854; в. миоцен или н. плиоцен, Греция (Пикерми). Размеры большие, реже—средние. Череп с хорошо развитой зароговой частью; длина последней больше длины лба; профиль зароговой части в задней половине выпуклый, в передней — прямой; теменные гребешки хорошо развиты, четко отграничивают дорзальную поверхность мозговой коробки от височных впадин; лобная поверхность в средней части плоская, по сторонам крышеобразная, расположена значительно выше уровня верхних краев глазниц; перед основаниями роговых отростков поверхность лба часто образует вздутие, соединяющее основания передних килей; надглазничные отверстия маленькие, открываются на лобную поверхность между глазницами; лобные кости пневматизированы; поверхность их между основаниями роговых отростков и вся поверхность крыши мозговой коробки (темя) морщинистые; глазницы выступают в стороны слабо; передние их края расположены на уровне M^3; основная затылочная кость с продольно выпуклой нижней поверхностью, иногда со срединным продольным гребешком; слуховые пузыри небольшие, мало вздутые: хоаны до заднего края разделены сошником, срастающимся с нёбными костями; задний край костного нёба позади уровня заднего края M^3; предглазничные ямки имеются; в области крыловидных гребней лобные кости не соприкасаются с височными.

Роговые отростки короче черепа, у самок отсутствуют, у самцов основаниями расположены непосредственно над глазницами, сильно наклонены назад, слабо расходятся в стороны, обычно прямые, реже дугообразно загнуты назад, иногда слегка гетеронимно скручены, сжаты с боков, с острым передним килем в проксимальной части рога, имеются также менее острый задненаружный и в различной мере выраженный задневнутренний кили; на передней поверхности оснований роговых стержней ясно выступающая шероховатость или нарост; поперечное сечение роговых отростков от линзовидного или продольно-овального до треугольного; к вершине продольный диаметр рога быстро уменьшается и сечение рога становится круглым.

Внутренние резцы (I_1) имеют асимметричные коронки с вытянутыми в стороны наружными углами; остальные резцы лишь немного

уступают внутренней паре в ширине. Коренные зубы с короткими коронками; наружная поверхность верхних заднекоренных с умеренно развитыми ребрами и широкими закругленными стилями; как верхние, так и нижние заднекоренные имеют добавочные бугорки; передняя долинка P_4 открыта или замкнута. Цемент на зубах отсутствует. (Рис. 534.) Около 11 видов. В. миоцен — н. плиоцен юга Европейской части СССР

Рис. 534. *Tragocerus leskewitschi* Borissiak
Череп, × ок. $^3/_{10}$. В. миоцен (в. сармат?) СССР, Севастополь (Борисяк, 1914, 1915)

(Тараклия, Севастополь); *T. leskewitschi* Borissiak (Чобручи, Гребеники и др.). С. Казахстана (Павлодар); Ю. Европы. Ц. и Ю. Азии.

Hemibos Falconer et Rütimeyer, 1866 (Part. *Amphibos* Rütimeyer, 1866; *Probubalus* Rütimeyer, 1866; *Peribos* Lydekker, 1878). Тип рода — *H. triquetricornis* Rütim., 1866; в. плиоцен, Индия (Сивалики). Размеры крупные. Череп с укороченной, но не сильно редуцированной зароговой частью; длина последней меньше длины лобной зоны, но больше заглазничной части лба; верхняя поверхность зароговой части принимает участие в образовании крыши мозговой коробки; профиль зароговой части прямой; теменные гребни развиты и ясно отграничивают теменную поверхность от височных впадин; поверхность лба между глазницами несколько вдавлена, за глазницами почти плоская или даже слегка выпуклая; надглазничные отверстия открываются в сосудистые желобки позади или на одном уровне с задними краями глазниц; межглазничная ширина лба больше ширины черепа в щечных буграх; лобные кости пневматизированы, но высоко в роговые отростки полости их не заходят; поверхность лба и темя гладкие; глазницы не сильно выступают в стороны; их передние края расположены на уровне M^3; основная затылочная кость сужена в передней части; слуховые пузыри длинные, сжатые с боков; хоаны разделены сошником, срастающимся с нёбными костями; задний край костного нёба позади уровня заднего края M^3; предглазничные ямки и этмоидальные щели отсутствуют; межчелюстные кости соприкасаются с носовыми.

Рога имеют только самцы; роговые отростки длинные, бывают длиннее черепа, часто со сближенными основаниями; отходят от черепа позади глазниц; расстояние от основания рогового стержня до заднего края глазницы больше диаметра последней; сильно наклонены назад, иногда даже ниже уровня лба, расходятся под углом 70—110°, прямые или несколько загнутые вершинами внутрь, имеют три киля, из которых задневнутренний развит сильнее других; поперечное сечение их ясно треугольное; внутренние полости в роговых отростках имеются. Коронки коренных зубов высокие; наружная поверхность верхних заднекоренных с хорошо развитыми ребрами, высокими и широкими закругленными стилями; и верхние и нижние заднекоренные имеют хорошо развитые добавочные столбики; длина ряда P^2—P^4 составляет 41—42% всего ряда P^2—M^3. Зубы покрыты слоем цемента. Остальные родовые признаки неизвестны. (Рис. 535.) Кроме типичного, два вида. В. плиоцен Индии (горизонт пинджор), С.-В. Китая, Палестины; в СССР может быть найден в районах Ю. Сибири и Прибайкалья.

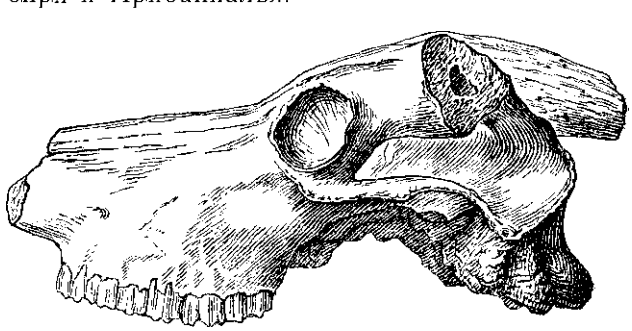


Рис. 535. *Hemibos triquetricornis* Rütimeyer
Череп, × ок. $^1/_5$. В. плиоцен Индии (Rütimeyer, 1867)

Bubalus H. Smith, 1827 (*Buffelus* Rütimeyer, 1865). Азиатские буйволы. Тип рода — *Bos bubalis* L., 1758; совр., домашняя форма. Размеры очень крупные. Череп с укороченной, но еще не сильно редуцированной зароговой частью; длина последней меньше длины всей лобной зоны, но больше заглазничной части лба; верхняя поверхность зароговой части принимает участие в образовании крыши мозговой коробки; профиль зароговой части прямой; теменные гребешки

развиты слабо, и височные впадины без резкой границы открываются на гладкую дорзальную поверхность зарогового отдела; поверхность лба между глазницами несколько вдавлена, в заглазничной части и между рогами вздутая; надглазничные отверстия открываются в сосудистые желобки на одном уровне или непосредственно позади задних краев глазниц; в отличие от родов *Hemibos, Leptobos, Bos, Bison* и *Poëphagus* межглазничная ширина лба не больше ширины черепа в щечных буграх; лобные кости пневматизированы, их полости доходят до вершин роговых отростков; лоб и темя гладкие; глаз-

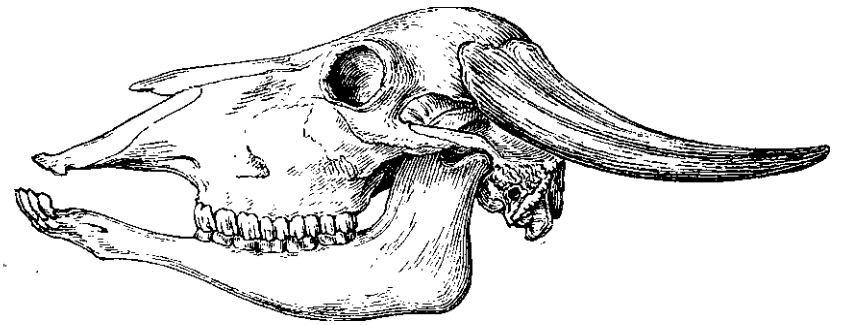


Рис. 536. *Bubalus bubalis* (Linnaeus). Самец. Череп, ×1/6. Современный (колл. ЗИН, № 8977)

ницы мало выступают в стороны; их передние края расположены на уровне M^3; основная затылочная кость в средней части снизу утолщена; слуховые пузыри большие, сжатые с боков; задний край костного нёба позади уровня заднего края M^3; хоаны разделены сошником, срастающимся с нёбными костями; предглазничные ямки и этмоидальные щели отсутствуют; межчелюстные кости соприкасаются с носовыми; латеральные отростки передних концов носовых костей заметно длиннее и шире медиальных[1]; в области крыловидных гребней на границе височной впадины и глазницы лобные кости не соприкасаются с височными.

Рога имеют самцы и самки; роговые отростки короче черепа, широко расставлены основаниями, отходят от черепа позади глазниц, но расстояние от заднего края глазницы до основания рогового стержня меньше переднезаднего диаметра глазницы; отходя от черепа, роговые отростки направляются в стороны и назад, не поднимаясь выше уровня лба, серпообразно изогнуты вершинами внутрь, с тремя килями, из которых лучше других развит задневнутренний; поперечное сечение роговых отростков треугольное.

Резцы широкие, равномерно убывающие в ширине от первой пары (I_1) к клыкам, коронки внутренних более или менее симметричные, наружные их углы не оттянуты в стороны; коронки коренных зубов очень высокие, покрыты толстым слоем цемента поверх эмали; наружная поверхность верхних заднекоренных с сильноразвитыми ребрами и высокими закругленными стилями; как нижние, так и верхние заднекоренные имеют добавочные столбики; длина ряда P^2—P^4 составляет не менее 40% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 с открытой передней долинкой. (Рис. 536). Кроме типичного, один современный и четыре ископаемых вида, например, *B. platyceros* Lydekker, 1877 из в. плиоцена (горизонт пинджор) и н. плейстоцена Индии. Н. плейстоцен С. Кавказа (?) (Таманский полуостров), плейстоцен окрестностей Калининграда и Буковины; в. плиоцен и плейстоцен С. Африки, З. Европы, Китая; в. плиоцен — ныне Ю. и Ю.-В. Азии.

Leptobos Rütimeyer, 1878. Тип рода — *L. falconeri* Rütim., 1878; в. плиоцен, Индия (Сивалики, горизонт пинджор). Размеры крупные. Череп с хорошо развитой зароговой частью; длина последней не меньше длины заглазничной части лба; верхняя поверхность зароговой части принимает участие в образовании крыши мозговой коробки; поверхность теменных костей расположена полого, под очень тупым углом к плоскости лба, но теменная поверхность верхней затылочной кости сильно наклонена назад и образует также тупой угол с плоскостью затылка; профиль зароговой части в виде угла вершиной вперед; теменные гребни сильно выступают, резко отделяют теменную поверхность от височных впадин; задние выходы последних хорошо видны сверху позади рогов и в отличие от других родов подсемейства направлены навстречу друг другу, будучи разделены лишь узкой полоской теменной поверхности между гребнями; лобная поверхность приподнята выше глазниц, в средней части вдавлена или продольно вогнута, позади без всякой границы переходит в поверхность зарогового отдела[1]; надглазничные отверстия открываются

[1] В отличие от рода *Syncerus* (африканские буйволы).

[1] Отличие от *Urmiabos, Bos* и *Poëphagus*.

на одном уровне или несколько позади глазниц в сосудистые желобки; лоб широкий, межглазничная его ширина не больше ширины черепа в щечных буграх; лобные кости пневматизированы; лоб и темя гладкие, но в отличие от других родов от теменных гребней идут внутрь дополнительные гребешки, ограничивающие сзади плоскую зароговую площадку; глазницы заметно выступают в стороны, их передние края расположены на уровне M^3; основная затылочная кость сужена впереди, в передней части снизу уплощена; слуховые пузыри большие, сжаты с боков; сошник не делит хоан целиком и не срастается с нёбными костями; задний край костного нёба позади уровня заднего края M^3; предглазничные ямки отсутствуют; этмоидальные щели имеются; межчелюстные кости соединяются с носовыми.

Рога имеют только самцы; роговые отростки длинные, иногда длиннее черепа, основаниями широко расставлены, отходят от черепа недалеко позади глазниц, направляются назад и под различным углом в стороны, затем загибаются внутрь, а иногда еще вверх и вперед, с явным гомонимным изгибом; килей на поверхности роговых отростков нет, но есть многочисленные продольные бороздки; поперечное сечение рогов круглое или сплющенное сверху вниз.

Коронки коренных зубов высокие, с отложением цемента поверх эмали; наружная поверхность верхних заднекоренных с хорошо развитыми ребрами и высокими закругленными стилями; верхние и нижние заднекоренные имеют сильноразвитые добавочные столбики. Остальные родовые признаки неизвестны. (Рис. 537.) Четыре-пять видов. В. плиоцен или н. плейстоцен С. Кавказа (р. Псекупс), Италии, Франции. Видовая принадлежность единственной находки из СССР неизвестна.

Bison H. Smith, 1827. Бизоны. Тип рода — *Bos bison* L., 1758; совр. С. Америка. Размеры крупные. Череп с сильно укороченной, но не вполне редуцированной зароговой частью; длина последней меньше заглазничной части лба, но ее верхняя поверхность принимает участие в образовании крыши мозговой коробки, расположена под очень тупым углом к плоскости лба и почти прямым к плоскости затылка; профиль зароговой части прямой или несколько выпуклый; теменные гребни сильно развиты, резко отграничивают верхнюю поверхность зароговой части от височных впадин. Имеются следующие отличия от *Bos* и *Poëphagus:* а) задние выходы височных впадин хорошо видны сверху позади роговых отростков; б) лоб широкий, но короткий; заглазничная его ширина больше ширины черепа в скуловых дугах и в области надушных бугров (по крайней мере, у самцов); заглазничная длина лба менее 60% заглазничной его ширины; в) общая форма лба в виде трапеции, заметно суженная перед основаниями роговых отростков и расширяющаяся по направлению к глазницам; г) поверхность лба неровно выпуклая, со вдавлением на границе между лобными и межтеменными

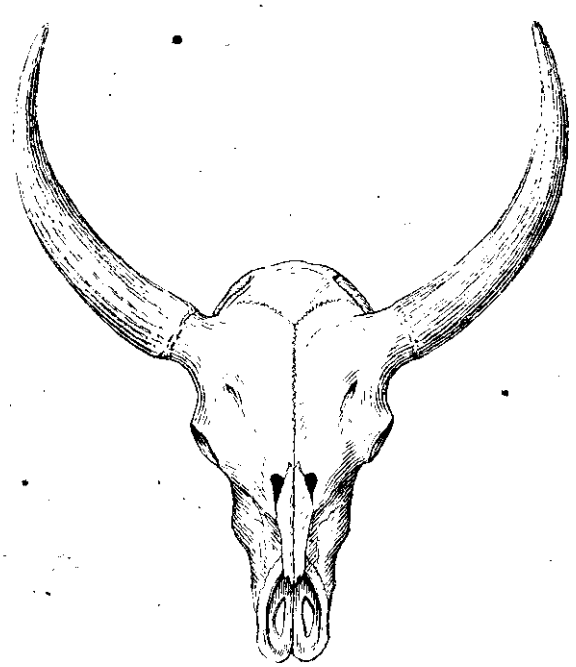


Рис. 537. *Leptobos etruscus* (Falconer)
Череп, × ок. 1/8. В. плиоцен Италии, Вальдарно (Merla, 1949)

костями; д) позади она без резкой границы переходит в поверхность зароговой отдела; межроговой валик совершенно не развит. Надглазничные отверстия открываются в сосудистые желобки позади глазниц; межглазничная ширина лба больше ширины черепа в щечных буграх; лоб и темя гладкие; лобные кости пневматизированы, полости их доходят до вершин роговых отростков; глазницы трубкообразные, резко выступают в стороны; их передний край расположен на уровне M^3; основная затылочная кость впереди сужена, в средней части уплощена; слуховые пузыри большие, сжатые с боков; хоаны не разделены полностью сошником и последний не срастается с нёбными костями; задний край костного нёба позади уровня заднего края M^3; предглазничные ямки отсутствуют; очень не-

большие этмоидальные щели обычно имеются; межчелюстные кости не соприкасаются с носовыми; в области крыловидного гребня на границе височной впадины и глазницы лобные кости на значительном протяжении соприкасаются с височными.

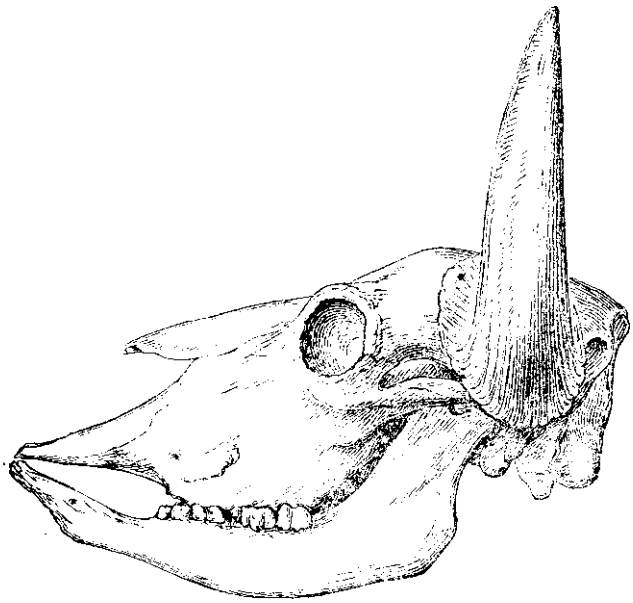


Рис. 538. *Bison priscus* Bojanus
Череп, × ок. 1/8. В. плейстоцен СССР, Нижняя Волга (колл. ЗИН, № 23837)

Рога имеют и самцы и самки; роговые отростки короче черепа, широко расставлены основаниями, отходят от черепа посредине между глазницами и затылочным гребнем; расстояние от основания рогового отростка до заднего края глазницы немного больше переднезаднего диаметра последней; отходя от черепа, роговые отростки расходятся в стороны под углом, близким к 180°, направляются несколько вниз, затем загибаются вверх и назад; поверхность роговых отростков не имеет килей, но несет многочисленные продольные бороздки; поперечные сечения роговых отростков круглые или слегка сжатые сверху вниз.

Резцы широкие, равномерно убывающие в ширине от внутренней пары (I_1) к клыкам; коронки внутренней пары более или менее симметричные, наружные их углы не оттянуты в стороны (рис. 469, *3*); коренные зубы высококоронковые, с отложением цемента поверх эмали; наружная поверхность верхних заднекоренных с сильноразвитыми ребрами и высокими закругленными стилями; нижние и верхние заднекоренные имеют высокие добавочные столбики; длина ряда P^2—P^4 составляет 39—41% всего ряда P^2—M^3; P_4 с открытой передней долинкой. (Рис. 538, 540*А*.)

Кроме типичного вида, один современный и несколько ископаемых[1]. В СССР—в в. плиоцене Азербайджана (с. Кушчи), в плейстоцене — везде (*B. priscus* Bojanus, первобытный зубр); с голоцена до настоящего времени — *B. bonasus* L., беловежский зубр (сейчас сохранился только в условиях паркового содержания); в. плиоцен Англии (?), Индии и С. Китая; н. плейстоцен — голоцен Азии; н. плейстоцен — ныне в З. Европе и С. Америке (в Европе сейчас только при полувольном содержании).

Urmiabos Burtschak, 1950. Тип рода — *U. azerbaidzanicus* Burtsch., 1950; в. миоцен или н. плиоцен, С. Иран (Марага). Размеры крупные. Череп с сильно укороченной зароговой частью; длина последней короче заглазничной части лба; верхняя поверхность зарогового отдела оттеснена назад, поставлена вертикально под прямым углом к плоскости лба и в одной плоскости с затылком, участия в образовании крыши мозговой коробки не принимает; профиль зароговой части прямой; теменные гребни сильно развиты и отделяют верхнюю (заднюю) поверхность зарогового отдела от височных впадин; задние выходы височных впадин видны сверху, позади роговых отростков; поверхность лба между основаниями роговых отростков слегка выпуклая; задний край лба в средней части образует несколько выступающий назад межроговой валик, расположенный на одном уровне с поперечным затылочным гребнем; боковые части заднего края лба (между межроговым валиком и основаниями роговых отростков) несколько вогнуты, расположены впереди уровня поперечного затылочного гребня н, постепенно закругляясь, переходят в зароговую поверхность; лобные кости пневматизированные; полости из них распространяются до вершин роговых отростков. Роговые отростки средней длины (короче черепа), широко расставленные основаниями, отходят от черепа позади глазниц, направляются в стороны и слегка назад, почти не поднимаясь над плоскостью лба, верхушками загибаются вперед и вверх; поверхность роговых стержней без килей, но несет многочисленные продольные бороздки; поперечное сечение роговых отростков овальное, слегка сжатое сверху вниз.

[1] Виды *B. sivalensis* Lyd., *B. palaeosinensis* Teilh. et Piv и *B. hanaizumiensis* Mats. et Mori (Matsumoto and Mori, 1956) выделяют, по мнению автора, без достаточных оснований, в самостоятельный род *Leptobison*.

Остальные признаки неизвестны. (Рис. 539.) Один вид; известен по одной находке.

Bos Linnaeus, 1758. Быки. Тип рода — *B. taurus* L., 1758; современная домашняя форма из Швеции. Размеры очень крупные. Череп с крайне редуцированной зароговой частью; длина последней в несколько раз короче заглазничной части лба. (Рис. 540 *Б*.) Дорзальная поверхность зароговой части поставлена под острым углом к плоскости лба и нависает над затылком, участия в образовании крыши мозговой коробки не принимает[1]; профиль зароговой части черепа вогнутый; теменные гребни сильно развиты; резко отграничивают поверхность зароговой части черепа от височных впадин; задние выходы височных впадин сверху не видны; лоб узкий и длинный; заглазничная его ширина меньше ширины черепа в скуловых дугах; длина заглазничной его части не менее 90% заглазничной ширины; общая форма лба прямоугольная, ширина его перед основаниями роговых отростков приблизительно равна ширине на уровне задних краев глазниц, лобная поверхность плоская или слегка волнистая; задний край лба в виде хорошо развитого по всей его ширине межрогового валика сильно выдается назад и нависает над плоскостью затылка; межроговой валик у более примитивных форм в средней части выпуклый, у специализованных — прямой или вогнутый; надглазничные отверстия открываются позади глазниц в сосудистые желобки; межглазничная ширина лба больше ширины черепа в щечных буграх; лоб и темя гладкие; лобные кости пневматизированы, полости из них распространяются до вершин роговых отростков; глазницы умеренно выступают в стороны, их передние края расположены на уровне M^3; основная затылочная кость сужена впереди, в средней части снизу плоская, хоаны не разделены сошником и последний не срастается с нёбными костями; задний край костного нёба позади уровня заднего края M^3; надглазничные ямки отсутствуют; незначительные этмоидальные щели иногда имеются; межчелюстные кости иногда соприкасаются с носовыми; в области крыловидного гребня на границе височной впадины и глазницы лобная кость на значительном протяжении соприкасается с височной.

Рога имеют и самцы и самки; роговые отростки длинные, иногда превосходят длину черепа, широко расставлены основаниями, отходят от черепа далеко позади глазниц, от наружных углов заднего края лба; расстоянне от основания рогового отростка до заднего края глазницы намного превосходит диаметр последней; отходя от черепа, роговые отростки направляются в стороны и слегка назад, затем загибаются вверх, вперед (сильнее, чем у *Poëphagus*), вершинами вверх и внутрь, навстречу друг другу; поверхность роговых стержней не несет килей и ясно выраженных продольных бороздок; поперечное сечение круглое, иногда слегка сплюснутое сверху вниз.

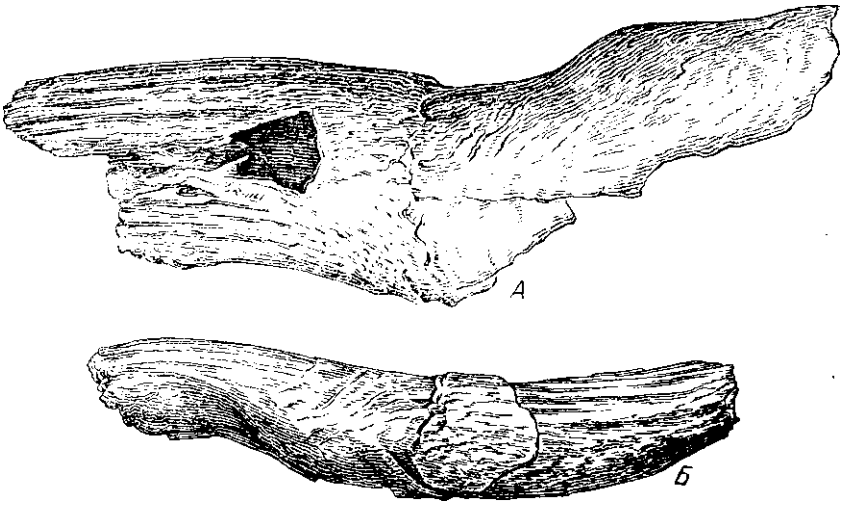
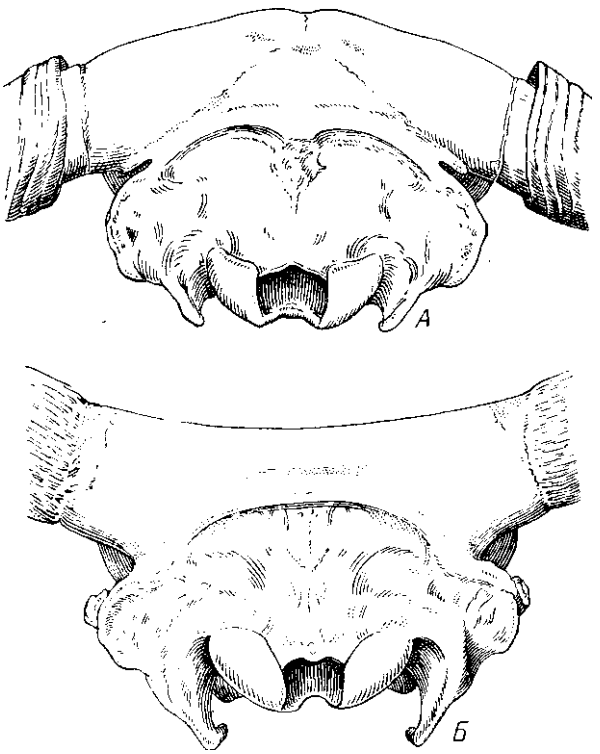


Рис. 539. *Urmiabos azerbaidzanicus* Burtschak
Обломок черепа, × ок.$^1/_3$. *А*—сверху, *Б*—сзади. В. миоцен или н. плиоцен Ирана. Марага (Бурчак-Абрамович, 1952)

Резцы широкие, равномерно убывающие в ширине от внутренней пары (I_1) к клыкам; коронки внутренней пары более или менее симметричные, наружные их углы не оттянуты в стороны (рис. 469 *3*); коренные зубы с очень высокими коронками, с отложением слоя цемента поверх эмали; наружная поверхность верхних заднекоренных с сильноразвитыми ребрами и высокими закругленными стилями; верхние и нижние заднекоренные имеют высокие добавочные столбики; длина ряда P^2—P^4 составляет около 37—39% длины всего ряда P^2—M^3; P_4 с открытой передней долинкой. (Рис. 541.) Кроме типичного, три-четыре вида. Ранее был широко распространен послеледни-

[1] Лишь у некоторых домашних форм срединная часть теменных костей вдается клином на лобную поверхность.

ковый *B. primigenius* Bojanus, 1827 (первобытный бык, или тур). В СССР — н. плейстоцен С. Кавказа (Таманский п-ов); в в. плейстоцене и голоцене повсеместно к северу до 60° с. ш.; в. плиоцен С. Африки (Алжир) и Индии (Сивалики); с н. плейстоцена доныне (последний дикий экземпляр пал в Польше в 1627 г.) в Евразии. Сейчас только в домашнем состоянии.



Poëphagus Gray, 1843. Яки. Тип рода — *Bos grunniens* L., 1766; современная домашняя форма из «Asia borealis». Очень близок к роду *Bos*. Отличия: дорзальная поверхность зароговой части не нависающая, а расположенная в одной плоскости с затылком и под прямым углом к плоскости лба; теменные кости в средней части клином выступают на лобную поверхность; профиль зароговой части прямой или слегка вогнутый; лоб средней длины, — длина заглазничной его части составляет 80—85% заглазничной ширины; последняя не меньше ширины черепа в скуловых дугах; лобная поверхность волнистая, несколько вдавленная между глазницами и выпуклая вдоль задней половины срединного лобного шва; задний край лба выпуклый только в средней части; межроговой валик не нависает над затылком; боковые части заднего края лба, закругляясь, постепенно переходят в зароговую поверхность; межглазничная ширина лба больше ширины черепа в щечных буграх; межчелюстные кости не соприкасаются с носовыми.

Рога отходят от черепа, направляются прямо в стороны, затем загибаются вверх и слегка вперед (меньше, чем у рода *Bos*), вершинами внутрь, навстречу друг другу. (Рис. 542.) Кроме типичного, два вида. Плейстоцен Забайкалья (*P. baikalensis* Vereschagin, 1954), Китая, Аляски(?); ныне—Тибет (*P. mutus* Przewalsky, 1883, дикий як).

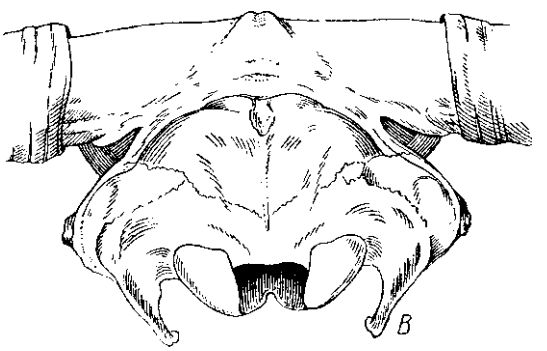


Рис. 540. Вид черепа с затылочной поверхности
А—Bison bonasus L., $\times^1/_5$. Современный (колл. ЗИН, № 1870). *Б—Bos primigenius* Bojanus, $\times^1/_5$. Голоцен Забайкалья (колл. ЗИН, № 13611), *В—Poephagus mutus* Przew., $\times^1/_5$ (колл. ЗИН. № 8984)

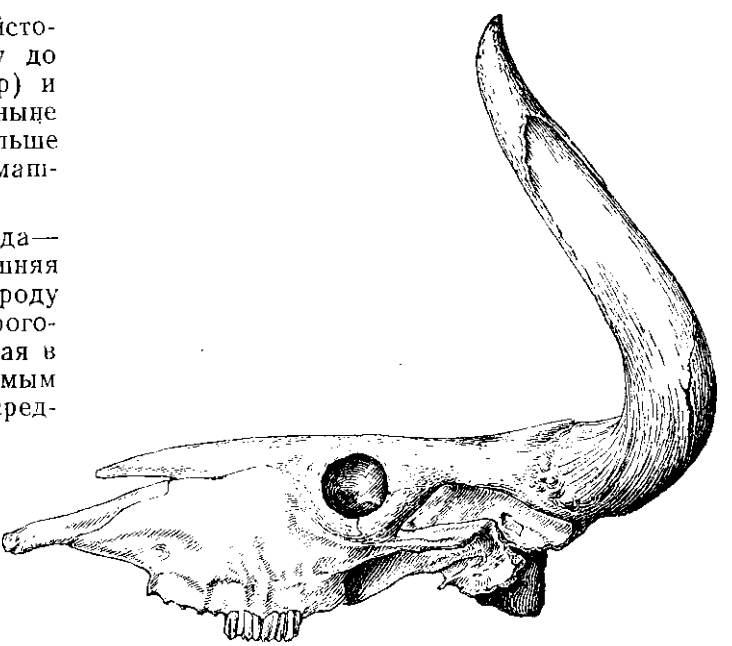


Рис. 541. *Bos primigenius* Bojanus
Череп, × ок. $^1/_8$. Современный. Шотландия (колл. ЗИН, № 3746)

Кроме того: *Proleptobos* Pilgrim, 1913 (н. плиоцен Бирмы); *Epileptobos* Hooijer, 1953 (ср. плейстоцен о-ва Ява); *Perimia* Pilgrim, 1939 (н. плиоцен о-ва Перим—Индия); *Proamphibos* Pilgrim, 1939 (н. и ср. плиоцен Индии); *Parabos* Arambourg et Piveteau, 1929 (н. и ср. плиоцен Египта и Ю. Европы); *Strepsiportax* Pilgrim, 1937 (в. миоцен Индии); *Pachyportax* Pilgrim, 1937 (в. миоцен — с. плиоцен Индии и Бирмы); *Bucapra* Rütimeyer, 1878 (в. плиоцен Индии); *Homoioceras* Bate, 1949 (в. плейстоцен Судана); *Duboisia* Stremme, 1911 (н. плейстоцен о-ва Ява); *Proboselaphus* Matsumoto, 1915 (в. плиоцен — н. плейстоцен провинции Сычуань, Китай); *Sivaportax* Pilgrim, 1939 (н. плиоцен Бирмы); *Helicoportax* Pilgrim, 1937 (в. миоцен Индии); *Selenoportax* Pilgrim, 1937 (в. миоцен — н. плиоцен Индии); *Miotragocerus* Stromer, 1928 (в. миоцен Германии); *Sivaceros* Pilgrim, 1937 (в. миоцен — н. плиоцен Индии); *Protragocerus* Deperét, 1887 (ср. миоцен Франции); *Rüticeros* Pilgrim, 1939 (н. плиоцен Индии); *Platybos* Pilgrim, 1939 (в. плиоцен Индии); *Prostrepsiceros* F. Major, 1891 (в. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос и С. Ирана); *Hemistrepsiceros* Pilgrim et Hopwood, 1928 (н. миоцен или н. плиоцен о-ва Самос); *Helicotragus* Palmer, 1908 (*Helicoceras* Weithofer), 1888; *Helicophora* Weithofer, 1889 (в. миоцен или н. плиоцен Ю. Греции, о-ва Самос, С. Ирана); *Gazellospira* Pilgrim et Schaub, 1939 (в. плиоцен Франции, Италии, Китая (?)); *Hesperoceras* de Villalta et Pairó (в. плиоцен Италии); *Tragospira* Kretzoi, 1953 (плейстоцен Венгрии); *Iakopsis* Kretzoi, 1953 (плейстоцен Венгрии); *Antilospira* Teilard de Chardin et Young, 1931 (ср. плиоцен провинции Шаньси, Китай); *Sinoreas* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1938 (ср. плиоцен провинции Шаньси, Китай); *Lyrocerus* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1938 (ср. плиоцен провинции Шаньси, Китай); *Leptobison* Matsumoto et Mori, 1956 (в. плиоцен Японии); *Sivoreas* Pilgrim, 1939 (в. миоцен Индии); *Simatherium* Dietrich, 1941 (в. плиоцен В. Африки); *Aeotragus* Dietrich, 1950 (плейстоцен В. Африки), а также современные роды: *Bibos* Hodgson, 1837 (Ю. и Ю.-В. Азия); *Anoa* H. Smith, 1827 (о-в Целебес); *Syncerus* Hodgson, 1847 (Африка к югу от Сахары); *Boselaphus* Blainville, 1816 (Индия); *Tetracerus* Leach, 1825 (Индия); *Strepsiceros* Frisch, 1775 (Африка); *Taurotragus* I. Wagner, 1855 (=*Oreas* Desmarest, 1822, Африка). Принадлежность к подсем. Bovinae рода *Bucapra* недостоверна.

ПОДСЕМЕЙСТВО CEPHALOPHINAE BROOKE, 1876. ДУКЕРЫ, ИЛИ ХОХЛАТЫЕ АНТИЛОПЫ

Размеры небольшие, реже средние. Череп с сильноразвитой мозговой частью и умеренной лицевой; длина последней редко превосходит длину мозговой, а если превосходит, то не

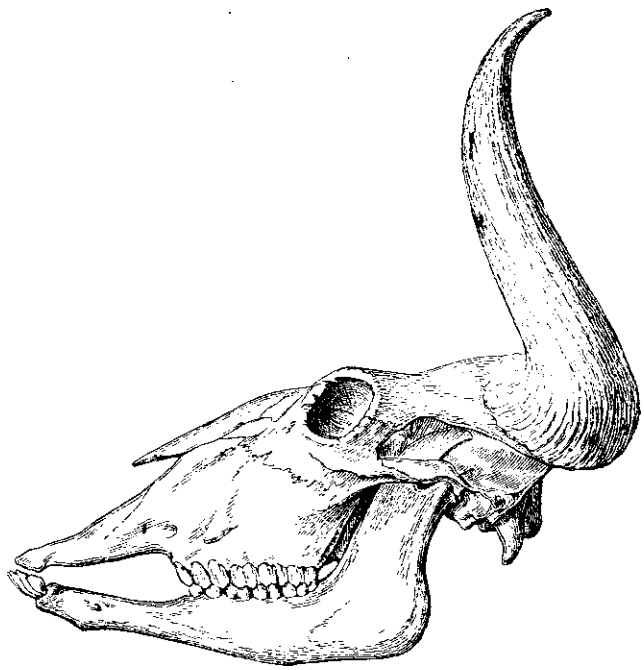


Рис. 542. *Poëphagus mutus* Przewalsky
Череп, × ок. 1/7. Современный (колл. ЗИН, № 8984)

больше чем на 10—12%; зароговая часть черепа укорочена, меньше длины лба; лицевая часть конусообразно заострена впереди глазниц, в верхней части сильно сжата с боков; чешуя височной кости соприкасается с затылочной; сосцевидная с теменной костью не соприкасается; слуховые пузыри вздутые, округлые, выступают ниже уровня основной затылочной кости; последняя короткая, уплощенная, слегка суженная в передней части, снизу продольно выпуклая, со срединным гребешком и приостренными боковыми краями; в области крыловидного гребня на границе височной впадины и глазницы ни лобная кость, ни глазничные крылья клиновидной кости не соприкасаются с чешуей височной кости (рис. 468 *Б, 2*); предглазничные ямки глубокие и обширные, распространяющиеся на прилегающие участки верхнечелюстных скуловых и носовых костей; этмоидальные

щели отсутствуют; носовые кости резко расширены в задней части, круто загибаются на щечную поверхность черепа и принимают участие в образовании предглазничных ямок; их профиль несколько выпуклый; глазницы почти совсем не выступают в стороны; их передние края расположены на уровне M^1 или M^2; лобные кости длинные, пневматизированы, полости из них не заходят даже в основания роговых отростков; лобная поверхность выпуклая; надглазничные отверстия открываются в узкие сосудистые желобки.

Самки не всегда имеют рога; роговые отростки обычно короткие, конусообразные, основания их сдвинуты далеко назад за глазницы

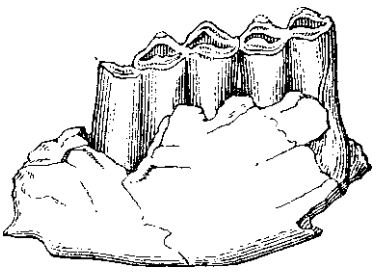


Рис. 543. *Hypsodontus miocenicus* Sokolov

Часть нижней челюсти с M_2 и M_3, $\times^2/_3$. Ср. миоцен С. Кавказа, станица Беломечетская (Соколов, 1949)

и, в противоположность остальным подсемействам, не выходят в стороны за пределы мозговой коробки, сильно наклоненные назад, почти параллельные, прямые, круглого поперечного сечения, иногда со слаборазвитым килем по переднему краю. Диастема нижней челюсти короткая.

Резцы с низкими коронками, внутренние (I_1) значительно шире остальных и имеют асимметричные коронки с сильно вытянутыми в стороны наружными углами; коренные зубы с низкими квадратными коронками; наружные поверхности верхних заднекоренных с хорошо развитыми ребрами, но с высокими и слабообособленными стилями.

Один род, *Cephalophus* H. Smith, 1827, включающий 4 подрода. Плейстоцен — ныне Африки.

BOVIDAE НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

Hypsodontus Sokolov, 1949. Тип рода — *H. miocenicus* Sokol., 1949; ср. миоцен С. Кавказа (станица Беломечетская). Размеры средние. Заднекоренные зубы со сравнительно высокими коронками, без добавочных столбиков и бугорков. M_2 и M_3 на переднем крае имеют небольшие, но ясно выраженные наружные складки. (Рис. 543.) Остальные наружные поверхности наружных полулуний закруглены; талонид M_3 узкий. (Рис. 543.) Остальные родовые признаки неизвестны. Один вид, известный по одной находке.

Palaeohypsodontus Trofimov, 1958. Тип рода — *P. asiaticus* Trofim., 1958; ср. олигоцен, Монголия (Татал-Гол). Размеры мелкие. Нижние заднекоренные с высокими коронками, без добавочных столбиков и бугорков. M_2 и M_3 не имеют передненаружных складок; наружные поверхности наружных полулуний ребровидны; талонид M_3 широко округлый. Остальные родовые признаки неизвестны. Один вид, известный по одной находке.

Кроме того: *Pliotragus* Kretzoi, 1941 и *Deperetia* Schaub, 1923 (в. плиоцен Франции); *Quirliqnoria* Bohlin, 1937 (в. миоцен или н. плиоцен провинции Тсайдам, Китай); *Vischnumerix* Pilgrim, 1939 [в.(?) плиоцен Индии, Сивалики]; *Thaleroceros* Reck, 1937 и *Pelorovis* Reck, 1928 (ср. плейстоцен В. Африки); *Gangicobus* Pilgrim, 1939 (в. плиоцен Индии); *Hydaspicobus* Pilgrim, 1939 (н. или ср. плиоцен Индии); *Bularchus* Hopwood, 1936 и *Pultiphagonides* Hopwood, 1934 (ср. плейстоцен В. Африки); *Gobiocerus* Sokolov, 1952 (н. миоцен З. Гоби).

ЛИТЕРАТУРА

Акаевский А. И., 1939. Анатомия северного оленя. Изд. Главсевморпути. Ленинград, стр. 1—327. Алексеев А. К., 1915. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса (1916), стр. 1—450. — 1930. Верхнесарматская фауна млекопитающих Эльдара. Тр. Геол. музея АН СССР, т. VII, стр. 167—204.

Беляева Е. И., 1949. О находке *Stephanocemas* в Зайсанской котловине. Тр. Палеон. ин-та, т. XX, стр. 90—93. Бибикова В. И., 1958. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура. Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., т. LXIII (6), стр. 23—35. Борисяк А. А., 1914, 1915. Севастопольская фауна млекопитающих. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 87, стр. 1—150, вып. 137, стр. 1—47. Бурчак-Абрамович Н. О., 1949, Находка древнего бизона *Bison* sp. в апшеронских отложениях (верхний плиоцен Азербайджана). Докл. Азерб. ССР, т. V, № 11, стр. 474—479. — 1952. Нижнеплиоценовый бык *Urmiabos azerbaidzanicum* Bur. из Южного Азербайджана. Изв. АН Азерб. ССР, № 6, стр. 16—29. — 1954. Ископаемые жирафы Ахтиарии (*Achtiaria borissiakii* Alex.). Тр. Ест.-Ист. музея им. Г. Зардаби, вып. VIII. АН Азерб. ССР.

Верещагин Н. К., 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского п-ова. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XXII, стр. 9—74.

Габуния Л. К., 1955. Об остатках нового представителя Bovinae из верхнемиоценовых отложений Восточной Грузии. Сообщ. АН Груз. ССР, т. XVI, № 6.

стр. 459—461. — 1955$_2$. Об остатках нового вида *Dicrocerus* из мэотических отложений Восточной Грузии. Докл. АН СССР, т. 100, № 2, стр. 359—360. — 1959. Об ископаемых муntжаках из ср. миоцена Кавказа. Палеон. журн. № 1, стр. 114—117. Година А. Я., 1954. Новая ископаемая жирафа из Монголии. Тр. Палеон. ин-та АН СССР, т. XLVII, стр. 172—180. — 1959. Новые данные по ископаемой жирафе из рода *Samotherium*. *Vertebr.* Palas., vol. III, n° 2, стр. 97—103. Громова В. И., 1931$_1$. Первобытный бык, или тур (*Bos primigenius* Bojanus) в СССР. Ежег. Зоол. муз. АН СССР, т. XXXII, вып. 3, стр. 293—364. — 1931$_2$. О новой ископаемой антилопе из Забайкалья. Ежег. Зоол. муз. АН СССР, т. XXXII, вып. 1, стр. 127—134. — 1935$_1$. Первобытный зубр (*Bison priscus* Bojanus) в СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. II стр. 77—204. — 1935$_2$. О распространении остатков овцебыка *Ovibos moschatus* Zimm. в Восточной Европе и Северной Азии. Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 1, стр. 101—112.

Ковалевский В. О., 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelocus*. Изв. Имп. об-ва любит. естествозн., антропол. и этногр., т. XVI, стр. 1—59. Короткевич О. Л., 1957. Жирафи бериславської гіппаріонової фауни. Тр. Ин-та зоол. АН УРСР, т. XV, стр. 129—140.

Павлова М. В., 1910. Описание ископаемых остатков млекопитающих Троицкосавско-Кяхтинского музея. Тр. Троицкосавско-Кяхтинск. отд. Приамурск. отд. Русск. геогр. об-ва, т. VIII, вып. 1, стр. 21—59. Пидопличко И. Г., Флеров К. К., 1952. Новая форма оленя из плиоцена юга Украины. Докл. АН СССР, т. LXXXIV, № 6, стр. 1239—1242.

Соколов И. И., 1949. Об остатках полорогих (Bovidae, Mammalia) из ср. миоцена Северного Кавказа. Докл. АН СССР, т. LXVII, № 6, стр. 1101—1104.— 1952. О нахождении остатков полорогих (Bovidae, Mammalia) в нижнемиоценовых отложениях Западной Гоби. Тр. Палеон. ин-та, т. XLI, стр. 155—158. — 1953. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XIV, стр. 1—295. — 1955. Новые виды антилоп третичной фауны юга СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XVII, стр. 217—223. — 1959. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla). Фауна СССР. Млекопитающие, т. 1, вып. 3. Зоол. ин-т АН СССР, нов. сер., № 71, стр. 1—639.

Флеров К. К., 1934$_1$. О географическом распространении и систематике лосей. Докл. АН СССР, сер. А. 1—4. — 1934$_2$. О некоторых географических и исторических изменениях евразийских копытных. Докл. АН СССР, сер. А. — 1935. Северный олень из палеолита Сибири. Изв. Гос. Акад. ист. мат. культ., вып. 118—2260, стр. 271—273, 1938. Об остатках Ungulata из Бер Пак-Дачы. Докл. АН СССР, т. XXI, № 1—8, стр. 95—96. — 1950. Морфология и экология оленеобразных в процессе их эволюции. Мат. по четвертичн. периоду СССР, 2, стр. 50—69. — 1952. Кабарги и олени. Фауна СССР, т. 1, вып. 2, стр. 1—255. См. также: Flerow C. C., 1931, 1933.

Хоменко И. П., 1910. *Helladotherium Duvernoyi* Gaudry из окрестностей с. Тараклии Бендерского уезда. Тр. Бессар. об-ва естеств., т. II, вып. 1, стр. 1—11. — 1913. Мэотическая фауна села Тараклии Бендерского уезда Бессарабской губ. Ежег. по геол. и минер. России, т. XV, вып. 4—6, стр. 107—143.

Щеглова В. В., 1949. Большерогие олени, их систематическое положение и стратиграфическое распределение. Автореф. диссерт. — 1950. О систематическом положении и истории развития большерогих оленей. Докл. АН СССР, т. LXXIII, № 4, стр. 813—816.

Abel O., 1904. Über eine Fund eine von *Sivatherium giganteum* bei Adrianopol. Sitz. der Kaiserl. Akad. der Wissenschaf. in Wien. Bd. CXII, Abt. I. Arambourg C., 1948. Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolpho et de la basse valée de l'Omo. Mus. Nat. Hist., t. 1, fasc. III, pt. 2, pp. 231—558. Azzaroli A., 1953. The deer of the Weybourn crag and Forest Bed of Norfolk. Bull. of Brit. Mus. (Nat. Hist.), geol., vol. 2, No. I, pp. 1—96.

Blainville M., 1816. Sur plusieures espèces d'animaux mammifères, de l'ordre des ruminants. Bull. Sci. Soc. Phil. Paris, pp. 73—82. Boule M. et Teilhard de Chardin P., 1928. Le paléolithique de la Chine. Arch. de l'Inst. Paléont. Hum., Mem. 4, pp. I-VIII, 1—137. Bohlin B., 1927. Die Familie Giraffidae. Pal. Sinica, Ser. C, vol. IV, fasc. I. — 1935. Some remarks on fossil Giraffidae. Pal. Sinica, Ser. C, vol. IV, fasc. I. Brooke V., 1878. On the classification of the Cervidae, with a synopsis of the existing species. Proc. Zool. Soc. London, pp. 883—920.

Carlsson A., 1926. Über die Tragulidae und ihre Beziehungen zu den übrigen Artiodactyla. Acta Zoologica, Stockholm, Bd. VII, SS. 69—100. Carotte E., 1922. Cervidae actuales y fosiles de Sud. America. Revision de las formas extiguidas, Revieta col Museo de la Plata, t. XXVI, pp. 393—472. Colbert L., 1936. Tertiary Deer discovered by the American Museum Expedition. Amer. Mus. Nov., No. 854. — 1933. A skuil and Mandible of *Giraffokeryx punjabiensis* Pilgrim. Amer. Mus. Nov., No. 632, pp. 1—14. — 1935$_1$. Distributional and Phylogenetic studies on Indian fossil Mammals. The classification and the phylogeny of the Giraffidae. Amer. Mus. Nov., No. 874, pp. 1-15. — 1935$_2$. *Palaeotragus* in the tung-gur formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 874, pp. 1—17. — 1941. The Osteology and Relationships of *Archaeomeryx*, an Ancestral Ruminant. Amer. Mus. Nov., No. 1135, pp. 1—24. Crusafont Pairo M., 1952. Les Jirafidos fosiles de Espana. Consej sup. Inkest. Cientif. Deput. prov. Barcelona, Mem. y communic. Inst. Geol., t. VIII, pp. 1—240.

Dietrich W., 1937. Pleistozäne Giraffiden und Bovinen aus Oldoway, Deutsch Ostafrica. Wissensch. Erg. der Oldoway-Expedition, 1913. Neue Folge, Hf. 4. — 1938. Zur Kenntnis der oberpliocänen echten Hirsche. Zeitschr. Deutsch. Geolog. Geselsch. Bd. 90, Hf. 5 1942. Altestquartäre Säugetier aus der Südlichen Seregenti. Deutsch. Ostafrica. Palaeontogr., Bd. XCIV, Abt. A, Lief. 3—6, SS. 43—133.

Edwards A., 1864. Recherches anatomiques, zoologiques et paléontologiques sur la famille des chevrotains. Ann. Sci. Nat., Zool., Paris, ser. 5, vol. II, pp. 49—167.

Fitzinger L., 1873. Die Gattungen der Familie der Hirsche (Cervi) nach ihrer natürlichen Verwandtschaft, Sitz. Ber. Akad. Berlin, vol. LXXXI, pt. X, SS. 332—362. Baltimore, No. 4. Falconer H., 1868. Palaeontological memoires and notes. London, vol. I, pp. 1—590; vol. II, pp. 1—675. Falconer H. and Cautley, 1846—1849. Fauna antiqua sivalensis. Pls. I—XCII, A—R. Filhol H., 1891. Étude sur les mammifères fossiles de Sansan. Ann. Sci. géol., t. XXI, pp. 1—319. Flerow C., 1931. On the generic characters of the familie Tragulidae. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., pp. 75—79. — 1933. Review of the palaearctic reindeer or Caribou. Journ. of Mammalogy, vol. 14. Fraser F., 1951. Vestigial metapodials in the Okapi and Giraffe. Proc. Zool. Soc. London, vol. 121, pt. 1—4, pp. 315—317. Frick C., 1937. Horned Ruminants of North America. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXIX, pp. 1—669.

Gaudry A., 1861$_1$. Note sur les Antilopes trouvées à Pikermi (Gréce). Bull. Soc. Géol. France, 2 ser., vol. XVIII, pp. 388-400. — 1861$_2$. Note sur la Giraffe et l'*Helladotherium* trouvés à Pikermi (Gréce). Bull. Soc. Géol. France, 2 ser., t. XVIII. — 1862—1867. Animaux Fos-

siles et Géologie de l'Attique. Paris, pp. 1-474. Atlas. — 1873. Animaux vertébrés fossiles du Mont Leberon. Paris, pp. 1—180. Gervais P., 1852. *Cervus Matheroni*. Bull. Acad. Sci. Montpell., p. 10 (ex Gervais, 1859).

Hilzheimer M., 1922. Über die Systematik einiger fossilen Cerviden. Neues Jahrb. Miner. Geol. und Palaeont. A, Nr. 22, SS. 712—717; Nr. 23, SS. 741—749. Hooijer D., 1956. *Epileptobos* gen. nov. for *Leptobos groeneveldtii* Dubois from the middle pleistocene of Java. Zool. Mededel. Rijksmus. Naturl. Hist. de Leiden, vol. XXXIV, No. 17, pp. 239-241. — 1958. Fossil Bovidae from the Malay Archipelage and the Punjab. Zool. Verhandel, No. 38, pp. 1—112. Hopwood, 1934. New Fossil Mammals from Olduvai, Tanganyika Territory. The Ann. and Mag. of Nat. Hist., No. 83. — 1936. New and little known Fossil Mammals from the Pleistocene of Kenya Colony and Tanganyika Territory. The Ann. and Mag. of Nat. Hist., No. 102.

Joleaud L., 1937. Remarques sur les giraffides fossiles d'Afrique. Mammalia, t. I, pp. 85—96.

Kahlke H., 1951. Der altpleistozäne Verticornis-Kreis und Frage der Entstehung der Riesenhirsche (*Megaceros*). Hallesch. Jahrb. Mitteldeutsch. Erdgesch., Bd. I. — 1956. Die Cervidenreste aus den ältpleistozänen Ilmkiesen von Süssenborn bei Weimar. Teil. I u. II. Academie-Verl. Berlin. Kahlke H. and Hu Chang-Kang, 1957. On the Distribution of *Megaceros* in China. Vert. Palas., vol. I, pp. 274—283.

Lankester Ray, 1901. On *Okapia* a new Genus of Giraffidae from Central Africa. Proc. Zool. Soc. of London, vol. II, pp. 472—474. Liechtenstein, 1814. Die Gattung Antilope. Mag. Ges. Freunde Berlin, Bd. VI, SS. 147—182. Loomis F., 1928. Phylogeny of the Deer. Amer. Journ. Sci, V ser., vol. XVI, No. 96. Lydekker R., 1898. The Deer of all Lands a history of the family Cervidae living and extinct. London. — 1915. Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (Natur. Hist.), vol. IV, Artiodactyla, families Cervidae, Tragulidae, Camelidae, Suidae, Hippopotamidae, London.

Major S. J. F., 1888. Sur un gisement d'ossements fossiles dans l'ile de Samos, contemporains de l'age de Pikermi. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 107. — 1891. On the fossil Remains of species of the family Giraffidae. Proc. of the Zool. Soc. of London. — 1891. Considération nouvelles sur la faune de Vertébrés du Miocène supérieur dans l'ile de Samos. C. R. Acad. Sci. Paris, t. CXIII, pp. 608—610. Matsumoto H. and H. Mori, 1956. On the Mammals of the very Late Pliocene fossiliferous Zone at Kanamori, Hanaizumi, Nishiiwai District, Province of Rikuchû. Zool. Magaz., Tokio, vol. 65, No. 6, pp. 239—249. Matthew W., 1906. Osteology of *Blastomeryx* and Phylogeny of the American Cervidae. Bull. Mus. Nat. Hist., vol. XXVII, art. XXVII, pp. 535—562. Matthew W., Granger W., 1924. New Insectivores and Ruminants from the Tertiary of Mongolia with remarks on the correlation. Amer. Mus. Nov., No. 105, pp. 1—7. — 1925. New Ungulates from the Ardyn-Obo formation of Mongolia. Amer. Mus. Nov., No. 195, pp. 1—12. — 1929. Critical observation upon Siwalik Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LVI, pp. 437—560. Mecquenem R., 1924—1925. Contribution à l'etude des fossiles de Maragha. Ann. Paléont., vol. XIII, pp. 135—160; vol. XIV, pp. 1—64. Merla G., 1949. Y *Leptobos* Rütim. italiani. Palaeontogr. italiana, t. XLVI, nov. ser., t. XVI, pp. 41—155.

Pavlow M., 1913, 1914 (1915). Mammifères tertiares de la Nouvelle Russie. Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, t. XVII, fasc. 3, pp. 1—68; fasc. 4, pp. 1—52. 1914_1. Apercu sur la nouvelle faune des mammifères tertiaires de la Russie meridionale. Ann. Geol. Miner. Russie, t. XVI, n°. 7—8, pp. 131—190. Pilgrim G., 1911. The fossil Giraffidae of India. Palaeont. Ind., New Ser., IV, No. I, pp. 1—29. — 1939. The fossil Bovidae of India. Paleont. Indica, New Ser., vol. XXVI, mem. No. I, pp. I—356. — 1941. The dispersal of the Artiodactyla. Biol. Review, vol. XVI, No. 2, pp. 134—163. Pilgrim G. and Hopwood A., 1928. Catalogue of the pontian Bovidae of Europe. London, pp. 1—VIII, pp. 1—106. Pohlig H., 1892. Die Cerviden des Thüringischen Dilluvialtravertines mit Beiträgen über andere Dillwiale and über recente Hirschformen. Palaeontogr., Bd. 39, pp. 215—262.

Reynolds S., 1929. The giant Deer. A Monograph of the British Pleistocene Mammalia. Palaeontol. Soc. London, vol. III, p. III. Rodler A und Weithofer K., 1890. Die Wiederkäuer der Fauna von Maragha. Denkschr. Akad. Math. Nat. Kl., Bd. 57, Wien. Roth J. und Wagner A., 1885. Die fossilen Knochenüberreste von Pikermi. Abh. mathem. naturwiss. Kl. Bayer. Akad. Wiss., Bd. VII, SS. 371—525. Rütimeyer L., 1877. 1878. Die Rinder der Tertiär-Epoche nebst Vorstudien zu einer Natürlichen Geschichte der Antilopen. Abh. Schweiz. Paläont. Ges., Pt. I, Bd. IV, SS. 1—72; Pt. II, Bd. V, SS. 73—208. — 1881, 1883. Beiträge zur einer Natürlichen Geschichte der Hirsche. Abhandl. Schweiz Paläont. Geselsch. Bd. III, VII, VIII, X. Ryziewicz Z., 1955. Systematic place of the fossil Muskox from the europaeian diluvium. Wroclaw, pp. 5—74.

Schlosser M., 1886. Beiträge sur Kenntnis der Stammesgechichte der Hufthiere und Versuch einer systematik der Paar und Unpaarhufer. Morph. Jahrb., Bd. 12, SS. 1—136, Pls. 1—6. — 1904. Die fossil Cavicornier von Samos Beitr. Paläont. Goel. Oest.-Ung., Bd. XVII, SS. 21—118. — 1924. Tertiary Vertebrates from Mongolia. Palaeont. Sinica, Ser. C, vol. I, fasc. I. Schwarz E., 1937. Die Fossilien Antilopen von Oldoway Expedition. 1913. Wissensch. Ergebn. d. Oldoway Exped., Neue Folge, Nr. 4, SS. 7—90. Senyurek S., 1954. A study of the remains of *Samotherium* found at Taskinpasa. Rev. Fac. Lang. Hist. Geogr. Univ. Ankara, t. 12, No. 1—2, pp. 1—32. Simionescu et Dobrescu H., 1939. Mamiferele pliocene dela Cimislia. (România). Acad. Româna publ. Fond. vas. Adam., t. IX, N. LI, pp. 1—23. Singer R. and Bone E., 1957. The fossil giraffes of Africa. Res. des Communic. V Congr. Intern. INQuA. Madrid-Barselona, p. 175. Sokolov I. I., 1958. On the postcranial sceleton and the outward appearance of *Spirocerus kiakhtensis* M. Pavlova. Vert. Palas., vol. III, No. I, pp. 24—33.

Teilhard de Chardin P. a. Piveteau J., 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (China). Ann. de Paléont., t. 19, pp. 3—134. Teilhard de Chardin and Trassaert M., 1937. The Pliocene Camelidae, Giraffidae and Cervidae of South Eastern Shansi. Palaeont. Sinica; new ser., C, No. I, pp. 1—56. Trofimov B., 1957. Nouvelles données sur les Ruminantia les plus anciens d'Asie. Cursillos y Confer. Inst. «Lucas Mallada», n° 4, pp. 137—141. Madrid. — 1958. New Bovidae from oligocene of Central Asia. Vert. Palas., vol. 2, No. 4, pp. 243—247.

Viret J., 1929. Les faunes de Mammifères de l'Oligocène de la Limagne bourbonnaise. Ann. de l'Univ. de Lyon, nouv. ser. I, pt. 47, I.

Wagner A., 1848. Urweltliche Säugethierreste aus Griechenland. Abh. Bayer. Akad. Wissensch., Bd. V, SS. 333—378. — 1857. Nëue Beiträge zur Kenntniss der fossilen Säugethier-Ueberreste von Pikermi. Abh. math.-physik. Kl. Nayer. Akad. Wissensch., Bd. VIII, Abt. I, SS. 109—158.

Zdansky O., 1925. Fossile Hirsche Chinas. Palaeont. Sinica, Ser. C, vol. II, fasc. 3.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Названия родов и подродов выделены курсивом

А

Abelia 34
Aceratheriinae 325, 326, 327
Aceratherium 48, 52, 53, 54, 323 326, 327
Achaenodon 344, 346
Achaenodontinae 345
Achtiaria 379
Acinonyx 56, 223, 228
Acmeodon 79
Acomys 155
Acreodi 188
Acrodelphidae 174, 176
Adapidae 45, 94, 95, 97
Adapis 91, 96
Adapisorex 79
Addax 388
Adelomys 126
Adelopithecus 101
Adenota 385
Aelurocyon 211
Aeluroidea 218
Aelurogale 226
Aenocyon 203
Aeotragus 407
Aepinacodon 348
Aepycerus 365, 384, 385
Aftonius 395
Agabelus 177
Agispelaginae 127, 132
Agispelagus 52, 132, 133
Aglaocetus 181
Agnatocastor 126, 144
Agnopterus 52
Agorophiidae 173, 174, 176
Agriochoeridae 47, 342, 343
Agriotherium 48, 215
Ailuravus 135
Ailuromachairodus 226
Ailurus 199
Alachtherium 234
Alce 374
Alcelaphinae 384, 388
Alcelaphus 389
Alces 55, 374, 376, 377
Alcicephalus 379
Alilepus 133, 134
Allaceropinae 325, 326
Allacerops 51, 52, 326
Allactaga 56, 148, 149, 150, 151
Allactaginae 148
Allactagulus 150
Allohippus 48, 302
Allolagus 133
Allophaiomys 165
Allotheria 25, 33, 35, 36, 63, 64, 72
Alopecodon 203
Alopex 56, 201
Alticamelinae 47, 357, 358
Alticamelus 358
Alticola 169
Amblycastor 54, 141, 142, 143
Amblypoda 252, 292
Amebelodontinae 262, 267
Ammodon 346
Ammodorcas 386
Ammotragus 393
Amphechinus 80, 81
Amphibos 401
Amphicetus 181
Amphicyon 205
Amphicyoninae 52, 53, 199, 205
Amphicynodontinae 199
Amphicynopsis 205
Amphidon 67
Amphidontidae 65
Amphidyromys 147
Amphidorotherium 83
Amphilaginae 126, 127, 130
Amphilestinae 65
Amphimerycidae 44, 46, 342, 361, 362
Amphimeryx 362, 363
Amphipithecus 95, 98
Amphirhagatherium 348
Amphitheriidae 65
Amphitherium 68
Amphitragulus 52, 363, 369, 370
Amynodon 319, 320, 321
Amynodontidae 47, 295, 296, 316, 319, 321
Amynodontopsis 321
Anacharsis 177
Anagale 74, 94
Anagalidae 46, 95, 97
Anancinae 47, 262, 267
Anancus 48, 54, 55, 267
Anaptogonia 169
Anaptomorphidae 94, 95, 97
Anatolomys 169
Anchitheriinae 289, 297
Anchitheriomys 144
Anchitherium 53, 290, 289, 298, 299
Ancodon 348
Ancodus 348
Ancylotherium 308, 310
Andrewsarchus 186, 189, 190, 191
Anicanodonta 112
Ankylodon 80
Anoa 407
Anomalomys 169
Anomaluridae 126, 128
Anoplotheriidae 46, 342, 343, *Anoplotherium* 338, 342
Anthracobune 348
Anthracohius 348
Anthracokeryx 348
Anthracomys 155
Anthracosenex 348
Anthracothema 348
Anthracotheriidae 45, 342, 343, 344, 346
Anthracotherium 52, 59, 342, 347, 348
Anthropoidea 47, 91, 95, 97
Antidorcas 384, 385
Antifer 378
Antilocapra 21
Antilocapridae 47, 48, 342, 361, 363
Antilope 385, 387, 396, 397, 398
Antilopinae 384
Antilospira 407
Anurosorex 83
Apatemyidae 46, 74, 91, 94, 95, 97
Apistomys 169
Apheliscidae 74, 75, 76
Aphelops 330
Aplodontidae 126, 128
Apodemus 153, 154, 155
Apternodontidae 74
Aprotodon 24, 52, 328, 330
Apterodon 193
Araeocyon 204
Aralomys 52, 156, 157, 158
Aralotherium 322, 323
Archaelurus 226
Archaeoceti 171, 172, 173, 174, 176
Archaeodelphis 173
Archaeohippus 289, 299
Archaeohiracidae 243
Archaeolagus 134
Archaeolambda 248, 251

Archaeolambdidae 43, 248, 249, 250
Archaeomeryx 342, 362, 363
Archaeonycteridae 88
Archaeopithecidae 243
Archaeopteropus 89
Archaeotherium 346
Archidiskodon 48, 55, 261, 269, 270, 271
Archonta 74
Arctamphicyon 205
Arctocyon 37
Arctocyonidae 110, 183, 184, 185, 186, 188, 194
Arctocyoninae 186
Arctodus 217
Arctoidea 199, 232
Arctomeles 212
Arctomyoides 140
Arctomys 140
Arctostylopidae 243, 244
Arctostylops 244
Arctotherium 217
Ardynia 316, 317
Ardynictis 188, 189
Ardynomys 52, 122, 126, 137, 157
Arretotherium 348
Arsinoitheriidae 280
Arsinoitherium 278
Artiodactyla 33, 35, 36, 72, 337, 339, 340, 342, 357
Arvicola 165, 166, 167
Asinus 302
Astrapotheria 35, 36, 43, 72, 244, 280
Astrapotheriidae 280
Astrapotherioidea 245
Astrapotherium 245
Atalonodon 313
Atelodon 293
Atherurinae 144
Atlanthropus 106
Australopithecinae 103, 108
Australopithecus 103, 105
Australomys 131
Australoportax 400
Axis 55

B

Babirussa 345, 355
Bachitherium 367, 368
Baiomys 169
Balaena 31, 179
Balaenidae 173, 174, 179
Balaenopteridae 173, 174, 179
Baluchitherium 322, 323
Baranomys 169
Barylambda 248
Barylambdidae 248, 249
Barytheriidae 275
Barytherioidea 257, 258, 275
Barytherium 260, 275
Basilosauridae 173, 174, 175
Basilosaurus 175, 176
Bathyergidae 122, 126, 128, 135, 137
Bathyerigoides 126
Bathyopsis 254
Bathyopsoides 254
Belosphyus 177
Benaratherium 52, 325
Bdeogale 195
Bibos 407
Bienotherium 34
Birgerbohlinia 383
Bison 48, 49, 55, 56, 365, 402, 403 404, 405
Bisulca 357
Blarina 82
Blarinella 82
Blarinomys 169
Blastomeryx 363, 369, 379
Bohlinia 383
Boochoerus 346
Boopsis 395
Borophaginae 199
Borhyaenidae 48, 70
Borhyaenoidea 70
Bos 48, 56, 393, 401, 402, 403, 405, 406
Boselaphinae 396
Boselaphus 396, 407
Bothriomys 168
Bothriodon 53, 348
Bovidae 337, 341, 342, 357, 361, 363, 378, 383, 394, 408
Bovinae 384, 396, 398, 407
Bovoidea 363
Brachicyon 204
Brachydiastematherium 293, 306
Brachyerix 80
Brachymys 147
Brachyodon 345
Brachyodus 348
Brachypotherium 53, 328, 330
Brachyprotoma 213
Brachypsalis 211
Brachyrhynchocyon 204
Brachyscirtetes 151
Brachytherium 367
Bradypodidae 111, 115
Bramatherium 382
Brancatherulum 42
Brontopinae 303
Bronlops 293, 304, 305, 306
Brontotheriidae 45, 52, 286, 289, 292, 296, 297, 303
Brontotheriinae 303
Brontotherium 293
Bubalidinae 388
Bubalinae 388
Bubalus 365, 401, 402
Bucapra 407
Budorcas 390, 396
Buffelus 401
Bularchus 408
Bunaelurus 206
Bunolistriodon 351
Bunolophodon 263

C

Cadurcodon 320, 321
Cadurcopsis 321
Cadurcotherium 320, 321
Caenolestidae 48, 69, 70
Caenolestoidea 69, 70
Caenolophus 316, 317
Caenomys 147
Caenopinae 44, 47, 325
Cainotheriidae 47, 342, 343, 345
Calippus 302
Callophoca 234
Callorhinus 233
Callosciurinae 138
Cambayella 385
Camelidae 44, 60, 342, 358
Camelinae 357, 358
Camelops 358
Camelus 49, 56, 357, 360, 361
Canidae 29, 34, 44, 45, 53, 54, 182, 183, 194, 196, 199
Canimartes 211
Caninae 199
Canis 55, 56, 196, 200, 201, 202, 223
Canoidea 193, 194, 196, 197, 199
Capra 365, 384, 390, 391, 392, 393, 398, 400
Capreolus 374, 375, 376
Capricornis 390, 396
Caprinae 384, 389
Caprolagus 134
Cardiocraniinae 148
Carnivora 35, 36, 43, 58, 59, 72, 182, 183
Caroloameghiniidae 70
Carpolestidae 91, 94, 95, 97
Castor 32, 54, 55, 84, 142, 144
Castoridae 45, 54, 120, 121, 126, 128, 135, 141
Castoridinae 141
Castorinae 141
Castoroides 144
Cavicornia 383
Caviidae 135
Cavioidea 118
Cebidae 47, 49, 95, 98
Cebochoeridae 46, 342, 343, 344
Cedromys 137
Celebochoerus 355
Centetidae 85
Cephalogale 215
Cephalophinae 384, 407
Cephalophus 408
Cephalorhynchus 178
Cephalotropis 181
Ceratomorpha 286, 289, 294, 296 310
Ceratorhinus 330
Ceratotherium 297, 332
Cercopithecidae 95, 98, 102, 103
Cercopithecinae 99, 101
Cercopithecus 99, 101
Cernictis 211
Cervalces 377
Cervavitus 54, 372, 373
Cervidae 45, 60, 337, 341, 342, 361, 363, 368, 376, 377
Cervinae 46, 47, 48, 363, 369, 372, 374, 375, 376, 377
Cervocerus 372
Cervoidea 363
Cervulinae 369, 370, 372
Cervulus 371
Cervus 54, 56, 369, 371, 372, 373, 375, 376, 377
Cetacea 35, 36, 44, 72, 171, 174
Ceterhinops 178
Cetotheriidae 173, 174, 179, 180, 181

Cetotheriomorphis 181
Cetotheriopsis 180
Cetotherium 180, 181
Chadronia 189
Chakvaromys 140
Chalicotheriidae 45, 286, 289, 292, 296, 297, 307
Chalicotheriinae 292, 307, 308
Chalicotherium 309, 310
Chasmotherium 311, 313
Chersonotherium 379
Chilotherium 24, 48, 54, 328, 329, 330
Chionomys 165
Chiromyoides 94
Chiroptera 72, 86, 87, 88, 89
Chleuastochoerus 350
Choerodon 346
Choeroclaenus 339
Choerolophodon 54, 264, 265
Choeromeryx 348
Choeropotamidae 43, 46, 342, 343
Choeropsis 350
Chrysochloridae 74, 75, 76
Chrysochloris 73, 74
Chrysocyon 196, 203
Cingulata 112, 115
Citellus 56, 138, 140
Claenodon 339
Clethrionomys 163, 164, 166, 167
Climacoceras 47
Coelodonta 49, 56, 331, 332
Colobinae 99, 101, 102
Colobotis 140
Colobus 99, 101
Colodon 51, 311, 312
Colodontinae 311
Colus 390
Condylarthra 35, 36, 72, 235, 237, 241, 247, 248, 257, 278, 292, 339, 340
Condylurinae 83
Conepatus 213
Connochaetes 388, 389
Conodontes 143
Conohyus 52, 345, 351, 352
Conoryctinae 110
Copemys 168
Cophocetus 181
Cornwallius 285
Coryphodon 248, 249, 250
Coryphodontidae 248, 249
Coryphomys 155
Cosomys 169
Creodonta 47, 110, 182, 183, 184, 185, 196, 197
Creotarsidae 183
Cricetidae 52, 120, 126, 128, 147, 148, 153, 155, 157, 159, 166, 167
Cricetinae 120, 156
Cricetinus 169
Cricetodon 120, 126, 148, 156, 158, 159
Cricetodontidae 156
Cricetops 52, 156, 157, 158
Cricetulus 55, 120, 158, 160
Cricetus 54, 120, 158, 159
Criotherium 54, 394, 395
Crisochloridae 74—76
Crisochloris 74, 76
Cristidentinus 311
Crocidura 73, 82
Crocidurinae 82
Crocuta 48, 53, 54, 56, 222, 223
Cryptomeryx 368
Cryptoprocta 220
Cryptoproctinae 220
Ctenodactylidae 126, 128
Cuon 202, 203
Cuvierioninae 267
Cuvieroniinae 262
Cyclomylus 138
Cylindrodon 138
Cylindrodontidae 122, 126, 128, 137, 151
Cynailurus 228
Cynocephalidae 86, 88
Cynocephalus 86, 101
Cynodesmus 202
Cynodictis 202
Cynomys 140, 141
Cyon 202
Cyrnaonyx 214
Cystophorinae 234

D

Daeodon 346
Damacerus 372
Damalavus 389
Damaliscus 389
Damalops 389
Daphoenodon 205
Daphoenus 202
Dasypodidae 111, 112, 115
Dasypus 112
Dasyuridae 70
Dasyurodon 193
Dasyuroidea 70
Daubentonia 91
Daubentoniidae 95, 97
Decennatherium 383
Decticadapsis 135
Deinotheriidae 259, 261, 275
Deinotherioidea 257, 258, 260, 261, 275
Deinotherium 54, 274, 275
Delphinavus 177
Delphinidae 174, 176, 177
Delphininae 177
Delphinodon 177
Delphinopsis 178
Delphinus 177
Deltatheridium 73, 77
Deltatheridiidae 74, 75, 76, 77
Deltatherium 77
Deltatheroides 77
Dendrohyrax 279, 280
Dendromyinae 152, 153
Deperetella 312, 313
Deperetia 408
Dermoptera 35, 36, 72, 74, 85, 86, 88
Desmagale 84
Desmana 54, 56, 73, 84
Desmaninae 83, 84, 85
Desmatolagidae 119, 128
Desmatolagus 130, 133
Desmatotherium 312
Desmatotitan 303
Desmodontidae 89
Desmostylia 35, 72, 282, 283, 285
Desmostylidae 282, 285
Desmostyliformes 285
Desmostylus 284, 285
Diacodexis 339, 342, 344
Diacodon 79
Diadiaphorus 240
Diamanthomys 126, 127
Dicerorhininae 52, 325 330,
Dicerorhinus 34, 49, 53, 54, 55, 56, 297, 330, 331
Diceros 54, 297, 331
Dichoune 342, 344
Dichobunidae 43, 46, 340, 342, 343, 344
Dicoryphochoerus 355
Dicrocerus 53, 342, 370, 371, 372
Dicrostonyx 162, 163
Didelphidae 48, 69, 70
Didelphis 69
Didelphodus 77
Didelphoidea 70
Didimictis 198
Didolodontidae 236, 241
Didymoconus 188, 189
Dimylechinus 80, 81
Dimylidae 46, 74, 76
Dinaelurus 226
Dinailurictis 226
Dinaromys 169
Dinictis 225
Dinocerata 35, 36, 72, 248, 249, 252, 292
Dinofelis 228
Dinohyus 346
Dinopithecus 101
Dipodidae 120, 126, 128, 145, 147
Dipodinae 125, 148
Dipodomis 122
Dipoides 144
Diprotodontia 69
Diprotodontidae 70
Dipsalidictides 190
Dipus 150, 151
Dissacus 189
Dissopsalis 186
Djadochtatherium 63
Docodon 67, 75
Docodonta 33, 34, 62, 66, 67
Docodontidae 34, 65, 67
Dolichopithecus 101
Dolichodoryceros 375
Dolichorhininae 303
Dolichorhinoides 305
Dolichorhinus 293, 304
Dolomys 169
Domnina 82
Dorcabune 368
Dorcadoryx 385
Dorcadoxa 385
Dorcatherium 368
Dorudontidae 174, 175
Dremotherium 369, 370
Dromomerycinae 47, 48, 369
Dromopantera 34
Dryolestidae 65
Dryopithecinae 103
Dryopithecus 48
Duboisia 407

Dugong 281, 282
Dugongidae 281, 282
Duplicidentata 35, 43, 72, 117, 118, 119, 125, 127, 128, 129, 130
Dusicyon 203
Dyromys 146, 147
Dystichoceras 400

E

Echidna 62
Echinosoricinae 79, 80
Ectoconus 236, 237, 247
Ectocyon 237
Edentata 35, 36, 72, 111, 115, 117, 292
Elachoceras 254
Elaphodus 371
Elaphurus 377
Elasmotheriinae 325, 327, 330, 332
Elasmotherium 55, 332, 333
Elephantidae 50, 257, 258, 259, 261, 262, 268
Elephantinae 269, 270
Elephantoidea 258, 259, 261, 262
Elephas 258, 260, 270, 274, 275
Eligmodontia 169
Eliomys 147
Ellobius 165, 167
Elomeryx 348
Elotherium 345
Emballonuridae 88
Embolotheriinae 293, 294, 303, 306
Embolotherium 293, 306, 307
Embrithopoda 35, 36, 45, 46, 72, 258, 260, 278, 280
Emmenodon 269
Emperodon 79
Endotheriidae 74, 76
Endotherium 42, 72, 74, 75, 76, 85
Enhydriodon 214
Enhydrocyon 204
Entelodon 51, 345, 346
Entelodontidae 44, 45, 47, 341, 342—346
Entelodontinae 345
Entomolestes 80
Eobasileus 254
Eocerus 396, 397
Eoconodon 185
Eoentelodon 346
Eofelis 226
Eohaplomys 126
Eohippus 289, 291
Eomellivora 206, 211
Eomoropinae 292, 307
Eomoropus 308
Eomyidae 47, 128, 135
Eostylocerus 371, 372
Eothenomys 169
Eotherium 282
Eotheroides 282
Eotitanops 293
Eotragus 53, 363, 396, 397
Eotrigonias 51, 325
Eozostrodon 34
Epiaceratherium 326
Epieuryceros 378
Epihippus 289
Epileptobos 407
Epimachairodus 225
Epimanteoceras 51, 304, 305
Epitriplopus 316
Epoicotheriidae 115
Equidae 108, 286, 289, 290, 291, 295, 296, 297, 357
Equinae 57, 289, 297, 299
Equoidea 108, 289, 297
Equus 48, 49, 55, 56, 289, 290, 291, 292, 300, 302
Erethizontidae 128
Ergilobia 345
Ergilia 51
Erignathus 235
Erinaceidae 45, 74, 75, 76, 79, 81, 82, 85
Erinaceinae 79, 80, 81
Erinaceus 73, 80, 81
Estonichidae 108
Etadonomys 168
Euangelistes 75
Eubelodon 266
Eucastor 144
Euceratherium 395
Eucetotherium 181
Euchoretinae 148
Eucladocerus 55, 373, 374
Eucreodi 197
Eudinoceras 248, 249, 250
Euhapsis 144
Eumeryx 369, 370
Eumetopias 233
Eumys 126, 167
Eumysodon 52, 157, 158
Euoplocyon 204
Eupantotheria 36, 66, 67, 68
Euprotogonia 238
Eurhinodelphidae 174, 176
Eurylambda 67
Eurymylidae 125, 127, 128, 130
Eusmilus 225
Eutamias 141
Eutheria 13, 27, 33, 35, 36, 37, 42, 69, 70, 71, 72, 73, 94
Eutypomyidae 46, 128
Eutypomyinae 141
Evotomys 163

F

Felidae 29, 44, 45, 52, 54, 183, 195, 196, 218, 220, 223
Felinae 223, 226
Felis 32, 54, 55, 56, 195, 196, 197, 226, 227, 228
Feloidea 182, 194, 197, 218, 219
Fennecus 203
Ferungulata 38, 72, 185
Fissipedia 27, 57, 182, 183, 184, 186, 193, 194, 195, 196, 197, 232
Floressomys 137
Fossa 220
Funambulinae 138

G

Galemus 84
Galeopithecidae 86
Galeopithecus 86
Galerix 80
Galidiinae 220
Galliaetatus 116
Gangicobus 408
Ganodonta 110
Gazella 48, 54, 55, 384, 385
Gazellinae 384
Gazelloportax 400
Gazellospira 407
Gelastops 77
Gelocidae 366
Gelocinae 366
Gelocus 363, 368
Genetta 195
Geniohyidae 279, 280
Geomyidae 128
Geotrypus 83
Gerbillinae 156
Gerbillus 159, 169
Germanomys 169
Gigantamynodon 321
Gigantocamelus 358
Gigantopithecinae 103
Gigantopithecus 103
Giraffa 363, 383
Giraffidae 54, 337, 342, 361, 363, 378
Giraffinae 379, 383
Giraffokeryx 379
Gliravus 126, 147
Glires 72
Gliridae 126, 128, 145, 147
Glirinae 145
Glirulus 147
Glis 146, 147
Globicephala 178
Glyptodontidae 111, 113, 115
Glyptodon 112, 113
Gnathabelodon 266
Gnathotitan 305
Gobiatheriidae 249, 252, 255
Gobiatherium 253, 255, 256, 334
Gobiocerus 363, 408
Gobiolagidae 128
Gobiomeryx 367
Gobitherium 333
Goniodontomys 169
Gonotelma 348
Gomphotheriidae 45, 47, 49, 257, 260, 261, 262, 268
Gomphotheriinae 259, 262
Gomphotherium 53, 261, 263, 264, 265
Gorgon 389
Grampus 178
Grangeria 292, 308
Graphiurinae 145
Grecoryx 400
Griquatherium 383
Gryphoca 234
Grypolithax 178
Grypiomeryx
Gulo 206, 208, 210
Gymnurechinus 80, 81
Gypsonictops 75, 79

H

Halichoerus 235
Halicozidae 281
Halicore 282
Halicoridae 281, 282

Halitherium 281, 282
Hapalidae 95, 98
Hapalodectes 189
Haplobunodon 348
Haplocyonoides 204
Haplocyon 204
Haplomastodon 267
Harpagolestes 189
Hegetotheria 242, 243, 244
Hegetotheriidae 243
Helaletidae 295, 296, 310, 311, 315
Helaletinae 311
Helarctos 218
Helicoceras 407
Helicophora 407
Helicoportax 407
Helicotragus 407
Helladotheriinae 378
Helladotherium 54, 378, 379, 382
Hemibos 401, 402
Hemiechinus 81
Hemigalinae 220
Hemimastodon 266
Hemimeryx 51, 52, 348
Hemionus 302
Hemipsalodon 193
Hemistrepsiceros 407
Hemisyntrachelidae 174, 176
Hemitragus 396
Henricosborniidae 243, 244
Heptacodon 348.
Herpestes 196
Herpestinae 220
Herpetoceles 181
Hesperoceras 407
Hesperoloxodon 274
Heterocetus 181
Heterocricetodon 168
Heterolagus 131
Heteromyidae 128
Heteromyoxus 147
Heterosorex 82
Heterosminthus 151
Heteroxerus 140
Hexaprotodon 350
Hicanodonta 112
Hipparion 59, 289, 290, 291, 292, 300, 301, 303
Hippidion 292, 289, 302
Hippohyus 355
Hippomorpha 286, 287, 288, 289, 292, 295, 296, 297, 303, 307
Hippopotamidae 342—344, 349
Hippopotamus 349, 350
Hipposideridae 88
Hippotigris 302
Hippotraginae 384, 386, 388
Hippotragus 388
Hispanotherium 333
Histriophoca 234
Holochilus 169
Homacodon 344
Homaladotheriidae 243
Hominidae 95, 98, 105, 106
Homo 106, 107, 108
Homoioceras 407
Homotherium 225, 226
Honanotherium 383
Hoplophoneus 225
Horatiomys 168
Hyaemoschus 363, 368
Hyaena 54, 55, 196, 221, 223, 224
Hyaenaelurinae 223
Hyaenarctos 54, 215
Hyaenictis 223
Hyaenidae 46, 53, 54, 183, 194, 218, 220
Hyaeninae 220, 221
Hyaenodon 19, 52, 185, 186, 190, 192
Hyaenodontidae 44, 46, 47, 183, 184, 185, 186, 190
Hyaenodontinae 190
Hydaspicobus 408
Hydaspitherium 382
Hydrochoeridae 120, 128
Hydrodamalidae 281, 282
Hydrodamalis 281, 282, 283
Hydromyinae 153
Hydropotinae 369
Hylobatidae 45, 95, 98
Hylochoerus 355
Hyoboops 348
Hyopotamus 348
Hyopsodontidae 236, 241, 340
Hyosus 355
Hyotheridium 77
Hyotheriinae 345, 350
Hyotherium 350, 352
Hyolitan 303
Hypercoryphodon 249, 250
Hypertragulidae 44, 261, 262, 342
Hypnomys 147
Hypogeomys 169
Hypohippus 289, 290, 299
Hypolagus 134
Hypsamynodon 321
Hypselephas 275
Hypsiprymnodon 63
Hypsodontus 53, 363, 408
Hyrachyidae 43, 279, 295, 296, 316
Hyrachyus 317
Hyracodon 317, 318, 319
Hyracodontidae 44, 45, 46, 47, 295, 296, 316
Hyracodontinae 316, 317
Hyracoidea 35, 36, 45, 47, 72, 258, 260, 278, 279, 280
Hyracolestes 186
Hyracotheriinae 289, 297
Hyracotherium 287, 289, 290, 291, 296
Hystricidae 54, 117, 126, 127, 128, 144
Hystricinae 144
Hystricoidea 126, 127, 134
Hystricomorpha 118, 126, 127
Hystricops 144
Hystrix 54, 126, 144, 145
Hydrochoeridae 128

I

Iacopsis 407
Ibex 392
Ictidopappus 198
Ictitheriinae 220, 221
Ictitherium 48, 54, 221
Ictops 73, 79
Indarctos 48, 54, 215, 216
Indomeryx 368
Indoredunca 385
Indotherium 382
Indotragus 400
Indratherium 382
Indricotheriidae 47, 286, 295, 296, 316, 322, 325
Indricotherium 51, 323, 324, 325
Indridae 95, 97
Iniopsis 177
Insectivora 35, 36, 59, 72, 73, 74, 76, 86, 188, 196
Interatheriidae 243
Ischyrictis 211
Ischyrocyon 204
Ischyromyidae 47, 118, 120, 121, 125, 126, 127, 128, 135, 138
Ischyromyinae 135
Ischyromys 135
Ischyrotomys 135
Ischyrosmilus 226
Isectolophidae 295, 296, 310
Isocetus 181
Isotemnidae 45, 243
Ixacanthus 177

J

Joderimys 168

K

Kanisamys 168
Karakaromys 126
Kenialagomyinae 127
Kenialagomys 131
Kentriodon 177
Kislangia 169
Kobikeryx 385
Kobus 385
Kolonocus 207
Kronokotherium 285
Kubanochoerinae 350, 352
Kubanochoerus 53, 352, 355

L

Lagenorhynchus 178
Lagodontidae 234
Lagomerycidae 342, 361
Lagomorpha 72, 125, 129, 130
Lagomyidae 125, 126, 127, 130, 131
Lagomyinae 127, 131, 132
Lagomys 131
Lagopsis 132
Lagurus 164, 165
Lagurodon 164
Lama 357, 358
Lambdotheriinae 303
Lambdotherium 293
Lamprolithax 178
Lantanotherium 80
Laolestes 68
Laphictis 211
Leecyaena 223
Leidymys 168
Leithia 147
Lemmus 56, 160, 162, 163, 165, 167
Lemur 96
Lemuridae 97
Lemuroidea 47, 91, 95, 96, 97

Leontiniidae 243
Leporidae 44, 45, 54, 59, 119, 125, 126, 127, 128, 130, 132
Leporinae 127, 132, 133
Leptarctinae 206
Leptictidae 46, 74, 75, 76, 78, 79
Leptictis 79
Leptobison 404, 407
Leptobos 48, 402, 403, 404, 407
Leptochoeridae 45, 342, 343
Leptocyon 203
Leptodelphis 177, 178
Leptophoca 234
Leptomys 135
Leptotomus 135
Leptotragus 388
Lepus 54, 55, 129, 131, 132, 133, 134
Libytherium 383
Limnocyoninae 190
Limnoecus 83
Limnohyops 293
Liolithax 177
Lissodelphis 178
Listriodon 48, 54, 351
Listriodontinae 345, 350, 351
Lithocranius 385
Litopterna 35, 36, 43, 72, 239, 240, 241, 245, 290
Lobodontinae 234
Longirostromeryx 369
Lophialetes 313, 314
Lophiaspis 313
Lophiobunodon 348
Lophiodochoerus 313
Lophiodon 311, 313
Lophiodontidae 43, 45, 295, 296, 310, 313, 315
Lophiomeryx 52, 367
Lophocricetus 169
Loris 96
Lorisidae 95, 97
Loxodonta 260, 275
Loxolithax 178
Lunatoceras 389
Lutra 208, 214
Lutravus 214
Lutreola 207
Lutrinae 206, 213, 232
Lybipithecus 101
Lycaon 204
Lycyaena 54, 221
Lynx 54
Lyrocerus 407

M

Macaca 99, 100
Macacus 99
Machaeroidinae 190
Machaeromeryx 369
Machairodontinae 24, 52, 190, 195, 223, 225, 226
Machairodus 48, 54, 55, 225
Macrauchenia 239, 240, 241
Macrauchenidae 239, 240, 241
Macrognathomys 168
Macrochirifer 178
Macropodidae 70, 71
Macroscelidae 74, 75
Macroscelididae 74, 76
Macrotarsomys 169
Macrotherium 309, 310
Madoqua 385
Majoria 169
Mammalia 14, 15, 19, 22, 27, 34, 61, 62
Mammocyon 205
Mammonteus 270
Mammut 268
Mammuthus 49, 56, 261, 270, 272, 273
Manatidae 281
Manatus 282
Manidae 115, 116
Manis 116
Manitscha 135
Manteoceras 293, 306
Marmota 139, 140
Marmotinae 138
Marsupialia 35, 36, 69, 70, 85
Martes 55, 196, 207, 208, 210
Martinogale 213
Mastodon 263, 264, 267, 268, 269
Mastodontidae 47, 49, 257, 259, 260, 261, 262, 268
Mauicetus 181
Mazama 378
Megaceroides 377
Megaceros 374
Megachiroptera 88, 89, 90
Megachoerus 346
Megadermatidae 88
Megahippus 289
Megaladapis 96
Megalagidae 128
Megalaginae 127, 132
Megalamynodon 321
Megalictis 211
Megaloceros 49, 55, 56, 374, 376
Megalonychidae 115, 248
Megalomys 168
Megalonyx 114
Megalotragus 389
Megalovis 395
Megantereon 225
Meganthropus 105
Megatapirus 315
Megatheriidae 115
Megatherium 112, 114
Melanodon 68
Meles 32, 56, 196, 212, 213
Melinae 205, 211
Melissodon 169
Mellivora 211
Mellivorinae 205, 211
Melodon 212
Melursus 214, 218
Menatotherium 110
Menelikia 385, 386
Meniscotheriidae 236, 241
Meniscotherium 235
Menodontinae 303
Menodus 293
Mephitinae 205, 213
Mephitis 213
Meriones 159, 160, 161
Merychippus 289, 290, 291, 292, 302
Merycochoerus 339
Merycodontidae 343
Merycoidodontidae 48, 342
Merycopotamus 53, 344, 348, 349
Merycops 348
Mesamynodon 321
Mesocetus 181
Mesochoerus 355
Mesocyon 202
Mesohippus 289, 290, 291, 299
Mesonychidae 42, 43, 45, 183, 184, 185, 186, 188
Mesonyx 188, 189, 190
Mesopithecus 54, 101, 102
Mesotheriidae 243
Metacervulus 371
Metacheiromyidae 115
Metacodon 80
Metacodontidae 74, 80
Metailurus 226
Metamynodon 321
Metapterodon 186, 193
Metarchidiscodon 275
Metarhinus 305
Metarctos 204
Metaschizotherium 54, 309, 310
Metatelmatherium 303
Metatheria 33, 35, 36, 37, 42 68, 69, 71
Metatitan 305
Metechinus 80
Meterix 80
Metopocetus 181
Metridiochoerus 355
Miacidae 42, 44, 183, 184, 186, 194, 198
Miacinae 198
Miacis 198, 199
Miacoidea 182, 193, 194, 196, 197
Microbunodon 348
Microchiroptera 88, 89, 90
Microclaenodon 189
Microgale 73
Microleptidae 34, 64
Micromeryx 370, 371
Micromys 155
Microselenodon 348
Microsorex 82
Microstonyx 48, 54, 342, 345 353, 355
Microtinae 120, 155
Microtitan 305
Microtodon 169
Microtoscoptes 169
Microtragus 388
Microtus 164, 165, 166
Microzeuglodon 173, 176
Microzeuglodontidae 175, 176
Mimomys 49, 163, 164
Mioclaenus 236
Mioechinus 81
Miohippus 53, 289, 291, 299
Miomastodon 268
Miomeryx 52, 367
Mionustela 211
Mionictis 214
Miophoca 234
Miospalax 167, 168
Miotapirus 315
Miotragocerus 407
Miotragus 383, 395
Mirus 169
Mixocetus 181

Mixodectidae 44, 74, 75, 76
Moeritheria 275
Moeritheriidae 259, 261, 275
Moeritherioidea 257, 258, 261
Moeritherium 258, 260, 261, 262
Molossidae 88
Monachinae 234
Monachus 234
Mongolotherium 253, 254
Monochopsis 234
Monodon 174
Monodontidae 174, 176
Monosaulax 144
Monotremata 34, 35, 36, 46, 62, 283
Morenelaphus 378
Morganucodon 34, 62, 67
Moropus 310
Moschidae 342, 361, 363
Moschiola 368
Moschus 376
Multituberculata 35, 36, 63, 64, 71, 85
Muntiacinae 369
Muntiacus 371, 373
Muridae 50, 54, 120, 126, 128, 153
Murinae 153
Muroidea 134
Mus 54, 138, 140, 147, 148, 150, 153, 154, 155, 158, 159, 160, 163, 164, 165, 167
Muscardinus 147
Mustela 54, 55, 206, 207, 210, 214
Mustelavus 210
Mustelidae 45, 53, 54, 182, 183, 196, 199, 205
Mustelinae 206
Mutica 72
Mygalea 84
Mygalinia 84
Mylagaulidae 128
Mylodon 112, 114
Mylodontidae 115
Myocricetodon 168
Myodes 160, 162
Myogale 84
Myohyracidae 280
Myoidea 126
Myolagus 132
Myomorpha 118, 126
Myopus 162, 163
Myorycteropus 247
Myospalax 126, 167
Myotalpa 167
Myotis 87
Myotragus 383
Myoxidae 145
Myoxinae 147
Myoxus 147
Myrmecobius 69
Myrmecoboides 79
Myrmecophagidae 48, 111, 114, 115
Mysops 135, 138
Mysticeti 171, 172, 173, 174, 176, 179, 181
Mystipterus 82
Mystromys 169
Mytonolaginae 127, 132
Mytonomys 135, 137

N

Naemorhedus 396, 390
Nandinia 219
Nanippus 303
Nannocricetus 169
Nannolithas 178
Napaeozapus 151
Nebraskomys 169
Necrolagus 134
Necrolemur 96
Necrolestidae 47, 74, 76
Neocricetodon 169
Necrosorex 82
Necromanis 116
Nemorhaedus 390, 396
Neocometes 168
Neocricetodon 169
Neodesmostylus 285
Neofiber 169
Neohipparion 303
Neomys 82
Neoparacamelus 53, 358
Neophocaena 179
Neoschizotherium 310
Neotoma 169
Neotragocerus 395
Neotragus 385
Nesokia 120, 155
Nesolutra 214
Nesomyinae 155
Nesophontidae 74, 76
Nestoritherium 310
Neurogymnurus 80
Nimravinae 195, 223, 226
Nimravus 226
Notharctus 91
Nothocyon 202
Notioprogonia 242, 243, 244
Notiosorex 82
Notochoerus 355
Notohipidae 243
Notoryctidae 70
Notostylopidae 243, 244
Notostylops 243
Notoungulata 35, 36, 72, 242, 244, 245
Numidocapra 395
Nyctereutes 202
Nyctinomys 87
Nyctitheriidae 74, 75, 76

O

Ocalientinus 266
Ochotona 54, 55, 131
Ochotonidae 54, 119, 128, 130
Ochotonoides 132
Ochotonolagus 131
Odobenidae 231, 232, 233
Odobenus 233
Odocoileinae 363, 369, 377
Odocoileus 378
Odontoceti 171, 172, 173, 174, 176, 179
Oedolithax 178
Ogmodontomys 169
Oioceros 365, 395
Oldfieldthomasiidae 243
Oligobunis 211
Olonbulukia 388
Okapia 363, 378, 379
Okapiinae 379, 382
Omochoerus 355
Omoloxodon 275
Ondatra 169
Onohippidium 289, 302
Onychomys 169
Oödectes 199
Orangiatherium 383, 389
Orca 178
Orcaella 178
Orcinus 178
Oreamnos 396
Oreas 407
Originae 386
Oreinotherium 310
Oreodontidae 343, 345
Oreolagus 131
Oreopithecus 103, 104, 108
Oreotragus 385
Ornithorhynchus 62, 63
Orohippus 289
Orthaegoceros 392
Orthogonoceros 375
Orthocynodon 321
Orycteropidae 247
Orycteropodidae 115, 247
Orycteropus 53, 54, 247
Oryctolagus 134
Oryx 388
Osmotherium 213
Ostacodon 348
Otariidae 46, 231, 232, 233, 234
Otocyon 27, 199
Otocyoninae 199
Otomyinae 153
Otomys 120
Ourebia 385
Ovibos 56, 390, 393, 395
Ovis 48, 56, 392, 393, 394
Oxyaena 185, 190
Oxyaenidae 44, 45, 183, 184, 185, 186, 189, 232
Oxyaeninae 189, 190
Oxyclaeninae 186
Oxydactylus 357
Oxymycterus 169

P

Pachyacanthus 181, 280
Pachyaena 185, 189
Pachyceros 393
Pachycetus 180
Pachyderma 91
Pachygazella 395
Pachyportax 407
Pachytitan 306
Pachytragus 388
Paciculus 168
Pagophilus 234
Pagophoca 234
Palaeanodonta 112, 115
Palaearctomys 140
Palaearctonyx 197, 199
Palaeocastor 52, 53, 142, 144
Palaeochoerus 53, 345, 350, 352
Palaeocricetus 53, 156
Palaeochiropterygidae 88
Palaeoerinaceus 81
Palaeogale 206
Palaeohypsodontus 408

Palaeolagidae 125, 126, 127, 130
Palaeolaginae 126, 127, 130
Palaeolagus 130
Palaeoloxodon 48, 55, 273, 274
Palaeomastodon 260, 262, 263
Palaeomerycidae 379
Palaeomerycinae 363, 369
Palaeomeryx 369
Palaeomys 144
Palaeonictidae 184
Palaeonictinae 185, 189
Palaeoparadoxia 285
Palaeoparadoxidae 285
Palaeophocaena 178
Palaeoplatycerus 371
Palaeoprionodon 220
Palaeoreas 397
Palaeoryctidae 74, 75, 76
Palaeoryx 54, 387, 388
Palaeoscaptor 52, 80, 81, 84
Palaeostylops 244
Palaeosyopinae 303
Palaeosyops 293
Palaeotapirus 315
Palaeotheriidae 43, 286, 289, 296, 297
Palaeotomys 155
Palaeotherium 298
Palaeotraginae 379
Palaeotragus 54, 379, 381
Palustrimys 126
Pampaeocervus 378
Panthera 55
Pantodonta 35, 36, 72, 110, 248, 249, 292
Pantolambda 110, 248, 250, 251
Pantolambdodon 252
Pantolambdodontidae 248, 249, 251
Pantolestidae 74, 75, 76, 232
Pantholops 396
Pantotheria 25, 33, 35, 36, 65, 66, 68, 75, 184
Papio 101
Parabos 407
Parabrachyodus 348
Parabrontops 305
Parabubalis 389
Paracamelus 48, 54, 55, 358, 359
Paraceratherium 52, 322, 325
Paracitellus 140
Paracolodon 312
Paracricetodon 168
Paracricetulus 168
Paradaphaenus 205
Paradicrocerus 53
Paradipoides 144
Paradoxurinae 220
Paragelocus 368
Parahipparion 289, 302
Parahippus 53, 289, 290, 291, 299
Parahodomys 168
Parahyracodon 51, 318, 319
Paralactaga 149
Paralutra 214
Paramachairodus 225
Parameles 55, 212, 213
Paramomys 94
Paramyinae 135
Paramynodon 321
Paramys 126, 135
Paranchitherium 53, 299
Paranthropus 105
Parapapio 101
Parapedetes 126
Parapithecinae 103
Parapithecus 45
Parapodemus 126, 155
Paraprotoryx 388
Pararctotherium 217
Parastegodon 269
Paralaxidea 212
Paratheria 112
Paratherium 47
Paratragocerus 53, 399, 400
Parelephas 270
Parestigorgon 389
Pareumys 135, 138
Parictops 79
Parietobalaena 181
Parmularius 389
Paroligobunis 211
Paromomys 94
Parurmiatherium 395
Parvericius 81
Patriocetus 173
Patriofelis 185, 186, 190, 232
Paurodontidae 65
Payromys 137
Pedetidae 126, 128
Pelea 386
Pelonax 346
Peloroceras 389
Pelorovis 408
Peltephilidae 113, 115
Pentalagus 132
Perameloidea 70
Percrocuta 223
Peribos 401
Pericyon 205
Peridyromys 147
Perimia 407
Peripolocetus 181
Periptychidae 236, 241, 248
Periptychus 237
Perissodactyla 33, 35, 36, 72, 286, 287, 292, 296, 297, 357
Pernatherium 310
Perodicticus 96
Peromyscus 169
Perunium 206, 208, 209, 210
Peryptychidae 248
Petromyidae 126, 127, 128
Phacochoerus 345, 350, 355
Phaenacotragus 385
Phaenmarmota 140
Phalangeridae 48, 70
Phalangeroidea 70
Phanagoroloxodon 275
Phaneromeryx 368
Phascolestes 68
Phascolomidae 70
Phascolotherium 65
Phenacodontidae 236, 241
Phenacodus 236, 237, 238
Phenacolophus 238, 239
Phenacomys 169
Phenacops 77
Phenacotragus 385
Philistomys 147
Philotrox 204
Phiomia 260, 262, 263, 264
Phlomyidae 126, 127
Phiomys 126, 127
Phloemyinae 153
Phoca 234, 235
Phocaena 179
Phocaenidae 174
Phocaeninae 178
Phocaenopsis 179
Phocanella 235
Phocidae 231, 232, 234
Phocinae 234
Phodopus 120, 169
Pholidota 35, 36, 46, 72, 115, 117
Phyllotillon 52, 309, 310
Phyllotis 169
Physeter 174
Physeteridae 48, 174, 176
Pica 131
Picrodontidae 74, 75, 76
Pikermia 34
Pikermicerus 400
Pilosa 112
Pinnipedia 35, 36, 72, 230, 232
Pithanodelphis 178
Pithecanthropus 105, 106, 108
Pitymus 165
Placentalia 35, 71
Plagiaulacidae 63, 64
Plagiomenidae 86, 88
Platacanthomyinae 147
Platanista 174
Platanistidae 174, 176
Platelephas 275
Platybelodon 24, 53, 261, 268, 285
Platybelodontinae 262, 267
Platybos 407
Platycemas 371
Platylithax 178
Platyosphyx 176
Plesiaceratherium 327
Platiphoca 234
Plesiadapidae 91, 94, 95, 97
Plesiaddax 395
Plesianthropus 105
Plesiarctomys 125, 126, 135
Plesictis 210
Plesiocetopsis 181
Plesiodipus 168
Plesiogale 210
Plesiogulo 53, 208, 209
Plesiomeles 212
Plesiomiacis 198
Plesiosminthus 126, 151
Plesippus 48, 291, 302
Plesispermophilus 125, 135
Pleurocyon 199
Pliauchenia 358
Pliocervus 54, 372, 374
Pliocitellus 140
Pliogale 213
Pliohippus 289, 290, 291, 292, 302
Pliohyrax 279
Pliolagus 134
Pliolemmus 169
Pliomastodon 268
Pliomys 169
Plionarctos 217
Plionictis 211

Pliophenacomys 169
Pliopithecus 48
Pliopotamus 169
Pliospalax 126, 153
Pliotomodon 168
Pliotragus 408
Pliozapus 151
Poamys 169
Poëbrotheriinae 357, 358
Poëphagus 402, 403, 405, 406, 407
Podopus 120
Pogonodon 225
Polycladus 55
Polydolopidae 70
Polyprotodontia 69
Pongidae 45, 47, 95, 98, 99, 102, 105
Ponginae 103
Pontoportax 400
Porcula 355
Postschizotherium 292, 309
Potamochoerus 355
Potamogale 73, 76
Potamogalidae 74, 76
Potamotherium 214
Praedamalis 389
Praemadoqua 385
Pratilepus 134
Presbymys 138
Presbytis 101
Priacodon 65
Primates 35, 36, 72, 74, 86, 90
Proailurinae 223
Proamphibos 407
Probathyopsis 254
Proboscidea 35, 36, 72, 257, 261
Proboselaphus 407
Proboscidipparion 289, 303
Probubalus 401
Procadurcodon 51, 321
Procamptoceras 395
Procanella 235
Procapra 384, 385
Procapreolus 51, 374, 375
Procaprolagus 133
Procastoroides 144
Procavia 279
Procaviamorpha 279
Procaviidae 279, 280
Procervus 372
Prochoeropsis 350
Procobus 385, 386
Procoryphodon 248
Procreodi 186
Procynodictis 202
Procyonidae 183, 194, 199
Prodamaliscus 389
Prodelphinus 178
Prodiacodon 79
Prodinoceras 253, 254
Prodinoceratidae 249, 252, 253
Prodipodomys 168
Prodremotherium 52, 53, 368
Proechidna 62
Progiraffa 379
Progonomys 155
Prolaginae 127, 131, 132
Prolagus 54, 131, 132
Proleptobos 407
Promartes 211
Promeles 212
Promephites 54, 213
Prometeomys 167
Promimomys 169
Pronetragus 400
Pronolagus 134
Proochotona 131
Propalaeochoerus 345, 350
Propalaeomeryx 379
Prophoca 234
Propliopithecus 45
Propotamochoerus 54, 355
Propterodon 193
Proputorius 211
Propyrotherium 257
Prorastomidae 281, 282
Proreithorodon 168
Prorosmarus 234
Proscapanus 83
Prosciurinae 135
Prosciurus 52, 125, 135, 138
Prosinotragus 388
Prosiphneus 167
Prosomys 169
Prospalax 152
Prostrepsiceros 407
Protaceratherium 52, 326
Protalactaga 52, 149
Protanancus 47, 267
Protapirus 315
Proteles 194, 220
Protelephas 48, 55, 261, 269, 270, 271
Protelinae 220
Proteliotherium 346
Protembolotherium 306, 307
Proterix 80
Proterixoides 80
Proterotheriidae 239
Prothyracodon 51, 317, 318
Protictops 79
Protitan 305
Protitanops 306
Protitanotherium 304, 305, 306
Protoceratidae 45, 342, 361, 362, 363
Protocetidae 173, 174, 175
Protocetus 173
Protocyon 204
Protodelphinus 177
Protolabis 357
Protophocaena 179
Protopsalis 190
Protoptychidae 45, 128
Protoptychus 135
Protoryx 387
Protosiren 282
Protosirenidae 281, 282
Protospermophilus 140
Prototheria 13, 33, 35, 36, 37, 61
Prototheriidae 239, 240, 241
Protragelaphus 54, 397, 398
Protragocerus 363, 407
Protrogomorpha 125, 134
Protylopus 357
Protypotherium 242
Prouintatherium 254
Proviverrinae 190
Prozeuglodon 176
Pseudaelurus 54, 226
Pseudalces 54, 373, 375
Pseudamphicyon 205
Pseudarctos 205
Pseudictis 211
Pseudictops 78, 79
Pseudocreodi 189, 190
Pseudocylindrodon 138
Pseudocyon 203, 205
Pseudocynodictis 202
Pseudogalerix 80
Pseudogelocus 368
Pseudohippomorpha 279
Pseudois 393
Pseudolabidinae 358
Pseudolabis 358
Pseudomeriones 169
Pseudorca 178
Pseudosciuridae 46, 126, 128
Pseudosciurus 126
Pseudotomys 135
Pseudotraginae 386
Pseudotragus 388
Pseudotsaganomys 52, 122, 136, 137
Psitacotherium 110, 111
Pterodon 185, 186, 192, 193
Pteropidae 88, 89
Pteropus 87
Ptilodontidae 63, 64
Ptilodus 63
Ptyssophorus 168
Pudu 378
Puercolestes 77
Pugiodens 199
Pultiphagonides 408
Pusa 234
Putorius 196, 207
Pygerethmus 150, 151
Pyrotheria 35, 36, 43, 46, 72, 256, 280
Pyrotheriidae 257, 280
Pyrotherium 257

Q

Quirlignoria 408

R

Rabaticerus 395
Racomylus 358
Rangifer 49, 56, 368, 377
Raphamys 135
Raphicerus 385
Rattus 153, 154, 155
Redunca 386
Reithrodon 169
Reithrodonthomys 169
Reithroparamys 135
Rhachianectidae 174, 179
Rhagamys 155
Rhagatherium 348
Rhegnopsis 181
Rhesus 99
Rhinocerinae 57
Rhinoceros 54, 56, 297, 317, 326, 328, 330, 331, 332
Rhinocerotidae 44, 45, 294, 295, 296, 297, 315, 316, 322, 325
Rhinocerotinae 325
Rhinocerotoidea 286, 294, 295, 310, 315
Rhinolophidae 88

Rhinotitan 51, 304, 305
Rhizomyidae 126, 128, 151
Rhizospalax 126, 153
Rhombomys 159, 160, 161
Rhynchotheriinae 262
Rodentia 36, 57, 72, 109, 117, 128
Ruminantia 337, 342, 357, 361, 362, 367
Rupicapra 391
Rusa 54, 55
Ruscinomys 169
Rüticeros 407
Rytina 283
Rytinidae 281

S

Saiga 56, 365, 390, 391
Samotherium 54, 379, 380
Sanitheriinae 350
Sansanosmilus 226
Sarcastodon 185, 186, 190, 191
Sarmatodelphis 177, 178
Saturninia 82
Scalopinae 83
Scaptohyus 346
Scenopagus 79, 80
Schaubeumys 52, 126, 151, 157, 158
Scizochoerus 351
Schizotheroides 308
Schizotherium 51, 52, 292, 308, 309
Schlosseria 315
Scirtopoda 150, 151
Sciuravinae 135
Sciuravus 135
Sciuridae 54, 120, 126, 128, 138
Sciurinae 138
Sciuroidea 126, 134
Sciuromorpha 118, 126
Sciurotamias 141
Sciurus 54, 126, 135, 138, 139, 140, 147
Scottimus 168
Scutisoricinae 82
Selenarctos 218
Selenodontidae 76
Selenomys 168
Selenoportax 407
Seleviniidae 126
Semantor 231, 232, 233
Semantoridae 231, 232
Semnopithecus 101
Serbelodon 266
Serridentinus 53, 261, 264, 265, 266
Sespemys 137, 138
Shansitherium 379
Sicista 147, 148
Sigmodon 169
Simatherium 407
Simia 99
Simimys 126, 150, 151
Simocyon 54, 203, 204
Simocyoninae 199, 203
Simopithecus 101
Simplicidentata 33, 35, 72, 117, 118, 120, 125, 126, 127, 128, 134
Sinanthropus 106
Sinictis 211
Sinocastor 144
Sinocricetus 169
Sinolagomyinae 127, 131
Sinolagomys 131
Sinopa 185
Sinoreas 407
Sinoryx 388
Sinotherium 332, 333, 334
Sinotragus 388
Siphneus 167
Siphonocetus 181
Sirenia 35, 36, 44, 72, 258, 260 280, 282
Sivacanthion 145
Sivacapra 395
Sivaceros 407
Sivachoerus 352
Sivacobus 385
Sivacyon 203
Sivadenota 385
Sivaelurus 228
Sivahyus 355
Sivalictis 214
Sivaonyx 214
Sivapanthera 34, 228
Sivaportax 407
Sivatheriinae 379
Sivatherium 382, 383
Sivatitanops 303
Sivatragus 388
Sivoreas 407
Sivoryx 388
Smilodon 32, 225, 226
Sminthoides 151
Sminthus 148
Soergelia 395
Solenodon 75
Solenodontidae 74, 75, 76
Sorex 54, 82
Soricidae 74, 75, 76, 81, 83, 126
Soricinae 82
Spalacidae 54, 126, 128, 151
Spalacotheriidae 65
Spalacotherium 67
Spalax 54, 152, 153
Sparactolambda 250
Spelaearctos 49, 217, 218
Speothos 204
Spermophilopsinae 138
Spermophilus 138
Spilogale 213
Spiricerus 398, 399
Squalodontidae 173, 174, 176
Stegodon 269, 270
Stegodontinae 269
Stegolophodon 270
Stegomastodon 267
Stenodectes 303
Steneofiber 126, 141, 143, 144
Steno 178
Stenocranius 165
Stenomylinae 358
Stenoplesictinae 220
Stephanocemas 371, 372
Stephanomys 155
Stephanorhinus 34
Stereodelphis 178
Sthenictis 214
Stipanicicia 211
Strepsiceros 407
Strepsiportax 407
Stromeriella 212
Stylinodontidae 111
Stylinodontinae 110
Subungulata 258
Suidae 45, 47, 340—345, 348, 350, 352
Suiformes 33, 337—339, 341—343, 345, 357
Suinae 344, 345, 350, 355
Sumeriomys 165
Suncus 83
Suoidea 344
Sus 30, 47, 48, 55, 56, 344, 345, 354, 355
Sycium 169
Sylvilagus 134
Symmetrodonta 25, 34, 35, 36, 65, 66, 67
Symmetrodonthomys 168
Synaptomys 169
Syncerus 402, 407
Synconolophus 267
Synoplotherium 189

T

Tachioryctoides 168
Tachyglossus 62
Taeniodonta 35, 36, 38, 42, 72, 110, 111
Taeniolabididae 63, 64
Taeniolabis 63
Talpa 31, 54, 73, 83
Talpidae 72, 74, 75, 76, 83
Talpinae 83
Tamanalces 55, 377
Tamandua 114
Tamias 141
Tamiasciurinae 138
Tamiasciurus 141
Tapiravus 315
Tapiridae 295, 296, 310, 313
Tapiroidea 286, 294, 295, 310
Tapirus 30, 295, 314, 315
Tapocyon 198
Tardigrada 112, 113
Tarsioidea 90, 91, 95, 97, 99
Tarsius 91, 93, 95
Tarsiidae 95, 97
Tataromys 126
Taurotragus 55, 407
Taxidea 211, 213
Taxymys 135
Tayassuidae 45, 338, 341—344
Teilhardia 316, 317
Telanthropus 105, 106
Teleoceras 330
Teleoceratinae 52, 325, 327
Teleodus 306
Teleolophus 312, 313
Telmatheriinae 303
Telmatherium 293, 303, 305
Telmatodon 348
Temnocyon 204
Tenrecidae 74, 75, 76
Tephrocyon 203
Tetoniidae 97
Tetrabelodon 263
Tetracaulodon 265
Tetracerus 407
Tetraclaenodon 237, 238

Tetraconodon 345, 352
Tetraconodontinae 345, 350, 351
Tetracus 81
Tetralophodon 48, 54, 265, 266, 267
Teutomanis 116
Thalarctos 217, 219
Thalassarctos 217
Thaleroceros 408
Thaumastocyon 204
Thaumastognathus 348
Theosodon 239
Theria 33
Theridomyidae 46, 118, 120, 126, 128, 135
Theridomyomorpha 126
Theridomys 126
Theriodictis 203
Theriodomyidae 120, 128
Thinocyon 185
Thoatherium 240, 241
Thryonomyidae 126, 127, 128
Thylacinus 70
Thylacoleonidae 70
Tillodontia 35, 36, 38, 44, 108, 109, 110
Tillomys 135
Tillotheriidae 108, 110
Tiphyocetus 181
Titanodectes 307
Titanoides 250
Titanotheriidae 303
Titanotheriomys 135
Tomarctus 202
Tomocyon 205
Torynobelodon 268
Tossunnoria 395
Toxodon 242
Toxodonta 242, 243
Toxodontia 242
Toxodontidae 243
Tragelaphinae 396
Tragelaphus 55, 398, 399
Tragocerus 48, 54, 342, 400, 401
Tragoportax 400
Tragoreas 54, 386, 387
Tragospira 407
Tragulidae 44, 52, 337, 342, 361, 362, 363, 366
Tragulina 361, 362
Tragulinae 366
Tragulus 363, 368
Tremarctos 218
Tremarctotherium 217
Tretomys 168
Tretosphys 177
Tretulias 181
Trichechidae 233, 281, 282
Trichechiformes 285
Trichechus 233, 280, 281, 282
Trichecodon 234
Triconodonta 25, 33, 34, 35, 36, 64, 65, 66, 72, 231
Triconodontidae 65
Triconodontinae 65
Tricuspiodontidae 236, 241
Trigonictis 211
Trigonostylopidae 280
Trigonostylopoidea 245
Trigonostylops 245
Triisodontinae 186
Trillodontia 72
Trilophodon 263
Trilophomys 169
Triplopodinae 316, 317
Triplopus 316
Trituberculata 25, 34, 35, 36, 42, 65, 66, 67, 68, 73, 75
Tritylodon 34
Trobelodon 266
Trocharion 213
Trochictis 212
Trochotherium 212
Trogontherium 49, 55, 143
Trogosus 109
Tsaganomys 52, 122, 126, 136, 137
Tsaidamotherium 395
Tshelkariidae 184, 188
Tshelkaria 52, 184, 187, 188
Tubulidentata 35, 36, 38, 46, 53, 72, 73, 115, 116, 246, 247
Tubulodon 247
Tupaiidae 74, 95, 97
Tupaiodon 80
Turicius 268
Tursio 178
Tursiops 178
Turus 392
Tylopoda 337, 338, 342, 356, 357, 361
Typotheria 242, 243
Tyrrhenicola 169

U

Udabnopithecus 54, 104
Uintacyon 198
Uintatheriidae 249, 252, 254
Uintatherium 248, 255
Ulias 181
Ungaromys 169
Unguiculata 37, 38
Ungulata 33, 72
Urmiabos 402, 404, 405
Urmiatherium 395
Urocitellus 140
Urocyon 203
Uropsilinae 83
Ursidae 182, 183, 194, 195, 196, 199, 214
Ursavus 215
Ursus 48, 54—56, 95, 196, 212, 214, 215, 216, 217
Utaetus 112

V

Vanderhoovia 285
Vassacyon 198
Vermilingua 112, 114
Vespertilionidae 88
Villanya 169
Vishnumerix 408
Vishnucobus 385
Vishnucyon 205
Vishnufelis 228
Vishnuonyx 214
Vishnutherium 383
Viverravus 198
Viverridae 44, 182, 194, 195, 196, 218, 219, 220
Viverrinae 198, 220
Vormela 56, 207, 208
Vulpavus 197, 199
Vulpavoides 199
Vulpes 54, 56, 201

W

Windhausenia 48
Wynyardia 48

X

Xenarthra 112, 115
Xenocyon 34
Xenohystrix 145
Xerinae 138
Xiphodontidae 46, 337, 342, 356

Z

Zaglossus 62
Zalambdalestes 73, 77, 78
Zalambdalestidae 74, 75, 76, 77
Zapodinae 148
Zapus 151
Zeuglodon 176
Zeuglodontidae 175, 176
Zinjanthropus 94, 105
Ziphiidae 174, 176
Ziphiinae 174

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Стран., столбец	Строка	Напечатано	Следует читать
23, прав.	2 снизу	$I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{3}{5}M\frac{2}{2}$	$I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3}M\frac{2}{2}$
52, прав.	1 снизу (сноска)	Schaubeumys Ardynomys	Schaubeumys-Ardynomys
63, лев.	32—31 снизу	$I\frac{3}{1}CP\frac{1-5}{1-4}M\frac{2}{2}$	$I\frac{3}{1}C\frac{0}{0}P\frac{1-5}{1-4}M\frac{2}{2}$
159, лев.	3 снизу	песчаники	песчанки
160, лев.	17 снизу		
203, лев.	7—6 снизу	*S. primigenius* Roth et Wagner, 1732	*Gulo primigenius* Roth et Wagner, 1855
221, лев.	8 сверху	$\frac{3}{3}$	I_3^3
322, лев.	2 сверху	Borissiak, 1930	Borissiak, 1939
322	Подпись к рис. 416	$P_3 - M_3$	$P_2 - M_3$
356, лев.	7 снизу	P	P_2^2
360	Подпись к рис. 466—467	*Camelus knoblochi* Poljakov	*Camelus bactrianus knoblochi* Poljakov
413, прав.	15 сверху	*Dichoune*	*Dichobune*
417, средн.	6 »	*Nannolithas*	*Nannolithax*

Зак. 266/10

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Редактор издательства *С. М. Россова*
Технический редактор *О. А. Гурова*
Корректор *Л. А. Столярова*

Сдано в набор 14/I 1961 г.
Подписано к печати 21/II 1962 г.
Формат бумаги 84×108¹/₁₆.
Бум. л. 13,25. Печ. л. 43,5. Уч.-изд. л. 48,2
Т 00594. Тираж 3000. Зак. 10
Цена 2 р. 61 к.

Картфабрика Госгеолтехиздата
Ленинград, В-26, 19 линия, дом 20