

А. И. РОМЕР

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ
ПОЗВОНОЧНЫХ

МОСКВА — 1959

~~0. 55755~~
06
ЖТ

566(02)

566

P-70

А. Ш. РОМЕР

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

ПЕРЕВОД С АНГЛИЙСКОГО

Н. М. КАЛЕВИЧ-ДАВИТАШВИЛИ и Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ

Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

В. С. Б. Н. Умб. № 25. 2874

1939
1055

Віцебскі Педагагічны
ІНСТЫТУТ ім. С. М. КІРАВА

ГОСУДАРСТВЕННОЕ
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
НЕФТЯНОЙ И ГОРНО-ТОПЛИВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА 1939 ЛЕНИНГРАД

Ст. № 3-206

10

28.16
PZO

АННОТАЦИЯ

Книга представляет собою перевод известного труда американского палеонтолога проф. А. Ш. Ромера „Палеонтология позвоночных“ (A. S. Romer. Vertebrate Paleontology).

Книга Ромера является одним из лучших в мировой литературе курсов палеонтологии позвоночных и притом единственным, соответствующим современному состоянию этой науки. Представляя собою искусно написанную историю позвоночных, книга в то же время содержит достаточно обильный фактический материал для того, чтобы служить учебным пособием по курсу палеонтологии для студентов-геологов и биологов.

В русском издании книга дополнена многими новыми рисунками.



Редактор *Л. Ш. Давиташвили*

Технич. редактор *Б. Модель*
Корректор *П. Л. Абкевич*

Прот. ТКС № 12
Сдано в набор 14/IX 1938 г.
Тираж 4.000 экз.
Уч.-авт. л. 40 Печ. л. 25³/₄
Уполномоченный Главлита № А-9852
Кол. тип. знаков в 1 бум. л. 102400

ГГР-62-5-2
Подписано к печати 13/IV 1939 г.
Формат бумаги 72×105¹/₁₆
Изд. № 136 Учетный № 1139
Заказ № 844
Бумага Вишерской фабрики

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА РУССКОГО ИЗДАНИЯ

На русском языке, как известно, нет учебника палеозоологии позвоночных, который соответствовал бы нынешнему состоянию этой отрасли палеонтологии. В связи с этим, естественно, возникает вопрос: нельзя ли хотя бы отчасти восполнить этот пробел переводом одного из лучших европейских или американских руководств? Рассмотрение всех существующих на европейских языках руководств по палеонтологии позвоночных приводит нас к выводу, что таким путем этот пробел отчасти восполнить можно, но — подчеркиваем — только отчасти. Единственной книгой, которую можно выбрать для этой цели, является труд профессора Чикагского университета А. Ш. Ромера «Палеонтология позвоночных» (A. S. Romer, Vertebrate Paleontology), вышедший в 1933 г. Книга эта является единственным во всей мировой литературе учебником, отвечающим современному уровню знаний в области палеонтологии позвоночных. Далее — это единственная книга, дающая живое изложение эволюционной истории позвоночных и не перегруженная фактическим материалом. Достаточно подготовленные читатели (студенты — геологи и биологи — старших курсов) могут прочесть эту книгу с интересом от начала до конца, что мы не решились бы сказать ни об одном из других руководств, посвященных тому же предмету. Вот почему мы охотно приняли предложение издательства взять на себя редактирование перевода книги Ромера.

Предлагаемая книга может служить, по нашему мнению, лишь учебным пособием, так как, при всех ее достоинствах, она не удовлетворяет всем требованиям, которые советская школа должна предъявить учебнику палеонтологии позвоночных, — она не соответствует программам этого курса ни по объему, ни по содержанию, и в ней мало места уделяется важнейшим общим вопросам палеонтологии позвоночных.

Можно было бы, конечно, попытаться перекроить, переработать и дополнить книгу, изменить до неузнаваемости, чтобы сделать ее учебником, приемлемым для нашей высшей школы, но труд Ромера является достаточно оригинальным, интересно построенным и живо написанным произведением, и целостность его пострадала бы от такой коренной переделки. Поэтому мы ограничиваемся сравнительно незначительными дополнениями, касающимися преимущественно ископаемых, найденных на территории СССР. Впрочем, в одном отношении мы сочли необходимым решительно исправить изложение Ромера. Дело в том, что этот ученый не свободен от автогенетических тенденций, которые имеют весьма широкое распространение среди палеонтологов капиталистических стран, и, повидимому, находится под некоторым влиянием идей известного американского палеонтолога-идеалиста Г. Ф. Осборна. Это обнаруживается всюду, где Ромер рассуждает о тенденциях эволюционного развития, параллелизме, вырождении и т. д. Однако оказалось возможным все эти, правда, многочисленные, места исправить без насилия над основной нитью изложения; позволяем себе надеяться, что книга от этого только выиграет.

Кроме того, мы сочли нужным ввести довольно большое количество новых рисунков, которые частью связаны с новым, внесенным нами текстом, частью же дополняют даваемый автором иллюстративный материал, количество которого в книге Ромера, по нашему мнению, не вполне доста-

точно. Сохраняя общую нумерацию рисунков оригинала, мы выделяем дополнительные рисунки надстрочными штрихами (например рис. 300).

Нельзя не отметить высокое качество рисунков, иллюстрирующих книгу. Для удобства сравнения все черепа и скелеты изображаются с одной, правой, стороны; автор дает рисунки только правых конечностей. В главах, посвященных млекопитающим, он всюду изображает правую часть озубления верхней челюсти и левую часть озубления нижней. Такое единообразие безусловно облегчает пользование книгой. В ней нет обычных для старых учебников изображений обломков ископаемых костей; автор всюду изображает целые скелетные элементы и целые скелеты, во многих случаях реставрируя их. Это, по нашему мнению, вполне уместно в книге, по которой читатель должен усвоить основы данной дисциплины.

Прохождение курса палеонтологии позвоночных, в отличие от краткого палеонтологического курса палеонтологии, безусловно требует овладения латинскими остеологическими терминами, поэтому мы всюду употребляем и русские и латинские названия скелетных элементов.

Мы опускаем довольно подробный обзор литературы, даваемый автором в конце книги: эта библиография нужна лицам, приступающим к специальному изучению тех или иных групп животных, а для этого читатель должен прежде всего обратиться к большим справочникам типа «Основ палеонтологии» Циттеля, где он найдет необходимые библиографические указания.

Дополнения к тексту Ромера даны нами в квадратных скобках.

Л. Ш. Давиташвили

ГЛАВА I

ВВЕДЕНИЕ

Эта книга представляет собою краткое изучение истории позвоночных, основанное на данных палеонтологической летописи. Нам будет, впрочем, трудно строго ограничиться областью палеонтологии, так как наша тема тесно связана со многими другими отраслями науки.

Для палеонтолога животные нашего времени представляют лишь поперечный разрез развивавшегося на протяжении геологической истории родового дерева позвоночных. Ему показалось бы крайне искусственным обособление ископаемых форм от ныне живущих животных, которые произошли от вымерших типов и которые в будущем могут стать ископаемыми. Палеонтология многое заимствует у различных других биологических наук и в свою очередь многое дает этим наукам. Особенно тесно связана она с анатомией и с эволюционным учением. В то же время знание истории организмов может быть полезным, не только систематику и экологу, но даже тем исследователям, которые работают в таких, казалось бы, отдаленных отраслях науки, как физиология и медицина.

Палеонтология тесно связана также и с исторической геологией. В части, посвященной изучению ископаемых людей, область палеонтологии частично совпадает с областью антропологии.

Ископаемые позвоночные. Только немногие из бесчисленного количества отдельных животных прошлого сохранились до нашего времени в виде ископаемых. Когда наземное животное умирает, его остатки обыкновенно растаскиваются и уничтожаются плотоядными животными или разрушаются корнями растений, почвенными кислотами и деятельностью бактерий. То же самое, без сомнения, происходило и в прошлые геологические времена.

В сравнительно редких и благоприятных случаях умершее животное может оказаться погребенным под значительным слоем ила или песка, и тогда мягкие части обычно быстро гнивают, скелет же может сохраниться, будучи окружен постепенно затвердевающей породой. Костное вещество может, сохраняясь, постепенно изменяться в сложное минеральное образование, в котором удерживается многое из первоначального состава кости. В то же время минеральные частицы, приносимые в растворе, заполняют полости, так что первоначально пористая кость приобретает характер тяжелого и плотного образования. Но так как минеральное вещество, заполнившее полости, обычно отличается от вещества, в которое превратилась кость, то срезы ископаемых костей, изучаемые микроскопически, обыкновенно показывают детали строения первоначальных объектов.

Иногда — правда, гораздо реже — сохраняются и мягкие части тела. Некоторые недавно вымершие формы, например дронг (додо) или гигантский новозеландский моа, могут считаться своего рода ископаемыми, хотя их кости обычно испытывали лишь незначительные химические изменения. В этих случаях сохранились перья, связки и другие мягкие части. В Америке совершенно вымерли гигантские «наземные» ленивцы, и многочисленные их остатки представляют собой настоящие ископаемые, но в отдельных случаях были находимы скелеты с клочками кожи, на которой еще сохранилась шерсть. Вымершие мамонты целиком сохранились в замерзшем

состоянии в Сибирской тундре, а два шерстистых носорога были найдены законсервированными в горном воске в Галиции.

Иногда встречаются следы мягких частей даже гораздо более древних форм. Экземпляры, расплюснутые в глинистых сланцах, во многих случаях сохраняют очертания кожи животного. Некоторые динозавры, повидимому, подверглись мумификации до погребения их под осадками; окружающий их материал затвердел раньше, чем разрушилась кожа, и на нем сохранился отпечаток мумии. В Баварии в отложениях литографского известняка иногда сохранялись отпечатки таких нежных образований, как перья. У некоторых древних маленьких амфибий видны контуры желудка и кишек, а на экземплярах одной девонской акулы так хорошо сохранились остатки мускулов и почек, что под микроскопом видны отдельные клетки и полосатость [поперечная] мускулов.

Много сведений относительно ископаемых форм мы можем получить и иными путями. На поверхностях напластования пород, которые некогда представляли собою ил, нередко находят отпечатки ног. Найдены были яичные скорлупы различных птиц, морских черепах, скатов и динозавров. Можно собрать много сведений о способах питания ископаемых типов, помимо данных, получаемых путем изучения зубов и скелетов. Остатки плотных были находимы вместе с остатками костей съеденных ими животных в области, соответствующей по своему положению желудку хищника; внутри скелетов некоторых рептилий иногда находят «зобные камни». Следы зубов на костях говорят нам о судьбе животных, которым принадлежали эти кости. Часто встречаются в ископаемом состоянии испражнения, известные под названием копролитов. На костях ископаемых форм можно констатировать ранения и признаки заболеваний. Подлинные остатки таких частей организмов, как кровеносные сосуды, нервы, мозг и мускулатура, почти никогда не встречаются в ископаемом состоянии; тем не менее, изучение скелета часто дает много сведений, касающихся этих частей.

Подразделение геологического времени. История земли делится геологами на несколько крупных единиц — эр. У нас мало данных об организмах древнейших из этих эр, и в дальнейшем мы будем иметь дело только с тремя последними: палеозойской эрой, в течение которой позвоночные претерпевали ранние стадии своего эволюционного развития, мезозойской эрой, или веком рептилий, и кайнозойской эрой, или веком млекопитающих, и в заключение — человека. Эры несколько искусственно подразделяются на периоды.

В дальнейшем, рассматривая ископаемых позвоночных, мы будем постоянно ссылаться на эти периоды; список их мы даем в следующей ниже таблице. Указываемая на этой таблице продолжительность периодов в годах, является, конечно, лишь грубо приблизительной оценкой, основанной на скорости распада радиоактивных веществ в породах.

Теория эволюции и эволюционные явления. Знакомясь со множеством различных форм, приспособленных к весьма разнообразным условиям существования, мы не можем оставить без рассмотрения вопрос о путях эволюционного развития этих форм. Не пытаясь здесь подвергнуть этот вопрос всестороннему и подробному разбору, мы упомянем лишь некоторые из основных проблем, а также теорий, выдвинутых для объяснения эволюционного процесса.

Все животные хорошо приспособлены к тем условиям существования, в которых они живут (хотя иногда эта приспособленность представляется несовершенной). Кроме того, почти во всех случаях, когда нам известны ископаемые предки животных, мы находим, что эти животные произошли от форм, повидимому, менее хорошо приспособленных к теперешнему образу жизни. Каким образом совершились эти изменения?

Иногда рассуждают примерно так: «Жирафа, происшедшая от короткошейных предков, приобрела длинную шею потому, что это полезно ей для захватывания листьев с наиболее высоких ветвей деревьев». Длинная шея, конечно, полезна жирафе, но ссылка на полезный результат не может сама

Таблица геологических периодов

(Древнейшие эры, в которых позвоночные не встречаются, не включены)

Эры	Периоды	Эпохи	Миллионы лет	
			продолжительность периода	время, истекшее от начала до наших дней
Кайнозойская (эра млекопитающих и человека)	Современный		0	0
	Плейстоцен		1	1
	Третичный	Неоген	54	55
		Палеоген		
Мезозойская (эра рептилий)	Меловой, или мел	Верхний мел	65	120
		Нижний мел		
	Юрский, или юра	Верхняя юра	35	155
		Средняя юра		
		Нижняя юра		
	Триасовый, или триас	Верхний триас	35	190
		Средний триас		
		Нижний триас		
	Палеозойская (эра беспозвоночных и примитивных позвоночных)	Пермский, или пермь	Верхняя пермь	25
Нижняя пермь				
Каменноугольный ¹ , или карбон		Пенсильванская	35	250
		Миссисипская	50	300
Девонский, или девон		Верхний девон	50	350
		Средний девон		
		Нижний девон		
Силурийский, или силур		Готландская	40	390
		Ордовицкая	90	480
Кембрийский, или кембрий		Верхний кембрий	70	550
		Средний кембрий		
		Нижний кембрий		

¹ В СССР принято тройственное деление каменноугольного периода, или карбона, — на нижний, средний и верхний карбон. Эти три эпохи иногда называются: динантской (нижняя), московской (средняя) и уральской (верхняя); динантская соответствует миссисипской американских авторов, а московская и уральская вместе взятые — пенсильванская й. См. также сноску на стр. 224. Л. Д.

по себе объяснить сущность процесса, вследствие которого достигнут этот результат. Некоторые склонны признать, что какая-то внешняя по отношению к жирафе сила произвела изменения, имея в виду полезную цель, а другие считают возможным допустить, что жирафа обдумала этот вопрос и осуществила изменение своей собственной волей. Но принятие первого предположения увело бы нас за пределы научной мысли; второе же предположение является явно абсурдным, хотя некоторые теоретики и предполагают существование какой-то непонятной «жизненной силы» или таинственного внутреннего «импульса», который ведет животных к цели эволюционного развития.

Гораздо более правдоподобным кажется предположение, которое может быть сделано согласно теории наследования благоприобретенных признаков, возникающих вследствие употребления и неупотребления частей; эта теория была выдвинута более ста лет тому назад французским натуралистом Ламарком. Согласно такому предположению, жирафа постоянно вытягивала шею, чтобы достать листья на высоких ветвях. В результате шея жирафы в течение индивидуальной жизни этой последней становилась все длиннее и длиннее. Это удлинение передавалось, якобы, потомству; накопление таких индивидуальных изменений могло, согласно упомянутой теории, привести к развитию длинношейных форм из короткошейных. Такое объяснение, на первый взгляд, кажется правдоподобным; но у нас нет никаких доказательств передачи потомству изменений, происшедших в теле особи в течение ее жизни, несмотря на многочисленные эксперименты.

Гораздо лучше объясняет эволюционные изменения теория естественного отбора, выдвинутая Дарвином в 1859 г. Теория Дарвина исходит из того факта, что в природе не существует двух животных, в точности похожих друг на друга; поэтому те особи жираф, у которых шея немного длиннее, чем у других, имеют больше шансов выжить — в особенности в голодное время, — чем особи с более короткой шеей. Этот процесс отбора ведет, по Дарвину, к постепенному развитию длинной шеи.

У современных и у вымерших позвоночных можно наблюдать много случаев как значительной эволюционной дивергенции в пределах той или иной группы, так и замечательной конвергенции адаптивных особенностей у видов, совершенно не связанных друг с другом. Соперничество в пределах одной группы животных благоприятствует развитию дивергентных приспособлений в направлении различных типов образа жизни и обуславливает адаптивную радиацию. Поразительным примером этого является радиация австралийских сумчатых, которая, надо полагать, началась в начале третичного периода. Кенгуру и тасманийский волк совсем не похожи друг на друга по своим адаптивным признакам, но филогенетически оба происходят определенно от одного и того же примитивного типа, недалекого от опоссума, оба — члены одного и того же отряда.

Адаптивная радиация различных групп ведет к конвергенции в эволюции, к выработке сходных приспособлений у двух или многих неродственных типов. Тасманийский волк по многим чертам сходен с настоящим волком других материков; сумчатый австралийский вомбат совершенно подобен сурку. Но такое сходство вовсе не предполагает родственных отношений; оно выражает лишь приобретение сходных черт строения, необходимых для переживания при одинаковых условиях существования.

Таксономия и классификация. Зоологи находят нужным в отношении нынешних животных употреблять не народные названия, а систему научных названий, представляющих собою латинские или латинизированные слова. Это еще более необходимо в отношении вымерших форм, для которых народных названий не существует. Каждое животное обозначается двумя названиями: первое из них есть название рода, обыкновенно включающего некоторое число родственных форм; второе же есть видовое название, — название того или иного вида данного рода. Так, например, домашняя собака вместе с волком и шакалом входят в состав рода *Canis*.

Домашняя собака называется *Canis familiaris*; волк, ее близкий родственник, — *Canis lupus*.

Рода и виды являются основными единицами классификации, первоначально назначением которой было распределение животных на большие и малые группы по степени сходства между ними. Так, например, собаки, несомненно, находятся в довольно близком родстве с лисицами и с некоторыми другими собакообразными тропическими формами; все они объединяются в одно семейство *Canidae*. Эта группа в свою очередь находится в несколько более отдаленном сходстве с кошками, медведями и с другими хищниками; все эти формы объединяются в отряд *Carnivora*. Эта большая группа имеет много таких признаков, — например, кормление детенышей молоком, наличие шерсти, — которые сближают ее с многочисленными другими формами; все они рассматриваются как члены одного класса *Mammalia* (млекопитающих). Млекопитающие имеют некоторые признаки (например, наличие внутреннего скелета), присутствующие также и у птиц, рептилий, амфибий и рыб; поэтому все эти животные объединяются в тип *Chordata*, который представляет собою одно из основных подразделений животного мира. Таким образом, главными единицами классификации являются: тип, класс, отряд, семейство, род и вид. Для большей гибкости этой классификации вводятся промежуточные единицы, для обозначения которых к названиям основных единиц присоединяются приставки «над», «под» и «инфра»¹, и получают такие термины, как «подкласс», «надотряд» и «инфраотряд».

После признания зоологами эволюционной теории значение классификации существенно изменилось. Различные таксономические единицы, очевидно, должны представлять те или иные ветви родословного дерева. Зоологи-эволюционисты стремились и стремятся сделать классификацию «естественной», чтобы каждое подразделение этой классификации содержало лишь формы, происшедшие от общего предка (это касается всех таксономических единиц от самых мелких до крупнейших).

Довольно легко было бы установить естественные группы, если бы мы имели дело лишь с ныне существующими формами. Но палеонтология открывает все больше и больше промежуточных форм, и это сильно затрудняет работу по классифицированию животных. Ныне живущих *Equidae* (лошадей, ослов и зебр) легко отличить от родственных им носорогов по таким признакам, как присутствие единственного пальца на каждой ноге и отсутствие рогов. Но некоторые из древнейших представителей семейства лошадиных имели по три пальца, подобно носорогам, а многие из древних носорогов были безрогие. Далеко не всегда возможны определения, которые были бы применимы ко всем без исключения членам группы; нередко можно дать характеристику только типичных членов. Та или иная форма может быть отнесена к определенной группе (например, к семейству лошадиных), если установлены филогенетические отношения, — родственная связь этой группы с другими формами группы. Только немногие новейшие члены семейства лошадей являются, действительно, однопальцами, но эти однопальные лошади являются членами филогенетических рядов, в состав которых входят и древние трехпальные лошади; предки носорогов были безрогие, но с ними филогенетически тесно связаны позже появившиеся «рогатые» носороги.

Возможны два типа классификации: «вертикальный» тип и «горизонтальный» (рис. 1). В первом случае каждое семейство (или какая-либо другая единица) содержит всех членов определенной ветви от самого начала этой последней до ее конца; линия, разграничивающая две такие ветви, доходит до самого их основания. Однако подобное разграничение иногда

¹ Названия, образованные с помощью приставки «инфра», употребляются очень редко. Однако, за отсутствием более подходящего термина, мы сохраняем здесь такой употребляемый Ромером термин, как «инфраотряд», для таксономических единиц, объединяющих несколько надсемейств и входящих в состав того или иного подотряда. Л. Д.

представляет значительные затруднения, например — в том случае, когда известны формы, являющиеся родоначальными для двух различных семейств; отнесение этих общих предков к одному из этих семейств было бы произвольным. При таких обстоятельствах лучше, повидимому, провести разграничение «горизонтального» типа, с выделением основной, предковой группы, включающей родоначальников позднее развившихся семейств.

Следует заметить, что названия надсемейств всегда кончаются на *oidea*, семейств на *idae*, подсемейств на *inae*; все эти окончания присоединяются к корню названия типичного рода данной группы. Например термины — *Equoidea*, *Equidae*, *Equinae* — происходят от слова *Equus* (лошадь).

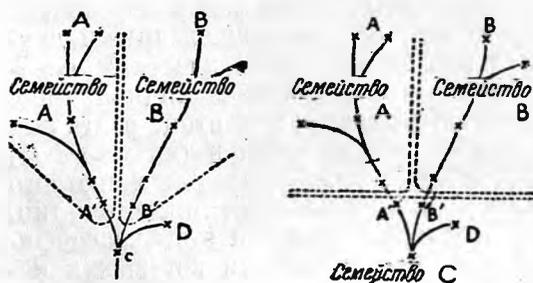


Рис. 1. Схема, поясняющая разницу между «вертикальной» и «горизонтальной» классификациями. Гипотетическое родословное дерево, которое показывает происхождение двух ныне живущих форм *A* и *B* (например лошадей и носорогов) от общего предка *C*; известные формы обозначены крестиками. Слева — вертикальная классификация; границы между группами максимально продолжены книзу, по направлению к «корням». Это подчеркивает родство между предками (*A'*, *B'*), с одной стороны, и их потомками — с другой, но резко отделяет *A'* и *B'* от общего предка *C* и от других боковых ветвей, например от *D*, с которыми они находятся в близком родстве. Направо — «горизонтальная» классификация, которая объединяет все сходные ранние формы в общую предковую группу *C*.

Строение позвоночных. Для того чтобы проследить историю различных позвоночных, необходимо иметь основные сведения по их анатомии. Здесь мы кратко рассмотрим некоторые из наиболее важных частей тела примитивных водных позвоночных — рыб, причем уделим особое внимание строению скелета. (Морфологию высших позвоночных мы рассмотрим в следующих главах книги.)

Все позвоночные — двусторонне симметричные животные; длинная ось тела обычно имеет горизонтальное положение. Органы, имеющие отношение к окружающей среде, обычно сосредоточиваются близ переднего конца тела. У наземных животных развитие больших конечностей более или менее усложняет первоначально простые соотношения частей; радикальное изменение в положении оси тела произошло у человека и у других животных, ходящих на двух ногах.

Форма тела у рыб. Для плавающих формой является форма, которую инженеры придают торпедам и корпусам кораблей и которая рассчитана на наименьшее сопротивление (с максимальной шириной несколько впереди от середины). Такую форму обычно имеют активно плавающие рыбы. Локомоция (передвижение) таких форм совершается главным образом волнообразными движениями туловища и хвоста, причем ряд изгибов передается спереди назад, и рыба продвигается вперед сквозь воду; парные же плавники служат обычно только в качестве органов управления (рулей).

Вдоль главной оси тела расположены на спинной и на брюшной стороне тела непарные срединные плавники: спинной плавник (или спинные плавники) на верхней стороне тела, хвостовой — в области хвоста и анальный — за анальным отверстием (рис. 2). У примитивных типов обычно бывает один или два спинных плавника. Наблюдается значительное разнообразие в способах слияния или подразделения спинных плавников и слияния анального или спинных плавников с хвостовым.

У более примитивных рыб обычны два типа хвостового плавника: дифцеркальный и гетероцеркальный (рис. 3). В плавнике первого типа мясистое окончание тела, содержащее позвоночный столб, идет прямо до кончика хвоста, и плавник делится на две симметричные части, одна из которых расположена выше позвоночного столба, а другая ниже него. В гетероцер-

кальном плавнике содержащая позвоночный столб задняя часть тела отклоняется кверху, и плавник развивается почти целиком ниже позвоночного столба. У немногих примитивных рыб мы видим обратное этому расположение: кончик позвоночного столба отклонен книзу, а плавник находится выше него; это — обратнo-гетероцеркальный тип. Симметричный дифицеркальный плавник логически мог бы быть принят за примитивный тип, а гетероцеркальный — за специализированный производный тип. Мы увидим, однако, что этот последний тип имеет почти всеобщее распространение у древнейших членов большинства групп рыб; и вполне вероятно, что дифицеркальный тип в действительности происходит от гетероцеркального.

Спинальная струна. Позвоночные и их близкие родичи, в отличие от обыкновенных беспозвоночных, имеют внутренний скелет для поддержки тела, а также для облегчения работы мускулов. У беспозвоночных скелет, если он развит, является наружным, покрывая поверхность тела. [Это, однако, не совсем верно. У некоторых беспозвоночных скелет является по своему онтогенетическому развитию внутренним, хотя функционально он может служить наружным панцирем. Таков скелет иглокожих. Например у морских ежей скелет состоит из пластинок, шипов, челюстей и других элементов, расположенных более или менее глубоко, и покрыт живой ресничатой эпителиальной тканью. Состоящий из иголочек или спикул скелет губок является внутренним и морфологически и физиологически. Внутренний

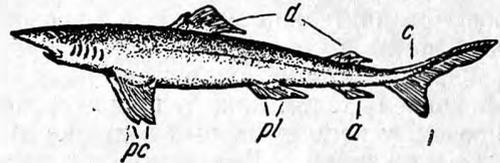


Рис. 2. Схема, показывающая расположение непарных и парных плавников у рыб. *d* — спинные плавники; *c* — хвостовой плавник; *pc* — грудные плавники; *pl* — брюшные плавники; *a* — анальный плавник.

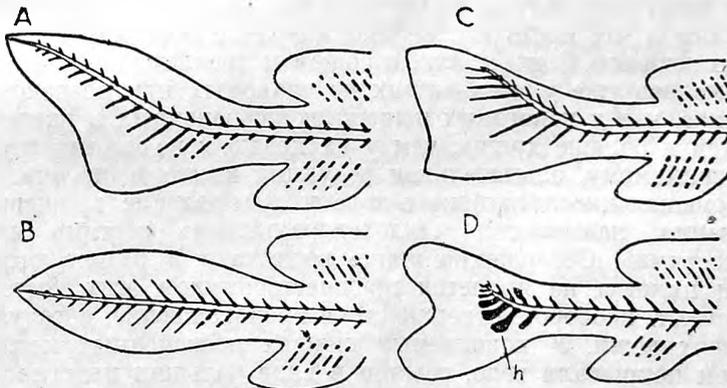


Рис. 3. Схема хвостовых плавников. *A* — гетероцеркальный тип, встречающийся у большинства акул, примитивных двоякодышащих, лучеперых рыб и у некоторых древних кистеперых; *B* — дифицеркальный тип, встречающийся у *Pleuracanthodii* и у более новых двоякодышащих и кистеперых; *C* — укороченный гетероцеркальный и *D* — гомоцеркальный типы, встречающиеся у более новых лучеперых рыб. На плавнике *D* видны разросшиеся нижние остистые отростки *h*, называемые "гипуралиями". Плавники *C* и *D*, а также, вероятно, *B* происходят от *A*. (*C* изменениями, по Гудричу.)

скелет имеют внутреннераковинные (или двужаберные) головоногие, составляющие подкласс *Endocochlia*.] Такой скелет был и у позвоночных в ранний период их эволюционного развития; он имеется у многих форм и теперь, но в дополнение к нему всегда присутствуют какие-нибудь внутренние скелетные образования. Самым примитивным и самым древним из таких внутренних скелетных образований является, вероятно, спинальная струна — длинный тонкий прут, который обыкновенно тянется от основа-

ния черепа — вдоль спины — до хвоста. Состоит из мягкого, студневидного материала, окруженного крепким чехлом, она представляет собою у примитивных позвоночных гибкое опорное образование. У некоторых водных позвоночных она может сохраняться в течение всей жизни, а у форм, стоящих выше, она заменяется позвоночным столбом, но всегда присутствует у зародыша. Не содержа твердых частей, она никогда не сохраняется в ископаемом состоянии.

Хрящ и кость. В дополнение к спинной струне все позвоночные имеют скелетную систему, построенную из хряща и кости. Первый представляет собою сравнительно мягкую и просвечивающую ткань, содержащую округлые клетки и способную расти путем расширения. Обыкновенный хрящ — правда, часто имеющийся у низших позвоночных — редко сохраняется у ископаемых, так как, будучи обнажен, он ссыхается и легко распадается. Впрочем, у некоторых рыб в хряще отлагаются кальциевые соли, и в таком обезвещенном состоянии он является материалом гораздо более прочным, способным сохраняться.

У выше стоящих позвоночных преобладающей скелетной тканью является кость. В микроскопических срезах она легко отличается от хряща присутствием в ней неправильно ветвящихся клеточных пространств. Кость состоит из волокнистого основного вещества, сильно пропитанного кальциевыми солями, и представляет собою гораздо более прочную опорную ткань, чем хрящ. В отличие от этого последнего, кость не способна расширяться и может расти лишь добавлением слоев на ее поверхности. Большие кости часто содержат внутри обширную мозговую полость, а также многочисленные более тонкие каналы, в которых находятся кровеносные сосуды и нервы.

У форм, имеющих костный скелет, значительная часть этого последнего сначала закладывается, в эмбриональном состоянии этих животных, как хрящ. Такие факты говорят в пользу того, что хрящ был исторически более древней тканью и что кость постепенно замещала этот менее совершенный материал. Но хотя это, быть может, в общем и правильно, мы все же знаем, что кости имелись уже у древнейших из знакомых нам позвоночных. Нам известно также, что у некоторых нынешних позвоночных в скелете гораздо меньше костей и больше хряща, чем у их предков: во многих группах происходила, повидимому, значительная редукция костного скелета.

Кости, помещающиеся глубоко в теле и замещающие хрящевые скелетные образования, называются «эндохондральными» костями или «замещающими костями». Совершенно иначе возникают и развиваются кожные кости. Хрящ никогда не является предшественником этих костей у зародыша; они имеют, наоборот, поверхностное происхождение, образуясь в более глубоких слоях кожи. У ископаемых низших позвоночных кожные кости часто целиком покрывали тело, обычно в виде больших пластинок в головной и плечевой областях и в виде более мелких чешуй на туловище и хвосте. Кожные кости часто соединяются с замещающими костями, особенно в области головы: так, например, человеческий череп представляет собою соединение костей неодинакового происхождения.

Внутренние скелетные образования рыб могут быть разделены на четыре группы: осевой скелет туловища и хвоста, мозговая коробка, система жаберных дуг, скелет парных конечностей.

Осевой скелет. Главными элементами осевой системы являются позвонки, составляющие позвоночный столб. В процессе эмбрионального развития спинная струна более или менее окружается хрящевыми элементами, расположенными в ряд. На каждый сегмент тела часто приходится по четыре таких хряща, которые у многих форм соединяются, образуя диск или кольцевидное тело, называемое телом позвонка, или centrum (рис. 4). У некоторых примитивных форм спинная струна остается большой, но в большинстве случаев она редуцируется, а у более «прогрессивных» типов во взрослом состоянии она совершенно отсутствует. Нервный тяж лежит непосредственно над спинной струной; над телом позвонка (centrum) в каж-

дом сегменте обычно развивается Y-образный защищающий элемент — тяж. Две ветви этого элемента, представляющие собою невральную («мозговую») дугу, смыкаются над нервным тяжем и выдаются вверх в виде невральной или верхнего остистого отростка. Важные кровеносные сосуды лежат в хвосте, как-раз под спинной струной, и они обычно окружены гемальными («кровеносными») дугами, аналогичными расположенным выше невральным дугам.

В области туловища обычно присутствуют ребра, отходящие от боков позвонков и лежащие между спинной и брюшной группами мускулов; у примитивных форм они присутствуют в каждом сегменте от шеи до основания хвоста. В добавление к этим межмышечным спинным ребрам, которые являются единственными у наземных форм, рыбы обычно имеют второй ряд ребер — нижние ребра, которые лежат ниже и частично окружают полость тела. В хвосте нижние ребра заменяются гемальными дугами.

В туловище часто встречаются дополнительные скелетные образования. Между различными мускулами иногда располагаются дополнительные ко-

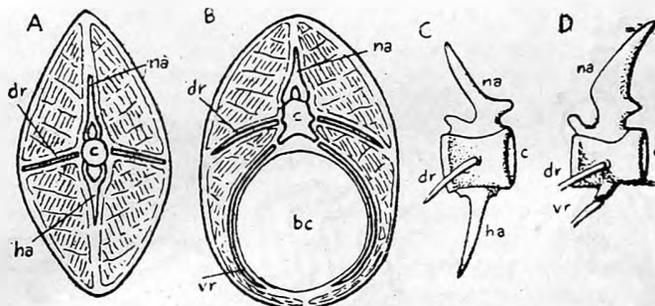


Рис. 4. А — схематический поперечный разрез через хвост рыбы. В — разрез через туловище: видно отношение позвонков и ребер к мускулатуре и к полости тела. С — схема хвостового позвонка у рыб отряда *Teleostei*. D — туловищный позвонок. *bc* — полость тела; *c* — тело позвонка; *dr* — верхние ребра, лежащие между спинной и брюшной группами мускулов; *ha* — гемальная дуга и нижний остистый (гемальный) отросток; *na* — невральная дуга и верхний остистый (невральный) отросток; *vr* — нижние ребра, окружающие полость тела.

сти, а у большинства наземных форм есть грудина (sternum), к которой прикрепляются своими вентральными концами многие ребра. Непарные плавники поддерживаются рядом параллельных прутьевидных хрящей или костей, — *radialia*, под которыми в теле рыбы имеются основные элементы, соединяющие их с позвоночным столбом. (Кроме того, эти плавники покрыты на своей поверхности и укреплены дистально чешуями или удлиненными лучами, развившимися из чешуи или из самой кожи.)

Мозговая коробка. Мы привыкли думать о черепе, как о сложном твердом образовании, которое включает в себе мозговую коробку и верхние челюсти, но многие из элементов, составляющих череп у высших форм, отсутствуют у наиболее примитивных из современных и ископаемых позвоночных. Первоначально челюстей не было, и даже у многих рыб, имеющих челюсти, эти последние лишь слабо сцеплены с мозговой коробкой. Примитивный «череп» состоит главным образом из хрящевой коробки, содержащей мозг и на своем заднем конце сочленяющейся с позвоночным столбом (рис. 5 и 26). Впереди имеются носовые капсулы, которые защищают орган обоняния; впадины, расположенные по бокам, содержат глаза, а части, выступающие по бокам заднего отдела (слуховые капсулы), содержат примитивное ухо.

Система жаберных дуг. Ряд хрящевых или костных дуг, расположенных у типичных позвоночных между жаберными отверстиями, служит для укрепления жаберной (или бранхиальной) области и дает опору мускулам,

открывающим и закрывающим жаберные щели (рис. 6). Нормально каждая дуга делится на верхнюю и нижнюю половины; обычно наблюдается и дальнейшее расчленение. У большинства примитивных позвоночных нет челюстей; предполагают, что эти последние происходят из передней пары жаберных дуг, причем верхняя челюсть соответствует верхней половине дуги, а нижняя — главному вентральному элементу. У наземных форм, в связи с утратой жаберного дыхания, наблюдается сильная редукция этой первоначально важной скелетной системы.

Скелет конечностей. У большинства позвоночных имеются парные конечности — парные плавники рыб и гомологичные этим плавникам ноги наземных форм. Нормально имеются две пары (рис. 2); грудные, передние конечности, непосредственно за жаберной областью или за шеей, и тазовые, задние конечности, расположенные обычно у заднего конца туловища — впереди анального отверстия. Опорой для конечностей служат



Рис. 5. Схема, показывающая отношение мозговой коробки к нервной системе и к органам чувств у рыб. Мозговая коробка изображена расчлененной по горизонтальной плоскости. Мозговая коробка образует парные капсулы, которые содержат обонятельные мешки *n*, защищает глазные яблоки *e* и включает в себе каналы и мешки уха *o*.

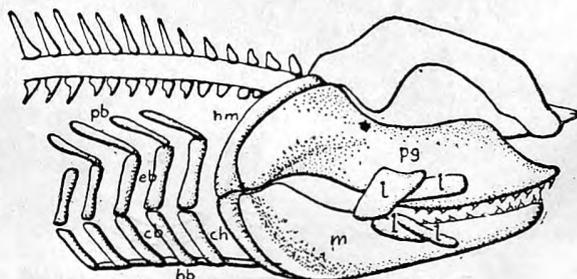


Рис. 6. Челюсти и система жаберных дуг у акулы (в основном — у мезозойского *Hybodus*). Мозговая коробка и спинная струна показаны контуром. *bb* — basibranchialia жаберных дуг; *cb* — ceratobranchialia — главные вентральные элементы; *eb* — epibranchialia — главные дорзальные элементы; *pb* — pharyngobranchialia; *ch* — ceratohyale и *hm* — hyomandibulare — элементы гноядной дуги, расположенной непосредственно за челюстями; *pg* — palatoquadratum — первичная верхняя челюсть; *m* — mandibula — нижняя челюсть; *l* — губные хрящи угла рта, — быть может, остатки предротовых жаберных дуг. (По С. Вудварду.)

пояса, находящиеся внутри тела животного. Первично они состоят из хряща или из замещающих костей, но к наружному и переднему краям грудного пояса часто прикрепляются кожные кости. От пояса отходят собственно конечности, скелет которых состоит из сложной группы сочленяющихся хрящей или костей (см. рис. 27 и 56). Первично у рыб конечности являются небольшими управляющими и балансирующими органами, но у наземных животных они приобретают первостепенное значение в качестве органов движения. Значительные изменения в строении этих органов будут представлять одну из центральных тем в нашем изложении эволюционной истории позвоночных.

У некоторых из низших позвоночных парные плавники развиты слабо или отсутствуют. Их происхождение было предметом больших споров. Представляется, однако, вероятным, что первоначально это были просто складки, выступавшие по бокам тела; совершенно так же, срединные непарные плавники возникли, повидимому, как выступы по срединной линии спинной и хвостовой областей. Оба типа плавников часто имеют сходное строе-

ние и сходные функции (управление движением) и вполне возможно, что они имеют одинаковое происхождение.

Череп. Мы отметили уже, что первичным скелетным образованием области головы была мозговая коробка, а ряд вторичных черепных образований появляется в связи с развитием челюстей, образовавшихся вследствие расширения передней пары жаберных дуг. У акул эти последние не имеют

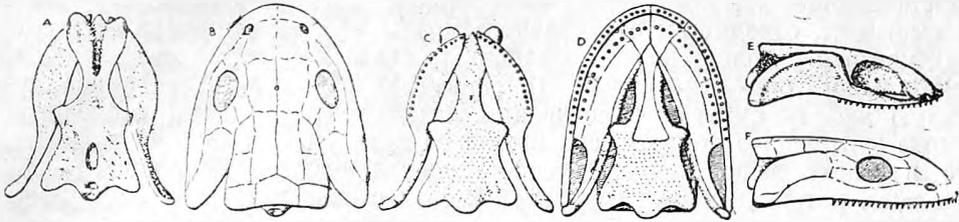


Рис. 7. Схемы для сравнения черепов у форм, имеющих кожные кости, и форм без этих последних. Хрящ и замещающие хрящ кости показаны точками, а кожные кости оставлены белыми. А — дорзальный, С — вентральный, а Е — боковой вид акулообразной формы, у которой мозговая коробка и первичные челюсти самостоятельны (ср. рис. 26 и т. д.). В, D, F — дорзальный, вентральный и боковой вид черепа такого типа, который существует у костных рыб и более высоких форм. Кожные кости дорзально и латерально покрывают первоначальные образования и объединяют их в одно целое. Вентрально один кожный элемент подстилает передний конец мозговой коробки, другие кожные кости покрывают большую часть первичных верхних челюстей, а нижние края элементов крыши составляют новый наружный край челюстей (ср. рис. 53, 54, 86 и т. д.).

тесного прикрепления к мозговой коробке. Однако в истории позвоночных рано возникает усложнение, заключающееся в появлении кожных костей, покрывающих область головы. Эти кости приходят в соприкосновение с лежащей под ними мозговой коробкой и во многих случаях в значительной степени заменяют это образование (рис. 7). Покрывая с боков область щек и рта и появляясь даже в коже, выступающей рот, кожные кости соединяются с первичными челюстями и, в процессе эволюции, заменяют их. Таким образом, развитие кожных костей привело у большинства позвоночных к возникновению единого краниального образования — черепа, состоящего из трех первоначально самостоятельных элементов: а) мозговой коробки, образованной из хряща или замещающей хрящ кости; б) первичной верхней челюсти, образованной из тех же самых материалов; в) кожных костей, облегающих и частично заменяющих оба предыдущих элемента.

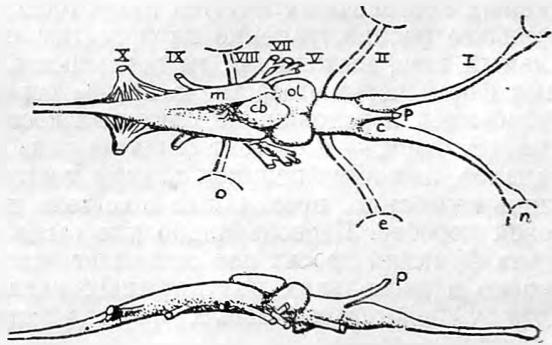


Рис. 8. Дорзальный и латеральный вид восстановленного головного мозга и черепных нервов *Macropetalichthys*, девонской панцирной акулообразной рыбы. Головные нервы пронумерованы (см. текст); не изображены три небольших нерва, идущих к мускулам глаз. с — мозговые полушария; cb — мозжечок (cerebellum); e — глаз; i — воронка (infundibulum); m — продолговатый мозг (medulla oblongata); n — ноздря; o — ухо; ol — зрительные доли среднего мозга; p — пинеальный орган. (По Стеншню.)

Нервная система. Центральная нервная система позвоночных состоит из головного мозга, спинного тяжа, который от этого последнего идет назад вдоль тела, и нервов, направляющихся от этих образований к органам чувств и движения. Спинной тязь коренным образом отличается по своему положению от нервного ствола большинства беспозвоночных; он залегает дорзально, проходя вдоль спины над спинной струной и телами позвонков и будучи защищен невральными дугами, между которыми выступают нервы (по одной паре на каждый сегмент). Головной мозг имеет чрезвычайно сложное строение, наружные черты которого можно наблюдать часто на внут-

b. f. s. i. u. v. n. d. n. 2874

ренных ядрах мозговой коробки (рис. 8). Головной мозг можно грубо разбить на три отдела — передний, средний и задний мозг. Передний имеет сверху пару вздутий — полушария головного мозга, которые, будучи первоначально связаны с чувством обоняния, у высших форм сильно расширяются и становятся местонахождением высших функций головного мозга. За полушариями тянется кверху стеблевидное пинеальное тело, обычно представляющее у примитивных типов хорошо развитый глаз; вентральным же выступом, отходящим от переднего мозга, является воронка (*infundibulum*), которая у большинства позвоночных связана с кармановидным выростом крыши рта — гипофизой (*hypophysis*), образуя питuitарное тело, важную железу внутренней секреции. Над средним мозгом расположены парные зрительные лопасти, связанные со зрением. Главную часть вытянутого в длину заднего мозга представляет продолговатый мозг (*medulla oblongata*), который связан главным образом с осязанием, вкусом, чувством равновесия и слухом, а выше лежит мозжечок (*cerebellum*) — «древо жизни», — который управляет положением тела и мышечной координацией.

Головные нервы представляют интерес для палеонтолога потому, что на хорошо сохранившихся ископаемых черепах обычно можно видеть отверстия (*foramina*), через которые выходят эти нервы. Таких нервов бывает не менее десяти пар, а иногда их двенадцать пар. Три пары идут к главным органам чувств: *I* — к ноздрям, *II* — к глазу, *VIII* — к уху. Три нерва (*III*, *IV*, *VI*) являются маленькими нервами, которые управляют движением мускулов глазного яблока. Другие (*V*, *VII*, *IX*, *X*) главным образом принимают впечатления ощущений от кожи головы и шеи и поверхности рта и приводят в движение мускулы челюстей и глотки.

Органы чувств. Все позвоночные имеют три главных органа чувств, которые существуют и у человека: ноздри, глаза и уши. У примитивных форм ноздри обычно не соединяются с полостью рта и представляют собою просто пару углублений, в которые может проникать вода и в которых находятся клетки, воспринимающие впечатления обоняния. У некоторых очень примитивных позвоночных имеется лишь одна ноздря. В дополнение к имеющим всеобщее распространение парным глазам нередко имеется средний, пинеальный глаз, выходящий на поверхность (особенно у древнейших ископаемых форм) через отверстие в крыше черепа. Примитивное ухо не имеет ни барабанной перепонки, ни слуховых косточек, — чем оно отличается от уха высших форм, — и состоит лишь из ряда наполненных жидкостью мешков и каналов, лежащих целиком внутри мозговой коробки; рыба может слышать лишь колебания, проходящие в ее теле и вызывающие колебания в ее мозговой коробке. Первоначально ухо было, повидимому, органом равновесия, и эта функция до сих пор сохраняет важное значение. Это чувство сосредоточено в нескольких полукружных каналах, которых обычно бывает три, хотя у некоторых низших форм имеется лишь два канала (или даже один).

Примитивные водные позвоночные имеют, очевидно, шестое чувство, сосредоточенное в органах боковой линии, расположенных в каналах или порах, которые тянутся одной линией вдоль боков тела и образуют сложный узор на голове. Предполагается, что эти органы чувствительны к токам воды или к давлению и этим помогают животному при плавании. На основании того факта, что у акул внутреннее ухо может сообщаться трубкой с поверхностью верхней стороны головы, было сделано предположение, что ухо человека (являющееся, действительно, органом восприятия давления) представляет, быть может, лишь глубоко потрузившуюся и специализированную часть этой же самой системы.

Кровеносная система. При изучении ископаемых форм нам не придется много заниматься кровеносной системой. Заметим лишь, что у примитивных форм кровь течет от тела по венам к сердцу; отсюда она проходит вперед вдоль глотки по брюшной аорте, от которой поднимаются ветви, проходящие между жаберными щелями. Пройдя через капилляры на поверхности жабер, эти дуги сверху воссоединяются, и главный ток крови идет на-

зад к телу по спинной аорте. С возникновением легких и редукцией жабер эта система, конечно, значительно видоизменяется.

Дыхательная система. У низших позвоночных и их родичей имеется единственная в своем роде система внутренних жабер. Вода проходит (обычно через рот) в глотку, оттуда через ряд жаберных камер, где совершается дыхание, — к поверхности тела. У большинства рыб бывает пять пар жабер; первоначально число этих последних могло быть гораздо больше (ср. *Cephalaspis*, рис. 17). Брызгальце (*spiraculum*) — добавочное переднее отверстие, расположенное высоко на боковой стороне головы, — иногда бывает расширенным и может служить входом для воды; у многих высших рыб оно редуцировано или отсутствует. С развитием легких и дыхания воздухом жабры атрофируются, брызгальце становится трубкой уха, а другие углубления образуют железы внутренней секреции.

Пищеварительная и мочеполовая системы. Нам не придется уделять много внимания непосредственно этим системам органов (челюсти и зубы рассматриваются в другом месте), хотя многие особенности скелета имеют прямую связь со способами питания и с размножением. Примитивные позвоночные типически являются, конечно, яйцекладущими, хотя даже у некоторых акул яйца испытывают развитие в теле матери. У водных форм яйца обыкновенно являются незащищенными, хотя в некоторых случаях (например у скатов и химер) существует твердая яичная коробка, которая может сохраняться.

Мускульная система. Мускулы, правда, практически никогда не сохраняются, но эти органы являются важными для нас, потому что они очень тесно связаны со скелетом. Эта система может быть подразделена, несколько аналогично скелету, на мускулы осевые, мускулы жаберных дуг и мускулатуру конечностей. Осевые мускулы у водных позвоночных представляют главный орган передвижения и составляют большую часть тела. Они расположены сегментально, в ряд слоев, тянущийся вдоль спины и боков рыбы. Между следующими один за другим сегментами лежит по одному ребру, а против каждого сегмента находится позвонок. Вполне вероятно, что сегментация скелета первично возникла в связи с сегментацией мускулов. Небольшие мускулы, которые двигают глазное яблоко, являются, вероятно, сильно измененными частями осевой группы. Особая группа мускулов связана с жаберными дугами; из этой группы развились мускулы челюстей, когда образовались эти последние. С развитием конечностей образуются сильные группы мускулов над скелетом этих конечностей и под ним.

Производные кожного покрова. В наружных слоях тела могут возникать, кроме кожных костей, о которых мы уже говорили, и другие образования. В различных группах высших позвоночных из самой поверхностной части кожи образуются роговые чешуи, когти, рога, а также перья; эти образования обычно не сохраняются в ископаемом состоянии. Из более глубоких слоев кожи многих рыб возникают «кожные зубики», — типически полые конические образования, состоящие главным образом из плотного дентина и покрытые пленкой очень твердого, блестящего, эмалеподобного вещества (рис. 9). У типичных акул такие кожные зубики рассеяны по поверхности кожи, придавая ей шероховатый характер, который напоминает наждачную бумагу, а у многих древних и примитивных рыб они образуют поверхностный покров нижележащих кожных костей или чешуи. Обыкновенные зубы тождественны по составу с кожными зубиками и, как полагают, произошли от этих последних.

Примитивные хордовые. Хотя позвоночные составляют обширную и важную группу животных, группа эта, тем не менее, не является одним из основных подразделений мира животных: позвоночные вместе с немногими

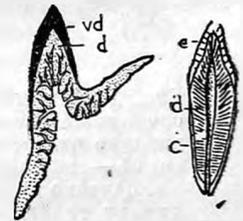


Рис. 9. Кожный зубик акулы (слева) и ре�ец млекопитающего (справа). с — цемент; d — дентин; e — эмаль; vd — витродентин (аналогичный эмали).

другими формами более примитивного характера объединяются в тип *Chordata*, т. е. животных со спинной струной. Эти более примитивные формы почти совершенно не известны в ископаемом состоянии, но мы кратко рассмотрим их, так как они имеют значение при изучении происхождения и древней истории позвоночных.

Ланцетник. *Cephalochorda* (головохордовые) содержат немногие мелкие морские формы, как *Amphioxus*, или ланцетник (рис. 10). Это маленькое морское животное имеет вид полупрозрачной рыбки, но по своему строению оно значительно ниже любого из настоящих позвоночных. У него нет ни костей, ни хрящей, нет ни парных плавников, или конечностей, ни че-

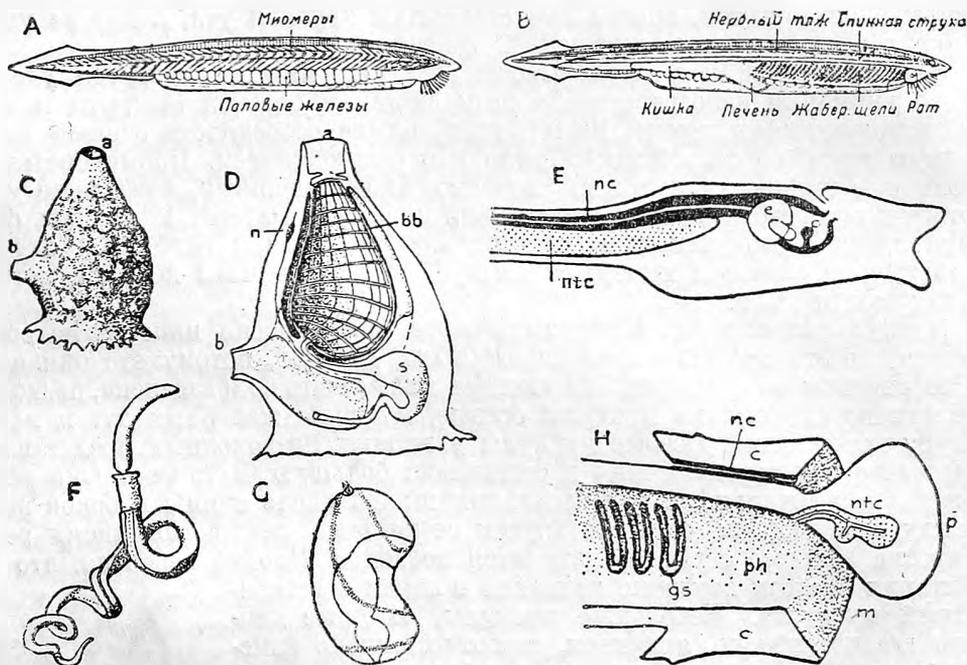


Рис. 10. Низшие хордовые. А — *Amphioxus*, наружный вид. В — продольный срединный разрез. С — наружный вид простого одиночного оболочника; а — вводное отверстие; б — выводное отверстие. D — разрез одиночного оболочника; bb — жаберная „корзинка“; n — нервная система; s — желудок. E — продольное сечение туловища и части хвоста личинки оболочника (упрощено); e — рудимент глаза; nc — нервный тяж; ntc — спинная струна; o — отоцист (слуховой пузырек). F — взрослый „желудевый червь“ (*Balanoglossus*). G — личинка *Balanoglossus*; покрытые точками участки представляют ресниччатые полосы, подобные таким же полосам у личинок пглокожих. H — схематический сагиттальный разрез через переднюю часть тела *Balanoglossus*; c — воротник; gs — жаберные щели; m — рот; nc — нервный тяж; ntc — спинная струна; p — хоботок; ph — глотка (pharynx). (А, В — из Грегори, по Делажу и Эрнару; С — Н — преимущественно по Делажу и Эрнару.)

люстей, ни зубов; имеется круглое ротовое отверстие и существуют слабые признаки головного мозга и лишь рудименты органов чувств. Имеется, однако, ряд признаков, указывающих на родство ланцетника с позвоночными. Твердые скелетные части, правда, отсутствуют, но есть хорошо развитая спинная струна; дорзально расположенный нервный тяж проходит вдоль тела, а дыхание осуществляется посредством многочисленных жаберных щелей.

Эти признаки определенно говорят в пользу того, что эта форма близка к корню ствола позвоночных; интересно, что личинка миног, низших из ныне существующих позвоночных, очень похожа на ланцетника по многим особенностям строения. Но сам ланцетник не может быть отнесен к предкам: этому препятствуют такие признаки специализации, как продолжение

спинной струны впереди до переднего конца тела (отсюда и название группы) и развитие особого кармана, покрывающего жабры, — черты, повидимому, связанные с зарыванием в ил.

Оболочники. *Urochorda* включают в себя значительное число морских животных, известных под названием оболочников; «центральные», или наиболее типичные представители являются, быть может, одиночными сидячими формами, во взрослом состоянии прикрепленными к скалистой поверхности дна в мелководной полосе. Эти животные представляют собой неподвижные, не имеющие определенной формы, массы, покрытые кожистой оболочкой. Вода втягивается через отверстие на верхушке и выходит через другое отверстие, расположенное сбоку. По наружному облику эти животные совсем не похожи на позвоночных или на ланцетника, да и внутреннее сходство, на первый взгляд, немногим сильнее. Нет ни спинной струны, ни нервного тяжа. Втягиваемая внутрь вода пропускается через бочковидное образование, занимающее большую часть объема тела животного. Собираемые здесь пищевые частицы проходят через отверстие на дне «бочки» в желудок, а затем в кишку, откуда непереваренные остатки выходят через анальное отверстие, присоединяясь к воде, покидающей тело через боковое отверстие.

Но эта «бочка», собирающая пищу, в то же время служит и органом дыхания и содержит сложный комплекс внутренних жабр. Эти черты строения говорят в пользу «хордового» характера оболочников, что подтверждается изучением личинки, которая, в отличие от взрослого животного, есть свободно плавающее, похожее на головастика, существо с длинным хвостом; в этом хвосте имеются и дорзальный нервный тяж и хорошо развитая спинная струна. Позже личинка прикрепляется к подводной скале, и хвост (а вместе с ним и спинная струна и большая часть нервного тяжа) исчезает. Представляется вероятным, что оболочники являются потомками форм, похожих на ланцетника.

Balanoglossus. Самыми характерными из *Hemichordata* (полухордовых) являются «желудевые черви» (*Balanoglossus*), которые называются так потому, что у них на переднем конце удлинённого тела имеется жесткий хоботовидный роющий орган, за которым находится воротник, причем хоботок и воротник, вместе взятые, несколько напоминают жолудь. Хотя тело по наружному виду червеобразно, оно коренным образом отличается по своему строению от тела обыкновенных червей, и на его истинный «хордовый» характер указывает присутствие многочисленных жаберных щелей, похожих по строению на жаберные щели ланцетника. Нервная система является в своей значительной части более или менее рассеянной по телу, но есть спинной нервный тяж в области воротника, а рудиментарное образование, находящееся в голове, гомологично, быть может, спинной струне. В общем «желудевые черви» и их родичи представляют собою, вероятно, специализированную ветвь, отходящую от основания ствола хордовых.

Крошечная личинка «желудевого червя» очень похожа по облику и строению на личинки некоторых иглокожих и долго принималась за принадлежащую к этой группе.

Эти современные низшие хордовые представляют собою формы, явно родственные позвоночным, но отличающиеся от этих последних своим более примитивным характером, своей специализацией или испытанной ими регрессивной эволюцией. Низшие хордовые не известны в ископаемом состоянии, так как у них почти никогда не бывает твердых частей, способных к сохранению.

Предки позвоночных. Предков позвоночных ученые искали чуть ли не в каждой группе беспозвоночных (рис. 11). Некоторые высказывали мнение, что позвоночные произошли непосредственно от кишечнополостных, представляющих собою основание ствола *Metazoa*. Эти формы, конечно, должны были быть отдаленными, древнейшими предками позвоночных, но они лишены многих образований, существующих как у позвоночных, так и у многочисленных беспозвоночных. Поэтому гораздо правдоподобнее

допущение, что отщепление предковой группы относится к несколько более высокой ступени.

Делалось предположение, что позвоночные произошли от червей *Annelida*. Эти формы, подобно позвоночным, являются двусторонне-симметричными животными; они характеризуются сегментацией тела (что обнаруживают и позвоночные в позвоночнике, нервах и мускулатуре). Они имеют, кроме того, хорошо развитый нервный тяж. Нервный тяж лежит с вентральной стороны червя; но если предположить, что в процессе эволюции тело перевернулось, то окажется, что нервный тяж находится на дорзальной стороне. Однако у *Annelida* (кольчатых червей) нет таких характерных для позвоночных образований, как жаберные щели и спинная струна, а поскольку рот у кольчатых червей помещается на нижней стороне головы, то рот позвоночных должен был бы находиться на тыльной стороне головы, если мы не сделаем допущения, что старый рот закрылся и образовался новый.

Другие ученые усиленно отстаивали идею, что предками позвоночных были наиболее высокоорганизованные беспозвоночные — членистоногие, особенно *Arachnida* (паукообразные), — группа, включающая не только пауков, но и скорпионов, а также многих водных животных, как мечехвост и вымершие водные скорпионы (*Eurypterida*). Паукообразные имеют наружный, а не внутренний скелет; но многие из древнейших ископаемых позвоночных имели высоко развитый панцирь, который в некоторых случаях сильно напоминает панцирь водных паукообразных. Высказывалось мнение, что это сходство означает действительное родство. Но, согласно этой теории, нижняя поверхность у одной группы должна была бы походить на дорзальную поверхность у другой (так как нервный тяж у паукообразных лежит, как и у кольчатых червей, вентрально). Этого, однако, мы не видим, и допущение, что верхняя и нижняя стороны животного поменялись своими местами, встречает столь же большие затруднения, как аналогичное предположение относительно червей. Кроме того, принятие этой теории делает необходимым как-то «избавиться» от членистых конечностей и других сложных образований членистоногого и «переделать» целиком животное. Мы, однако, не имеем положительных указаний в пользу такой коренной перестройки. Далее, эта теория предполагает, что низшие хордовые совсем не родственны позвоночным, несмотря на значительное морфологическое сходство с этими последними.

идею, что предками позвоночных были наиболее высокоорганизованные беспозвоночные — членистоногие, особенно *Arachnida* (паукообразные), — группа, включающая не только пауков, но и скорпионов, а также многих водных животных, как мечехвост и вымершие водные скорпионы (*Eurypterida*). Паукообразные имеют наружный, а не внутренний скелет; но многие из древнейших ископаемых позвоночных имели высоко развитый панцирь, который в некоторых случаях сильно напоминает панцирь водных паукообразных. Высказывалось мнение, что это сходство означает действительное родство. Но, согласно этой теории, нижняя поверхность у одной группы должна была бы походить на дорзальную поверхность у другой (так как нервный тяж у паукообразных лежит, как и у кольчатых червей, вентрально). Этого, однако, мы не видим, и допущение, что верхняя и нижняя стороны животного поменялись своими местами, встречает столь же большие затруднения, как аналогичное предположение относительно червей. Кроме того, принятие этой теории делает необходимым как-то «избавиться» от членистых конечностей и других сложных образований членистоногого и «переделать» целиком животное. Мы, однако, не имеем положительных указаний в пользу такой коренной перестройки. Далее, эта теория предполагает, что низшие хордовые совсем не родственны позвоночным, несмотря на значительное морфологическое сходство с этими последними.

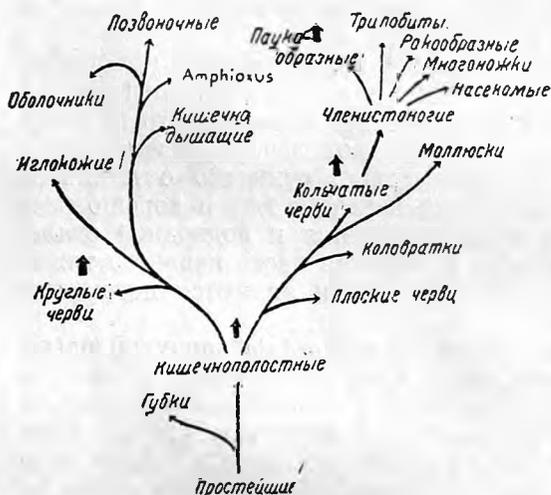


Рис. 11. Упрощенное родословное дерево беспозвоночных и низших хордовых. Толстые стрелки указывают группы, которые различными учеными принимались за предков позвоночных.

Наиболее правдоподобной теорией происхождения позвоночных является, видимо, теория, исходящая из данных изучения примитивных хордовых. Ланцетник, оболочники и желудевые черви не являются, конечно, настоящими предками позвоночных, но в высшей степени вероятно, что они представляют собою специализированных или регрессировавших родичей этих предков. А мы отметили уже тот знаменательный факт, что личинка баланоглоссов [класс кишечнодышащих], наиболее простых из хордовых, совсем похожа на личинку иглокожих.

Ни одна группа не покажется, на первый взгляд, более отдаленной от позвоночных, чем морские звезды и морские ежи с их радиальной симме-

трией и различными своеобразными и сложными органами. Никто не решился бы производить позвоночных от иглокожих, как таковых. Но не исключена возможность, что те и другие произошли от формы, похожей на личинку иглокожих и желудевых червей — формы, продвинувшейся выше уровня организации кишечнополостных, но оставшейся еще довольно примитивно построенным двусторонне-симметричным животным. От нее могли произойти, — с развитием сидячего образа жизни и радиальной симметрии, — первые иглокожие; но, с другой стороны, формы, становившиеся все более и более активно плавающими животными, сохранили бы, надо полагать, двустороннюю симметрию и у них развивались бы органы передвижения с соответствующей мускулатурой, спинная струна и, наконец, скелет позвоночного типа.

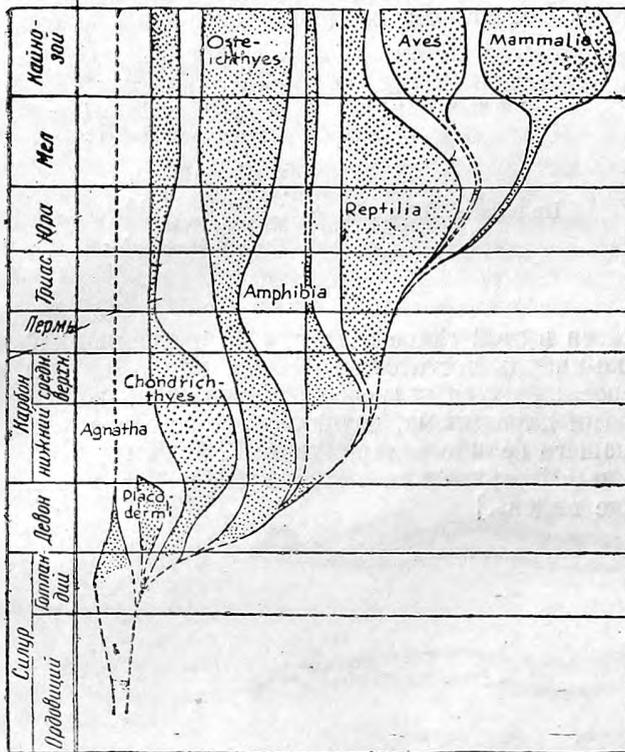


Рис. 12. Родословное дерево позвоночных. Толщина различных ветвей дает приблизительное указание на обилие или малочисленность соответствующих групп.

Согласно этой теории, древние предки позвоночных должны были быть маленькими, лишенными твердого скелета, животными, почти не способными сохраняться в ископаемом состоянии. Следовательно, трудно думать, что палеонтология откроет когда-нибудь остатки этих древнейших предков позвоночных.

Классификация позвоночных (рис. 12). Классы, на которые должен быть подразделен тип позвоночных, в большинстве своем общеизвестны. К высшим классам относятся млекопитающие (класс *Mammalia*), птицы (класс *Aves*), пресмыкающиеся (класс *Reptilia*) и земноводные (класс *Amphibia*). Низших, водных позвоночных часто относят к одному единственному классу — к классу рыб (*Pisces*). Но необходимо, повидимому, какое-то подразделение этой последней группы. При поверхностном рассмотрении различные формы «рыб» кажутся совсем похожими друг на друга; все они являются водными животными и в связи с этим имеют много общих морфо-

логических черт. Но различные группы «рыб» в огромной степени отличаются одна от другой по строению тела. Например минога и треска во многих отношениях отличаются друг от друга — не менее, чем лягушка и человек, — и нецелесообразно «сваливать» их в один класс. Миноги и миксины, вместе со своими ископаемыми родичами, составляют класс *Agnatha* — примитивных позвоночных, не имеющих типичных конечностей и челюстей. Некоторые ископаемые панцирные рыбы, у которых челюсти и парные конечности отсутствуют, но имеют своеобразное строение, могут быть объединены в класс *Placodermi*. Акулы и их родичи составляют класс *Chondrichthyes* (хотя, как мы увидим, этот термин не совсем удобен); высшие костные рыбы составляют класс *Osteichthyes*. Для удобства можно употреблять термин *Pisces* (рыбы), как объединяющий все примитивные водные группы; термин же *Tetrapoda* («четвероногие») применяется ко всем наземным формам. Вот какова, следовательно, наша классификация:

Надкласс <i>Pisces</i>	{	Класс <i>Agnatha</i>
	{	Класс <i>Placodermi</i>
	{	Класс <i>Chondrichthyes</i>
	{	Класс <i>Osteichthyes</i>
Надкласс <i>Tetrapoda</i>	{	Класс <i>Amphibia</i>
	{	Класс <i>Reptilia</i>
	{	Класс <i>Aves</i>
	{	Класс <i>Mammalia</i>

[Содержащиеся в этой главе сведения из эволюционной теории, конечно, не дают сколько-нибудь достаточного освещения основных вопросов дарвинизма. Для усвоения курса палеозоологии читатель должен предварительно овладеть основами дарвинизма, изучение которого следует начать с классических работ нашего великого дарвиниста К. А. Тимирязева «Чарльз Дарвин и его учение» и «Исторический метод в биологии» и с книги Ч. Дарвина «Происхождение видов».]

ПРИМИТИВНЫЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Миноги и миксины, относимые обыкновенно к «круглоротым рыбам» (*Cyclostomata*), отличаются от существующих позвоночных своими, повидимому, примитивными признаками.

Эти своеобразные формы с угревидным телом совершенно лишены челюстей, присутствие которых характерно для всех других нынешних позвоночных; они лишены также конечностей, тогда как все другие группы современных рыб имеют хорошо развитые парные плавники. В отношении ископаемых форм следует заметить, что древнейшими из известных позвоночных были формы, обычно объединяемые под названием панцырных рыб (*Ostracodermi*). Эти рыбы были почти всегда заключены в тяжелый панцырь — костный или из другого твердого материала, — и они, следовательно, совсем не похожи на покрытых мягкой кожей нынешних круглоротых, у которых весь скелет состоит исключительно из хряща. Но и у этих ископаемых форм челюстей, повидимому, также совсем не было, а парные конечности либо отсутствовали, либо были очень слабо развиты. Ныне живущие круглоротые и ископаемые панцырные (*Ostracodermi*) принадлежат, вероятно, к одной группе примитивных позвоночных, которую мы можем рассматривать как класс *Ag-natha*, или бесчелюстных позвоночных.

Круглоротые. Ныне живущие бесчелюстные представлены миногами (к которым относится род *Petromyzon*) и миксинами (*Myxine*, *Bdellostoma*, рис. 13). По образу жизни

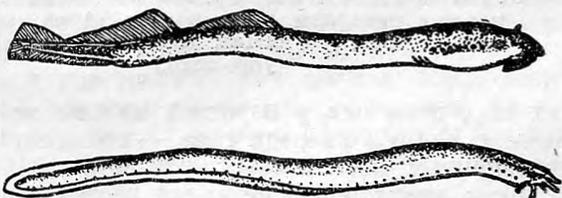


Рис. 13. Ныне живущие круглоротые: наверху минога *Petromyzon*; внизу — миксина *Myxine*. (По Дину.)

они — полупаразиты (они прикрепляются к рыбе, пожирая ее тело). Тело у круглоротых удлиненное, угреобразное; на тонкой слизистой коже нет ни чешуй, ни мелких кожных зубиков. Парные плавники отсутствуют, и имеются только непарные плавники. Присутствует от шести до четырнадцати пар жабер, которые, в отличие от соответствующих щелевидных образований ныне живущих позвоночных, представляют собою шарообразные мешки, сообщающиеся с внутренней полостью и с наружной поверхностью посредством маленьких трубок. У миног край круглого бесчелюстного рта образует присасывательный диск, служащий для прикрепления к добыче; у миксин рот окружен щупальцами. Функцию, которую у других животных несут челюсти, выполняет длинный, слособный высовываться, «язык», на котором имеется участок, покрытый роговыми образованиями (напоминающими зубы); таким языком минога действует как рашпилем, соскабливая мясо своей жертвы. Имеются парные глаза и срединный пинеальный глаз (хорошо развитый у миног и рудиментарный у миксин). У большинства позвоночных в ухе — три полукружных канала, миноги же имеют только два канала, а миксины один. Еще более своеобразны органы обоняния:

вместо пары ноздрей, имеющих у всех других позвоночных, имеется только один срединный обонятельный мешочек.

Скелет состоит из необизвестленного хряща. Мозговая коробка имеет довольно специализированное и усложненное строение. У миног имеется сложная система жаберных дуг, но эти дуги не являются обособленными элементами, а срослись в своеобразную корзинку (коробку), содержащую жаберы, а часть жаберного скелета видоизменилась в поддержку для «языка». Спинная струна большая. Все формы имеют хрящевые поддержки для непарных, срединных плавников, а *Petromyzon*, лишенный, правда, тел позвонков, имеет ряд маленьких невральных дуг.

Миноги от миксин резко отличаются по положению единственной ноздри. У большинства позвоночных носовые отверстия расположены близ переднего конца головы или даже несколько вентрально. У миксин ноздря открывается на кончике «рыльца», но у миног из нижней части крыши рта вырастает большая «верхняя губа» и образует передний конец тела; ноздря, первоначально занимающая вентральное положение (вместе с другим кармановидным образованием — гипофизой), перемещается впереди и кверху до

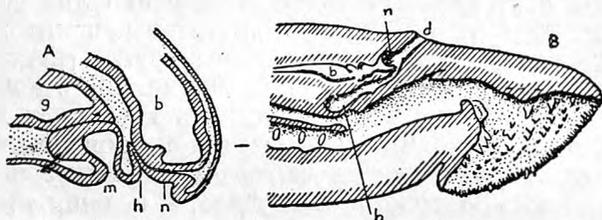


Рис. 14. Схема, показывающая развитие дорзальной ноздри у миног. А — продольный разрез через голову личинки миноги; видно вентральное положение ноздри и гипофизы. В — более поздняя стадия, на которой гипофиза и ноздря переместились на спинную сторону. *b* — мозг; *d* — общее отверстие гипофизы (*h*) и ноздри (*n*) на дорзальной стороне; *g* — кишка; *m* — рот. (По Гудричу, упрощено.)

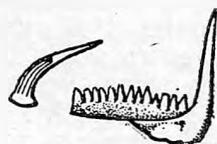


Рис. 15. Ордовицийские конодонты: слева — *Scolopodus*; справа — *Prioniodus*. Сильно увеличено. (По Пандеру.)

тех пор, пока она у взрослой миноги не оказывается на верхней стороне головы, как раз впереди глаз, — положение, не встречающееся у остальных современных позвоночных (рис. 14).

Итак, круглоротые не имеют костей, настоящих зубов и других могущих сохраняться твердых частей, поэтому они не встречаются в ископаемом состоянии. В палеозойских отложениях иногда встречаются маленькие зубовидные образования, так называемые конодонты (рис. 15), которые описывались как «зубы» круглоротых, но это нельзя считать установленным: возможно, что конодонты являются остатками каких-то беспозвоночных.

Миноги и миксины представляют собою, несомненно, низших из всех нынешних позвоночных. Но прежде чем решить, являются ли они в самом деле примитивными формами, мы должны учесть, что эти животные — полупаразиты и что паразиты обычно — специализированные и регрессивные, а не действительно примитивные формы. Несомненно «специализированным» органом является «язык» круглоротых. Возникает вопрос: быть может, многие черты «простоты» строения этих животных объясняются паразитизмом, а не сохранением примитивных признаков? Чтобы найти ответ на этот вопрос, познакомимся с родственными круглоротым ископаемыми формами. При этом мы убедимся, что многие черты строения круглоротых существовали уже у древнейших из известных нам ископаемых рыб.

Ostracodermi. Повидимому, древнейшими остатками позвоночных являются обломки, встречаемые в ордовицийских (нижнесилурийских) породах СССР, а также штата Колорадо и других западных штатов США. Характер этих отложений в Америке наводит на мысль, что эти остатки являются обломками скелетов форм, живших в континентальных бассей-

нах, и что после смерти животных остатки их переносились водою в мелководные заливы. Это говорит в пользу теории пресноводного происхождения позвоночных и позволяет объяснить почти полное отсутствие остатков позвоночных в преимущественно морских осадках раннего палеозоя. Найденные обломки слишком малы, чтобы дать нам какое-либо представление о наружном виде этих древних форм, но их микроскопическое строение показывает, что мы имеем дело главным образом с пластинками панцыря, подобными пластинкам, которыми было покрыто тело у позвоночных последующих периодов. Строение некоторых из этих образцов указывает на то, что уже в этот древнейший момент истории позвоночных у этих животных существовала костная ткань.

Сколько-нибудь достаточные данные об этих формах или, вернее, о их преемниках мы получаем лишь из отложений верхней части готландия (верхнего силура) и нижнего девона. Чем ближе к концу силура, тем больше мы встречаем остатков позвоночных, которые по своему виду были очень мало похожи на нынешние формы. Почти все они были покрыты панцырем, чем объясняется данное им название «панцырных». По очертаниям тела и по наличию твердых скелетных частей они как будто очень далеки от круглоротых.

Однако оказывается, что все эти формы, подобно ныне живущим миногам и миксинам, характеризуются отсутствием челюстей и отсутствием или слабым развитием парных плавников и что наилучше изученные из них показывают поразительное сходство с круглоротыми по многим признакам своего строения.

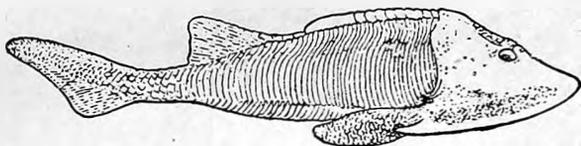


Рис. 16. *Cephalaspis*, типичный верхнесилурийский (верхнеготландский) и девонский представитель костнощитковых *Ostracodermi*. (По Гудричу.)

Древнейшие из найденных донныне «панцырных» прошли, несомненно, долгий путь эволюционного развития до того геологического момента, в осадках которого встречаются их остатки; к этому моменту они уже оказываются разделенными на несколько самостоятельных групп.

Костнощитковые. *Cephalaspis* и родственные ему формы, образующие отряд *Osteostraci* (костнощитковые), изучены более подробно, чем какие-либо другие панцырные. Формы эти встречаются в изобилии в пластах верхнего готландия (верхнего силура) и нижнего девона, и только немногие формы продолжали существовать до конца девонского периода.

Многие из них были больших размеров, длина их была обыкновенно не более 30—60 см (или значительно меньше). Они были целиком заключены в панцырь из пластинок и чешуи. На поперечном разрезе этих пластинок видно, что они, в отличие от пластинок других панцырных, состояли из настоящей кости, а на поверхности лежал бугорчатый слой дентина, представлявший собою нечто похожее на сросшиеся кожные зубки. Тело (рис. 16) было довольно рыбообразное, несколько широкое и уплощенное с вентральной стороны, с одним или двумя спинными плавниками и с гетероцеркальным хвостовым плавником. Брюшные плавники совсем не было, но позади головы было два покрытых чешуями придатка, которые, быть может, представляли собою грудные плавники примитивного типа; их внутреннее строение не известно. Чешуи, покрывавшие тело, были расположены в вертикальные ряды, причем каждый ряд имел только небольшое число удлиненных чешуй.

Область головы (рис. 17) была покрыта с дорзальной стороны почти сплошным костяным щитом с боковыми «рожками» (то более, то менее длинными), лежащими впереди грудных «плавников». Глаза, направленные вверх, как у многих донных форм, были расположены близко друг к другу у центра щита; между ними лежала срединная пластинка с отверстием для пинеального глаза. Кпереди от этой пластинки была щель, где находилась ноздря, вполне соответствующая по своему положению ноздре миноги.

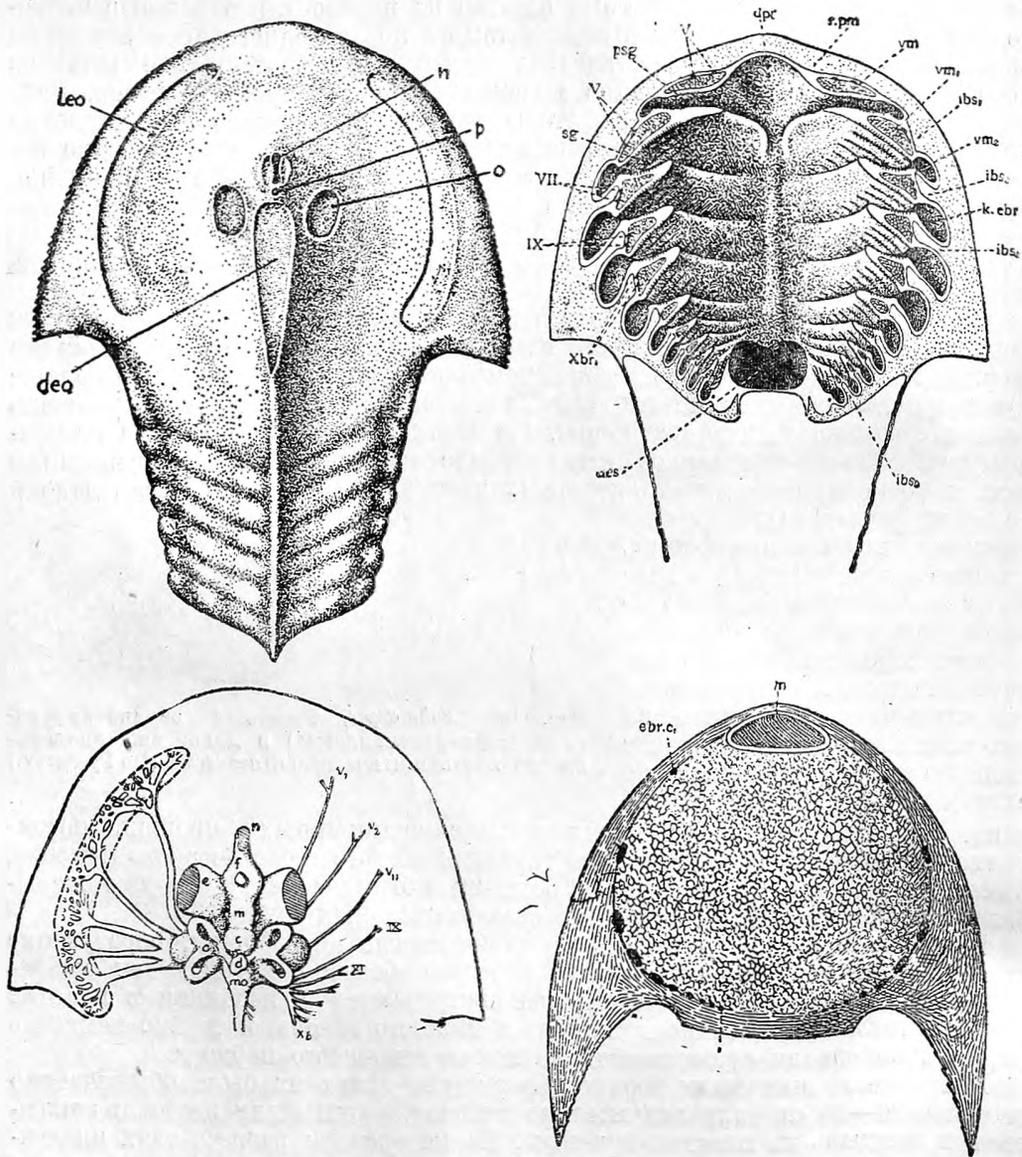


Рис. 17. Анатомия черепа *Kiaeraspis*, представителя *Cephalaspida*. Наверху слева — вид головы сверху и передняя часть области туловища. *deo* — предполагаемый спинной электрический орган; *leo* — предполагаемый латеральный электрический орган; *n* — отверстие единственного дорзального носового отверстия; *o* — орбита; *p* — пинеальное отверстие. Внизу слева — схематический разрез верхней части головы; видны: головной мозг, нервы и органы чувств. Нервы, ведущие к предполагаемым электрическим органам, показаны с левой стороны; другие головные нервы (перенумерованные) показаны с правой стороны, — они расположены в ряд соответственно жаберным щелям. *c* — мозжечок (*cerebellum*); *d* — нерв, идущий к спинному электрическому полю; *e* — орбита; *f* — передний мозг; *m* — средний мозг; *mo* — продолговатый мозг (*medulla oblongata*); *n* — носовое отверстие; *o* — область уха, где видны два полукружных канала. Наверху справа — реставрация вентральной поверхности головы; пластинки, покрывающие глотку, удалены и видны десять жаберных мешков и маленький, лежащий впереди, рот. Римскими цифрами обозначены головные нервы. *ibs* — перегородки между жаберными мешками; *kebr* — каналы, ведущие от жаберных мешков к поверхности; *oes* — пищевод; *psg* — преспиракулярный жаберный мешок, отсутствующий у высших позвоночных; *r.p.m* — рostrальная область впереди жабер; *sg* — жаберный мешок, соответствующий брызгальцу (*spiraculum*) высших рыб; *vm* — мускулы жаберных мешков. Внизу справа — реставрация вентральной поверхности, покрытой мелкими пластинками; *ebr.c* — отверстия жабер; *m* — рот.
(По Стеншио.)

В центральной части дорзальной поверхности черепа позади глаз была площадка, покрытая многочисленными мелкими многоугольными пластинками, и еще по одной такой площадке имелось вдоль боков головного щита.

Щит заворачивался своими краями на уплощенную брюшную сторону. Там, позади его переднего края, находился маленький и явно лишенный челюстей рот, позади которого многочисленные подвижные пластинки покрывали область глотки. Вдоль краев этой области располагались круглые наружные отверстия многочисленных жаберных мешков.

Недавними исследованиями выяснены многие подробности внутреннего строения костнощитковых. Долгое время предполагалось, что *Ostracodermi*, будучи покрыты пластинками наружного панциря, имели исключительно хрящевой внутренний скелет. Но у *Cephalaspis* имелся окостеневший череп. Этот последний по своему строению сильно отличался от строения черепа у большинства позвоночных, так как, вместо отдельной мозговой коробки и прилежающих к ней жаберных дуг, это было единое образование, лежащее под кожным щитом. Можно подумать, что такое состояние указывает на высокую специализацию, но возможно, что в действительности это было примитивное недифференцированное состояние и что существование самостоятельных элементов было результатом дальнейшего развития.

Изучение внутренних полостей позволило выяснить строение большинства мягких частей головы. Головной мозг и нервы, а также и кровеносная система оказались очень похожими на соответствующие органы миног и имели, повидимому, весьма примитивный характер. В ушах были по два наружных полукружных канала, как у миног. Многочисленные жаберы простирались вперед гораздо дальше, чем жаберы какого-либо из ныне живущих позвоночных: в то время как у ныне живущих форм самая передняя щель (*spiraculum*) находится приблизительно против области уха, у рассматриваемых здесь ископаемых впереди этого места было несколько жабер, которые у более высокоорганизованных форм были оттеснены назад или исчезли вследствие развития рта и челюстей.

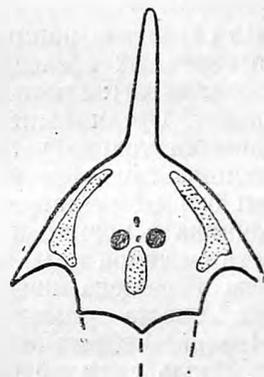


Рис. 17'. *Boveaspis*, один из представителей семейства *Cephalaspidae*, с длинным выступом впереди головы. (Из Гейнца.)

Кроме обыкновенных головных нервов, были очень мощные нервные стволы, очевидно — двигательные по своему характеру, направлявшиеся к описанным выше площадкам с многоугольными пластинками. Предполагается, что там помещались мощные электрические органы, служившие для защиты от врагов (подобные органы существуют ныне, например, у некоторых скатов и угрей). Существование столь высокоспециализированных образований у таких древних форм способно вызвать удивление, но следует помнить, что к верхнему готландию позвоночные уже прошли длинный, хотя и неизвестный нам, эволюционный путь и что современникам этих маленьких форм были крупные хищные беспозвоночные.

Osteostraci были однородной группой мало изменявшихся форм. «Рожки» у них значительно варьировали по своим размерам; иногда от переднего конца головы вперед выступал более или менее длинный отросток (рис. 17'). В некоторых случаях большая или меньшая часть туловищного панциря срасталась с задней частью головного панциря.

Cephalaspis и родичи были, несомненно, донными формами: об этом свидетельствует приплюснутое тело и дорзально расположенные глаза. Щелевидный рот указывает на то, что, подобно нынешним осетрам, они были мелкими донными животными рек, питавшимися рыбами.

Ясно, что эти древние формы по своему строению в основном близки современным миногам. Могли ли миноги произойти от них? Многие отличия сопряжены, быть может, с переходом миног от донного образа жизни к по-

лупаразитическому. Хорошо окостеневавший скелет древних форм представляет разительный контраст исключительно хрящевому скелету миног. Но подобная редукция костного скелета, как известно, происходила и в других группах; поэтому вполне возможно, что *Ostracodermi* являются предками миног.

Бесщитковые. Отряд *Anaspida* (бесщитковых) содержит такие формы, как *Birkenia* (рис. 18), *Lasanius*, *Pharyngolepis* и *Rhyncholepis* из верхнего готландия Европы (сюда же, возможно, относится одна форма из девона Канады).

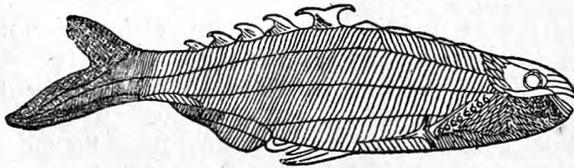


Рис. 18. *Birkenia*, представитель бесщитковых из верхнего силура (верхнего готландия) Шотландии. Оригинал имеет около 5 см длины. (По Стетсону.)

Они были не более 7,5—10 см в длину. В большинстве случаев они были сплошь покрыты панцырем, который состоял на теле из чешуй, расположенных правильными рядами, а в области головы из образующих сложный узор маленьких пластинок. Характер материала, из которого был образован панцырь, не известен. Хвост, в отличие от хвоста почти всех позвоночных последующих времен, был «обратно-гетероцеркальный» [гипоцеркальный]: хвостовой отдел позвоночника отклонялся в нем книзу, а не кверху. Среди ныне живущих животных такой тип хвостового плавника известен только у личинок миног. Такое положение заднего конца позвоночника является настолько необыкновенным, что в течение многих лет эти формы реставрировались нижней стороной кверху. Отклонение позвоночника в нормальном гетероцеркальном хвосте способствует принятию животным такой позы, при которой передняя сторона тела обращена кверху; обратно-гетероцеркальный тип хвоста указывает на то, что бесщитковые (*Anaspida*) держались близко ко дну.

Вдоль спинной стороны тела тянулся ряд шиповатых щитков, служивших, вероятно, для защиты. Имелся анальный плавник. Типичных парных плавников не было, но присутствовали широкие кожные пластинки на местах, где у высших форм развиваются передний и задний пояса, а маленькие шипы в плечевой области, возможно, представляли собою зачатки грудных плавников. Позади головы тянулся наклоненный назад и вниз ряд мелких круглых впадин, служивших отверстиями для жаберных мешков.

Каких-либо следов внутреннего строения не обнаружено; предполагается, что скелет был хрящевой. Однако кожный панцырь показывает, что по строению головы животные эти были в основном подобны *Cephalaspis* (рис. 19). Две большие орбиты были расставлены несколько шире и направлены более латерально, чем у *Cephalaspis*. Между орбитами лежала пластинка с отверстием для пинеального глаза, а ноздря точно так же, как и у отряда *Osteostraci* и у миног, достигала поверхности через отверстие, расположенное высоко на дорзальной стороне головы. У этих форм рот по своей форме был более похож на рот высших позвоночных, чем у других бесчелюстных, но он едва ли был снабжен настоящими челюстями.

Ясно, что эти формы родственны костнощитковым (*Osteostraci*), однако бесщитковые были менее сплюснены и, повидимому, были более подвижными животными, все более и более удалявшимися от «сидячего» донного образа жизни характерного, быть может, для древнейших бесчелюстных позвоночных. Возможно даже, что они были в более близком родстве с ми-

ног. Они были не более 7,5—10 см в длину. В большинстве случаев они были сплошь покрыты панцырем, который состоял на теле из чешуй, расположенных правильными рядами, а в области головы из образующих сложный узор маленьких пластинок. Характер материала, из которого

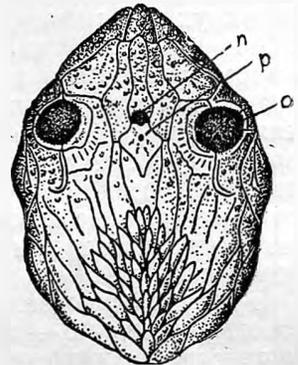


Рис. 19. Пластины головного панцыря *Pharyngolepis*, верхнесилурийского (верхнеготландского) представителя бесщитковых из Норвегии. Вид сверху. Видны: боковые орбиты (о) и пинеальное отверстие (п), а также единственное носовое отверстие (н). (По Киэру.)

ногами, чем *Cephalaspis*. Один из представителей бесщитковых — *Lasanius* — был только частично покрыт панцирем, и если бы исчез остаток этого последнего, то анапсида, повидимому, мало отличалась бы от миноги.

Palaeospondylus. В одной каменоломне в глинистых сланцах среднего девона Шотландии было найдено много образцов *Palaeospondylus* (рис. 20), крошечного животного с длинным названием, — единственного представителя отряда *Palaeospondyloidea*. По своему строению оно очень далеко от всех других ископаемых форм. У него нет никаких признаков какого-либо кожного панциря, но сохранился внутренний скелет. На шлифах ископаемых не видно никаких деталей микроскопического строения, поэтому нельзя определить, состоял ли их скелет из обизвествленного хряща или из кости.

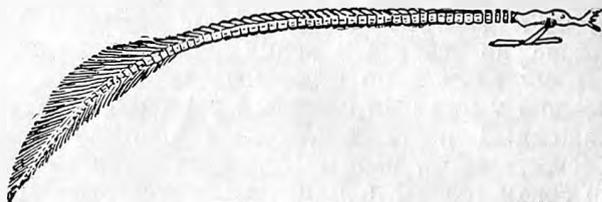


Рис. 20. Реставрация *Palaeospondylus*. Среднедевонская форма, возможный предок миксин. Вид сбоку. Действительная длина образца почти 4 см. (По Тракуэру и Буллмэну.)

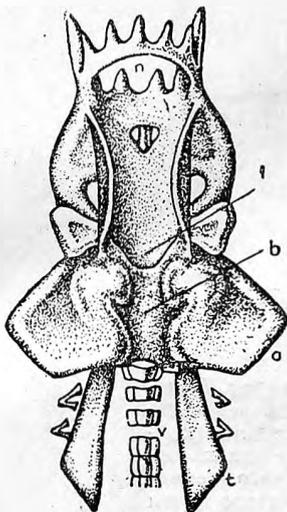


Рис. 21. Области черепа *Palaeospondylus*. Вид сверху. *b* — центральная корытообразная часть, заключающая головной мозг; *i* — углубление, предположительно содержащее infundibulum; *n* — переднее отверстие, вероятно, для ноздри; *o* — слуховая область мозговой коробки; *t* — часть системы ventральных дуг, может быть связанной с языковидным образованием; *v* — позвонки. Длина оригинала около 0,6 см. (По Буллмэну.)

Не было никаких следов парных плавников, но имелись поддержки для хвостового плавника. В то время как у большинства древнейших позвоночных позвоночный столб состоял, повидимому, в значительной степени из хряща и поэтому остается недостаточно изученным, эти крошечные ископаемые имеют хорошо сохранившиеся кольцевидные тела позвонков и невральные дуги. У них была хорошо развитая мозговая коробка (рис. 21), со слуховыми капсулами в задних углах и с другими образованиями невыясненного характера по бокам; центральное, вытянутое (в продольном направлении) углубление содержало головной мозг. Кпереди это углубление (полость) переходило в большое круглое конечное отверстие, окруженное рядом выступов; это образование по своему виду напоминает корону, — здесь, быть может, находилась единственная ноздря, занимавшая у этой рыбки такое же положение, как и у миксин. Под мозговой коробкой и казди от нее находился ряд прутиков и палочек, которые представляли собою видоизменения жаберных дуг. Типичных челюстей здесь, несомненно, не было и, возможно, эти дуги служили поддержкой для языкообразного органа, какой имеется у круглоротых.

Родственные отношения этой маленькой формы были темой бесконечных споров. Согласно одному предположению, она представляет собою личинку какой-то рыбы. Но обычно позвонки зародышей и личинок состоят из хряща, а позвонки *Palaeospondylus* сохранились в ископаемом состоянии лучше, чем позвонки кого-либо из его крупных современников. Другие ученые высказывали мнение, что эта форма представляет собою ископаемую

миксину, и, действительно, нет никаких морфологических признаков, которые исключали бы возможность такого толкования. Вполне возможно, что эта форма была переходной между каким-то древнейшим панцирным предком и нынешними регрессивными формами. Высшие костные рыбы, которые служат добычей для миксин, впервые появились в это время (средний

девон), и только после этого стало возможным приспособление бесчелюстных к паразитическому образу жизни.

Разнощитковые. К отряду *Heterostraci* (разнощитковых), которые (подобно *Osteostraci*) встречались в изобилии в верхнем готландии и нижнем девоне, но исчезли к концу девона, принадлежат формы, варьирующие по общему виду и по строению (на что указывает и самое их название). Обычно у них был сложный панцирь, похожий на панцирь *Cephalaspis*, но лишенный костных клеток. В противоположность *Cephalaspis* и *Anaspida* (бесщитковым), парные глаза их были расположены далеко друг от друга по бокам головы, а пинеальное отверстие часто отсутствовало. Резкое отличие от описанных выше отрядов заключалось в том, что у разнощитковых не было дорзального отверстия для ноздри. Хвост у большинства форм мало изучен, но обычно он был обратно-гетероцеркального типа.

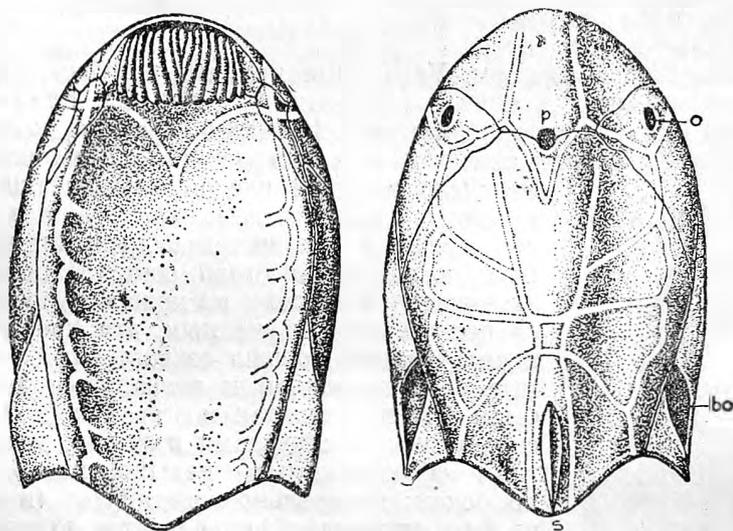


Рис. 22. Передняя часть тела *Pteraspis* снизу и сверху. Показаны каналы органов боковой линии. Ротовое отверстие находилось впереди ряда узких пластинок, у переднего конца вентральной поверхности. *bo* — общее отверстие для жаберных мешков; *o* — орбиты; *m* — отверстие пинеального (теменного) глаза; *s* — средний спинной шип. Увеличено почти вдвое. (По Киэру.)

Типичным представителем этой группы является *Pteraspis*, который, так же как и его родичи, является обычным ископаемым верхнего готландия и нижнего девона. Относительно задней части тела у нас мало данных; известно лишь, что она была покрыта рядом многоугольных чешуй и что по своим контурам была довольно близка к нормальным рыбообразным очертаниям. Передняя половина тела была защищена панцирем, который состоял главным образом из двух больших овальных пластин, из которых одна покрывала дорзальную поверхность, а другая вентральную сторону (рис. 22 и 22'). Первая из этих пластин первоначально представляла собою, повидимому, единый элемент, но у некоторых форм она распадалась на много латеральных элементов, окружавших глаза и соединявшихся с вентральной пластинкой. От заднего конца дорзального щита отходил направленный назад шип. Маленькие круглые орбиты были расположены по бокам головы, а пинеальный глаз был функционирующим, по крайней мере, у рода *Pteraspis*.

С каждой стороны было по одному отверстию, представлявшему собой общий выход для жабер; расположение жаберных мешков обозначено рядом из шести или семи нар отпечатков на внутренней стороне дорзаль-

ного щита. Позади жаберного отверстия сбоку выступает небольшой «рожок».

На нижней стороне головного панциря у переднего его края имеется поперечная щель, ограниченная сзади рядом маленьких параллельных подвижных пластинок, указывающая на положение рта. В этой же щели на одном экземпляре имеются отпечатки, указывающие на наличие двух позвонков, подобно высшим позвоночным.

[В верхнесилурийских отложениях Южного Урала недавно были найдены остатки представителя рода *Cyathaspis*, принадлежащего к разнощитковым. Это — первая достоверная находка силурийских позвоночных на территории СССР.]

Pteraspis и его ближайшие родичи, подобно другим бесчелюстным формам, жили главным образом на дне; тем не менее тело у них было лишь

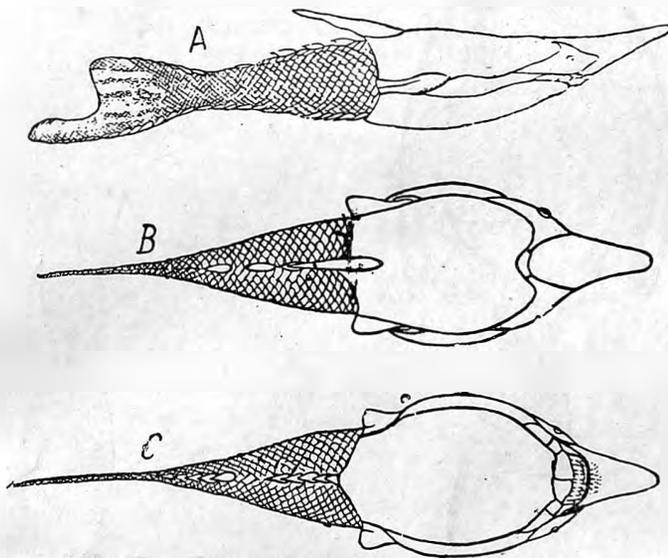


Рис. 22'. *Pteraspis*. Новая реконструкция животного: А — сбоку, В — сверху, С — снизу. (По Э. Уайту, из Дм. Обручева.)

слабо уплощено. Противоположность птераспису представляет *Drepanaspis* (рис. 23) из нижнего девона Германии; у него вся голова и большая часть туловища составляют широкое плоское образование, покрытое сверху и снизу большими и маленькими пластинками, в общем похожими на пластинки *Pteraspis*. Глаза были совсем маленькие; рот был, очевидно, похож на рот *Pteraspis*, но на окаменелостях представляется расположенным у переднего конца верхней, а не нижней поверхности. Ясно, что эта форма была малоподвижным донным животным. На эту последнюю форму, повидимому, несколько похож *Phyllolepis*¹ из верхов девона; он представляет интерес, как единственная рыба из *Ostracodermi* (не считая *Palaeospondylus*), у которой были обнаружены остатки позвоночного столба. В различных горизонтах девона были найдены пластинки, принадлежащие, повидимому, формам, похожим на только что упомянутую верхнедевонскую рыбу.

Из третьей группы разнощитковых хорошо известны только два рода из верхнего силура — *Thelodus* (рис. 24) и *Lanarkia*. У этих маленьких животных тело по своим очертаниям совсем похоже на тело *Drepanaspis*. Имеется хвост, похожий на рыбий; передняя область — широкая, уплощенная, с па-

¹ Согласно новейшим данным, этот род должен быть перенесен в отряд *Arthrodira* (класса *Placodermi*). Л. Д.

рой лопастей по бокам и с глазами, расположенными далеко друг от друга. По своему строению они, вероятно, были похожи на предыдущие формы, но их наружный скелет состоял не из толстых пластинок, а лишь из маленьких, рыхло соединенных между собой, кожных зубиков. Отдельные кожные зубики (плакоидные чешуи) этого типа были найдены во многих свитах верхнего готландия и девона; эти формы имели, видимо, широкое распространение, но обычно разрушались перед погребением под осадками. Когда было широко распространено мнение, что такой тип покрова представляет собою определенную стадию возникновения панцыря; думали, что кожные зубики, первоначально разрозненные, срослись своими основаниями и таким образом образовали костные пластинки и чешуи. Но хорошо развитый панцырь существовал у позвоночных целой эпохой ранее появле-

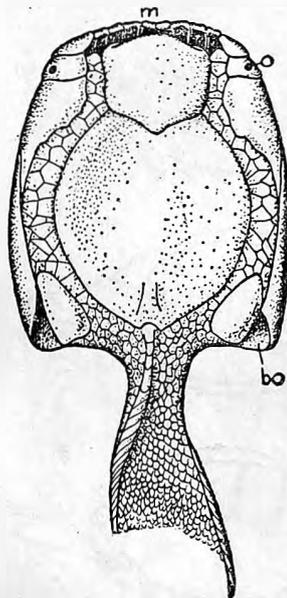


Рис. 23. *Drepanaspis*, нижнедевонский представитель разнощитковых. Вид сверху. Оригинал имеет в длину около 30 см. *bo* — жаберное отверстие; *m* — рот, расположенный на дорсальной стороне; *o* — орбиты. (По Тракуэйру, Кяру и Гейнцу.)

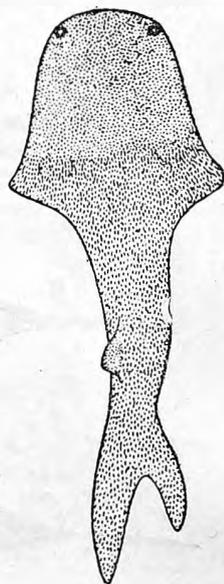


Рис. 24. *Thelodus*, представитель разнощитковых из верхнего силура (верхнего готландия) и девона, покрытый кожными зубиками. Длина от 7 до 20 см. (По Тракуэйру.)

ния этих форм, и, повидимому, более правдоподобно предположение, что в данном случае мы имеем дело с процессом редукции; кожные зубики являются, повидимому, последними остатками кожного панцыря.

Разнощитковые (*Heterostraci*) не находятся в близком родстве с ныне живущими и ископаемыми формами с единственной дорсальной ноздрей, — с миногами, коснощитковыми, бесщитковыми. Являются ли они предками миксин и *Palaeospondylus*? Такая возможность не исключена. Но здесь у нас нет серьезных оснований предполагать близкое родство, так как возможно, что ноздря у разнощитковых была двойной. Возможно, что известные нам разнощитковые являются остатками «обобщенной», примитивной группы позвоночных, от которой могли произойти другие бесчелюстные, претерпевшие при этом значительные изменения и специализацию. Однако изученные до настоящего времени формы существовали, повидимому, слишком поздно и являются слишком специализированными для того, чтобы их можно было считать предками каких-либо из известных нам ископаемых и нынешних бесчелюстных.

Примитивные позвоночные (см. филогенетическую схему, рис. 25). Мы коснулись вопроса о вероятном строении скелета у родоначальных позвоночных. Самые низшие из существующих форм — круглоротые и акулы — имеют чисто хрящевой скелет; у зародышей высших позвоночных хрящевая ткань появляется намного раньше костной. Из этого делали вывод, что примитивные позвоночные были формами с хрящевым скелетом и что кости появились позже. Давно было известно, что панцырные *Ostracodermi* появились в очень древние времена, но ученые думали, что эти формы были представителями лишь уклоняющихся (аберрантных) боковых ветвей, обособившихся от предполагаемой главной эволюционной линии форм, лишенных твердого скелета и живших, по мнению этих ученых, одновременно с панцырными.

Однако такое мнение не подтверждается новейшими исследованиями. Кость и костеподобная ткань существовали не только у *Ostracodermi* (панцырных), но также и у древнейших акулоподобных форм, и в дальнейшем мы увидим, что древнейшие типы многих групп рыб имели лучше развитый панцырь и лучше окостеневший скелет, чем их потомки. Все это говорит в пользу того, что панцырь, вероятно, костный по своему строению, и несколько окостеневший внутренний скелет развились в очень раннюю стадию эволюционной истории позвоночных и что хрящевой скелет ныне живущих низших форм представляет собою скорее результат регресса, чем примитивное состояние. Описанные выше *Ostracodermi* верхнего готландия и девона появились, конечно, слишком поздно для того, чтобы быть самыми примитивными родоначальными формами: ведь обломки панцырных позвоночных известны уже из ордовичийских отложений. Возможно, однако, что разноцитковые представители собою сравнительно новых представителей примитивной группы, давшей начало — еще в бесчелюстную стадию своей эволюции —

формам с единственной ноздрей, из которых развились не только *Palaeospondylus* и миксины, но также и различные типы с дорзальной ноздрей; из этих последних до нашего времени дожили только миноги. Далее, *Thelodus* и *Lanarkia*, повидимому, иллюстрируют процесс редукции, который мог привести к образованию шагреновой кожи акул из примитивного панцыря.

Эти древние панцырные формы указывают на то, что отсутствие челюстей является для позвоночных, действительно, примитивным признаком. Мы видели, что часто имеются, по меньшей мере, некоторые признаки грудных плавников; возможно, что развитие парных придатков началось в раннюю стадию эволюционного развития позвоночных. У более новых типов рыб обычно имеется пять пар жаберных щелей; ознакомление с круглоротыми и панцырными приводит нас к заключению, что у древнейших позвоночных жаберных щелей было больше. Тело панцырных почти всегда уплощено, и вполне возможно, что это — действительно примитивный признак, так как родоначальные формы позвоночных, не имея челюстей, едва ли могли иметь какую-либо иную пищу, кроме мелких донных организмов.

Низшие хордовые и низшие позвоночные живут преимущественно в море: на этом основании некоторые ученые думали, что родной примитивных позвоночных было море. Но высказывалось также мнение, что значительная подвижность позвоночных делает вероятным развитие этой груп-

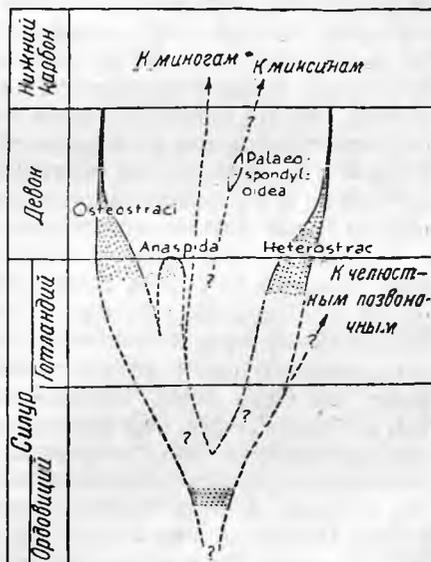


Рис. 25. Схема, показывающая геологическое распространение бесчелюстных позвоночных.

пы в текучих пресных водах. Это предположение подтверждается палеонтологическими данными: до середины девона ископаемые остатки позвоночных почти нигде не встречаются совместно с морскими фаунами беспозвоночных.

Почему примитивные позвоночные всегда были снабжены панцырем? Более новые панцырные позвоночные обычно нуждались в защите от нападений со стороны хищников из своих же родичей, но самые древние из позвоночных были, вероятно, лишены челюстей, с помощью которых можно было бы схватывать, кусать и поедать других позвоночных. Значит, враги были среди беспозвоночных. Позвоночные, живущие в континентальных водах, не могли подвергаться нападению головоногих и других морских форм. Мы знаем, однако, одну группу хищных беспозвоночных, которые были современниками древнейших позвоночных и жили в одной и той же среде с этими последними; это — эвриптериды, крупные водные скорпионовидные животные с хорошо развитыми клешнями и с «кусающим» ртом. Вполне вероятно, что «водные скорпионы» поедали древнейших позвоночных и что панцырь этих последних, а также электрические органы цефаласпид, служили для защиты против этих плотоядных врагов. Когда в девоне сравнительно малоподвижные *Ostracodermi* были вытеснены быстрее плававшими рыбами, эвриптериды перестали играть важную роль и вскоре вымерли. Активность, которая характеризует позвоночных, развилась, быть может, не только в зависимости от жизни в текучих водах, но и в связи с присутствием хищников — эвриптерид.

[Если принять, что миноги находятся в близком родстве с *Osteostraci* или *Anaspida* (стр. 30), а миксины близки (стр. 31) к *Palaeospondyloidea*, то отряд *Cyclostomata* (см. стр. 386) теряет значение таксономической единицы естественной классификации. Однако многие из ученых отрицают непосредственную связь миног и миксин с панцырными (*Ostracodermi*) и полагают, что одна ветвь древнейших бесчелюстных дала *Ostracodermi*, а другая — *Cyclostomata*. Существуют серьезные возражения также и против предположения, что хрящевой скелет нынешних низших рыб является результатом регрессивного развития форм, обладавших костным скелетом. По мнению многих исследователей, общие предки панцырных и круглоротых (миног и миксин) имели хрящевой внутренний скелет.

Не может считаться общепринятой также гипотеза о происхождении кожного скелета *Thelodus* и *Lanarkia* путем редукции и распада костного панцыря такого типа, какой мы видим у *Cephalaspis* и *Pteraspis*. Многие ученые придерживаются обратного мнения, принимая, что панцырь типа *Cephalaspis* развился путем сращения чешуй костного скелета *Thelodus*.]

АКУЛОПОДОБНЫЕ РЫБЫ

Те многочисленные типы рыб, которые нам предстоит теперь рассмотреть, обладают многими общими признаками более высокой, сравнительно с бесчелюстными, организации. Все они имеют челюсти, — образования, указывающие на такой большой и значительный прогресс, что эти формы нередко объединяются вместе с наземными позвоночными под названием *Gnathostomata* (челюстноротые), в противоположность более примитивным *Agnatha* (бесчелюстным). Парные конечности их всегда представлены грудными и брюшными плавниками. Ноздри — всегда парные. Жаберные отверстия всегда имеют форму щелей, а не округлых дыр, существующих у *Agnatha* (бесчелюстных); число пар этих щелей редко бывает больше пяти, не считая брызгальца.

Эти рыбы настолько разнообразны по своему строению, что едва ли можно их отнести к одному классу. Мы разделим их на три группы:

1) класс *Placodermi*, включающий два палеозойских отряда примитивных, но весьма своеобразных рыб — *Arthrodira* и *Antiarchi*;

2) класс *Chondrichthyes*, объединяющий чрезвычайно разнообразные формы, происходящие от древней ветви челюстноротых (некоторые из них являются высокоспециализированными, но все они — примитивны по основным своим признакам), многочисленные в палеозое, но в настоящее время представленные только акулами и родственными им типами;

3) класс *Osteichthyes* — очень важная группа высокоорганизованных костных рыб, являющаяся ветвью примитивного ствола, которая быстро достигла господствующего положения и к которой давно уже принадлежит огромное большинство рыб земного шара.

В этой главе будут рассмотрены два первых из этих трех классов. Прежде чем приступить к подробному изложению их эволюционной истории, мы рассмотрим некоторые (уже затронутые в предыдущей главе) черты строения, которых нам придется неоднократно касаться в дальнейшем.

Челюсти. Челюсти акулы (рис. 6 и 26) состоят с каждой стороны из пары хрящей. Верхний из них проходит в передне-заднем направлении под мозговой коробкой, чуть в сторону от нее. Первоначально этот хрящ прикреплялся к мозговой коробке, повидимому, посредством сустава, находившегося позади орбиты. На своем заднем конце он сочленяется с хрящем, представляющим нижнюю челюсть, которая направляется вперед под верхней челюстью и более или менее свободно соединяется с хрящем челюсти противоположной стороны. Непосредственно позади челюстей расположена гиоидная дуга — первая из жаберных дуг; за ней одна за другой следуют остальные дуги (у нынешних форм их обычно пять). Главный элемент верхней части гиоидной дуги обычно представляет собою толстый гиомандибулярный хрящ (*hyomandibulare*), который сочленяется наверху со слуховой областью мозговой коробки, а внизу принимает участие в челюстном сочленении; таким образом, этот хрящ служит подвеском для челюстей.

По основным чертам своего строения челюсти сходны с лежащими за ними жаберными дугами; связанные с челюстями мускулы и нервы подобны мускулам и нервам жаберных дуг. Поэтому весьма вероятно, что при переходе древнейших позвоночных к питанию крупными и твердыми кусками

пищи челюсти развились у них путем увеличения пары жаберных дуг, лежащей за расширившимся ртом.

Связь верхней челюсти с мозговой коробкой может претерпевать различные изменения. Гиомандибулярный хрящ может утратить функцию подвеска либо вследствие сращения верхней челюсти с мозговой коробкой, либо вследствие образования особых кожных костей, соединяющих эти два элемента. В других случаях непосредственная связь между черепом и челюстью прекращается, и эта последняя висит исключительно на гиомандибулярном хряще.

Зубы, происшедшие, повидимому, от кожных зубиков, сильно варьируют в зависимости от способа питания. Обычно вдоль краев челюстей имеется выдающийся ряд зубов, но эти последние могут развиваться в разных местах оболочки ротовой полости и даже в области глотки. Способы прикрепления и смены зубов различны. Иногда зубы прочно прикреплены к кожным пластинкам, развитым вдоль челюстей или в ротовой полости.

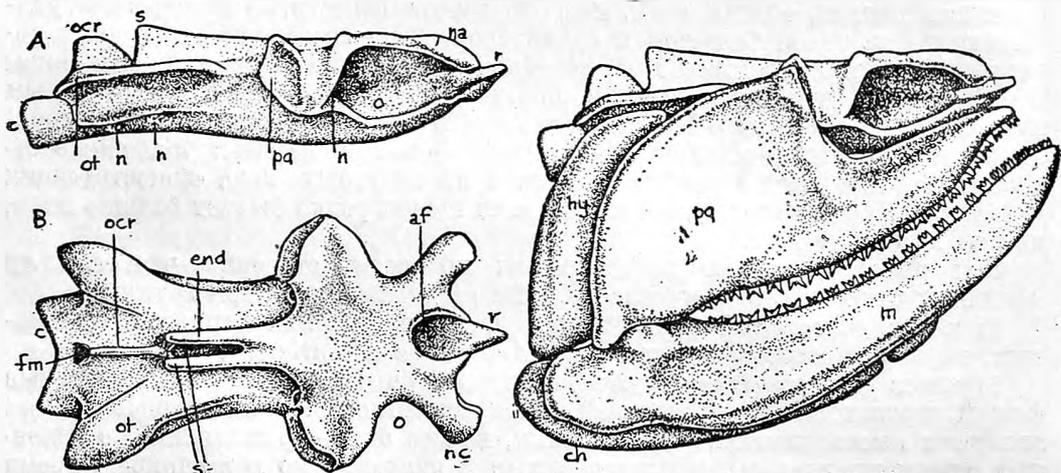


Рис. 26. Строение черепа палеозойской „акулы“ *Pleuracanthus*. *A* — мозговая коробка — вид сбоку; *B* — то же — вид сверху; *C* — то же, вместе с челюстной и гиоидными дугами — вид сбоку. Уменьшено в три раза. *af* — переднее отверстие (фонтанель) в крыше мозговой коробки; *c* — затылочный мыщелок; *ch* — ceratohyale; *end* — общее отверстие для эндолимфатических протоков от внутреннего уха; *fm* — foramen magnum; *hy* — hyomandibulare (гиомандибулярный хрящ); *m* — mandibula (нижняя челюсть); *n* — отверстия для выхода некоторых головных нервов; *na, nc* — обонятельная капсула; *o* — орбита; *ocr* — затылочный гребень для прикрепления мускулов тела; *ot* — область уха; *pq* — верхняя челюсть (небно-квадратный хрящ) и место ее прикрепления к посторбитальному отростку мозговой коробки; *r* — rostrum; *s* — пара отростков, к которым прикреплен большой шип (характерный для плевракантодией).

У высших форм они часто сидят в ячейках — углублениях кости; у современных акул они лишь рыхло прикреплены к челюстям. В большинстве групп на смену износившимся или поломавшимся зубам новые развиваются в неограниченном количестве. Часто подобные зубы вырастают из ячеек, оставшихся пустыми. У большинства акул внутри челюстей образуются ряды зубов; каждый из этих последних готов подняться на край челюсти, когда выпадает функционирующий зуб соответствующего ряда.

Жабры. В то время как у низших позвоночных жабер очень много и у бесчелюстных (*Agnatha*) их часто бывает 8—10 пар и даже более, высшие рыбы редко имеют более чем 5 пар типично развитых жаберных щелей. У современных акул каждая из них открывается на поверхности тела отдельно. Но весьма вероятно, что первоначально существовала жаберная крышка — operculum, так как она встречается не только у высших костных рыб, но и у ныне живущих акулородных химер, у *Placodermi* и даже у некоторых *Ostracodermi*.

Кроме нормальных жабер, повидимому, еще в очень древнее время развилось специализированное маленькое жаберное отверстие — spiraculum.

(брызгальце), лежащее как-раз позади верхней челюсти. Оно редуцировалось или даже совсем отсутствует у многих наиболее подвижных типов рыб, но оно велико у скатов; у этих последних вода проходит к жабрам, через лежащее на спинной стороне брызгальце, когда эти рыбы частично зарываются в ил [рот и жаберные отверстия у скатов находятся на брюшной стороне тела]. Возможно, что брызгальце возникло у примитивных типов рыб, которые, быть может, вели донный образ жизни.

Плавники. Почти у всех рассматриваемых форм имеются парные плавники, хотя у некоторых примитивных представителей боковых ветвей они развиты своеобразно или рудиментарны. Этих органов управления и балансирования обычно бывает две пары, из которых передняя (грудная) пара обычно более высоко развита, чем задняя (брюшная). Яйца ныне живущих *Chondrichthyes*—крупные; эти яйца часто развиваются внутри материнского тела или же заключены в толстую оболочку. Здесь необходимо внутреннее оплодотворение, и на брюшных плавниках самца для этого имеется служащий для копуляции орган (рис. 27 D).

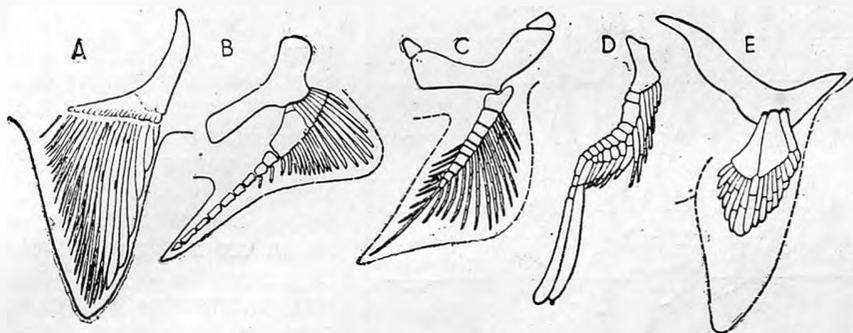


Рис. 27. Парные плавники и пояса акулоподобных рыб. А, В, С, Е—грудные плавники, D—брюшной. А—*Cladoselache* из верхнего девона с параллельными радиальными (*radialia*), идущими от пояса. В—*Cladodus* "neilsoni" (карбон); плавник с развитой задней осью, переходный от А к С или Е. С—акула из плеврокантоидий с архиптеригиальным (двурядным) строением плавника. D—брюшной плавник самца той же акулы с совокупительным органом. Е—*Hypodus* из разнозубых эласмобранхий (мезозой). (А—по Дину, В—по Тракуэйру и Гудричу, С и D—по Фричу, Е—по С. Вудварду.)

Существует два главных типа строения скелета парных плавников. В плавнике одного типа (рис. 27 А) поддержки для плавника состоят из большого количества параллельных хрящевых или костных палочек, отходящих от широкого основания; все они самостоятельно сочленяются с плечевым поясом. Плавник другого [архиптеригиального] типа (рис. 27 С)—с узким основанием, форма этого плавника листовидная; он имеет центральную, состоящую из отдельных члеников, ось, от которой отходят боковые ветви. С поясом сочленяется только проксимальный членник главной оси. Плавник первого типа по своему строению похож на срединные плавники многих рыб, и вполне возможно, что этот тип и является примитивным. У многих из современных акул встречаются плавники промежуточного строения (рис. 27 В): некоторые из хрящей сочленяются с осью, идущей к заднему краю плавника, а другие хрящи соединяются непосредственно с поясом.

Основные мясистые части как срединных, так и парных плавников защищены чешуями или кожными зубиками, так же как и туловище. Дистально-плавниковая перепонка укрепляется кожными лучами (*radii*), которые у акул состоят из рогового вещества, а у костных рыб образованы сильно измененными чешуями. Передний край плавников, который при передвижении выносит главное давление воды, часто укрепляется щипами из твердого, костного материала особыми чешуями (*fulera*) или увеличившимися лучами.

Чешуи. Почти все рыбы защищены твердыми кожными образованиями, помещающимися в коже туловища и хвоста. Существует два типа кожных образований:

1) настоящие чешуи, состоящие главным образом из кости или костеподобного вещества, расположенные правильными рядами, часто перекрывающие друг друга наподобие черепицы и обычно образующие сплошной покров всего тела; такие образования были замечены у многих *Ostracodermi*, они имеются почти у всех костных рыб, а также и у некоторых акулоподобных форм;

2) кожные зубы, или плакоидные чешуи, которые у акул рассеяны в коже, придавая ей характер наждачной бумаги (шагреновой кожи).

У форм, имеющих настоящие чешуи, могут присутствовать также и кожные зубики, причем эти последние либо прирастают к поверхности чешуи, образуя некоторый орнамент, либо лежат в коже свободно вне чешуи. Раньше думали, что кожные зубики были первичными образованиями и что настоящие чешуи развились в результате сращения оснований нескольких кожных зубиков. Но теперь представляется более правдоподобным,

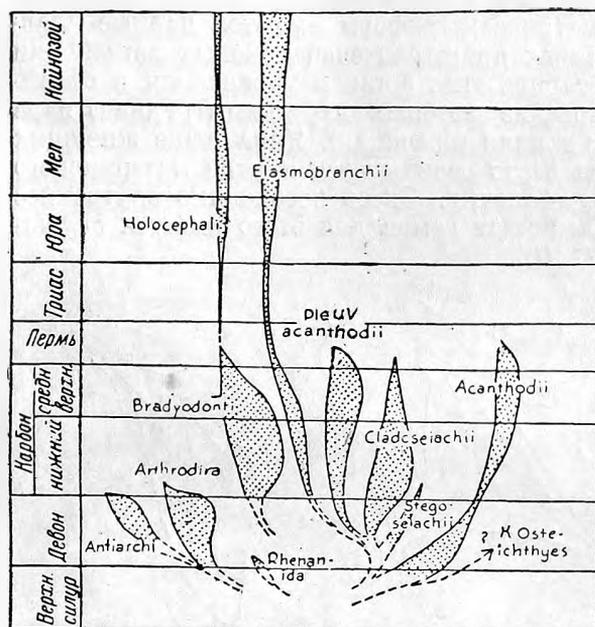


Рис. 28. Филогенетическое дерево *Placodermi* (слева) и „акул“.

что примитивный кожный покров состоял из костных чешуи или пластинок, на поверхности которых располагались кожные зубики, составлявшие несиделимую часть этих образований, и что после редукции чешуи кожные зубики могли сохраняться как обособившиеся остатки когда-то единого панцыря.

Arthrodira. Класс *Placodermi* содержит только два отряда девонских панцырных рыб — *Arthrodira* и *Antiarchi*; эти формы имеют такое своеобразное строение, что положение их в системе долго было предметом споров (рис. 28). Подвергалось сомнению даже существование у них челюстей и конечностей. Более важной из этих двух групп является отряд *Arthrodira*, представители которого характеризуются наличием костного панцыря, состоящего из двух частей: одна покрывает голову и жаберную область, а другая — по меньшей мере значительную часть туловища. Обе эти части соединены между собою парой сочленений. У них были своеобразные костные челюсти, так же как и покрытые костью образования, повидимому, представлявшие собою грудные плавники. Эти черты строения очень хорошо видны у таких типичных *Arthrodira*, как *Coccosteus* (рис. 29) и *Dinichthys* (рис. 30). Коккостеус — рыба из среднего и верхнего девона, небольшой величины, длиной примерно до 60 см; динихтис — гигантская форма верхнего девона. Но по основным чертам своего строения рыбы эти были похожи одна на другую; существенная разница заключалась лишь



Рис. 29. *Coccosteus*, маленькая форма из *Arthrodira* (из нижнего и верхнего девона) с редуцированными грудными шипами. Длина оригинала около 40 см. (По Гейнцу.)

в наличии у *Dinichthys* признаков более сильной редукции кожного панциря.

Тело у них, повидимому, имело форму вполне нормальной рыбы, хотя оно было широким и плоским. Задняя часть тела достаточно изучена только у *Coccosteus*. Чешуи или кожные зубы были находимы в редких случаях, и возможно, что у большинства *Arthrodira* кожа была мягкая и голая. Не было обнаружено никаких следов тел позвонков, но существовали хорошо обызвествленные невральные и гемальные дуги. Задняя часть позвоночного столба была отклонена кверху, что указывает на существование гетероцеркального хвоста. Ряд хрящей над позвоночником указывает на присутствие

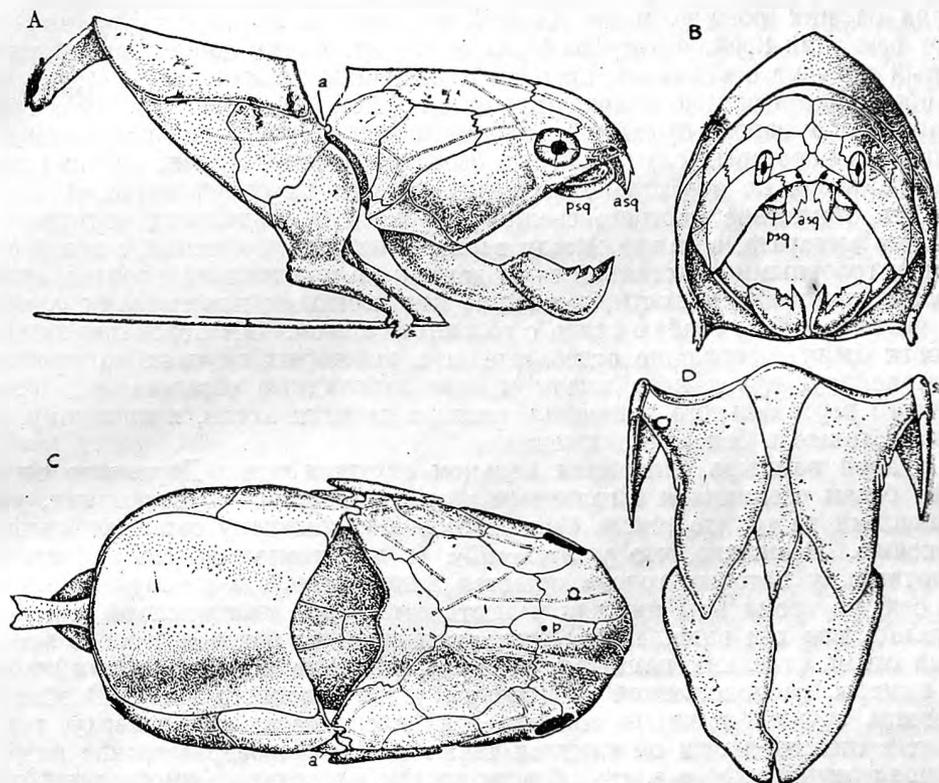


Рис. 30. Панцырь *Dinichthys*. А — сбоку, В — спереди и С — сверху, D — брюшной щит. Рисунки исполнены главным образом на основании строения крупного *Dinichthys terrelli*, у которого область, покрытая панцырем, имеет в длину около 3,2 м. Показаны каналы органов боковой линии. а — сочленение между головой и грудным щитом; asq — передний верхнечелюстной элемент; psq — задний верхнечелюстной элемент; p — пинеальное отверстие; s — пластинка с рудиментарным грудным шипом. (По Гейнцу.)

спинного плавника; в то же время существовала вентральная пластинка, вероятно, служившая поддержкой для анального плавника. Впереди этого последнего образования, там, где обыкновенно бывает задний пояс, имелся парный плуговидный элемент, а на некоторых экземплярах заметны также и признаки брюшных плавников.

Пластинки панциря были костные, поверхность их часто имела «узор» из кожных зубиков; эти пластинки составляли сложный ряд из срединных и парных элементов, количество и расположение которых характерно для всей группы. Желобки, проходящие по поверхности пластинок, указывают на хорошо развитую систему органов боковой линии. Головной щит представлял собою ряд пластинок, покрывавших верхнюю и боковые стороны черепа и жаберной области. Имелись большие парные глазницы так же, как и пинеальный глаз, хотя пинеальное отверстие часто отсутствовало, и

в таких случаях непарный глаз не выходил на поверхность панциря. В глазных яблоках были склеротические кольца из тонких костных пластинок. Это защитное образование, существующее также у многих высших костных рыб и у четвероногих, у *Arthrodira* состояло из четырех элементов. В некоторых случаях на переднем конце щита имеются вырезки, указывающие на положение парных ноздрей. Головные пластинки были большей частью прочно соединены друг с другом, но пластинки, расположенные ниже и позади глаз, а также над областью жабер, были лишь рыхло связаны с кроющими костями.

Челюсти имели очень своеобразное строение. Наверху мы видим маленький срединный элемент и на каждой стороне пару костных пластинок; передняя из них обычно имеет острый «бивневидный» выступ, задняя же имеет режущий край. Внизу на каждой стороне видим единственный удлиненный элемент с «бивнем» впереди и режущим краем позади. Ясно, что эти образования сильно отличаются от челюстей обыкновенных рыб. Образования эти у взрослого были не зубами, а только твердыми костными выступами; в некоторых случаях юные особи обладают острыми зубовидными образованиями, но это только отростки, идущие от самой кости. Следует отметить отсутствие костного соединения между различными частями челюстного аппарата, а также между верхнечелюстными костями, с одной стороны, и головными пластинками — с другой; но при жизни, вероятно, существовали хрящевые челюсти, лежавшие под костными пластинками, а нижняя челюсть имела слабую связь с головным щитом. Обе половины нижней челюсти были совершенно отдельные, и в некоторых случаях их противолежащие друг другу края имели мелкие зубовидные образования. Кроме обычного вертикального движения, нижние челюсти могли, повидимому, совершать также и боковые движения.

Грудной панцирь сплошным кольцом окружал тело. Дорзально он по обоим бокам соединялся с головным щитом сложными сочленениями, указывающими на то, что голова была способна к обычному самостоятельному движению. Возможно, что у *Arthrodira* (в противоположность другим позвоночным, у которых голова остается неподвижной, а движутся нижние челюсти) во время еды нижняя челюсть оставалась неподвижной, а голова двигалась вверх и вниз. Щель, существовавшая на боковой стороне между двумя этими отделами панциря, служила, вероятно, отверстием для жаберной камеры, расположенной под задним углом головного щита. В области туловища грудной панцирь простирался далеко назад как наверху, так и внизу; в нижней части он тянулся также на некоторое расстояние вперед, защищая значительную часть области глотки. Несколько дугообразный дорзальный щит и уплощенная вентральная пластинка состояли из некоторого количества плотно соединенных элементов, расположение которых у всех типичных членов отряда было почти единообразным. Боковые костные элементы, соединяющие дорзальный и вентральный щиты, были расположены, несомненно, в плечевой области и сопоставляются с кожными костями, которые аналогичным образом покрывают передний пояс у *Osteichthyes* (костных рыб). С каждого бока от плечевой области отходил неподвижный костный шип, довольно длинный у *Coccosteus*, но рудиментарный у более новых и более крупных форм, у которых он иногда совсем отсутствовал. Этот шип находился там, где у большинства обыкновенных рыб расположен грудной плавник; происхождение его долго служило предметом споров.

Внутренний скелет головы типичных *Arthrodira* почти совсем не известен. Складчатая поверхность и выступы на нижней стороне черепных костей указывают на то, что у этих животных существовала хорошо развитая мозговая коробка, но эта последняя состояла, вероятно, исключительно из хряща.

Coccosteus — довольно обычная среднедевонская форма, жившая, повидимому, как в пресной, так и в солоноватой воде. В нижней части морских верхнедевонских отложений СССР и Германии найдено большое количество форм, близких одна к другой, но сильно варьирующих. Все эти формы

сравнительно малы и покрыты хорошо развитым панцырем. В верхнем девоне *Arthrodira*, населявшие тогда, повидимому, и солоноватые воды и моря, достигали наибольшей величины тела и максимальной многочисленности. Много форм было найдено в черных глинистых сланцах в Кливлэндской области (штат Огайо, США). Наиболее обычной является *Dinichthys*, длина которого достигала, вероятно, более 9 м. У этой гигантской формы, в противоположность *Coccosteus*, панцырь, как головной, так и туловищный, был укорочен; плечевой шип был очень маленький или же совсем отсутствовал. Между двумя щитами развилось незащищенное пространство. Кости сделались тоньше и более рыхло прикреплялись друг к другу. Такие же изменения наблюдаются в значительной степени и у других форм того же времени. Некоторые из них были меньше, чем *Dinichthys*, но *Titanichthys* был даже крупнее этого последнего; средняя же величина тела со среднедевонского времени значительно возросла. Значительные изменения наблюдаются в челюстном аппарате; у *Mylostoma* развились даже раздавливающие пластинки, что связано с питанием моллюсками. В общем можно отметить такие явления в эволюции этих животных, как редукцию панцыря, увеличение тела, которое, повидимому, сопровождало эту редукцию, и приспособление к жизни в море. После этой высшей точки развития группа скоро исчезает, так что ни один типичный представитель *Arthrodira* не дожил до карбона.

Древнейшие *Arthrodira*.

Acanthaspis и *Jaekelaspis* (рис. 31) были представителями группы маленьких древнейших *Arthrodira*, которая появилась в нижнедевонские времена и таким образом представляла собою одну из древнейших групп челюстноротых; немногие представители этой

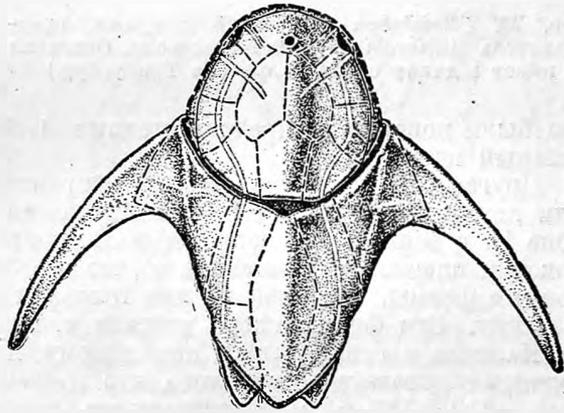


Рис. 31. *Jaekelaspis* из артродир подотряда *Acanthaspidoidea*, с огромными грудными придатками. Вид сверху. Челюсти и латеральные (боковые) элементы — не известны; их положение показано пунктирной линией. (По Гейнцу.)

группы продолжали существовать в среднем девоне. По своему головному щиту эти формы были очень похожи на более новых *Arthrodira*, только глаза у них продвинулись намного вперед. Пластинки, окружавшие рот, не найдены. Мощный грудной щит был вытянутый в длину и довольно плоский; признаки деления этого щита на отдельные элементы заметны лишь у форм, повидимому, прогрессивных. Боковые части панцыря туловища простирались назад почти на такое же расстояние, как и верхние и нижние его части; у верхнедевонских же форм верхний и нижний щиты были почти самостоятельные. Значительное отличие от более новых типов заключалось в том, что, вместо упомянутых выше маленьких шипов по бокам плечевой области, у более древних *Arthrodira* были длинные полые, согнутые, конусовидные выступы панцыря. Эти неподвижные образования должны были скорее мешать, чем помогать, при плавании; довольно плоское тело этих рыб указывает на то, что они были донными формами; только что упомянутые крыловидные выступы могли быть полезными при передвижении по дну против течения.

Вполне вероятно, что эти любопытные маленькие существа были настоящими предками форм, найденных в более молодых отложениях того же периода. Высокоразвитый грудной панцырь и огромные боковые шипы представляют собою образования, которые у более новых форм испытывают значительную редукцию: они уменьшаются и становятся менее массивными у *Coccosteus*, а после еще значительно редуцируются у более нового пред-

ставителя *Arthrodira* — *Dinichthys*. Ясно, что филогенетическая история *Arthrodira* уходит в глубь силурийского периода, но о предках этого отряда мы ничего не знаем.

Другие *Arthrodira*. Название *Ptyctodus* было дано маленьким костным пластинкам, встречающимся в верхнедевонских и нижнемиссисипских (нижнединантских) отложениях. Обычно на одной поверхности имеется твердая площадка, указывающая на то, что это были перетирающие пищу пластинки какой-то маленькой рыбы. Прежде думали, что эти пластинки принадлежат химерам, акулородным формам с зубными пластинками не-

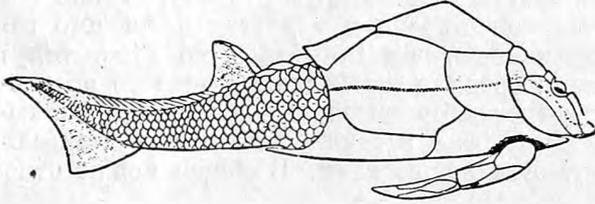


Рис. 32. *Pterichthys*, покрытый чешуями, представитель *Antiarchi* из среднего девона. Оригинал имеет в длину около 15 см. (По Тракуэйру.)

сколько аналогичного типа. Но эти формы появились в геологической истории гораздо позднее. Некоторые найденные в девоне пластинки *Ptyctodus* — значительно крупнее и более похожи на пластинки *Arthrodira*; вместе с такими пластинками *Ptyctodus* были найдены остатки комплекса плечевых пластинок артродирового типа. Вполне вероятно, что эти фор-

мы были новейшими представителями *Arthrodira*, совершенно утратившими кожный панцирь.

Другая боковая ветвь *Arthrodira* представлена родом *Homosteus* и одним или двумя другими формами, найденными главным образом в среднем девоне [и в верхнем] Европы. Область, покрытая панцирем, была очень широкой и плоской, указывая на то, что это были, несомненно, малоподвижные донные формы. У одной из них головной щит имел, вероятно, около 1,2 м в длину. Эти формы скоро исчезли и, повидимому, не оставили потомков.

Наличие кости, а также, повидимому, и челюстей считалось некоторыми учеными доказательством того, что *Arthrodira* родственны высшей группе рыб — *Osteichthyes*, в особенности же легочным рыбам. Однако сравнива-

лись не примитивные формы обеих групп, а поздние и специализированные типы, и трудно сомневаться в том, что *Arthrodira* по своему строению стояли ниже, чем настоящие костные рыбы. Другие ученые высказывали мнение, что *Arthrodira* были родственны *Ostracodermi*. Но *Arthrodira*



Рис. 33. *Bothriolepis*, представитель *Antiarchi* из верхнего девона, — форма, не имеющая чешуи на туловище и хвосте. (По Паттену и Гудричу.)

имеют челюстные образования, правда, весьма своеобразного характера. Таким образом, приходим к заключению, что они представляют собою специализированную боковую ветвь того ствола примитивных челюстных позвоночных, наиболее характерными представителями которого среди нынешних животных являются акулы. Вполне вероятно, что акулы — потомки каких-то панцирных, а *Arthrodira* (и *Antiarchi*) представляют собою, подобно *Placodermi*, своеобразную боковую ветвь этого ствола примитивных *Gnathostomata*.

Antiarchi. Отряд *Antiarchi* близок к *Arthrodira*, но представлен еще более специализированными формами. Это — небольшие пресноводные рыбы, в изобилии встречающиеся в девонских отложениях. Первые представители этой группы встречаются в среднем девоне, где обычными ископаемыми являются *Pterichthys* (рис. 32 и 34) и *Asterolepis*, в верхнем же девоне весьма часто встречается *Bothriolepis* (рис. 33). Группа затем исчезает, и в более молодых отложениях мы уже не встречаем потомков *Antiarchi*.

Задний отдел туловища и хвост довольно сходны с соответствующими частями обыкновенных рыб; у *Pterichthys* эти части были покрыты че-

пшьями, но у *Bothriolepis* они были голые. Хвостовой плавник был гетероцеркальный и, кроме того, существовал один спинной плавник.

Передняя часть тела была покрыта панцирем, похожим по своему строению на панцирь *Arthrodira* и также разделенным на головной и туловищный отделы. Нижняя сторона прочной коробки, образованной панцирем, была приплюснута, но грудной отдел был выпуклый, с бугром наверху. Головной щит был совсем короткий и состоял из некоторого количества пластинок, которые трудно гомологизировать с пластинками *Arthrodira*. Парные глаза были сильно сближены друг с другом на верхней стороне головы и были обращены кверху. Между обеими глазами находился пинеальный глаз. Эти соотношения несколько напоминают *Cephalaspis*, но на самом деле это указывает лишь на то, что и в данном случае мы имеем дело с донными животными. Сохранившиеся части челюстей состоят из маленьких поперечно расположенных костных пластинок, по виду еще более своеобразных, чем костные элементы *Arthrodira*. Жабры находились под несколько подвижными пластинками в задних углах головного щита. По расположению элементов туловищного щита эти животные очень похожи на примитивных *Arthrodira*, что говорит в пользу существования близкого родства между этими группами.

Складки кожи, имеющиеся у *Bothriolepis* у заднего конца туловищного щита, быть может, представляли собою брюшные плавники. В плечевой области вместо маленького шипа или неподвижного полового конуса артродир имелись своеобразные членистые придатки значительной длины; эти придатки были покрыты многочисленными костными пластинками и соединялись с панцирем тела сложным сочленением. Это образование, с его наружным скелетом, на первый взгляд более напоминает конечности членистоногих, чем придатки позвоночных, у которых скелет находится внутри плавника. У *Bothriolepis* найдены следы внутреннего скелета.

Эти маленькие рыбы были, повидимому, донными формами; возможно, что они больше ползали, пользуясь своими парными придатками, чем плавали. Имея маленький рот и слабый челюстной аппарат, они, вероятно, питались либо мелкими беспозвоночными, либо мягкой растительностью.

Chondrichthyes. Акулы и родственные им ныне живущие рыбы являются типичными представителями класса *Chondrichthyes* (хрящевых рыб). Если иметь в виду только нынешние формы, то хрящевых рыб нетрудно отличить от других рыб, образующих класс *Osteichthyes* (костных рыб), так как у современных акул нет костей: внутренний скелет состоит у них только из хрящей, наружный же представлен лишь обособленными кожными зубиками и плавниковыми шипами. К сожалению, этот отличительный признак, по которому группа получила свое название, исчезает, когда мы рассматриваем наряду с нынешними также и ископаемые формы: нам известны такие ископаемые родичи акул, — в том числе некоторые из древнейших членов класса, — у которых имелись кожные пластинки и чешуи из костного или костеподобного вещества и у которых кость развивалась иногда также и во внутреннем скелете. Эти факты говорят в пользу того, что у этой группы, так же как и у круглоротых, отсутствие твердых скелетных частей есть не примитивный признак, а скорее — результат редукции.

Вследствие этого очень трудно дать общую характеристику всей группе. Мы можем только сказать, что формы, которые мы включаем здесь в класс

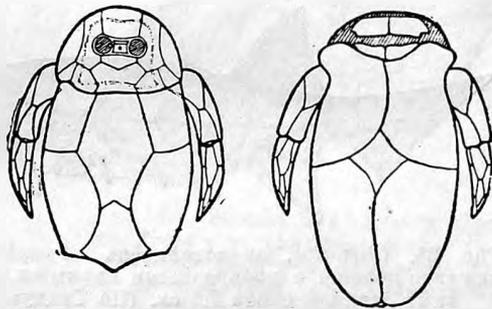


Рис. 34. Панцирь *Pterichthys*. Вид сверху и снизу. Элементы грудного панциря сравнимы с соответствующими элементами грудного панциря *Arthrodira* (ср. рис. 30). (По Трауэйру.)

хрящевых рыб, имеют в общем примитивное строение, сходное со строением акул, и что — даже при наличии костей — скелетная система (значительно, правда, варьирующая) никогда не имеет тех основных признаков, какие мы в дальнейшем встретим у «костных» рыб и у всех происшедших от этих последних высших позвоночных.

Хрящевые рыбы, без сомнения, очень древняя группа. В готландии было найдено мало остатков таких форм, которые могут быть отнесены к этому классу. Но уже в нижнем девоне существовало несколько отрядов этого класса, а к началу следующего периода развились почти все типы акул; отсюда ясно, что эволюция этих животных должна была начаться значительно раньше — в силурийские времена. Древнейшие типы были, по видимому, обитателями пресноводных бассейнов, но в течение девонского периода происходило приспособление к морской жизни, а дожившие до нашего времени формы являются почти исключительно морскими. Самые древние формы имели хорошо развитые наружные защитные образования; в дальнейшем панцырь испытывает редукцию и довольно скоро исчезает. Первоначально хрящевых рыб было очень много; к концу палеозоя число

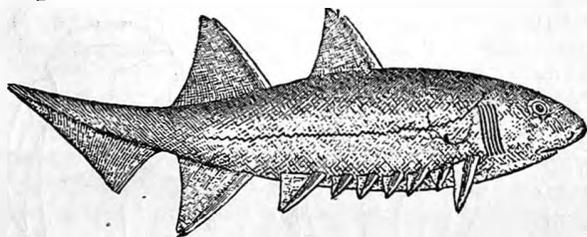


Рис. 35. *Climatius*, представитель *Acanthodii* из нижнего девона, с добавочными парными плавниками, длиной около 7,6 см. (По Тракуэйру.)

их сильно уменьшилось, а теперь они составляют лишь незначительную долю всей современной фауны рыб.

Сильно варьирующие формы, относимые к классу хрящевых рыб, мы будем рассматривать преимущественно в хронологическом порядке их появления. Принимая такой порядок изложения, мы начнем с форм, сильно отличающихся от типичных акул, и

лишь позднее перейдем к рассмотрению нынешних групп и близких к ним ископаемых форм.

Acanthodii. Акулы отряда *Acanthodii* были маленькими рыбами, обычными в пресноводных осадках от девона до перми; длина тела в большинстве случаев не превышала 30 см, но иногда была гораздо меньше. Очевидное и важное отличие от более новых типов акул заключается в значительном развитии кожного панцыря. Эти формы были покрыты не обособленными кожными зубиками, а многочисленными чешуями и пластинками, сильно напоминающими настоящие ганоидные чешуи многих *Osteichthyes* (см. рис. 52). Для этих рыб весьма характерно, что у них все плавники (за исключением хвостового) вооружены, в передней своей части, большим толстым шипом. У многих *Acanthodii* тело было обычной для рыб веретенообразной формы, но у некоторых древнейших их представителей, например у *Parexus*, тело было значительно уплощенное, что, возможно, является примитивным признаком.

Acanthodii имели один или два спинных плавника и один анальный; хвост был гетероцеркальный. Парные плавники были прикреплены к телу очень широким основанием; это, вероятно, примитивный признак (который существовал также и у представителей более нового отряда — *Cladose-lachii*). Внутреннее строение плавников изучено слабо. Иногда можно наблюдать следы первичных поясов конечностей, но помимо того как в плечевой, так и в тазовой области существовали поверхностные кожные пластинки. У многих нижнедевонских форм, например у *Climatius* (рис. 35), между двумя парами конечностей, обычно существующими у позвоночных, имелись еще дополнительные шипы или плавники; в одном случае таких плавников было шесть пар. У древнейших позвоночных, имевших парные конечности, число этих последних значительно варьировало, и только впоследствии установилось нормальное для большинства позвоночных число — две пары.

Голова у более древних форм была покрыта многочисленными пластинками, похожими на чешуи, покрывавшие тело, но подробности расположения этих пластинок изучены слабо. Таким образом, эти древнейшие акулы были настоящими «панцирными» рыбами, так же как *Ostracodermi Arthrodira*, *Antiarchi* и примитивные *Osteichthyes*.

У более новой пермской формы *Acanthodes* (рис. 36) значительная часть внутреннего скелета состояла, повидимому, из обыкновенного хряща, но все же сохранились некоторые элементы черепа. Мозговая коробка, насколько известно, была примитивного типа (такой должна была бы быть мозговая коробка у предков высших рыб); имелся ряд членистых жаберных дуг. Челюсти были, повидимому, в основном сходны с жаберными дугами, но были, конечно, значительно крупнее; верхняя челюсть сочленялась с мозговой коробкой позади глаз.

Зубы часто были слабо развиты или совсем отсутствовали. Когда они присутствовали, то представляли собою заостренные образования с одним главным средним выступом и с меньшими боковыми; такого же типа зубы, как мы увидим дальше, встречались у *Cladoselachii*. В некоторых случаях они прирастали к краям челюстей; в других замена зубов происходила, повидимому, так же, как и у акул: внутри челюстей помещались ряды «запасных» зубов. Члены такого ряда иногда срастались своими основаниями, образуя спираль зубов, что наблюдается, например, между двумя половинками челюсти у *Ischnacanthus*. Аналогичное сращение зубов мы видим у некоторых более новых типов акул.

В силурийских отложениях целые экземпляры этих рыб не были найдены, но описывались встреченные в этих отложениях челюсти, чешуи и плавниковые шипы, принадлежащие, повидимому, представителям *Acanthodii*. В нижнедевонских пресноводных отложениях они встречаются в изобилии и уже представлены разнообразными типами; возможно, что они развились в древнейшие времена в верховьях рек, откуда они к концу силура мигрировали вниз по течению в области, где отлагались осадки, сохранившие их остатки. Их было много в нижнем девоне; в среднем девоне, с появлением более прогрессивных групп рыб, они становятся менее многочисленными, но род *Acanthodes* дожил до пермского периода.

Кроме типичных описанных выше *Acanthodii* (главным образом пресноводных рыб), существовали и более своеобразные представители этой группы. Некоторые из древних уплощенных форм с большими шипами были, возможно, предками *Gyracanthus* и других каменноугольных рыб (известных почти исключительно по шипам), которые были, повидимому, крупными донными представителями группы. В среднем девоне жил *Onychodus*, известный главным образом по большим костным челюстным пластинкам с острыми краевыми зубами и со спиралью крупных зубов между двумя половинками челюсти. Филогенетические отношения этой формы проблематичны, но возможно, что это — специализированный представитель *Acanthodii*. Эти две формы, повидимому, мигрировали в соленую воду, подобно многим другим девонским акулородным рыбам.

На первый взгляд *Acanthodii* кажутся специализированной группой, не имеющей никакого отношения к эволюции последующих типов. Прежде думали, что наличие кожных пластинок, чешуи и высокоразвитых шипов

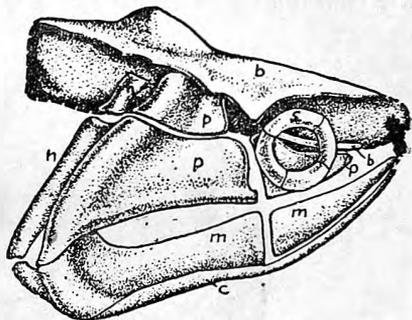


Рис. 36. Боковой вид области черепа *Acanthodes*, представителя *Acanthodii* из пермских отложений. *b* — обизвестленные (окостеневшие?) дорзальная и ventральная области мозговой коробки (приблизительные очертания хрящевой части показаны прерывистой линией и тушевкой); *c* — окостеневшая (?) дуга, лежащая под нижней челюстью; *h* — гномандибулярный хрящ; *m* — нижняя челюсть; *p* — верхняя челюсть (каждый из последних трех элементов разделен надвое); *s* — склеротические пластинки в глазнице. (По Рейсу.)

Исключает возможность родственной связи этих форм с более новыми акулами. Однако настоящие чешуи и кожные пластинки существовали у *Ostracodermi*, *Arthrodira* и *Antiarchi*, а также у высших типов рыб, и поэтому будет вполне логично допустить, что такие образования были и у предков более новых акул. У многих из этих последних имеются шипы, по крайней мере, на спинных плавниках, и вполне возможно, что присутствие этих шипов представляет собою сохранившийся примитивный признак. Если оставить в стороне первых из *Arthrodira* и одну своеобразную форму (*Gemundina*), которую мы рассмотрим позже, то снабженные шипами акулы оказываются древнейшими из известных челюстных рыб. Вполне вероятно, что примитивные челюстноротые были формами, покрытыми кожным панцирем из чешуй и головных пластинок, и стояли очень близко к *Acanthodii* или даже были настоящими членами этой группы. От подоб-

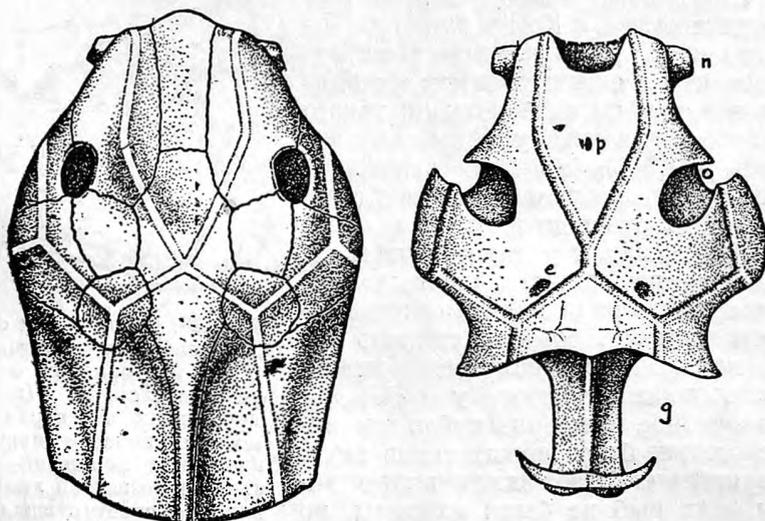


Рис. 37. *Macropetalichthys*, девонская панцирная акулородная рыба. Слева — кожный панцирь головной области. Вид сверху. Справа — мозговая коробка, с которой удалены лежащие на ней кожные пластинки. Показаны каналы органов боковой линии. *e* — отверстие эндолимфатического протока, идущего из внутреннего уха; *g* — положение жаберной камеры под заднебоковым углом щита; *n* — носовое отверстие; *o* — орбита; *p* — пинеальное отверстие. Оригинал имеет в длину около 23 см. (По Стеншио.)

ного типа могли произойти, с одной стороны, при чрезвычайном развитии панциря, — *Arthrodira*, а с другой, — через формы, у которых кожный скелет претерпевал редукцию, — позднейшие типы акул.

Панцирные акулы. Если акулы и акулородные рыбы позднейших времен произошли от панцирных форм, то когда-то должны были существовать промежуточные, частично покрытые панцирем, формы. Было описано несколько форм, повидимому, такого характера, но они встречаются отнюдь не часто. Хорошо известен *Macropetalichthys* (рис. 8 и 37), — среднедевонская морская рыба, известная главным образом по костному головному щиту; при этом последнем, к сожалению, не было найдено никаких других частей панциря, достоверно принадлежащих той же форме. Этот щит вытянут в длину, глазницы довольно близки к переднему краю щита. По расположению костных элементов эта форма несколько напоминает *Arthrodira*.

Под головным щитом у некоторых экземпляров были найдены остатки частично окостеневшей мозговой коробки; благодаря этому удалось в значительной степени выяснить строение головы, включая мозг, нервы и кровеносные сосуды. Это образование лежало под передними двумя третями костного головного щита, а с задней стороны от него отходил назад выступ,

который соединялся с передним концом позвоночного столба. Полости, которые содержали кровеносные сосуды, указывают на то, что жабры находились по обеим сторонам под задней частью щита. Слепок мозговой полости показывает, что по уровню организации головного мозга это животное приблизительно соответствует акулам; мозговая коробка была акулоподобной также и во многих других отношениях. Вполне возможно, что *Macropetalichthys* был представителем древней ветви панцирных, эволюция которой через редукцию костного покрова вела к развитию мягкокожих акул. Такие промежуточные формы могут быть условно выделены в отряд *Stegoselachii* («панцирные акулы»). В среднем и верхнем девоне были найдены еще две мозговые коробки, в основном похожие на мозговую коробку *Macropetalichthys* эти мозговые коробки принадлежали, повидимому, формам, которые не имели костей и были покрыты только кожными зубиками (плакоидными чешуями); в одном случае вместе с остатками черепа найдены зубы акулы. В нижнемиссисипских (нижнединантских) отложениях был найден единственный образец маленькой акулы (*Cratoselache*). Эта форма по плавникам и челюстям была похожа на представителей следующего отряда, но на верхней стороне черепа у нее сохранились немногие маленькие остатки кроющих пластинок.

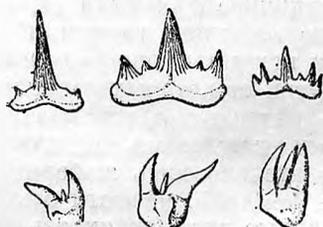


Рис. 38. Наверху — зубы *Cladodus*, формы из верхнего девона и карбона; внизу — зубы *Pleuracanthodii* из перми. Несколько уменьшено.

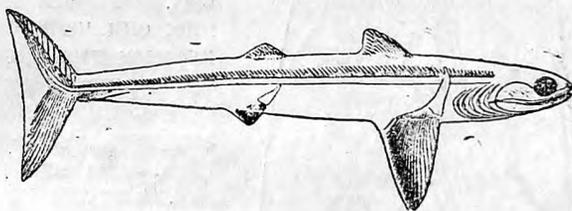


Рис. 39. *Cladoselache*, верхнедевонская акулоподобная рыба. Длина — от 0,45 до 1,2 м. Кроме обычных парных плавников, имеется пара горизонтальных „рулей“ у основания хвостового плавника. (По Дину.)

Cladoselachii. Потеря панциря совершилась у большинства акул до конца девонского периода; в верхнем девоне мы находим акулоподобные формы, покрытые только плакоидными чешуями и имеющие внутренний скелет, состоящий только из хрящей.

Наше знакомство с членами отряда *Cladoselachii* в большинстве случаев ограничивается знанием лишь зубов, которые фигурируют под родовым названием *Cladodus*. Такие зубы (рис. 38), впервые появляясь в среднем девоне, встречаются в значительном количестве в карбоне и окончательно исчезают в нижней перми. Они состоят из высокого среднего бугра с широким основанием, на котором мы видим одну или более пар меньших боковых бугорков. В кливлендских глинистых сланцах верхнего девона, в исключительно благоприятных для сохранения условиях, встречаются многочисленные образцы *Cladoselache*, акулы, обладавшей зубами такого типа; эти находки позволяют выяснить многие особенности строения тела (рис. 39). Эта форма встречается в конкрециях, в которых сохраняются не только остатки зубов и обизвествленных хрящей скелета, но также и отпечатки кожи и очертания тела, и даже следы таких мягких частей, как мускулы и почки. У нее было два спинных плавника; каждый из них с базальными (основными) и радиальными элементами, состоящими из параллельных хрящевых палочек. Хвостовой плавник был резко гетероцеркальный; задний конец позвоночного столба отклонялся круто вверх. Присутствовали хорошо развитые грудные и брюшные плавники; первые были значительно крупнее. Кроме того, значительно дальше назад у основания хвостового плавника и как раз впереди того места, где, как полагают, находилось анальное отверстие, была пара боковых выростов, представлявшая, повидимому, третью пару плавников, отсутствующую у бо-

лее новых акул. Подобно срединным плавникам, грудные (рис. 27 А) и брюшные имели скелет, состоящий из параллельных хрящевых палочек, а элементы, расположенные внутри тела, частично срастались в плечевой и тазовый пояса; основание плавников было очень широкое, в противоположность основаниям плавников у большинства других рыб. Вполне вероятно, что, как мы уже отметили раньше, это есть тот очень примитивный тип строения плавника, от которого могли произойти, путем сужения основания, всевозможные плавники большинства более новых акул и даже листообразные придатки некоторых палеозойских типов рыб.

Раздавленное состояние ископаемых и неполное обызвестление хрящей несколько затрудняют выяснение строения головы (рис. 40). Имелись большие парные глаза и вокруг них концентрические ряды плакоидных чешуй (присутствие пинеального глаза не наблюдалось); существуют также определенные признаки присутствия парных ноздрей. Рот был расположен, по видимому, почти на самом конце рыла (у современных акул он обычно находится на нижней стороне довольно далеко назад от переднего конца головы). Челюсти имели типичное для акул строение; они частично поддерживались гиомандибулярным хрящем и были покрыты хорошо развитыми рядами зубов, внутри от которых располагались многочисленные ряды зубов, готовые их заменить. За челюстями находилась гиомидная дуга, а за ней последовательно пять жаберных дуг. Так же как и у *Acanthodii*, челюсти были вполне похожи на остальные дуги (отличаясь от этих последних своей большей величиной).

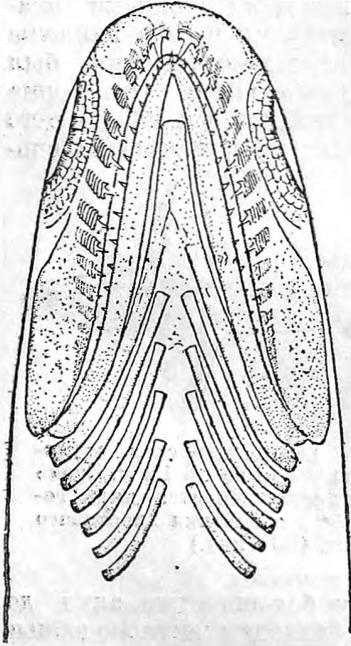


Рис. 40. Вентральная сторона головы и области глотки *Cladoselache*. Видны вентральные сегменты жаберных дуг и челюсти, по видимому, гомологичные этим последним. Положения обонятельных капсул обозначено прерывистой линией. Глазницы, видимые по бокам, окружены увеличенными чешуевидными кожными зубами. (По Динну.)

Эта акула была, по видимому, активной морской плотоядной формой. Однако в осадках, где были найдены ее остатки, мелкие рыбы мало численны, и возможно, что рассматриваемая форма питалась главным образом беспозвоночными.

Однако *Cladoselache* была не единственной формой с зубами типа *Cladodus*. В тех же глинистых сланцах найдено несколько образцов *Ctenacanthus*, акулы с зубами того же типа и с аналогичным строением плавников, но с большими скульптурированными шипами впереди спинных плавников. Такие шипы встречаются до нижней перми включительно, и представляется вероятным, что этой форме принадлежали многие зубы типа *Cladodus*, находимые в каменноугольных отложениях [часто в СССР]. Аналогично расположенные шипы, варьирующие по

скульптуре, встречаются у многих из нынешних акул; плавниковые же шипы, существовавшие у *Ctenacanthus*, возможно, были унаследованы от примитивного предка этой формы, принадлежавшего к отряду *Acanthodii*.

У *Cladoselache* и *Ctenacanthus* в парном плавнике не было оси; однако в карбоне Америки и Европы встречаются формы, которые имели зубы типа *Cladodus*, но вдоль основания парного плавника (рис. 27 В) у них тянулся назад осевой ряд хрящей. Такого типа плавник является как бы прообразом плавников типа *Elosmobranchii* и говорит в пользу происхождения этих более новых форм от древних *Cladoselachii*.

Pleuracanthodii. Отряд *Pleuracanthodii* включает небольшое количество хищных форм, довольно часто встречающихся в пресных водах верхнего палеозоя. Тело у *Pleuracanthus* (рис. 41) было длинное и тонкое, с удлинен-

ным спинным плавником, тянувшимся далеко назад вдоль спины. В отличие от большинства древнейших рыб, хвост был дифицеркальным, по кончик немного отклонялся вверх, что говорит в пользу происхождения этой рыбы от какого-то предка с гетероцеркальным хвостовым плавником. Анальный плавник, своеобразно построенный, был двойным. Парные плавники (рис. 27 C — D) были листообразны, они содержали главную скелетную ось и большое количество боковых ветвей. По мнению некоторых ученых, такое строение плавников было свойственно примитивным позвоночным. Однако здесь мы имеем дело с группой, повидимому, специализированной и не особенно древней по времени своего появления. Плавник такого типа мог развиться из плавника типа *Cladoselachii* в результате постепенного развития оси; на задней стороне этой оси ветви были развиты неполно, что указывает на переходный характер такого плавника. У самцов к брюшному плавнику прикреплялся совокупительный орган. Такие органы имеются у ныне живущих акул и химер, но не известны у форм, рассмотренных нами ранее.

На черепе не было кожных пластинок; мозговая коробка, челюсти и жаберные дуги иногда, состоя из обызвествленного хряща (рис. 26), сохраняются в ископаемом состоянии. От заднего края головы выступал длинный подвижной шип с двумя рядами мелких зубцов. Зубы были рыхло прикреплены к челюстям; каждый зуб состоял из двух расходящихся зубцов и

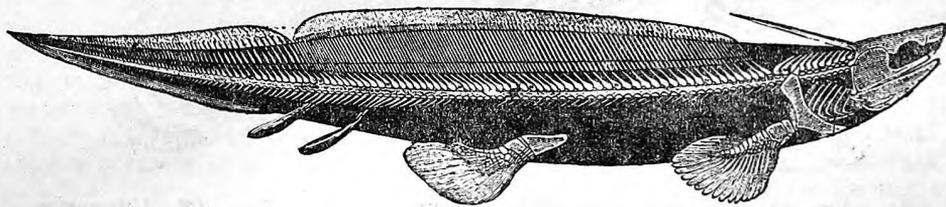


Рис. 41. *Pleuracanthus*. акулоподобная форма карбона и перми. Средней величины образец имел в длину, быть может, 75 см. (По Фрлячу, из Вудварда.)

центрального бугорочка (обычно маленького), сидевшего на корне, имеющем вид пуговицы (рис. 38).

Pleuracanthodii редко встречаются в верхнедевонских отложениях, но они были вполне обыкновенными формами в каменноугольных и нижнепермских пресноводных бассейнах, где они, вероятно, питались мелкими лучеперыми костными рыбами. Однако они совершенно исчезли еще до конца палеозоя; с вымиранием *Pleuracanthodii* и *Acanthodii* акулы исчезают из пресноводных бассейнов земного шара, в которых после этого живут почти исключительно костные рыбы.

О предках *Pleuracanthodii* мы знаем очень мало. В некоторых случаях были находимы зубы, у которых три бугорка почти равны друг другу по своим размерам, что говорит в пользу развития зубов рассматриваемых форм из зубов типа *Cladodus* путем редукции центрального бугорка и усиления боковых. Присутствие совокупительных органов указывает на довольно близкое родство этой формы с новейшими акулами и химерами.

Elasmobranchii. В отряд *Elasmobranchii* («пластиножаберные») мы объединяем ныне живущих акул и скатов и их близких родичей из ископаемых форм, хотя иногда этот термин употребляется для обозначения всего класса. Тело типичной акулы имеет веретенообразную форму, с гетероцеркальным хвостовым плавником, а живущие на дне скаты имеют тело уплощенное и хлыстовидный хвост. Кожа покрыта кожными зубиками (плакоидными чешуями); кожных пластинок или каких-либо настоящих чешуй нет, хотя у большинства примитивных типов и немногих ныне живущих родов впереди плавников имеются шипы. Присутствуют один-два спинных плавника, анальный, а также парные плавники с суженными основаниями; эти парные плавники по своему строению занимают, повидимому, переходное положение от примитивного типа с широким основанием (*Acanthodii* и *Cladoselachii*) к листообразному типу (*Pleuracanthodii*).

Внутренний скелет состоит только из хряща, хотя последний часто хорошо обызвествлен. Имеется хорошо развитая мозговая коробка, к которой челюсти первоначально были прикреплены и непосредственно и посредством гиомандибулярного хряща. Однако у большинства ныне живущих *Elasmobranchii* челюсти держатся только на гиомандибулярном хряще. Обычно имеется пять жаберных щелей (нормальное число), из которых каждая отдельно открывается на поверхности тела; щели эти, в отличие от большинства рыб, не прикрыты ни кожей, ни костью. Все, за исключением немногих, наиболее подвижных современных форм, имеют брызгальце. Присутствие этого последнего заставляет предполагать, что примитивные *Elasmobranchii* были уплощенными формами, подобно наиболее архаическому из ныне живущих типов — *Heterodontus*; это образование, повидимому, является приспособлением для введения воды в жаберную полость при донном образе жизни.

Зубы обычно заостренные, различным образом варьирующие, часто с низкими добавочными бугорками, и вполне возможно, что они развились из зубов типа зубов *Cladodus*, какие мы видим и у *Acanthodii* и у *Cladoselachii*. Но уже у многих древних форм мы находим уплощенные зубы,

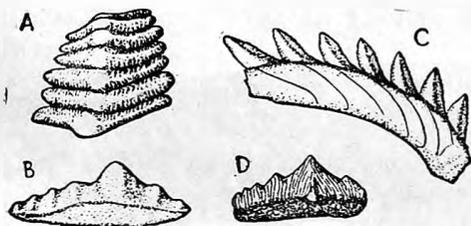


Рис. 42. Озубление у разнозубых акул. А — *Orodus* (карбон), ряд зубов, вид сбоку ($\times 1/4$). В — то же, вид сбоку. С — *Edestus* (карбон), завиток из зубов, уменьшено. D — *Hybodus* (триас), в естественную величину. (С — по Дину.)



Рис. 42'. *Helicoprion* из нижней перми (аргинский ярус). Срединный спиральный ряд зубов. (По Карпинскому, из Борисяка.)

способные к раздавливанию твердых беспозвоночных, а для скатов характерно развитие сплошной прочной «мостовой» из зубов. Зубы акул обычно рыхло прикреплены к краям челюстей, причем «запасные» зубы лежат кнутри от работающих зубов каждого ряда.

Elasmobranchii легко отличимы от многих упомянутых уже древних типов такими своими признаками, как отсутствие кожных пластинок и настоящих чешуй и наличие совокупительных органов. Однако *Cladoselachii* по многим своим признакам похожи на примитивных *Elasmobranchii*, от которых они существенно отличаются только по строению плавников; но известны формы, занимающие в этом отношении промежуточное положение. Представляется весьма вероятным, что настоящие акулы произошли от какого-то представителя *Cladoselachii*, — от такого члена этой последней группы, как *Stenacanthus* (в пользу чего говорит то обстоятельство, что у примитивных *Elasmobranchii* часто имеются плавниковые шипы). *Elasmobranchii* были уже морскими формами, когда они впервые появились в нижнемиссисипское (нижнединантское) время.

„Разнозубые“ акулы (*Heterodontoidea*). У большинства каменноугольных *Elasmobranchii* мы видим своеобразное изменение «кладодусового» типа: передние зубы были сильно заострены, а задние были уплощены, будучи приспособлены к питанию моллюсками. Внутри челюстей лежали изгибающиеся ряды «запасных» зубов, причем зубы часто срастались друг с другом своими основаниями. У некоторых форм, например у *Edestus* (рис. 42 С), завиток из увеличенных заостренных зубов находился, повидимому, впереди, у симфиза. [У *Helicoprion* — своеобразной формы из нижнепермских отложений — ряд зубов свертывался в плоскую спираль, которая состояла

из нескольких оборотов (рис. 42'). Позади, у таких форм, как *Orodus* (рис. 42 А — В), одновременно функционировало, по-видимому, по несколько уплощенных зубов каждого ряда (вместо лишь одного краевого зуба). Такой смешанный тип озубления сохраняется у ныне живущей акулы *Heterodontus* (или *Cestracion*), тихоокеанской «акулы порта Джексона», которая является, по-видимому, реликтом этого наиболее примитивного типа эласмобранхий.

Cladoselachii, а может быть, и другие плотоядные акулы существовали в морях каменноугольного периода; ни одна из этих форм не пережила пермского периода, так как в морях того времени почти не было других рыб, которые могли бы служить им пищей. Но разнозубые, гетеродонтные формы с их, по-видимому, смешанным типом питания дожили до мезозоя. Морские беспозвоночные животные (в частности моллюски), которых в пермском периоде было сравнительно мало, становятся гораздо многочисленнее в триасовом периоде; заселение же моря костными рыбами снова создавало благоприятные условия для развития форм, ведущих плотоядный образ жизни. Эти возможности были, по-видимому, максимально использованы «разнозубыми» акулами, которые в триасовых и юрских отложениях представлены многочисленными формами; из этих последних назовем *Hybodus* (рис. 42 D и 43) и *Acrodus*. В более поздних геологических горизонтах остатки этих форм встречаются редко, и, как мы уже отметили, до наших дней сохранился лишь один представитель этой наиболее древней линии.

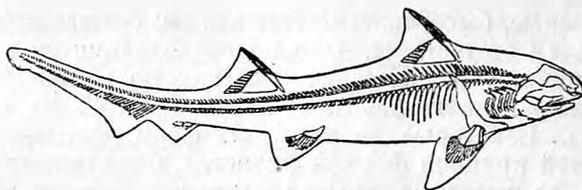


Рис. 43. *Hybodus hauffianus*, мезозойская разнозубая акула. Оригинал имеет в длину около 2,28 м. (По С. Вудварду.)

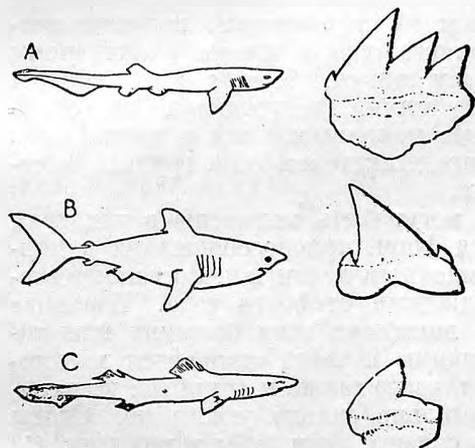


Рис. 44. Представители различных типов акул (слева) и их ископаемые зубы (справа). А — *Notidanus*; В — *Lamna*; С — *Squalus*.

способления к питанию моллюсками; у этих форм мы наблюдаем значительное дальнейшее уплощение тела и расширение грудных плавников. Значительная часть адаптивной радиации этих групп, которые охватывают ныне существующих акул и скатов, совершилась в течение юрского времени, а к началу третичного периода, по-видимому, уже существовали все семейства нынешних эласмобранхий.

Среди хищных акул можно различать следующие три главные группы:

1. Акулы надсемейства *Notidanoidea*, к которому относятся, например, *Notidanus* (рис. 44А) и *Chlamydoselachus*, известные, начиная с юры, хотя далеко

Современные акулы. Упадок этих примитивных эласмобранхий, по-видимому, был связан с развитием обособившихся от них двух ветвей, представляющих два различных типа специализации. К одной из этих групп относятся различные хищные формы, у которых все зубы сильно заострены, приспособлены для захватывания мяса, соответствуя, таким образом, зубам передней части рта «разнозубых» акул. У этих эласмобранхий развилась веретеновидная форма тела, приспособленная к быстрому плаванию. У других форм другой группы, к которым относятся нынешние скаты, зубы стали совершенно уплощенными, образуя «мостовую», представляя высокую степень специализации в сторону

не часто встречающиеся. Их сильно заостренные зубы в большинстве случаев довольно близки к типу, характерному для *Hybodus*; эти формы являются, по видимому, сравнительно мало изменившимися плотоядными потомками примитивного ствола «разпозубых» акул. Присутствие шести-семи жаберных щелей, вместо пяти, — числа, обычного для нынешних рыб. — есть, вероятно, примитивный признак. Плавниковые шиши отсутствуют, а брызгальце маленькое.

2. Акулы надсемейства *Lamnaoidea* встречаются в большом количестве, начиная от верхней юры: сюда относится подавляющее большинство активных хищных форм верхнего мезозоя и последующих времен. Они все — подвижные, быстроплавающие акулы; брызгальце у них маленькое, а иногда и совсем отсутствует. Они подразделяются на несколько семейств. В качестве типичных родов, известных как по нынешним видам, так и ископаемым, можно назвать *Scyllium*, *Lamna* (рис. 44 В), *Odontaspis*, *Oxyrhina* и *Carcharias*. Некоторые из живущих форм достигают значительной величины, но самой крупной формой является, по видимому, третиный *Carcharodon*, у которого высота раскрытой пасти доходила до 2 м и более.

3. Акулы надсемейства *Squaloidea*, примером которых может служить акула-ноготница, или *Squalus* (рис. 44 С). Это довольно активные формы с веретеновидным телом. Следует, однако, заметить, что брызгальце у них большое, а анальный плавник отсутствует; эти признаки свойственны скатам, у которых брызгальце является очень важным органом, служащим для введения воды, и для которых анальный плавник, расположенный на той стороне тела, которая прижимается ко дну, был бы помехой. Эти факты позволяют нам предполагать, что *Squalus* и близкие к нему формы, быть может, родственны предкам скатов, и что форма их тела указывает на сравнительно недавнее возвращение от донного образа жизни к активному нектонному образу жизни. Члены этой группы в ископаемом состоянии встречаются не очень часто, но впервые появляются они в конце юры.

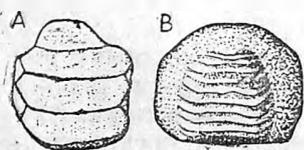


Рис. 45. Зубы скатов. А — часть озубления ископаемого представителя *Myliobatis*, с тремя целыми пластинками и с обломками других. В — единственный зуб крупного ската *Ptychodus* (мел). Половина естественной величины.

Юрский *Protospinax* был примитивным представителем этой группы, который все еще сохранял анальный плавник.

Скаты. Все остальные эласмобранхии могут быть включены в подотряд *Batoidea* (скаты), который охватывает ряд форм, приспособившихся к донному образу жизни, часто с сильно уплощенным телом и колоссально разросшимися грудными плавниками, отходящими от боков тела. Плавание совершается посредством волнообразного движения этих больших плавников вверх и вниз; хвост испытывает редукцию и часто становится хлыстовидным. Хвостовые и анальные плавники, часто также и спинные, испытывают редукцию или отсутствуют, а брызгальце сильно увеличено. Скаты питаются главным образом моллюсками: в связи с этим зубы у них (рис. 45) обычно уплощены и часто образуют твердую раздавливающую «мостовую».

В пределах этой группы развилось много различных морфологических типов. Наиболее примитивными членами группы являются некоторые из древнейших форм, занимающие по своему строению промежуточное положение между акулами и скатами; у этих форм грудные плавники увеличены, но тело все еще остается несколько округлым и сохраняются хорошо развитые спинные и хвостовые плавники. Сюда относятся ныне живущие формы: «акула-ангел», *Squatina* (рис. 46А) с крыловидными грудными плавниками и «рыба-банджо», *Rhinobatis*. Оба эти типа известны с юры. К боковой ветви, развившейся в меловом периоде (рис. 47), относится своеобразная пила-рыба, *Pristis*, у которой длинное рыло имеет передний выступ (rostrum), боковые края которого усажены зубами. Однако эволюция типов, существовавших в юре, привела еще до конца юрского периода к настоящим скатам того типа, который представлен нынешним родом *Raja* (рис. 46В), у кото-

рого мы видим уплощенное тело с огромными грудными плавниками, прикрепленными вдоль боков, и хлыстовидный хвост; срединные непарные плавники редуцированы почти до исчезновения.

Две следующие группы являются более специализированными. У третичных и современных электрических скатов (к которым относится, например, *Torpedo*) большие грудные плавники слились с головой, вследствие чего передняя часть тела получила округлые очертания; в то же время некоторые мускулы изменились в электрические органы, способные тяжело поражать любого коснувшегося их врага. (Мы уже отметили вероятное развитие подобного органа у другого, много более древнего донного животного — *Cephalaspis*). Такие скаты «хвостоколы», как *Trygon* (рис. 46 C), а также

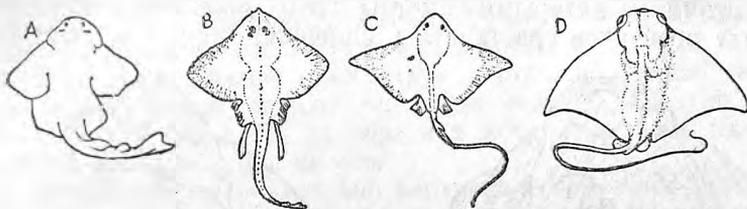


Рис. 46. Различные скаты. А — *Squatina*; В — *Raja*; С — *Trygon*; D — *Myliobatis*. Эти формы известны по ныне живущим представителям, а также из третичных отложений. (А — С по Гудричу; D — по Бриджу.)

Myliobatis (рис. 46D), имеют колоссально разросшиеся грудные плавники, которые соединяются друг с другом впереди головы. У этих форм нередко бывает ядовитый «стиллет», развившийся из видоизмененного плавникового шипа, находящегося на хвосте. Эти две группы появились позже всех остальных *Chondrichthyes*, и в настоящее время они являются, пожалуй, наиболее преуспевающими представителями этого класса.

Эласмобранхий претерпели сложное эволюционное развитие. Древнейшие эласмобранхий были, повидимому, потомками кладоселхий, приспособившимися к смешанной пище; у них одна часть озубления была приспособлена к плотоядному питанию, а другая приспособилась к раздавливанию моллюсков. Тело их было несколько приплюснутое. Возможно, что именно «смешанный» способ питания дал им возможность пережить трудные, повидимому, времена конца палеозоя, когда в морях было очень мало других позвоночных. С увеличением моллюскового населения морей и с развитием в этих последних богатой фауны костных рыб, из родоначальных форм эласмобранхий в мезозое развились разнообразные акулы и скаты, которые до сих пор занимают важное место в морской фауне позвоночных. [Впрочем, эта гипотеза происхождения новейших эласмобранхий, связанная с предположением о резком сокращении морской фауны в пермском периоде, не может считаться достаточно обоснованной и требует серьезной проверки].

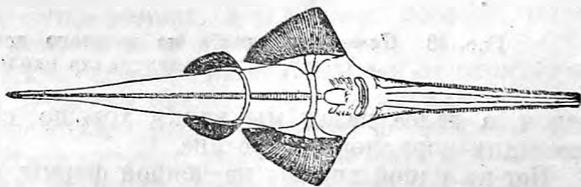


Рис. 47. *Sclerorhynchus*, рыба-пила (мел). Длина около 90 см (По С. Вудварду.)

Gemundina. Теперь мы вернемся к более древним временам для того, чтобы познакомиться с одной рыбой *Gemundina* (рис. 48) из нижнедевонских морских отложений Германии. Эта рыба имеет настолько своеобразное строение, а отношения ее к другим формам настолько проблематичны, что мы можем рассматривать ее как единственного представителя отряда *Rhenanida*. Тело у нее было сильно уплощенное и похожее по своему общему виду на тело современных донных эласмобранхий — скатов. От боков ее тела отходили расширенные парные плавники, особенно сильно были

увеличены грудные плавники. Хвост был тонкий, с шипом, представлявшим собою спинной плавник. Кожа была покрыта кожными зубиками и чешуями, которые на хвосте были расположены в ряды. Под кожными зубиками, на верхней поверхности широкой головы и на вентральной стороне плечевой области, были широкие пластинки; строение их не известно, хотя по их положению можно предполагать, что это были кожные кости, и возможно, что и эта форма тоже является примером типа, присшедшего от предков с хорошо развитым панцирем. Большие глаза были направлены прямо вверх и почти между ними находились образования, которые, надо думать, представляли собою парные носовые отверстия. Рот был в виде широкой щели у переднего конца головы и ограничивался сзади поперечными челюстями, за которыми заметны следы ряда жаберных дуг. Многие из «шейных» позвонков срастались в сплошной стержень, лежавший за че-

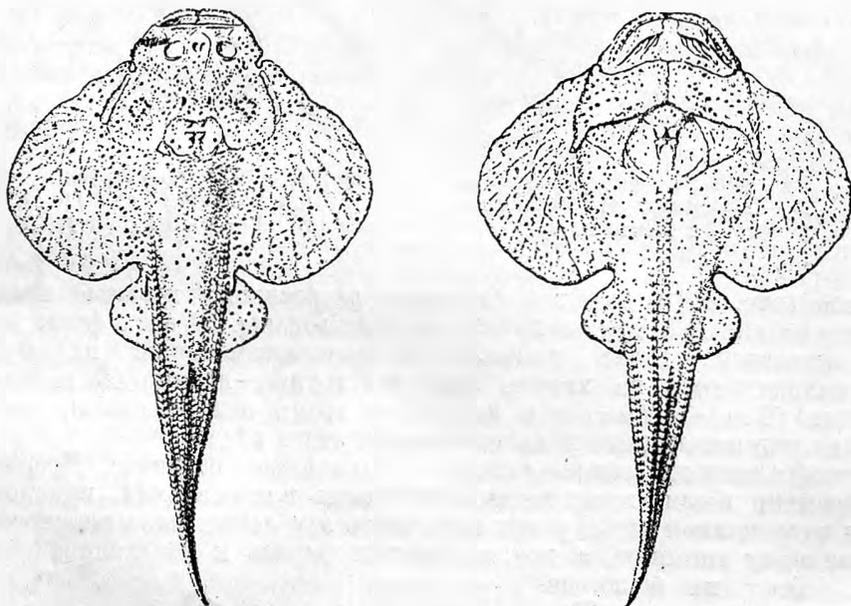


Рис. 48. *Gemundina*, рыба из нижнего девона Германии. Вид сверху и снизу. Длина оригинала около 2 см. (По Бройли.)

репом, а далее назад мы видим хорошо сохранившиеся тела позвонков, имеющих нормальное строение.

Нет ни одной хорошо изученной формы, которая была бы близка к этой необыкновенной рыбе. По своему внешнему виду *Gemundina* похожа на скатов, но сходство это представляет собою конвергенцию, вызванную одинаковыми условиями жизни на дне, так как эти последние формы появились только в юре. Возможно, что *Gemundina* была предком позднее появившихся донных акул отряда *Bradyodonti*; но это только догадка: связующих форм мы не знаем.

Bradyodonti. Мы уже отметили присутствие в палеозое рыб, которые питались моллюсками и которые, повидимому, были настоящими элазмобранхиями. Однако в каменноугольных отложениях гораздо чаще встречаются зубы более своеобразных «моллюскоедов», которых трудно отнести к этому отряду. О внешнем виде этих древних «моллюскоедов» мы можем судить только по двум-трем образцам. Это приплюснутые формы с большими грудными плавниками, какие были у более древней *Gemundina* и у позднее появившихся скатов. Мы можем условно объединить эти своеобразные палеозойские формы в отряд *Bradyodonti*. Это название указывает на характерный для них тип медленной смены зубов. Остатки их представлены главным образом зубами; но этим последним можно различать три обычных типа:

1. *Petalodontidae* (*Petalodus*, *Dactyloodus*, рис. 49 А). Зубы этих форм имеют широкие ромбовидные коронки, которые, повидимому, плотно примыкали к соседним, причем группа таких зубов образует твердую раздавливающую «мостовую». Каждый зуб имел длинный корень, иногда разделенный, идущий книзу под некоторым углом к поверхности коронки.

2. *Cochliodontidae*. Хотя у этих форм были, повидимому, и мелкие передние зубы, но главная часть озубления у *Cochliodus*, *Deltodus* и родственных им типов (рис. 49 В и С) состояла из одной длинной, спирально скрученной пластинки на каждой половине каждой челюсти. У взрослых эта пластинка представляла собою единое образование, но на ней часто были поперечные линии, которые указывают на то, что эта пластинка возникла вследствие сращения всего ряда следовавших один за другим зубов.

3. *Psammodontidae*. У *Psammodus* (рис. 49 D) озубление состояло из немногих больших четырехсторонних пластинок, которые и наверху и внизу располагались в два ряда, примыкавших друг к другу по средней линии. Происхождение этих пластинок неясно; они образовались, вероятно, вследствие сращения отдельных зубов, но на образцах ископаемых нет никаких признаков, которые указывали бы на это.

Брадиодонты были исключительно верхнепалеозойскими морскими формами. Они появились к концу девона и были очень многочисленны в ниж-

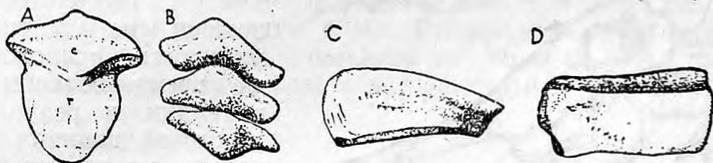


Рис. 49. Зубы брадиодонтов. А — *Petalodus* ($\times 1/2$): с — коронка; r — корень. В — *Helodus*; три зуба; вид со стороны коронки ($\times 3/2$). С — *Deltodus*; вид со стороны коронки ($\times 1/4$). D — *Psammodus* ($\times 1/2$).

некаменноугольную эпоху. В пенсильванском периоде (в среднем и верхнем карбоне) их было еще много, но число их уменьшалось по мере того, как морская фауна беспозвоночных становилась менее богатой. *Psammodontidae* не были найдены в отложениях моложе каменноугольных; немногие из других брадиодонтов продолжали существовать в пермском периоде, но ни одна из форм этого отряда не дожила до мезозоя.

При скудности имеющихся у нас сведений мы еще далеки от окончательного решения вопроса о происхождении брадиодонтов. Спиральный орган *Cochliodonti* мог возникнуть вследствие сращения зубов, похожих на зубы «разнозубых» акул; простые петалодонтовые зубы могли быть того же происхождения; наиболее загадочна эволюция псаммодонтовых пластинок. Не исключена возможность их развития из зубов очень примитивных эластобранхий. Однако, согласно другому предположению, уплощенная форма тела брадиодонтов могла быть унаследована ими от какого-то типа, похожего на *Gemundina*, причем брадиодонты представляли собою очень древнюю самостоятельную ветвь челюстноротых.

В верхнем палеозое встречается много разнообразных изолированных шипов рыбных плавников. О некоторых из них известно, что они принадлежат представителям группы, рассмотренных выше, но многие принадлежат, несомненно, акулам данного отряда. Однако в большинстве случаев оказывается невозможным установить несомненную связь таких шипов с каким-нибудь определенным типом зубов. При таком положении подобные шипы обычно объединяются под названием *Ichthyodorulites*, и им даются — совершенно условно — родовые и видовые названия, под которыми они фигурируют в ожидании того времени, когда мы сможем уверенно отнести их к формам, уже известным по зубам или по другим частям скелета.

Химеры. В настоящее время в глубоких морях существует несколько родов сравнительно редко встречающихся хрящевых рыб — химер, которые

входят в отряд *Holocephali* (цельноголовых). Из нынешних представителей этого отряда можно назвать род *Chimaera*. Это — довольно подвижные плавающие формы, но хвостовой плавник у них часто бывает редуцированный, хлыстовидный, со слабыми признаками его настоящего гетероцеркального характера. По многим признакам (например, по строению парных плавников и совокупительных органов) они похожи на эласмобранхий, но существуют и резкие отличия (рис. 50). Часто имеется большой *rostrum*, и самцы имеют своеобразный шип на «лбу». Жабры покрыты складкой кожи (*operculum*), в противоположность открытым жаберным щелям акул; брызгальца нет. Озубление состоит только из большой зубной пластинки в каждой половине челюсти и из одной или двух пар меньших пластинок. Такое строение, по видимому, связано с тем, что химеры питаются моллюсками. Верхние челюсти неподвижно соединены с мозговой коробкой.

По данным палеонтологической летописи, химеры никогда не были многочисленны, и они известны только с триаса. Согласно наиболее правдоподобному предположению относительно их происхождения, химеры, быть может, представляют собою видоизмененных потомков более древних из пита-

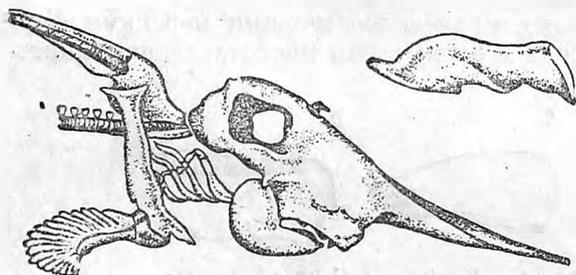


Рис. 50. Череп и плечевая область юрской химеры *Acanthorhina*. (По Фраасу). Около 1/5 натуральной величины. Наверху справа — нижнечелюстная зубная пластинка юрской химеры *Myriacanthus*. (По Дину.)

вшихся моллюсками брадиодонтов; спирально скрученные зубные пластинки некоторых химер по своему облику очень похожи на соответствующие пластинки кохлиодонтид: в то же время большие грудные плавники и редуцированный хвостовой плавник говорят в пользу их происхождения от плоскотелых донных форм.

Эволюция низших рыб. Из предыдущего видно, что примитивные челюстноротые рыбы представляют большое разнообразие форм. Несмотря на

то, что их история изучена далеко не полно, во многих случаях, как мы видели, можно со значительной степенью вероятности представить себе филогению этих форм. Тем не менее, уже при первом появлении самых древних известных нам челюстных рыб в нижнем девоне, мы сразу встречаем не менее чем три совершенно самостоятельные ветви: *Acanthodii*, *Arthrodira* и *Gemundina*. Родоначальная форма челюстноротых остается пока неизвестной.

Мы можем сделать попытку представить себе этого гипотетического предка, который должен был существовать в каких-то неизвестных еще силурийских континентальных бассейнах. При этом мы воспользуемся имеющимися у нас данными относительно эволюционной истории групп, происшедших от этого гипотетического предка. Представляется весьма вероятным, что этот последний имел наружный панцирь, содержавший настоящие кости и состоявший из пластинок, покрывавших голову, жабры и плечевую область, и из чешуи, покрывавших туловище. Некоторое количество костей существовало, вероятно, также и внутри тела. Тело этого гипотетического предка было, вероятно, довольно плоское и широкое, на что указывает форма тела у *Arthrodira*, *Gemundina*, *Bradyodonti* и у примитивных эласмобранхий; в пользу этого говорит и тот факт, что уплощенное тело являлось обычным для древнейших бесчелюстных типов. В эволюционной стадии, представленной *Arthrodira* и *Antiarchi*, челюсти были, вероятно, зачаточные: парные конечности были тоже в примитивном состоянии, причем более развиты были, по видимому, грудные плавники.

От такого гипотетического предка могли произойти, с одной стороны, *Arthrodira* и *Antiarchi*; в этом случае эволюционный процесс сопровождался чрезвычайным увеличением костных образований, потерей чешуи и разви-

тием своеобразных челюстей и конечностей. С другой стороны, от такой же родоначальной формы могли произойти *Acanthodii* и другие, более новые типы рыб; при этом челюсти и конечности испытывали более обычное, «нормальное» для рыб, развитие, а тело приобретало более округлую в поперечном сечении форму.

Оставляя в стороне эту область догадок и гипотез, мы можем отметить три выдающейся важности факта в истории *Chondrichthyes*:

1. В процессе эволюции этих рыб происходила редукция костей и кожного панциря. Кости были, по видимому, у всех древнейших девонских рыб, но у *Chondrichthyes*, существовавших после девона, кости почти не известны, а кожные защитные образования редуцировались в сравнительно редкие шипы и мелкие кожные зубки.

2. Хрящевые рыбы изменялись в сторону приспособления к морскому образу жизни. Родоначальные формы были, возможно, пресноводными рыбами, но подавляющее большинство рыб этого класса к каменноугольному периоду переселилось в моря, а после палеозоя пресноводные формы почти совсем не известны. (В противоположность истории костных рыб *Osteichthyes*, которые сравнительно поздно заселили океаны.)

3. Акулоподобные типы были, в конечном счете, сравнительно «мало удачным» классом позвоночных. Большинство групп *Chondrichthyes* вымерло еще в палеозое; до нашего времени дожили только два из восьми отрядов, на которые мы делим этот класс. Это представляет резкий контраст истории костных рыб, которые, становясь все более и более многочисленными, быстро заняли ведущую роль в истории водных позвоночных.

КОСТНЫЕ РЫБЫ

Рассмотренные до сих пор группы играли важную роль в более древних периодах. Позже количество этих рыб сильно сокращалось, и вместе с тем прогрессивно возрастало значение высших рыб, составляющих класс *Osteichthyes* (костные рыбы). Эти рыбы появляются в пресноводных бассейнах среднего девона, после чего они быстро развиваются, и к концу палеозоя нераздельно господствуют в озерах и реках. К этому же времени они заселили также и моря, а в настоящее время группа включает не только всех пресноводных рыб, но также и огромное большинство морских форм.

Существует три главных подразделения класса *Osteichthyes*, на которые мы будем постоянно ссылаться (рис. 51). В тот момент, когда этот класс впервые появляется в геологической летописи, он уже оказывается разделенным на эти три самостоятельные группы, которые, впрочем, были гораздо ближе друг к другу, чем теперь. Вот эти группы: 1) подкласс *Actinopterygii* — лучеперые («лучеплавниковые») рыбы, вначале встречавшиеся очень редко, но впоследствии занявшие господствующее положение; 2) подкласс *Crossopterygii* — кистеперые (кистеплавниковые) рыбы — вымершие формы, которые стояли близко к родословной линии наземных позвоночных; 3) подкласс *Dipnoi* — двоякодышащие (легочные) рыбы — боковая ветвь, отделившаяся от предыдущей группы, первоначально богатая формами и широко распространенная, теперь же представленная только тремя родами.

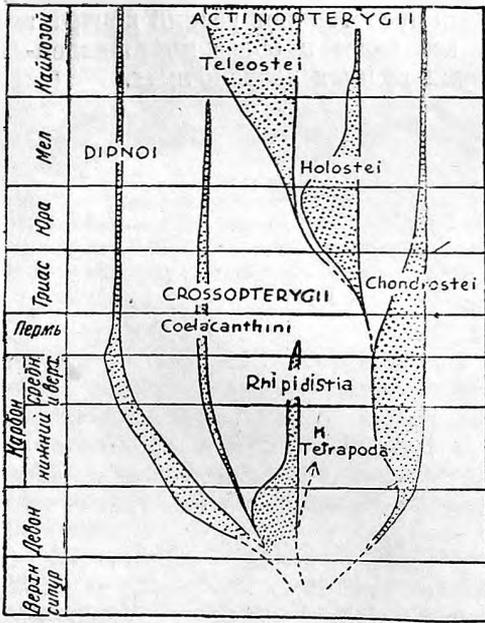


Рис. 51. Родословное дерево костных рыб (*Osteichthyes*).

Как указывает само название класса, для этой группы характерно наличие костей не только во внутреннем скелете, но также и на поверхности тела в виде чешуй и пластинок, расположенных в определенном порядке. Все примитивные формы, повидимому, имели некоторого рода воздушный мешок или легкое (в противоположность ранее описанным группам). В строении головного мозга и других систем органов замечаются признаки прогрессивного развития.

Примитивные члены всех трех подклассов, повидимому, были активными плавающими типами с веретенообразным туловищем и гетероцеркальным хвостовым плавником. Строение этого последнего может значительно изменяться, и почти у всех более новых членов класса хвост начинает приобретать симметричное строение. У двоякодышащих и у кистеперых такая симметрия достигается развитием дифицеркального хвоста. У лучеперых типов

поверхностная (паружная) симметрия достигается иначе. У более древних лучеперых имелся один спинной плавник, у других форм таких плавников было два. У всех имеется по одному анальному плавнику.

Скелет. Конечно, не только *Osteichthyes* (костные рыбы) имеют кости. Мы видели, что кости были у бесчелюстных форм, а также у древних акулоподобных; присутствие какого-то костного скелета было, вероятно, характерно для основной эволюционной линии позвоночных на протяжении всей древнейшей истории этой группы. У низших рыб замещающие кости были, повидимому, сравнительно редки и скоро совсем перестали развиваться, в то время как у древних представителей настоящих костных рыб — внутренние хрящевые образования в весьма значительной степени замещались костями. У многих древних форм из *Agnatha*, *Placodermi* и даже *Chondrichthyes* голова и плечевая область были покрыты кожным панцирем из пластинок, а туловище — чешуями. Но в то время как «панцирные» представители этих более примитивных групп рано вымерли или утратили панцирь, костные рыбы в значительной степени сохранили эти чешуи и пластинки. Мы отметили, что расположение головных пластинок у древних типов было изменчивое. В противоположность этому, у всех представителей рассматриваемого класса можно заметить общий основной план в расположении костных пластинок, покрывающих головную и плечевую области; этот план проследивается, с некоторыми изменениями, у всех членов данной группы. Такое постоянство в расположении покровных костей указывает на то, что все костные рыбы происходят от общего ствола. Во многих случаях история отдельных костных элементов может быть прослежена и дальше — у наземных форм; так, например, почти каждая кость человеческого черепа может быть довольно точно сопоставлена с ее гомологом рыбы.

У костных рыб обычно наблюдается значительное окостенение внутреннего скелета туловища и хвоста. У древнейших форм тела позвонков часто не окостеневают, но невральные и гемальные дуги и ребра обычно являются костными элементами так же, как и многие скелетные части срединных непарных плавников. Степень окостенения парных плавников и поддерживающих их поясов несколько изменчива, но первоначально все их главные элементы, повидимому, были костными.

Чешуи. У древних костных рыб туловище и хвост были целиком заключены в панцирь, состоявший из сплошных и обычно перекрывающих друг друга рядов костных чешуй, которые в наиболее примитивной стадии своего эволюционного развития были, вероятно, ромбовидными. Эти чешуи в значительной степени защищали тело, не препятствуя необходимой его подвижности. Кроме того, часто присутствовали и кожные зубки (плакоидные чешуи), находившиеся на поверхности чешуй в качестве скульптурных элементов. Чешуи были у многих *Ostracodermi*, у некоторых *Placodermi*, а также у древнейших *Chondrichthyes*, но у этих последних они исчезли, а остались, в качестве защитных элементов кожи, только кожные зубки.

У древнейших костных рыб известны чешуи двух главных типов: космоидные и ганойдные (рис. 52). Первый тип существовал у кистеперых и у двоякодышащих. Их основание состояло из параллельных слоев костной ткани. На нем лежал костный губчатый слой, содержавший многочисленные полости для кровеносных сосудов; наружный слой состоял из дентина (называемого «космином») с многочисленными пульповыми полостями и с поверхностным тонким покровом из блестящей эмали. Такая чешуя, быть может, представляет собою группу сросшихся костных зубков, соединившихся с основной пластинкой из костной ткани покровного происхождения.

Второй древний тип чешуй был свойствен более древним лучеперым. Эти чешуи, называемые ганойдными, имеют, как и космоидные чешуи, слоистое костное основание, средний слой, содержащий сосуды, и слой космина. Но вместо тонкого слоя эмали на ганойдной чешуе был толстый покров из концентрических слоев эмалеподобного вещества, называемого «ганойном».

Существенно, что почти точно такого же типа чешуй были у акул отряда *Acanthodii*; возможно, что ганойдная чешуя представляет примитивный тип чешуй, а космоидная чешуя получилась вследствие редукции поверхностных слоев ганойдной чешуи.

Термин «ганойды» часто употребляется применительно к определенной группе древних костных рыб. В таком смысле этого слова этот термин приложим к примитивным лучеперым, с чешуями ганойдного типа. Но, к сожалению, он часто употребляется по отношению к любым рыбам примитивного облика с толстыми блестящими чешуями и к формам как с ганойдными, так и с космоидными чешуями.

Оба эти типа чешуй претерпели большие изменения и значительную редукцию; из ныне живущих рыб ни одна не имеет космоидных чешуй; немногие имеют чешую ганойдного типа.

Скелет головы. В задней части тела внутренний скелет и состоящий из чешуй кожный покров образуют две самостоятельные единицы. Но другое положение существует в области головы и плечевого пояса: эти отделы тела покрыты вместо чешуй костными пластинками, похожими по своему строению на чешую остальной части тела. Эти пластинки приходят в соприкос-

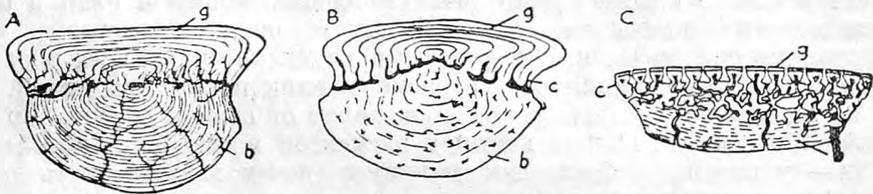


Рис. 52. Вертикальные разрезы чешуй: А — *Acanthodes* — акулы из *Acanthodii*; В — *Cheirolepis* — девонской рыбы из *Actinopterygii*; С — *Megalichthys* — каменноугольного представителя *Crossopterygii*. Все рисунки сильно увеличены. b — слоистое основание из костного или костеподобного материала; c — слой космия; g — поверхностный слой — эмаль или слой вещества, похожего на эмаль (ганойна). (По Гудричу.)

новение с внутренними скелетными элементами и в значительной степени замещают их. Мозговая коробка и верхние челюсти акул — обычно отдельные, самостоятельные элементы; у костных рыб присутствие кожных элементов спаяло их в одно сложное образование — настоящий череп. Нижняя челюсть тоже сложная, и даже плечевой пояс носит двойственный характер, а именно — кожные кости срослись с лежащим под ними первичным поясом. Таким образом, у костных рыб (и у всех высших типов) мы имеем сложный комплекс краниальных (черепных) образований, состоящий частью из хрящей или замещающих костей, частью же из покровных кожных элементов (ср. рис. 7).

Наше описание расположения этих костей не будет основано на черепе какой-либо одной рыбы, так как различные формы значительно варьируют в этом отношении. При рассмотрении черепа примитивных костных рыб мы будем иметь в виду ту основную схему, которая, несмотря на все изменения, может быть прослежена не только у различных групп рыб, но также и у всех наземных типов. К этой морфологической схеме предполагаемого примитивного черепа приближается расположение черепных элементов у примитивных лучеперых (например у *Cheirolepis*, рис. 54) и у кистеперых *Osteolepis* и *Eusthenopteron* (рис. 53). Для обозначения различных элементов мы по мере возможности пользуемся теми названиями, которые употребляются при описании черепа человека или других высших типов.

Кожные кости. Самой большой и наиболее заметной группой кожных костей является та, которая образует щит, защищающий верхнюю и боковые стороны головы. Мозговая коробка прирастает к середине нижней поверхности этого щита; к задне-боковым краям часто прикрепляются задние концы первичных челюстей, которые таким образом связываются с остальными черепными образованиями. Главный ряд зубов у большинства кост-

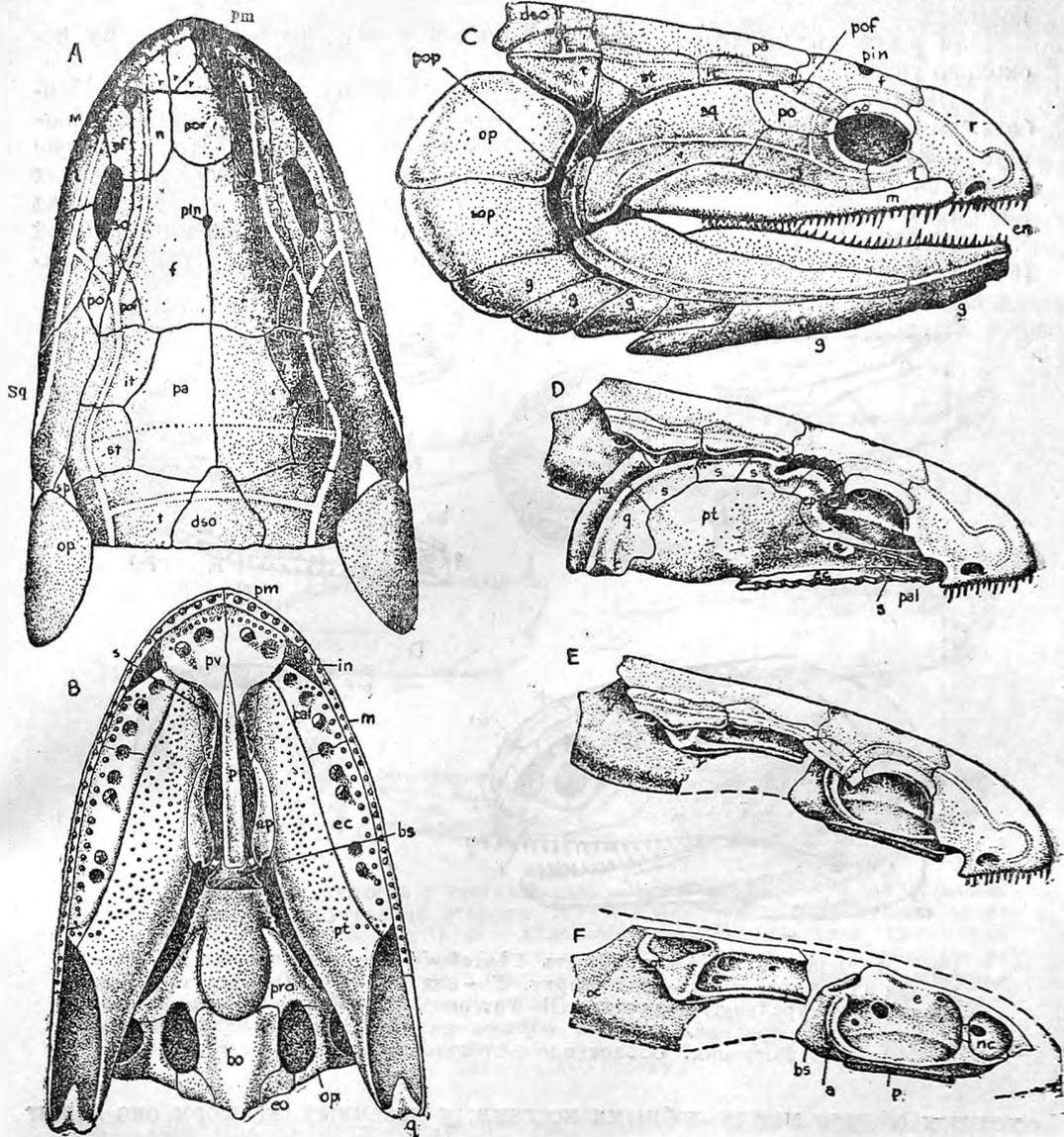


Рис. 53. Строение черепа у кистеперых. А — череп *Eusthenopteron*, из верхнего девона С. Америки; вид сверху. В — вид с небной стороны. С — *Osteolepis* из среднего девона; вид сбоку черепа и области жаберной крышки. D, E, F — схемы, показывающие внутреннее строение *Osteolepis*. На D пластинки жаберной крышки и кости щечной области удалены и видна первичная верхняя челюсть. На E первичная челюсть и гномандибулярный хрящ удалены, чтобы показать мозговую коробку и ее отношение к кожной крыше черепа. На F — обособленная мозговая коробка. Верхняя челюсть и небная область *Osteolepis*, изученные недостаточно, восстановлены по одному из более новых представителей кистеперых. а — суставная поверхность на мозговой коробке для сочленения с верхней челюстью; бо — basioccipitale; br — branchiostegalia (костные жаберные лучи) области глотки; ос — область основной клиновидной кости (basiosphenoidum) мозговой коробки, у кистеперых частично не окостеневшая, но на В покрыта точками; cl — clavivola; со — circumorbitalia; ct — cleithrum; dso — supraoccipitale dermale (кожная верхняя затылочная кость; e — этмовидная область мозговой кости; ec — ectopterygoideum (наружная крыловидная кость); en — наружные носовые отверстия; eo — axiscipitalia (боковые затылочные кости); ep — epipterygoideum (или metapterygoideum); f — frontalia (лобные кости); g — gularia (временные пластинки); hy — hyomandibulare (гномандибулярный хрящ); in — хоаны; iop — interoperculum (межкрышечная кость, межкрышка); j — jugale (скуловая кость); l — lacrimale (слезная кость); m — ma illa (верхнечелюстная кость); nc — носовая капсула; o — operculum (крышечная кость, крышка); op — opisthoticum (заднеслуховая кость); ot — слуховая область мозговой коробки с сочленозной поверхностью для hyomandibulare; p — parasphenoidum; pa — parietale (теменная кость); pal (pl на рис. 54) — palatinum (небная кость); pf — praefrontale (предлобная кость); pof — postfrontale (заднелобная кость); pin — пиннальное отверстие; pm — praemaxilla (предчелюстная кость); po — postorbitale (заднеглазничная кость); por — praeorbitale (предкрышечная кость, предкрышка); por — postorbitale; pot — posttemporale (задневисочная кость); pro — prooilium (передняя слуховая кость); pt — pterygoideum (крыловидная кость); pv — praevomer (предсосиски); q — quadatum; r — restrale; sa — supraoperculum; scf — supracleithrum; sm — supraorbitale; su — supraorbitale (надглазничная кость); sop — suboperculum (подкрышечная кость, подкрышка); sp — отверстие брызгальца; sq — squamosum (чешуйчатая кость); st — supraterporale; t — tabularia. (А, В — по Брайнту, Уотсону и Стеннио, С — по Гудричу).

ных рыб располагается на наружных элементах этого комплекса кроющих костей.

Для рассмотрения этих покровных костей удобно разделить их на несколько групп.

1. Парные элементы, расположенные вдоль средней линии головы. Наиболее заметными из этих элементов являются лобные кости (frontalia), лежащие между глазами, а далее назад — теменные (parietalia) (те и другие являются важными элементами в человеческом черепе). Впереди лобных костей часто имеется пара носовых; но эта область у рыб весьма изменчива и может быть занята, например, одной рostrальной пластинкой или группой рostrальных костей. Если имеется пинеальное отверстие, то у рыб оно на-

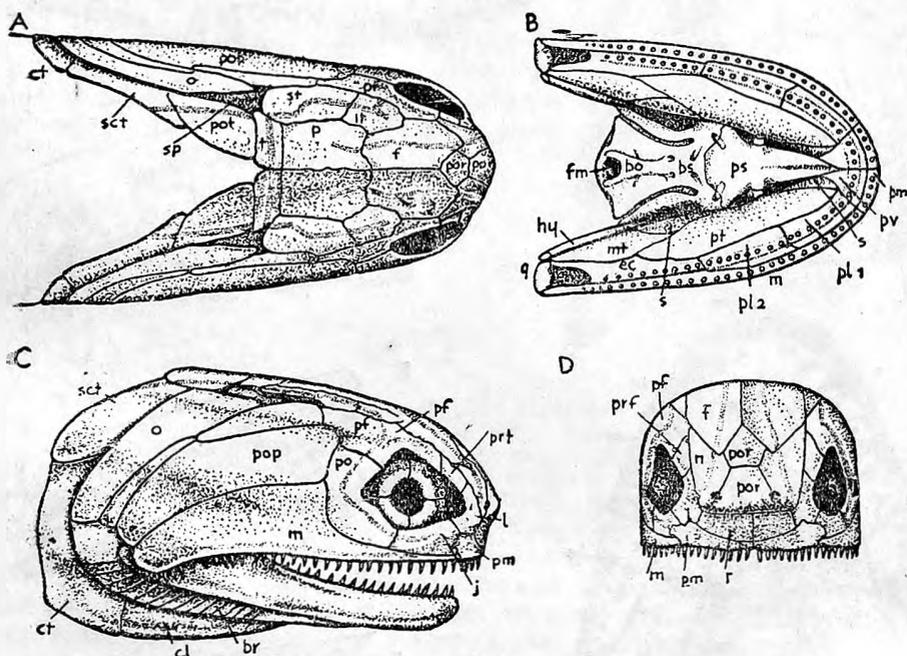


Рис. 54. Череп и плечевая область *Cheirolepis*, среднедевонского представителя *Palaeoniscidae*. А — вид сверху, С — вид сбоку и D — вид спереди. (Почти в натуральную величину). (По Уотсону). В — нёбо у *Palaeoniscidae*, — реставрация, основанная главным образом на описании *Eurylepis*, которое дано Уотсоном. Объяснение сокращений см. под рис. 53.

ходится обычно между лобными костями; у наземных же форм оно лежит между теменными костями.

2. Краевые элементы, несущие зубы: предчелюстные кости (praemaxillae) — челюстные кости (maxillae); последние обычно гораздо больше первых.

3. Окологлазничное кольцо костей, до некоторой степени варьирующее по их количеству и расположению. Часто можно видеть предлобную (praefrontale), слезную (lacrimale), скуловую (jugale), заднеглазничную (postorbitale) и заднелобную (postfrontale).

4. Кости, покрывающие щечную область между орбитой и челюстным сочленением. Эта область нередко слабо развита у рыб; здесь главным элементом может быть чешуйчатая кость (squamosum), а, кроме того, могут присутствовать менее крупные и более изменчивые кости, как, например, квадратноскуловая (quadratojugale). У лучеперых рыб (*Actinopterygii*) щечная область слабо развита, и значительная часть ее покрыта элементом, связанным с жаберной крышкой предкрышечной костью (praepreoperculum).

5. Щель для брызгальца (spiraculum), если она присутствует, лежит над только что упомянутой группой; над ней, сбоку от срединного ряда, лежат маленькие элементы, которые иногда удается определить как гомологи меж-

височной (intertemporale) и надвисочной (supratemporale) кости примитивных тетрапод.

6. Задний краевой ряд костей обычно включает по средней линии кожное supraoccipitale (непарное или парное) и по бокам — tabularia.

Кожные кости развиваются также в коже, выстилающей крышу рта. Удлиненный парасфеноид (parasphenoideum) лежит по средней линии под передней частью мозговой коробки. Справа и слева от него имеется по одному ряду кожных костей, лежащих ниже примитивной челюсти акул и скрывающихся, а также в значительной степени замещающих это образование. К числу этих костей относятся: предсошник (praeomer), небная кость (palatinum), эктоптеригоид (ectopterygoideum) и птеригоид (pterygoideum); эта последняя кость тянется назад к челюстному сочленению.

Нижняя челюсть (рис. 55) состоит из кожных костей (за исключением области сочленения). Главным несущим зубы элементом является зубная

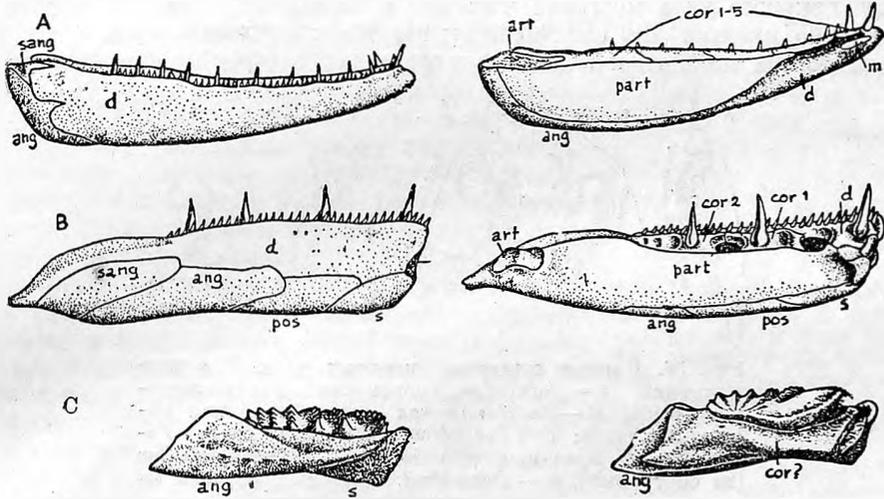


Рис. 55. Нижняя челюсть у костных рыб. Слева — вид с наружной стороны. Справа — вид внутренней стороны. А — *Nematopterychius*, примитивная лучеперая рыба (*Actinopterygii*). В — *Megalichthys*, каменноугольная кистеперая рыба. С — *Sagenodus*, каменноугольная двоякодышащая рыба (articulare не окостенело). *ang* — angulare (угловая кость); *art* — articulare (сочленовная кость); *cor* — coronaria (венечная кость); *d* — dentale (зубная кость); *part* — praearticulare (предсочленовная кость); *pos* — postspleniale (заднекрышечная кость); *s* — spleniale (крышечная кость); *sang* — supraangulare (надугловая кость). (По Уотсону.)

кость (dentale); ниже — позади нее на внешней стороне — имеется ряд костей, состоящий часто из крышечной кости (spleniale), заднекрышечной (postspleniale), угловой (angulare) и надугловой (supraangulare); на внутренней стороне имеются маленькие венечные кости (coronaria) и предсочленовная кость (praearticulare).

Жаберная область у костных рыб покрыта крышкой (в противоположность обычному для акул положению жаберных щелей на наружной поверхности тела). Жаберная крышка поддерживается группой костей, обычно состоящей из большой крышки (operculum) и менее крупных костей предкрышки (praeoperculum) и подкрышки (suboperculum), а под областью глотки между нижними челюстями располагается группа яремных пластинок (gularia).

Первичный плечевой пояс у этих рыб сохраняется, но к нему присоединяется группа кожных костей; у типичных форм мы видим: внизу — ключицу (clavicula), над нею — более крупную кость — cleithrum; кроме того, одна кость (или более) прочно соединяет плечевую область с табулярной областью черепа (рис. 94 А).

Замещающие кости. Многие функции, обычно выполняемые внутренними скелетными образованиями, переходят здесь к кожным костям, но первые все же продолжают существовать. Мозговая коробка (см. также рис. 86) на своей верхней стороне часто оказывается неполной, так как голова защищена сверху покровом из кожных костей. Всегда имеется некоторое число окостенений, хотя у многих форм сохраняется значительное количество хряща. В задней (затылочной) области вокруг отверстия, через которое проходит спинной мозг (*foramen magnum*), обычно развиваются: внизу — нижняя затылочная кость (*basioscapitale*), вверху — верхняя затылочная кость (*supraoccipitale*), а по бокам пара боковых затылочных костей (*exoccipitalia*). Впереди затылочной области вентрально лежит основная клиновидная кость (*basisphenoideum*), выше которой может быть несколько варьирующих боковых элементов. Далее впереди иногда бывает окостенение в передней части мозговой коробки — решетчатая, или этmoidная кость (*ethmoideum*). У задне-бокового угла мозговой коробки, в области, где скрыто внутреннее ухо, обычно имеется два окостенения: передняя слуховая кость (*prooticum*) впереди ушной полости и задняя слуховая кость (*opisthoticum* или *parocci-*

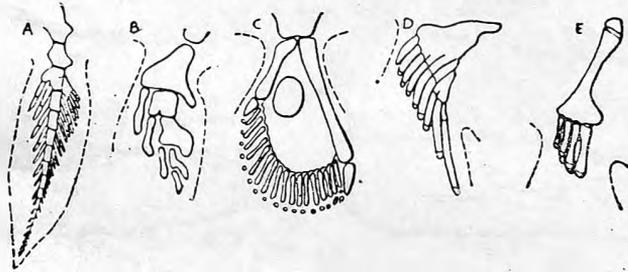


Рис. 56. Парные плавники костных рыб. Грудные плавники: А — *Ceratodus*, современная двоякодышащая рыба; В — *Eusthenopteron*, верхнедевонская кистеперая рыба; С — *Polypterus*, нынешний родич *Palaeoniscidae*. Брюшные плавники: D — *Scaphyrhynchus* (из осетровых); E — *Polypterus*. (Главным образом по Гудричу.)

pitale) позади этой области и сбоку от боковых затылочных костей (*exoccipitalia*).

Первичные челюсти типа акул почти целиком замещены кожными костями неба, главным образом птеригоидами. Однако у примитивных рыб некоторые замещающие кости, лежащие в крыше ротовой полости, могут помещаться кнутри и кверху от птеригоида и представлять собою первоначальную верхнюю челюсть. Особенно постоянны два члена этой группы: квадратная кость (*quadratum*), находящаяся в задне-наружном углу и сочленяющаяся с нижней челюстью, и лежащая впереди эпиптеригоидная кость (*epipterygoideum* или *metapterygoideum*), сочленяющаяся с мозговой коробкой. Гиомандибулярный отдел подъязычной дуги обычно служит, так же как и у акул, для соединения челюсти с мозговой коробкой; в этом элементе может оказаться одно или даже два окостенения [*hyomandibulare* и *symplecticum*]. Первичная нижняя челюсть почти полностью замещена кожными костями и обычно представлена лишь одним маленьким задним элементом, сочлененной костью (*articulare*), которая образует сочленение с квадратной костью.

Жаберные дуги хорошо развиты и часто хорошо окостеневают.

Парные плавники (рис. 56). Из всех костных рыб некоторые *Actinopterygii* (лучерные рыбы) имеют, повидимому, наиболее примитивные парные плавники. У древнейших форм этой группы плавники имели, повидимому, сравнительно широкое основание, и их скелет состоял из большого количества параллельных костных или хрящевых палочек. Такое, по существу, строение наблюдается у *Cladoselachii* — кладоселахий. У лучерных рыб внутренние скелетные элементы плавника обычно коротки, а поэтому

имеется только сравнительно маленькая покрытая чешуями мясистая лопасть; большая же часть плавника состоит из кожной перепонки, укрепленной кожными плавниковыми лучами. По этому-то признаку группа и получила свое название.

У кистеперых и двоякодышащих рыб в плавнике развилась, наоборот, большая лопасть, а кожные лучи образуют здесь только бахрому вдоль ее краев. В плавнике этого лопастного типа произошло большое изменение в строении скелета. Только один массивный элемент сочленяется с поясом конечностей. Вне этой части у кистеперых элементы скелета плавника имеют неправильно ветвистое расположение. Однако у двоякодышащих и некоторых кистеперых развился листовидный плавник, скелет которого состоит из длинной членистой средней оси с симметрично расположенными боковыми ветвями. Это представляет аналогию строению плавника у акул *Pleuracanthodii*.

Плавники акул укреплены длинными тонкими роговыми лучами. У костных рыб такие образования тоже могут присутствовать, но они обычно сильно редуцированы. Мясистая лопасть плавника у костных рыб покрыта чешуями, а остальная часть плавника к тому же укреплена плавниковыми лучами, состоящими из длинных тонких измененных чешуй, расположенных рядами. Такие лучи имеются как в парных, так и в непарных плавниках.

Легкие. У костных рыб всегда имеются жабыры, в количестве не более пяти; они покрыты орегкулом и открываются общей щелью, лежащей непосредственно перед плечевой областью. Кроме того, у примитивных типов имелось, повидимому, и бризгальце, которое, однако, отсутствует у большинства современных костных рыб. Но легочное дыхание, которое в нашем представлении естественно связывается с наземными формами, получило свое начало на ранней стадии истории эволюции костных рыб (рис. 57).

В наиболее примитивном состоянии этот орган оказывается, повидимому, у ныне живущей примитивной лучеперой рыбы *Palypterus*; у этого последнего имеется двураздельный мешок, открывающийся в глотку с брюшной ее стороны и расположенный в нижней части грудной клетки, — там, где у наземных животных находятся легкие. Возможно, что подобного типа легкие существовали у вымерших кистеперых рыб; функционирующие легкие имеются у всех нынешних *Dipnoi*.

Чтобы найти ключ к пониманию развития легких у водных форм, следует обратиться к образу жизни только что упомянутых современных рыб. Они живут в таких областях (например — верховья Нила), где существуют сезоны дождей, чередующиеся с сезонами засух. В течение дождливого сезона легкие бесполезны. Но в сухое время года, когда реки в значительной степени высыхают, а вода сохраняется только в небольших застойных водоемах, в этой стоячей воде обыкновенные рыбы гибнут мириадами, и лишь те рыбы, которые имеют легкие, могут пережить до следующего сезона дождей. В совершенно аналогичных условиях, в реках и озерах, подвергавшихся периодическому высыханию, жили, повидимому, девонские костные рыбы, насколько об этом можно судить по характеру содержащихся их остатки отложений. При таких условиях легкие были для них весьма важными органами.

Но присутствие у рыб легких имеет и явно невыгодные стороны. Перво-

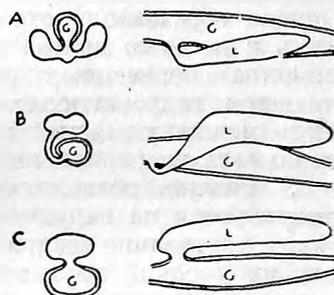


Рис. 57. Схема, показывающая развитие легких у рыб и у четвероногих (*Tetrapoda*). Слева — поперечный разрез пищевода и легких. Справа — продольное сечение. *g* — пищевод, *l* — легкие. *A* — парные вентральные легкие, существующие у тетрапод, африканской и южноамериканской двоякодышащих рыб и у *Polypterus*. *B* — легкое находится на дорзальной стороне, но канал, соединяющий его с глоткой, примыкает к вентральной стороне этой последней (у австралийской двоякодышащей рыбы). *C* — единственное дорзальное легкое — воздушный пузырь — с дорзальным каналом (у большинства лучеперых рыб).

начально легкие лежали, повидимому, в нижней части груди, а это могло способствовать перенесению центра тяжести кверху. В связи с этим у двоякодышащих рыб легкое переместилось к верхней стороне тела, хотя трубка (воздушный канал), соединяющая легкое с глоткой, может попрежнему прикрепляться к нижней стороне этой последней. А у всех остальных современных рыб легкое или воздушный (плавательный) пузырь представляет собой простой мешок, который отходит от верхней стороны пищевода.

Итак, при особых условиях, которые, как мы предполагаем, были широко распространены в девоне и которые существуют в некоторых областях и ныне, легкое является полезным дополнительным органом дыхания, но при более нормальных климатических условиях оно не могло бы иметь такого существенного значения. У большинства ныне живущих рыб (лучеперых) легкое почти полностью утратило свою первоначальную функцию. Однако образование это не исчезло: оно лишь изменилось, приспособившись к несению другой весьма важной функции. Оно существует у большинства современных рыб в качестве плавательного пузыря, который является гидростатическим органом. При наполнении или опорожнении этого мешка удельный вес рыбы изменяется, что дает возможность ей всплывать вверх или погружаться глубже в воду.

У низших позвоночных ноздри являются просто мешками, которые открываются на наружной поверхности головы. У наземных форм имеются также внутренние ноздри (хоаны) в крыше рта. Таких внутренних отверстий нет ни у одной из известных нам лучеперых рыб, но у двоякодышащих и у кистеперых рыб хоаны развились очень давно, давая возможность вбирать воздух в легкие без открывания рта и без риска «захлебнуться» водой.

Предки костных рыб. Появление костных рыб в геологической летописи кажется внезапным. В силуре нет никаких следов этой группы; найдено только несколько обломков, которые, быть может, окажутся нижедевонскими. В среднем же девоне эта группа оказывается вполне определенной и представленной разнообразными формами, уже занимая господствующее положение. Начальные стадии их эволюции должны были иметь место гораздо раньше, причем развитие это происходило, вероятно, в реках, осадки которых могли не сохраниться до нашего времени.

Мы не знаем общего предка всех групп костных рыб, но мы можем представить себе со значительной степенью вероятности многие черты его строения, исходя из признаков примитивных кистеперых и лучеперых рыб. Тело этого предка должно было иметь веретеновидную форму с гетероцеркальным хвостовым плавником, с одним или двумя спинными плавниками и одним анальным. Парные плавники имели, вероятно, широкое основание и умеренной величины мясистую лопасть, со скелетом из параллельных палочек (ось, если она существовала, была слабо развита). Туловище и хвост были покрыты ромбоидальными чешуями, вполне возможно, ганойдного типа; голова, жаберная и плечевая области были покрыты хорошо развитыми костными пластинками, общее расположение которых соответствует данному уже нами описанию. Внутренний скелет области головы, повидимому, хорошо окостеневал, скелет же туловища окостеневал, вероятно, менее совершенно. В дополнение к жаберному дыханию существовала, возможно, пара вентральных легких, но хоаны, вероятно, еще не развились.

Древнейшие лучеперые рыбы, к рассмотрению которых мы скоро перейдем, были очень близки этому гипотетическому предку, хотя и они были уже несколько специализированными формами. Нетрудно заметить, что с этой гипотетической формой по многим признакам сходны нижедевонские *Acanthodii*: по строению плавников, по характеру чешуй и наличию головных пластинок.

Эти акулы являются, повидимому, в некоторой степени регрессивными формами в отношении развития скелета и отличаются наличием шиповидных поддержек плавников, но при всем этом они могли стоять близко к предкам рыб рассматриваемой группы. Костных рыб можно, пожалуй, рассматривать как одну из многих ветвей, обособившихся от примитивного

ствола панцирных акул, но эта ветвь в своей эволюции продвинулась так далеко вперед и развилась так успешно, что мы вправе выделить *Osteichthyes* как самостоятельный класс высших рыб.

Лучеперые рыбы. Из трех групп костных рыб первой мы рассмотрим группу лучеперых, так как древнейшие представители ее были, повидимому, несколько ближе к вероятному общему предку костных рыб, чем какие-либо представители двух остальных групп; кроме того, лучеперые, бывшие вначале сравнительно редкими формами, впоследствии заняли главную роль в истории рыб. Все ныне живущие пресноводные рыбы, за исключением трех родов двоякодышащих, принадлежат к подклассу лучеперых так же, как и все морские формы, за исключением сравнительно малочисленных акул и скатов.

Лучеперые рыбы могут быть подразделены на три отряда: 1) *Chondrostei*, к которым относятся примитивные палеозойские формы и редкие или регрессивные нынешние преемники этих последних; 2) *Holostei* — главным образом мезозойские рыбы, происшедшие от *Chondrostei* и ведущие к 3) *Teleostei* — группе, занимающей господствующее положение, начиная с мела.

У древнейших из известных лучеперых рыб хвост был гетероцеркальный, как и у древнейших двоякодышащих и у многих кистеперых. Однако отличительный признак гетероцеркального хвостового плавника лучеперых заключается в отсутствии плавниковой перепонки над позвоночным столбом. В связи с этим у представителей данной группы почти никогда не развивался дифицеркальный хвост, который, вообще говоря, возникает в результате эволюционного процесса разрастания верхней лопасти (здесь обычно отсутствующей) до размеров нижней. Однако аналогичный результат достигается развитием гомоцеркального хвостового плавника (рис. 3 *D*), поверхностно-симметричного типа, существующего у *Teleostei* (костистых рыб); в гомоцеркальном плавнике существует только нижняя лопасть, а покрытый чешуями кончик хвоста редуцирован и уже не выступает за пределы закругленного заднего окончания тела. В конечном результате получается хвостовой плавник, по своему внешнему виду несколько напоминающий дифицеркальный, но совершенно иного строения.

В противоположность другим костным рыбам, у лучеперых мускулатура и внутренний скелет обычно принимают мало участия в строении парных плавников (рис. 56 *D* и *E*), которые поддерживаются главным образом длинными кожными лучами. Внутренний скелет плавников состоит обыкновенно из некоторого количества коротких параллельных костных палочек, которые могут непосредственно сочленяться с плечевым поясом, хотя иногда в некоторой степени бывает развита и ось. В противоположность двум остальным группам, у лучеперых имеется только один спинной плавник. У древних лучеперых рыб над передним краем спинных плавников и хвостового часто имеются ряды крупных V-образных чешуй (*fulcra*), образующих водорез, который защищает плавник. Такие чешуи нельзя встретить у рыб других групп; у большинства позднейших лучеперых они отсутствуют.

Первоначально чешуи имели типичное для ганойдных чешуй строение; у древнейших форм они обычно имели ромбические очертания; у более новых типов, в особенности у *Holostei* и *Teleostei*, чешуи иногда становятся округлыми и тонкими и утрачивают ганойн или совершенно исчезают.

У древнейших лучеперых рыб общее распределение костных пластинок на голове вполне соответствовало описанному выше плану (рис. 54 и 55 *A*). Однако расположение этих костей в пределах группы варьирует в огромной степени (ср. рис. 71). У некоторых форм число костей в различных областях возрастает; но очень часто замечается уменьшение количества элементов. Это особенно часто наблюдается в щечной области. Первичные верхние челюсти часто не имеют тесной связи с кожными элементами крыши черепа, а гиомандибулярный элемент обычно велик, хорошо окостеневает и несет важную функцию, поддерживая челюсть; обыкновенно с ним связан дополнительный элемент (*symplecticum*). Мозговая коробка у прими-

тивных форм, повидимому, окостеневала, но у некоторых форм степень окостенения уменьшается. Типично имеется ряд острых конических зубов на краях челюстей, а кроме того — большое количество более мелких зубов внутри рта. В озублении наблюдается большое разнообразие: иногда оно продолжается в область глотки, где у различных групп развиваются тупые раздавливающие зубы.

Первоначально крупные яремные пластинки (*gularia*), покрывавшие глотку, часто редуцируются в группу мелких тонких лучей жаберной перепонки (*branchiostegalia*). Кожная часть плечевого пояса первоначально содержит и ключицу и *cleithrum*, но первый из этих элементов в дальнейшем может исчезнуть.

Ни у одной из нынешних и ископаемых форм нет несомненных признаков присутствия внутренних ноздрей (хоан); брызгальце имеется только у примитивных форм; никогда не бывает отверстия для пинеального глаза. Легкое хорошо развито только у *Polypterini*; у всех остальных ныне живущих форм оно представляет собою одиночный дорзальный мешок, который лишь в незначительной степени функционирует или даже совсем не функционирует в качестве органа дыхания, а у многих *Teleostei* (костистых рыб) он уже не сообщается с пищеводом.

Лучеперые, подобно другим группам костных рыб, первоначально были, повидимому, пресноводными формами. До самой верхней части палеозоя они встречаются почти исключительно в пресноводных отложениях, но в начале мезозоя группа начинает мигрировать в моря, и, начиная с юры, лучеперые одинаково населяют и континентальные водоемы и моря.

Chondrostei. Наиболее древние из известных лучеперых и их нынешние потомки могут быть объединены в отряд *Chondrostei*. Эта группа является исходной для всех остальных лучеперых и, вероятно, не далека от родоначальной группы костных рыб. Примитивные *Chondrostei* отличались от других, более новых лучеперых рыб, присутствием хорошо развитого гетероцеркального хвоста, ключицы, *fulcra* на спинном и хвостовом плавнике, а также толстых блестящих ганоидных чешуи, и отсутствием (обычным у древних рыб) окостенения в области тел позвонков. Большинство более новых членов этой группы утратило многие из этих признаков.

Cheirolepis (рис. 54 и 58), из среднего девона, является древнейшей из известных нам лучеперых рыб; он имел чрезвычайно примитивное строение. У него был хорошо развитый гетероцеркальный хвост; парные плавники, в особенности брюшные, имели гораздо более широкое основание, чем это обычно бывает у лучеперых рыб, а мясистые лопасти были не так малы, как у большинства более новых типов лучеперых. Плавники были значительно укреплены шиповидными чешуями (*fulcra*). Чешуи, покрывавшие тело, были мелкими ромбическими образованиями, похожими по своему виду на чешуи акул *Acanthodii*. Щечная область была полностью покрыта костями, плотно прилежавшими к большой верхнечелюстной кости (*maxilla*), которая была главным элементом, несущим зубы. Имелось брызгальце, и вполне возможно, что (подобно ныне живущим родичам) у этой формы были функционировавшие легкие, еще не превратившиеся в плавающий пузырь и располагавшиеся в нижней части груди.

Cheirolepis был сравнительно редкой формой, и ее современники из кистеперых и двоякодышащих встречались гораздо чаще. Но в начале карбона это соотношение сменилось обратным, и в течение всей остальной части палеозоя самыми обычными пресноводными формами были примитивные лучеперые, из которых наиболее широко известен пермский *Palaeoniscus* (рис. 58). Эти формы в большинстве своем очень близки к *Cheirolepis*, они произошли от него. Эти палеонисциды были обычно мелкими подвижными хищными формами с острыми зубами; они нападали, вероятно, главным образом на беспозвоночных и в свою очередь служили пищей для своих более крупных современников — кистеперых, плеврокантоидий и сравнительно крупных амфибий. В течение триаса они были в значитель-

ной степени вытеснены более прогрессивными лучеперыми, но все же дожили в уменьшенном количестве до верхнеюрского времени.

В истории палеонисцид довольно рано начали обособляться различные ветви. Обращает на себя внимание представленная в карбоне и перми группа, типичными формами которой являются *Platysomus* и *Cheirodus* (рис. 59). Они имели сравнительно высокое укороченное тело с длинными спинными и анальными плавниками и с тупыми зубами. Эти адаптивные признаки многократно развивались в различных группах лучеперых; они, повидимому, указывают на жизнь в тихой воде и на питание мелкими малоподвижными раковинными беспозвоночными. От палеонисцид произошла обычная в триасе группа *Catopterus* (рис. 60) и его родичей. Эти формы отличались от палеонисцид тем, что гетероцеркальный хвостовой плавник был у них несколько укорочен, а кончик позвоночника не доходил до конца плавника. Этим они были похожи на *Holosteï*, которые, однако, едва ли были их прямыми потомками.

Некоторые мезозойские и третичные семейства, к которым относятся и ныне живущие члены отряда, произошли от палеонисцид, но во многих отношениях они сильно отличаются от этих последних.

Chondrosteus (рис. 61) из юры и нижнего мела был морской формой, у которой были значительно редуцированы костные элементы черепа и покров туловища, причем нормальные ганоидные чешуи были только на хвосте. Зубы были значительно редуцированные, челюсти были слабые и короткие, над ртом выступал *rostrum*. Дальнейшую стадию того же процесса редукции скелета представляют третичные и нынешние осетроые, например *Acipenser*. Поверхностные элементы черепа хорошо окостеневают, но внутренние части скелета большей частью возвратились к прежнему хрящевому состоянию, а на туловище, вместо покрова, состоящего из ганоидных чешуй,

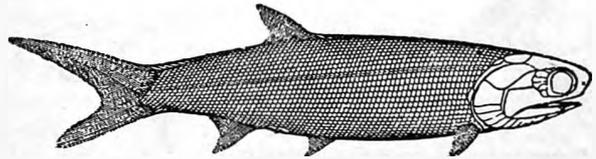
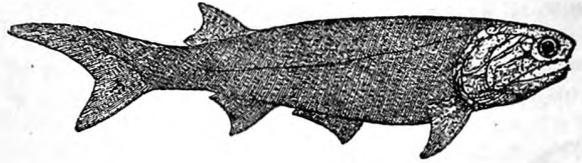


Рис. 58. Палеозойские *Palaeoniscidae*. Наверху — *Cheirolepis trailli*, примитивная девонская форма. Внизу — *Palaeoniscus* из перми. Обе формы имеют в длину около 23 см. (По Тракуэйру.)

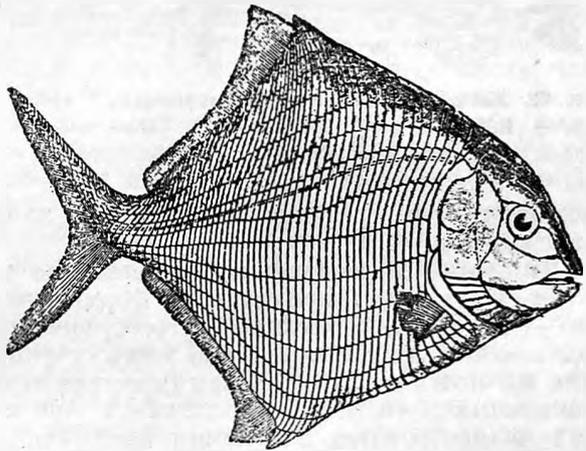


Рис. 59. *Cheirodus*, каменноугольная форма из семейства *Platysomidae*. Около 1/2 натуральной величины. (По Тракуэйру.)

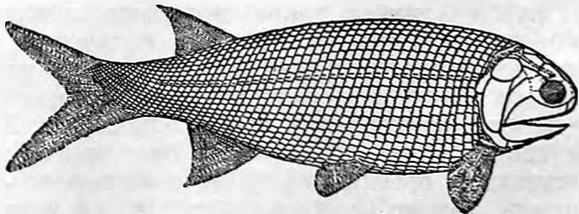


Рис. 60. *Catopterus*, прогрессивная триасовая форма *Chondrostei* с укороченным гетероцеркальным хвостом. Оригинал имеет в длину около 14 см. (По Брау.)

имеется лишь несколько рядов больших костных щитков (жучек или бляшек). Челюсти слабые и беззубые, а впереди них выступает длинное *rostrum*. Пища состоит из мелких беспозвоночных, которых он добывает, разрывая дно своим длинным рылом. *Polyodon* и близкие к нему формы из реки Миссисипи и китайских рек [Янцзы и Хуанхэ] с их родичами, известными начиная с мела, сходны с осетровыми по своему образу жизни и по строению, но отличаются от этих последних своим огромным ложкаобразным *rostrum* и почти полным отсутствием кожных костей и чешуи. Неопределенное положение занимают своеобразные триасовые морские формы *Belonorhynchus* (рис. 62) и *Saurichthys*. Это были довольно большие, длинные рыбы, быстро плававшие, плотоядные, с длинным рылом, которое было вооружено острыми зубами; чешуи были редуцированы до нескольких рядов, тянувшихся по бокам тела, как у осетровых. По большинству своих важнейших признаков, они, повидимому, должны быть отнесены к *Chondrostei*, но хвост у них был, очевидно, дифицеркальный, а не гетероцеркальный. Трудно определить таксонометрическое положение этих форм, но воз-

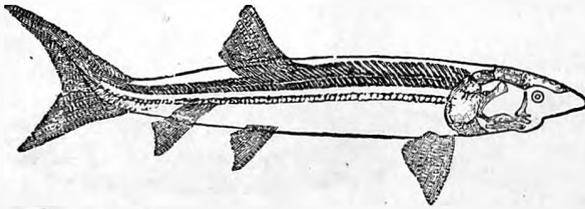


Рис. 61. *Chondrosteus*, юрская рыба, занимающая промежуточное положение между *Palaeoniscidae* и осетрами. Длина — около 90 см. (По С. Вудварду.)

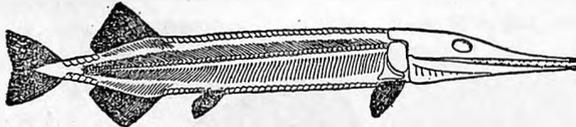


Рис. 62. *Belonorhynchus*, специализированный триасовый представитель *Chondrostei*. Длина — около 50 см. (По С. Вудварду.)

можно, что они представляют собою сильно отклонившихся потомков ствола палеонисцид.

Типичные палеонисциды вымерли, но в тропической Африке продолжают существовать примитивные формы, повидимому, происшедшие от них; это — *Polypterus* и несколько утребобразный *Calamionchthys*. Таксономическое положение этих рыб вызывало много споров; о палеонтологической их истории мы почти ничего не знаем (известно лишь небольшое количество чешуи, найденных в третичных отложениях Африки). Долго предполагалось, что они являются ныне живущими представителями кистеперых рыб, но изучение этих форм приводит к выводу, что они, вероятно, являются сравнительно мало изменившимися потомками палеонисцид и по многим признакам представляют собою наиболее примитивных из всех нынешних костных рыб.

Polypterus имеет такие признаки специализации, как подразделение спинного плавника на большое количество отдельных плавничков (признак, которому эта форма обязана своим названием) и развитие дифицеркального хвоста, который представляет аналогию такому же плавнику у более новых кистеперых и у двоякодышащих. Но имеется много примитивных признаков: сохранение толстых блестящих чешуй и головных пластинок, присутствие брызгальца и в особенности — наличие хорошо развитых парных легких, занимающих, повидимому, примитивное вентральное положение (рис. 57 А). Эти формы живут в областях, подверженных сезонным засухам (так же как и нынешние двоякодышащие рыбы); кажется вероятным, что они очень мало изменялись, живя приблизительно в тех же условиях, как и все костные рыбы девона.

Изучая эти формы, большинство ученых обычно сосредоточивало свое внимание на парных плавниках, особенно на грудных (рис. 56 С), которые имеют большую мясистую лопасть, окаймленную кожными лучами. Эта лопасть гораздо более развита, чем у обыкновенных лучеперых, и это считалось сильным доводом в пользу родства рассматриваемых форм с кистепе-

Рис. 56 С) и это считалось сильным доводом в пользу родства рассматриваемых форм с кистепе-

рыми рыбами. Но у *Polypterus* нет внутреннего носового отверстия, которое было у всех известных нам кистеперых, нет пинеального отверстия (опять-таки в противоположность кистеперым), а по морфологии черепа, несколько, правда, специализированного, формы эти, повидимому, ближе к лучеперым, чем к кистеперым. Кроме того, разрезы его чешуи показывают, что это настоящие ганоидные чешуи, а не космоидные, которые были свойственны кистеперым. Далее, хотя лопасть грудного плавника хорошо развита, но ее скелет не похож на скелет соответствующего плавника у кистеперых. Здесь имеется три проксимальных элемента, а за ними еще ряд коротких параллельных палочек, подобных соответствующим палочкам в плавнике примитивных лучеперых.

Все эти признаки, взятые вместе, показывают нам, что мы, действительно, имеем дело с лучеперой рыбой, но заметно, впрочем, отличающейся от всех других ныне живущих членов этой группы. Несмотря на некоторые эволюционные изменения плавников, *Polypterus* является, повидимому, примитивным потомком древнейших лучеперых, реликтом палеониспид.

Chondrostei были главным образом верхнепалеозойской группой. К концу триаса они были в значительной степени вытеснены происшедшими от них *Holosteii*, а после юры продолжают существовать лишь немногие упомянутые уже нами формы.

Holosteii. Отряд *Holosteii* является промежуточной группой в эволюционной истории лучеперых рыб; он включает большое количество форм, происшедших от *Chondrosteii* и отвовавших у них господствующее положение в среднемезозойское время. Впоследствии, однако, *Chondrosteii*, сокращаясь в числе, уступают свое место происшедшим от них новейшим костистым рыбам — *Teleostei*. У *Holosteii* хвостовой плавник обычно укороченного гетероцеркального типа, причем покрытый чешуями кончик тела тянется лишь на коротком расстоянии вдоль верхнего края плавника; ключица исчезла, и только *cleithrum* покрывает плечевой пояс. Обычно имеются ганоидные чешуи, которые, однако, утоняются у представителей высших семейств. Обычно присутствуют *fulcra*. Из нынешних форм сюда относятся только *Lepidosteus*, живущий в пресных водах Америки, и *Amia*, живущая в озерах Америки.

Одиночный дорзальный плавательный пузырь у ныне живущих форм сохраняет в слабой степени функцию органа дыхания, служа главным образом гидростатическим органом. Брызгальце отсутствует. В области тел позвонков часто развиваются окостенения. В процессе эволюции *Holosteii* строение черепа отклоняется от примитивного типа, особенно в щечной области, которая уже не покрыта костями. Рот раскрывается менее широко; верхнечелюстная кость (*maxilla*), первоначально очень крупная, уменьшается и перестает соприкасаться с другими элементами, находящимися позади нее; таким образом, щечная область оказывается свободной от кожных костей. Такое строение черепа уже приближается к характерному для *Teleostei* (рис. 71).

Первый представитель *Holosteii* — *Acentrophorus* — появился в верхней перми, но только к концу триаса формы этого отряда начинают встречаться в изобилии. Высшей точки своего эволюционного развития *Holosteii* достигают в юре; в течение этого периода они играли гораздо более важную роль, чем любая другая группа рыб. В меловом периоде уже происходит вытеснение этих рыб их же потомками — костистыми рыбами (*Teleostei*), а теперь роль их совсем незначительна. Следует отметить, что эти формы, проникнув из пресноводной среды, в которой впервые развились костные рыбы, в морскую, сделали преимущественно морской группой. Такое переселение в море происходило, повидимому, главным образом в триасе и сопровождалось подобным же переселением *Chondrosteii* и *Coelacanthini*. Возможно, что эта миграция стимулировалась возрождением в начале мезозоя богатой морской фауны беспозвоночных, которыми могли питаться рыбы рассматриваемой группы. В связи с этой миграцией в морях, как мы уже знаем, вновь широко распространились плотоядные акулы.

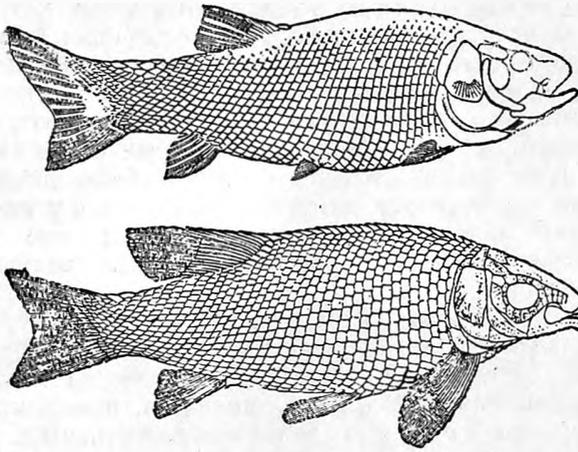


Рис. 63. Наверху — *Semionotus agassizi*, примитивный триасовый представитель *Holostei*. Длина — около 30 см. Внизу — *Lepidotus minor*, высокотелая юрская форма из семейства *Semionotidae*. Длина — около 30 см. (*Semionotus* — по Истмэну, *Lepidotus* — по С. Вудварду.)

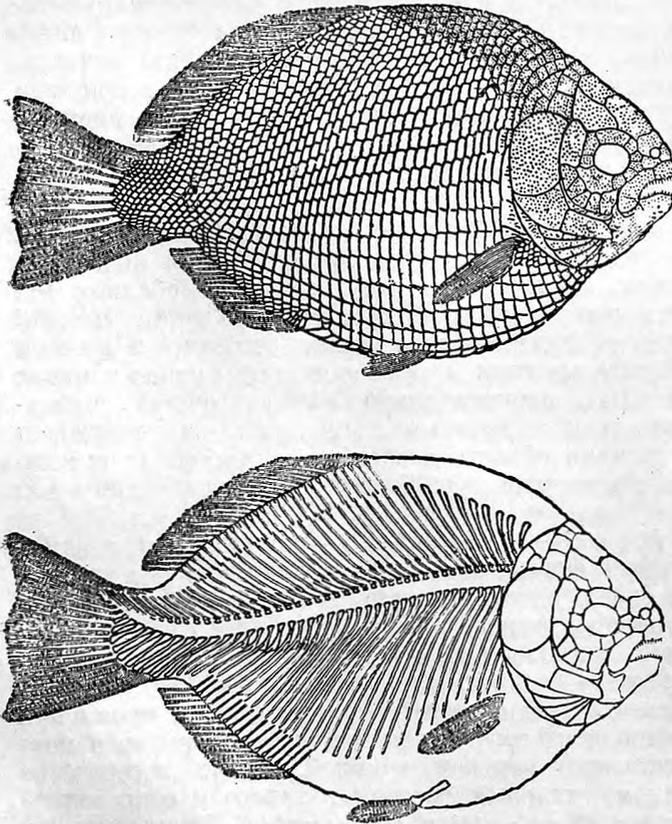


Рис. 64. *Dapedius*, высокотелая юрская форма из семейства *Semionotidae* (*Holostei*). Длина — около 35 см. (По С. Вудварду.)

Наиболее обычными из триасовых форм были *Semionotus* (рис. 63) и их родичи, — формы, похожие, по крайней мере внешне, на палеонисцид, от которых они отличались отсутствием ключиц и укороченным гетероцеркальным хвостом. Эти древнейшие формы были, повидимому, близки к основному стволу страда, но большинство *Semionotidae*, к которому относится, например, юрский *Lepidotus* (рис. 63), развивается в сторону увеличения высоты тела. Наибольшей высоты тела достигает юрский *Dapedius* (рис. 64). Такая форма тела вместе с тем обстоятельством, что зубы сделались плоскими, округленными и похожими на гальку, говорит в пользу того, что более новые *Semionotidae* были обитателями спокойных вод, какие бывают, например, в местах, занятых коралловыми рифами. Эти формы в значительной степени аналогичны более древним *Platysomidae*.

Дальнейшее развитие приспособления к коралловым рифам можно видеть у *Pycnodus* и таких его родичей, как *Mesodon* и *Microdon* (рис. 65) — типов, появившихся в триасе и продолжавших существовать, в противоположность большинству *Holostei*, до эоцена. У этих своеобразных, но обильно представленных, форм контур тела был близок к окружности. Здесь мы не видим сплошного покрова из толстых ганоидных чешуй, свойственного *Semionotidae*: многие чешуи исчезли или видоизменились, образовав решетку из палочек, соединяющихся друг с дру-

гом своими концами. Рот у них был очень маленький, с многочисленными «галыкообразными» зубами, приспособленный для отщипывания кораллов; морда заостряется в своеобразный «клюв»; щечная и глоточная области покрыты мозаикой из крошечных костных пластинок.

Остатки *Lepidosteus* известны только из эоцена и более молодых пород. Эта ныне живущая форма является довольно примитивным представителем *Holostei* в том отношении, что у нее сохраняются примитивные толстые ганоидные чешуи. Произошла она, очевидно, от *Semionotidae*, но по другим признакам, например, по своим длинным, хищного типа, челюстям, форма эта является высокоспециализированной. У этой формы и у остальных семейств, которые будут упомянуты далее, хвост сильно укорочен и внешне почти симметричен, хотя он еще не вполне достиг гомоцеркального состояния.

Рассмотренные до сих пор *Holostei* являются довольно примитивными членами отряда или формами, рано отклонившимися от главной линии эволюции *Holostei*. Более типичные формы имеются в группе семейств, обильно представленных в юре; к этой группе относятся такие вымершие формы, как *Caturus* (рис. 66), *Pachycormus* и *Amiopsis* (рис. 67), а также ныне живущая *Amia*. Эти рыбы являются примитивными по форме тела, но позвоночник укорочен в области хвоста, приближаясь к состоянию, характерному для *Teleostei*.

Caturus и близкие к нему формы сохраняют толстые ромбические ганоидные чешуи, которые они унаследовали от своих предков, но у *Pachycormus* и *Amia* и у их родичей наблюдается редукция чешуи до состояния тонких костных пластинок с закругленными краями. *Fulcras* редуцировались. *Caturidae* и *Pachycormidae* (в этом последнем семействе наблюдается эволюционный процесс развития длинного *rostrum*, подобного *rostrum* меч-рыбы) не пережили конца мезозоя. *Amia*, у которой характерным признаком служит удлинненный спинной плавник, является единственным дожившим до наших дней реликтом этой группы юрских рыб.

Некоторые другие юрские группы, из представителей которых можно упомянуть *Pholidophorus* (рис. 68) и *Oligopleurus*, были еще более сходны с *Teleostei* в отношении характера чешуи и хвостового плавника; они являлись прогрессивными и по другим своим признакам: например, у них часто

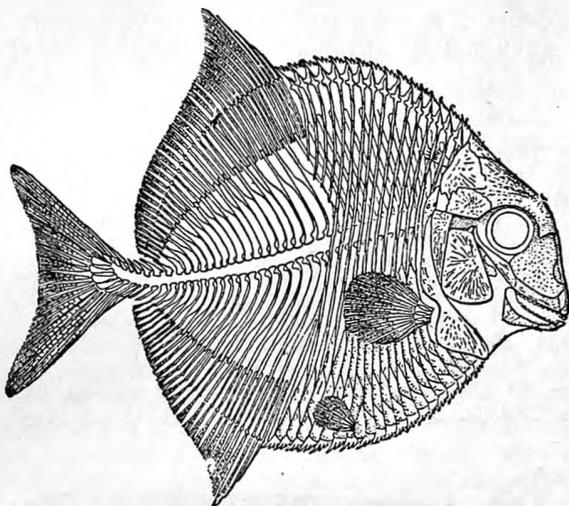


Рис. 65. *Microdon*, юрская рыба из семейства *Pycnodontidae*. Длина — около 13 см. (По С. Вудварду.)

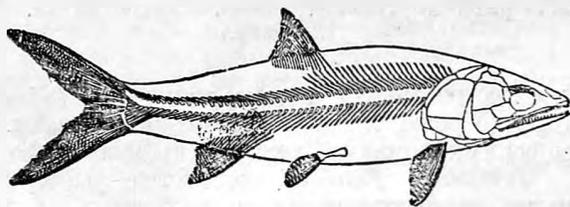


Рис. 66. *Caturus*, представитель *Holostei* из юры (семейство *Eugnathidae*). (По С. Вудварду.)

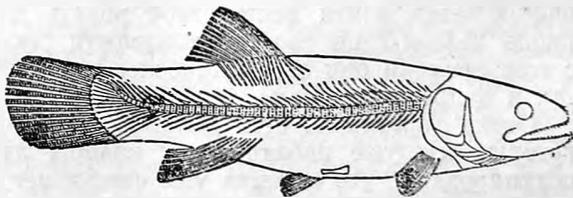


Рис. 67. *Amiopsis*, юрский родич ныне живущей *Amia* из *Holostei*. (По С. Вудварду.)

хорошо окостеневали тела позвонков. Среди этих форм были, вероятно, и предки *Teleostei*, и трудно даже провести границу между этими двумя группами.

Aspidorhynchus (рис. 69) и немногие родственные ему морские рыбы юры и мела представляют вымершую боковую ветвь *Holostei*. Эти рыбы сохранили настоящие ганоидные чешуи, но у них развился раздвоенный хвост, достигший гомоцеркального состояния. Тело у них было удлинненное, а озубление сильное, так что, несмотря на развитое впереди рта *rostrum*, эти формы были, повидимому, быстроплавающими активными плотоядными, питавшимися другими рыбами из отряда *Holostei*.

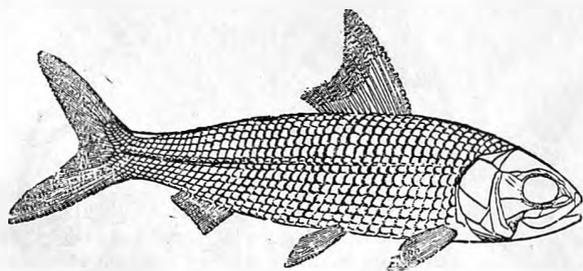


Рис. 68. *Pholidophorus*, прогрессивная юрская форма из *Holostei*. Длина — около 23 см. (По С. Вудварду.)

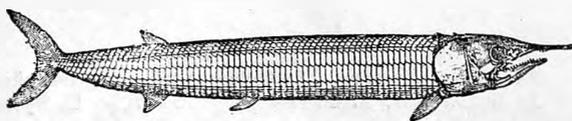


Рис. 69. *Aspidorhynchus*, своеобразная хищная юрская рыба из *Holostei*. Длина — около 60 см. (По Ассману.)

более прогрессивные формы, ведущие к *Teleostei*. В мелу *Holostei* встречаются гораздо реже, а после они почти исчезают. *Holostei* были главным образом морскими формами, хотя обе нынешние формы живут в пресной воде.

Teleostei. *Teleostei* (костистые рыбы) являются в настоящее время самыми распространенными рыбами. Они представляют собою как бы продолжение тех филогенетических изменений, которые мы наблюдали у типичных *Chondrostei* и *Holostei*. Хотя в верхнем триасе изредка встречаются скудные остатки примитивных представителей этой группы, тем не менее она остается почти неизвестной вплоть до верхней юры. В меловом периоде *Teleostei* по своей численности значительно опередили *Holostei*, и с того времени они стали наиболее распространенными рыбами как в море, так и в пресных водах.

Отряд характеризуется дальнейшим развитием тех признаков, эволюцию которых мы уже наблюдали у низших лучеперых рыб. Чешуи настолько редуцированы, что ганоина уже совсем нет, исчезли *fulcra*. Внутренний скелет состоит почти исключительно из кости; вполне окостеневают позвонки (в противоположность обычному для *Holostei* состоянию). Хвост сделался гомоцеркальным (рис. 3 D): внешне он совершенно симметричен, но во внутреннем строении его еще сохраняются следы отклоненного кверху конца осевого скелета, а плавниковые лучи поддерживаются расширенными гемальными дугами, известными под названием *hypuralia*.

С точки зрения функциональной этот тип хвоста очень близок к дифицеркальному типу хвоста, который развился у других рыб, но в данном случае весь плавник развился из нижней лопасти первоначально гетероцеркального хвостового плавника, в то время как в плавнике дифицеркального типа в равной степени развиты верхняя и нижняя лопасти. У примитив-

История *Holostei* относится главным образом к мезозойской эре. Нет сомнения в том, что они произошли от древних палеонисцид. Этот отряд обильно представлен в верхнем триасе, где *Semionotus* и их родичи были наиболее обычными рыбами. От основания ствола *Holostei* обособились различные боковые ветви, в частности *Pycnodontidae*, *Aspidorhynchus* и существующий до ныне *Lepidosteus*. Юрский период был временем преобладания более прогрессивных *Holostei*, типичным представителем которых был *Caturus*; к этой же группе относится и нынешняя *Amia*. В этом же периоде появились еще более

тивных лучеперых хвостовой плавник, как мы уже отметили, почти совершенно лишен верхней лопасти; поэтому из такого плавника едва ли мог развиться дифицеркальный, но зато мог развиться гомоцеркальный плавник, представляющий то же самое приспособление, осуществляемое иным путем.

Знакомясь с эволюционным развитием этой группы, мы встречаемся с огромным количеством изменений. Прimitивные костистые рыбы были, несомненно, морскими формами, но теперь множество их живет в пресных водах, и многие, например лосось и угорь, разделяют свое время между двумя местообитаниями (морская и пресная вода). Другие сделались рыбами глубоководными. Прimitивные костистые рыбы имели обычную веретенообразную форму тела, но у позже появившихся членов группы форма тела эволюировала почти во всех возможных направлениях: возникли и удлиненные угреобразные формы, и высокотелые формы, аналогичные семействам *Platysomidae* и *Pycnodontidae*, и такие странные существа, как морской конек. Чешуи иногда совершенно исчезают. В других случаях тело бывает покрыто панцирем из костных пластинок, которые обуславливают поверхностное сходство с некоторыми *Ostracodermi*. Плавниковые лучи могут образовать шипы, что имеет место у всех высших членов группы. Иногда непарные (срединные) плавники срастаются друг с другом. Во многих группах наблюдается перемещение брюшных плавников кпереди, причем эти плавники оказываются под плечевой областью, а в некоторых случаях даже под челюстями. В верхней челюсти наблюдается процесс увеличения предчелюстной кости за счет верхнечелюстной, которая у прогрессивных форм становится беззубой, уменьшается и перемещается кверху, покидая край челюсти. Плавательный пузырь совершенно утратил функцию органа дыхания и стал исключительно гидростатическим органом; иногда он совсем теряет связь с пищеводом, причем газ, содержащийся в пузыре, выделяется стенками этого последнего.

Отряд костистых рыб включает не только свыше двадцати тысяч ныне живущих видов, но также и огромное количество ископаемых форм. Приведение в порядок и классифицирование всех этих форм — дело сложное и трудное. Многие исследователи современных рыб склонны разделить эту группу на двадцать или даже более отдельных отрядов. Мы же будем здесь рассматривать костистых рыб как единый, но чрезвычайно обширный отряд. Мы не станем пытаться дать сколько-нибудь полное описание всех разнообразных типов костистых рыб, а ограничимся краткой характеристикой и обзором истории главных подотрядов.

Наиболее примитивные формы, меньше других отклонившиеся по своему строению от своих предков из *Holostei*, могут быть объединены в подотряд *Isospondyli*. Плавники у этих форм лишены шипов; брюшные плавники занимают свое первоначальное положение под брюшной областью; плавательный пузырь все еще имеет открытый канал; *maxillae* имеют примитивное строение. *Isospondyli* были древнейшими из известных нам костистых рыб.

Leptolepis (рис. 70 и 71) — маленькая юрская форма, стояла, быть может, близко к предкам всего отряда. К этой форме близко большинство форм, живших в морях мелового периода; некоторые, например *Portheus* (рис. 72) из ниобарского мела штата Канзас, достигают длины 4,5 м или более. Эта примитивная группа до сих пор встречается в изобилии и включает много обычных форм, главным образом морских, как сельди, лосось, форель.

К древней боковой ветви, отошедшей от примитивных костистых, принадлежат карп, сом и их родичи; эти формы образуют подотряд *Ostariophysii* («костнопузырных»). Это — пресноводные рыбы, которые сохранили много примитивных морфологических признаков. Особенностью их является развитие цепи косточек, представляющих собою отчленившиеся части передних позвонков; эта цепь направляется от плавательного пузыря к уху и, повидимому, служит для восприятия давления воздуха в пузыре; присутствие этого необыкновенного образования уже вполне оправдывает обособление этих форм от их более примитивных родичей. Некоторые

формы (сом) совершенно утратили чешуи, которые у некоторых южноамериканских сомов заменяются кожным панцирем вторичного происхождения. Древнейшие из известных ископаемых представителей были найдены в эоцене; но эоценовые сомы были уже высокоспециализированными

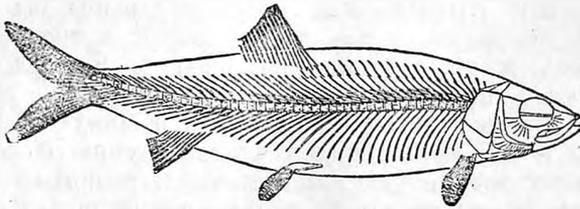


Рис. 70. *Leptolepis dubius*, примитивный юрский представитель *Teleostei*. Длина — около 23 см. (По С. Вудварду.)

формами, а, следовательно, рассматриваемая группа должна была появиться еще в мезозое. Подотряд *Ostariophysii* охватывает около четверти всех костистых рыб; к семейству карповых относится большинство всех пресноводных рыб северных материков.

Другую боковую ветвь, отделившуюся от главной линии эволюционного развития костистых рыб, представляет подотряд *Apodes*, или угрей. Это — почти исключительно морские формы, хотя обыкновенные угри во взрослом состоянии заходят и в пресные воды. Тело — удлиненное. Ныне живущие угри совершенно лишены брюшных и хвостовых плавников, но эти последние еще существовали у древнейших из известных угрей (мел).

Несколько более прогрессивной группой костистых рыб является подотряд *Percosoces* («окунещукковых»); это — главным образом морские формы, к числу которых относятся и летучие рыбы. У этих форм плавательный пузырь уже не сообщается с пищеводом; *maxilla* часто отодвинута кверху от края челюсти, и иногда развиваются шипы, связанные со спинным плавником.

Все эти признаки приближают рассматриваемую группу к подотряду так называемых колючеперых рыб. Брюшные плавники находятся в первоначальном положении в брюшной области, но это скорее вторично возникший признак, чем примитивный. Другие признаки группы говорят в пользу

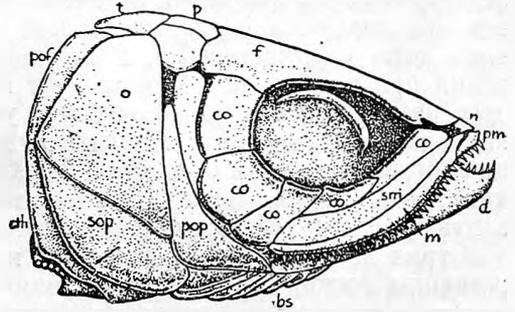


Рис. 71. Череп *Leptolepis knorri*, верхнеюрского примитивного представителя *Teleostei*. Увеличено. Объяснение сокращений см. по рис. 53. (По Иекелю.)

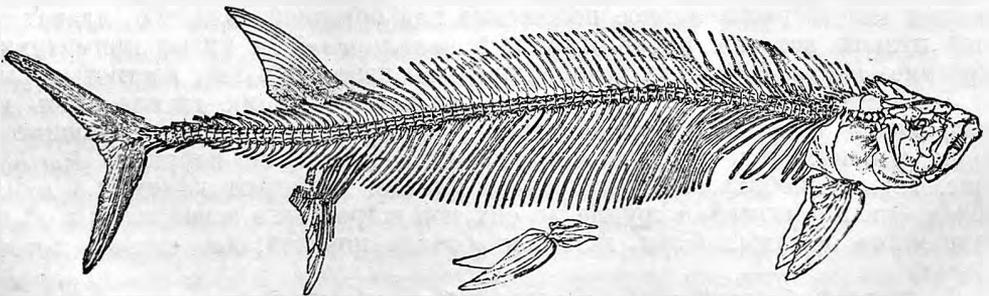


Рис. 72. *Portheus mollasse*, гигантская меловая рыба из отряда *Teleostei*. Длина оригинала — около 3,6 м. (По Осборну.)

ее близости к колючеперым костистым рыбам, которых мы скоро рассмотрим. Представители *Percosoces* встречаются уже в меловых отложениях.

Рассмотрим еще одну боковую ветвь, которая представлена подотрядом *Hemibranchii*; сюда относятся такие своеобразные морские формы, как морские коньки и морские иглы, а также некоторые пресноводные рыбы более

нормального облика. У этих форм рот уменьшился и представляет собою маленькое отверстие на конце трубковидного рыльца; тело обычно покрыто панцирем из костных пластинок. Так же, как и у форм предыдущей группы, плавательный пузырь их не соединен с пищеводом, а брюшные плавники расположены в брюшной области. У нас мало сведений об эволюционной истории этих маленьких и преимущественно морских форм, но примитивные представители группы были найдены в эоцене.

Почти все *Anacanthini* (тресковые и их родичи) являются морскими формами. Они представляют собой прогрессивную группу костистых рыб, у которых плавательный пузырь замкнут, а брюшные плавники переместились вперед за плечевую область; однако на плавниках нет шипов. Формы этого подотряда редко встречаются как ископаемые, но остатки их известны уже из эоцена. Возможно, что они произошли от *Percosoces*, так же как и следующий подотряд.

Acanthopterygii («колючеперые») представляют собою обширный и наиболее важный из подотрядов костистых. Колючеперые — главным образом морские формы. Сюда относится много тысяч видов; из всех групп костистых это самая крупная по количеству входящих в нее форм. В дополнение к различным прогрессивным признакам, которые развились уже у форм

предыдущих групп костистых рыб (исчезновение зубов на *maxilla*, замкнутый плавательный пузырь и продвинувшиеся вперед брюшные плавники), у *Acanthopterygii* возникли большие жесткие шипы, поддерживающие переднюю часть плавников. Сюда относится большое количество общеизвестных рыб, например окунь, судак, бычки, макрель. Некоторое количество колючеперых рыб встречается в верхнем мелу, например *Hoplopteryx* (рис. 73). Из третичных отложений известны многочисленные формы этого подотряда, а в настоящее время *Acanthopterygii*, повидимому, более многочисленны, чем когда-либо в прошлом.

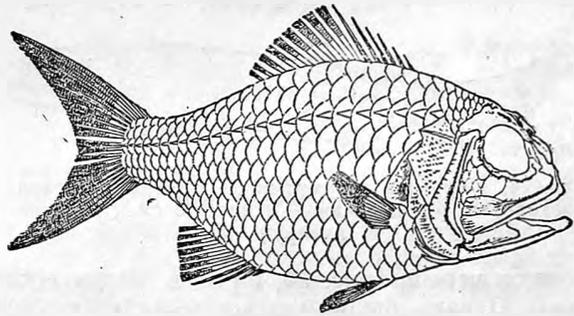


Рис. 73. *Hoplopteryx*, меловая колючеперая костистая рыба (подотряд *Acanthopterygii* отряда *Teleostei*). Длина — около 28 см. (По С. Вудварду.)

История многих других групп рыб интересна в связи с эволюцией позвоночных в целом; но более новые группы лучеперых рыб не представляют интереса в этом смысле, так как эти формы не имеют никакого отношения к развитию последующих ветвей позвоночных. Но с точки зрения истории рыб рассматриваемая группа гораздо важнее каждой из остальных. После палеозоя почти все другие группы рыб становятся беднее формами, некоторые даже совершенно исчезают, тогда как лучеперые остаются господствующей группой. В течение палеозоя наиболее обильный отряд представляли примитивные *Chondrostei*, которые теперь отсутствуют, за исключением немногих своеобразных форм. В верхнем триасе и в юре господствующее положение занимали их потомки — *Holostei*, которые тогда были весьма многочисленны и разнообразны. К началу мела костистые почти совершенно вытеснили лучеперых более древних типов. В настоящее время из костистых рыб колючеперые главенствуют в морях, а костнопузырные — в пресных водах.

Crossopterygii. *Crossopterygii*, или кистеperые рыбы, являются группой, представляющей выдающийся интерес. В настоящее время они совершенно отсутствуют, но в девоне они были наиболее обычными костными рыбами. Они, повидимому, были близки к предкам двоякодышащих рыб и — что еще важнее — без сомнения, были чрезвычайно близки предкам амфибий, а следовательно, и всех остальных наземных позвоночных. Самые старые и наи-

более типичные формы, на которых будет базироваться наше описание, объединяются в отряд *Rhipidistia*. Древнейшие кистеперые — рыбы веретенообразной формы, активно плавающие, плотоядные. Жили они в пресных водах. Длина их колебалась обычно от 30 до 60 см. Признаком, по которому их можно сразу отличить от лучеперых, является присутствие двух спинных плавников. Наиболее примитивные формы имели гетероцеркальный хвостовой плавник, но у многих кистеперых быстро развился плавник дифицеркального типа с характерным трехраздельным строением.

Парные плавники всегда имели хорошо развитую мясистую лопасть, покрытую чешуями и окаймленную кожными плавниковыми лучами. В тех случаях, когда удавалось изучить их внутренний скелет, обнаруживалось значительное развитие центральной оси (рис. 56 В). К плечевому поясу прикреплен только один мощный элемент. Второй сегмент содержит продолжение главной оси и боковую ветвь; за пределами этого сегмента скелетные элементы обычно имели неправильноветвистое расположение. Плавник такого типа, вероятно, не так примитивен, как плавник с параллельными палочками, свойственный лучеперым, но он интересен потому, что подобные плавники существовали, надо полагать, у предков наземных позвоночных. У некоторых из ранних форм была удлинненная листообразная мясистая лопасть, которая вероятно, имела длинную скелетную ось

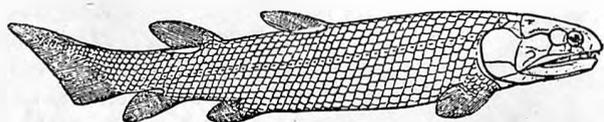


Рис. 74. *Osteolepis*, примитивная среднедевонская кистеперая рыба. Длина — около 23 см. (По Тракуэйру.)

и боковые ветви, — строение плавника, встречаемое также у двоякодышащих рыб. Кожные кости и чешуи (первоначально ромбические, но часто с закругленными очертаниями) были космоидного типа, с которым мы уже знакомы. Расположение элементов черепа (рис. 53, 55 В) в общем соответствует данному выше описанию. Однако были и некоторые отклонения в строении окологлазничной области, а в передней части черепа мы часто видим большую роstralную пластинку или роstrальные пластинки. Имеются ясные признаки присутствия внутренних отверстий в крыше рта, что, надо полагать, находится в связи с легочным дыханием. Выемка, имеющаяся над щечной областью, указывает положение брызгальца. Пинеальное отверстие существовало и помещалось между лобными костями. На краях челюстей был хорошо развитый ряд зубов. Кроме помещавшихся на небе мелких зубов, на кожных нёбных костях наружного ряда обычно располагалась серия исключительно крупных зубов. Эти нёбные зубы были малочисленны: каждый из них сопровождался ямкой, из которой вырастал преемник этого зуба. Эти крупные зубы, а часто также и краевые зубы, имели лабиринтообразное строение (рис. 75); по такому зубу тянулись продольные бороздки, соответствующие выпячиваниям эмали, образующим внутри зуба складки, иногда очень сложные. Эти зубы необычны для остальных костных рыб, но они встречаются у примитивных наземных позвоночных.

Своеобразная особенность кистеперых заключается в том, что у них соединение задней части черепа с верхними челюстями было, повидимому, в значительной степени подвижным. На крыше черепа было, очевидно, несколько подвижное соединение между лобной и теменной костями; внизу, в основании мозговой коробки, имелось неокостеневавшее пространство, а это говорит в пользу того, что на этом уровне подвижное соединение проходило через весь череп. Таких особенностей строения черепа мы не встречаем ни у остальных рыб, ни у наземных позвоночных.

Наиболее примитивными из *Rhipidistia* был *Osteolepis* (рис. 74) из среднего девона. Чешуи у него были толстые, ромбические. Хвостовой плавник был гетероцеркальный, а непарные плавники были четко обособлены от него. Парные плавники имели сравнительно короткую лопасть. Эмаль зуба была лишь слабо складчатой

Более специализированными формами были *Holoptychiidae*, типичным представителем которых является *Holoptychius* (рис. 76). Его заостренные зубы были гораздо более сложны, чем зубы *Osteolepis*. Спинные плавники передвинулись далеко назад к хвостовому плавнику, который все еще был гетероцеркальным; грудной плавник был длинным листообразным образованием. Чешуи имели скорее округлые, чем четырехугольные очертания. Пинеальное отверстие отсутствовало. Эта форма во многих отношениях очень похожа на древних двоякодышащих рыб.

Третья группа — *Rhizodontidae* — представлена родом *Eusthenopteron* (рис. 77) и некоторыми другими девонскими, а также и более новыми формами. Чешуи были тонкие и округлые, хвостовой плавник был дифицеркальный, а парные плавники имели короткие лопасти. Известны формы, которые по характеру хвоста и по строению чешуи являются переходными от *Osteolepis* к *Rhizodontidae*, что указывает на происхождение этих последних от рыб типа *Osteolepis*.

Кистеперые рыбы были самыми обычными девонскими костными рыбами. Древнейшие из известных нам форм этого подкласса были найдены

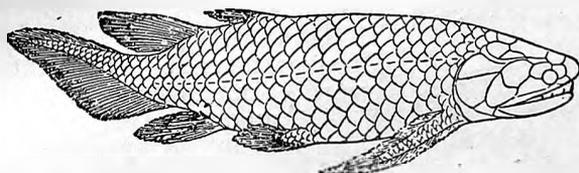


Рис. 76. *Holoptychius*, верхнедевонская кистеперая рыба с гетероцеркальным хвостом и с листообразными двурядными конечностями. Длина — около 76 см. (По Тракуэйру.)

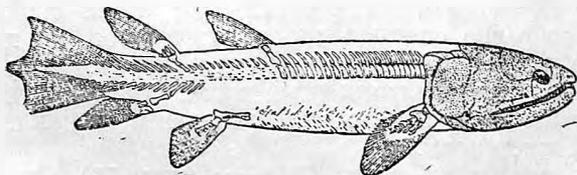


Рис. 77. *Eusthenopteron*, верхнедевонская кистеперая рыба с дифицеркальным хвостом. (По Грегори, с изменениями по Брайэнту.)

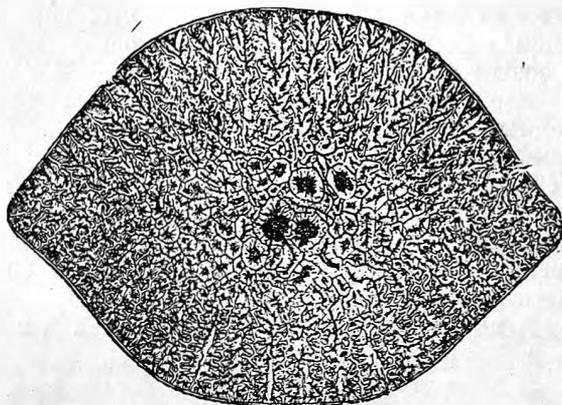


Рис. 75. Поперечное сечение зуба *Holoptychius*, девонской кистеперой рыбы. Видна лабиринтообразная складчатость эмали. (По Пандеру.)

в среднем девоне, когда существовало уже несколько родов кистеперых. Формы, весьма близкие к этим древнейшим кистеперым, обычны в верхнедевонских отложениях. Распространению этих, дышавших легкими, рыб благоприятствовали, как полагают, своеобразные климатические условия тех времен. Но с наступлением каменноугольного периода группа начинает быстро клониться к своему упадку. *Rhipidistia* были сравнительно редки в водоемах каменноугольных болот, и только одна довольно крупная форма *Megalichthys* дожила до нижнепермского времени.

Остальные кистеперые рыбы образуют отряд *Coelacanthini*. Они появились в верхнем девоне и продолжали существовать, со сравнительно небольшими морфологическими изменениями, до мелового периода. Многие признаки строения свидетельствуют о их происхождении от *Rhipidistia*. У них было два спинных плавника; хвост, как и у большинства *Rhipidistia*, был дифицеркальный и трехраздельный, со срединным удлинением. Парные плавники (в которых костные элементы, повидимому, не окостеневали) имели короткую мясистую лопасть, но зато кожные лучи были длинные. В некоторых случаях стенка легких, видимо, обизвестлялась, и их очертания

видны на окаменелостях. Череп был в основном сходен с черепом более древних *Rhipidistia*; существовало даже своеобразное соединение между передней и задней частями. Наиболее заметная из характерных особенностей заключается в том, что череп был высокий и укороченный, с крутым наклоном профиля передней части. От наружных поздней вверх и назад отходил длинный ряд косточек, что, повидимому, было связано с удлинением переднего конца рыла; в остальном элементы черепа были сходны с соответствующими элементами *Rhipidistia*.

Верхнедевонский *Diplocercides*, вероятно, представлял собою тип, переходный от *Rhipidistia* к *Coelacanthini*. *Coelacanthus* был обычным каменноугольным родом, продолжавшим существовать в пермском периоде. Первоначально пресноводные формы, *Coelacanthini* в триасе, повидимому, перешли к морскому образу жизни, а юрские и меловые формы, например *Undina* и *Macropoma* (рис. 78), жили в соленой воде. Длина более древних форм в среднем не превышала 30 см, а более новых — достигала, быть может, 60 см.

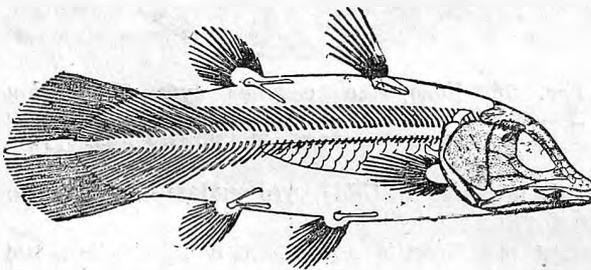


Рис. 78. *Macropoma*, меловой представитель *Coelacanthini*. Длина — около 56 см. (По С. Вудварду.)

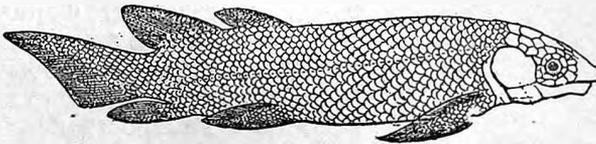


Рис. 79. *Dipterus*, девонская двоякодышащая рыба. Длина — около 35 см. (Из Гудряча по Тракуэйру.)

Эти формы были замечательно консервативны в отношении таких своих признаков, как строение их своеобразно специализированных зубов, но по другим признакам, например по редукции чешуи и по строению непарных плавников, они дают интересный ряд эволюционных изменений. Многие морфологические признаки указывают на то, что они произошли от каких-то неизвестных нижнедевонских кистеперых.

У древнейшей из известных девонских форм, *Dipterus* (рис. 79), были следующие непарные плавники: два спинных, гетероцеркальный хвостовой и один анальный. Этим *Dipterus* был похож на современных ему кистеперых рыб. Но у последующих типов передний спинной плавник претерпевал редукцию, второй же — увеличивался и отодвигался назад, иногда до соединения с хвостовым. В то же время хвостовой плавник испытывал процесс изменения от гетероцеркального типа к дифицеркальному и сливался с анальным. В результате этих изменений ныне живущие формы имеют непрерывный и симметричный непарный плавник, который окаймляет заднюю часть тела.

Парные плавники (рис. 56 А) *Dipnoi* имеют длинную тонкую мясистую лопасть, которая содержит членистую срединную ось и боковые ветви (у двух из современных родов плавники сильно редуцированы). Плавник такого типа является, вероятно, специализированным, а не примитивным

рассмотренных нами групп, мы видим раннюю эпоху расцвета, за которой следовал быстрый упадок и, наконец, вымирание. Но для изучающих историю позвоночных группа эта чрезвычайно важна, так как кистеперые были, несомненно, близки не только к предкам двоякодышащих рыб, но и к родословной линии всех наземных позвоночных.

Двоякодышащие рыбы

Двоякодышащие (легочные) рыбы, составляющие подкласс *Dipnoi*, никогда не были обильной группой, но, несмотря на это, они существовали на протяжении всего периода известной нам эволюционной истории костных рыб — от среднего девона до наших дней.

образованием. Мы уже отметили, что у кистеперых подобный плавник развился из плавника с широким основанием; плавники *Holoptychius* по своей форме были вполне сходны с плавниками двоякодышащих рыб.

Чешуи были первоначально космоидного типа, как у кистеперых рыб, но они всегда имели округлые, а не ромбические очертания. У более новых форм они стали тоньше и крупнее и утратили эмалевый поверхностный слой.

У наиболее примитивных двоякодышащих голова была почти сплошь покрыта кожными костями, но у них не обнаружено ни *praemaxillae*, ни *maxillae*, а зубные кости рано исчезли. Поэтому вдоль краев челюстей почти никогда нет никаких следов того комплекта зубов, который играет главную роль в озублении других костных рыб. Вместо этого на крыше рта и на внутренней поверхности нижней челюсти наблюдается концентрация

зубов в виде веерообразных зубных пластинок, которые служат для раздавливания мелких беспозвоночных (рис. 80 В). Пара веерообразных зубных пластинок имеется на птеригоидах, ей соответствует пара таких же пластинок на вечноных костях нижней челюсти; наверху есть еще одна пара менее крупных пластинок, находящаяся на предсошниках. Каждая пластинка состоит из некоторого числа радиально расходящихся гребней. На ранних стадиях индивидуального развития нынешних форм, а также у взрослых особей некоторых из древних форм, такой гребень имеет вид ряда бугорков, каждый из которых первоначально был отдельным зубом.

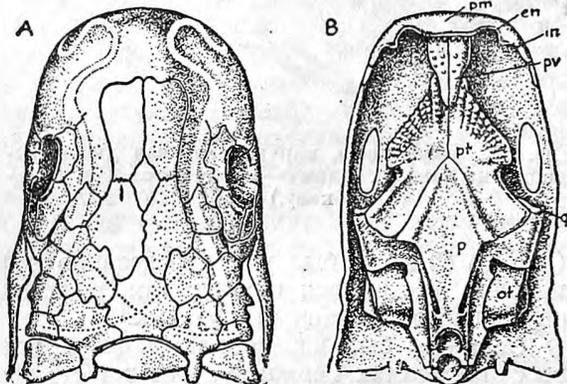


Рис. 80. Череп *Dipterus*, примитивной девонской двоякодышащей рыбы. А — вид сверху; В — вид снизу. Гомология кожных костей крыши черепа не выяснена, и поэтому они оставлены без обозначений. Передняя часть мозговой коробки с носовыми капсулами — не окостенела. Объяснения сокращений см. под рис. 53. (По Пандеру Уотсону и Гудричу.)

По элементам, составляющим верхнюю сторону черепа (рис. 80 А), некоторые древнейшие формы близки к кистеперым; у других форм было значительное количество мелких элементов. В последующие времена число кожных костей сильно сокращается, и они весьма неполно покрывают крышу черепа; они дополняются большими чешуями, которые продвигаются вперед с верхней части туловища.

У древнейших форм скелет в значительной степени окостенел, а у более новых наблюдается процесс возвращения к хрящевому состоянию. Один из отличительных признаков всей группы в целом заключается в том, что в противоположность всем другим костным рыбам, первичная хрящевая челюсть срастается с мозговой коробкой. Возможно, что здесь (как и у химер) это связано с присутствием больших зубных пластинок.

У ныне живущих форм имеются хорошо развитые легкие (рис. 57). Из всех ныне живущих рыб только у двоякодышащих имеются внутренние ноздри. Жабры несколько редуцированы, а брызгальце отсутствует. По многим особенностям индивидуального развития эти формы сильно напоминают примитивных наземных позвоночных.

Современные двоякодышащие рыбы живут в условиях сезонных засух, вероятно, соответствующих тем условиям, в каких жили все примитивные костные рыбы. Австралийская двоякодышащая рыба *Neoceratodus* не выдерживает полного высыхания рек, но, оставаясь в обособившихся небольших водоемах со стоячей водой, зараженной продуктами гниения, она может подыматься на поверхность и дышать воздухом.

Африканский *Protopterus* и южноамериканский *Lepidosiren* зарываются

В ил, и в таком состоянии остаются живыми даже при полном высыхании водоема. Более специализированное строение этих двух форм говорит за то, что такой образ жизни не был свойствен палеозойским формам.

Dipterus (рис. 79) — форма, обычная в среднем девоне, — был древнейшей и во многих отношениях наиболее примитивной из двоякодышащих рыб. Гетероцеркальный хвост, отдельные спинные плавники, отдельный анальный плавник, блестящие космоидные чешуи и сплошная крыша черепа — все эти признаки делают эту форму трудно отличимой от примитивных кистеперых рыб без изучения зубов и деталей строения мозговой крыши.

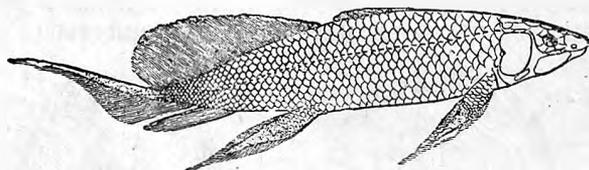


Рис. 81. *Scaumenacia*, верхнедевонская двоякодышащая из Канады. Длина — около 23 см. (По Гусакосу.)

В верхнем девоне происходил процесс специализации. У таких форм, как *Scaumenacia* (рис. 81) и *Phaneropleuron*, хвост представлял переход к дифицеркальному типу, задний спинной плавник приближался к хвостовому, вплотную подходил к нему, а чешуя утратила блестящий космоидный слой. У каменноугольных *Ctenodus* и *Sagenodus*

(рис. 55 С) хвост был уже определенно дифицеркальным, причем анальный плавник соединился с хвостовым, и таким образом получился сплошной непрерывный непарный плавник.

Ceratodus был известен по зубным пластинкам, находимым в триасовых отложениях Германии, уже лет сто тому назад; много позже в Австралии была открыта очень сходная с ним ныне живущая форма, известная теперь под названием *Neoceratodus* (рис. 82). Этот тип мало изменился с начала мезозойской эры. У *Neoceratodus* кости черепа еще более редуцируются и срастаются, а на гребнях зубных пластинок во взрослом состоянии уже нет бугорков, которые прежде были самостоятельными.

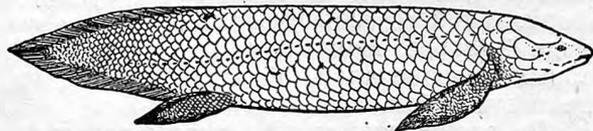


Рис. 82. *Ceratodus* (*Neoceratodus*), двоякодышащая рыба (мезозой — ныне). (По Гудричу.)

Более изменившимися являются нынешние *Lepidosiren* и *Protopterus*. Тело у них более угреобразное, плавники — редуцированные. Костный скелет испытал дальнейшую редукцию.

На зубных пластинках число гребней сократилось до двух или трех. У нас мало данных о родословной этих типов, но возможно, что они отклонились от линии, ведущей к *Ceratodus*, еще в каменноугольном периоде.

Из всех групп двоякодышащие дают нам самый полный филогенетический ряд, но особенно интересны они потому, что изучение этих форм бросает свет на происхождение наземных позвоночных. Некоторые ученые считали их предками амфибий. Двоякодышащие похожи на примитивных четвероногих тем, что у них, в отличие от большинства остальных рыб, имеются функционирующие легкие, а также тем, что они, в противоположность другим нынешним рыбам, имеют хоаны. Кроме того, они приближаются к амфибиям по многим признакам строения мягких частей тела и по особенностям онтогенеза, но признаки своеобразной специализации, которые мы видели в строении зубов и других образований двоякодышащих, исключают возможность происхождения наземных позвоночных от *Dipnoi*. Те признаки, которыми эти последние напоминают четвероногих, были, вероятно, унаследованы двоякодышащими от их предков — кистеперых.

ГЛАВА V

ЗЕМНОВОДНЫЕ

От рассмотрения рыб, этих примитивных позвоночных, для которых вода является естественной средой обитания, мы перейдем к истории наземных позвоночных — четвероногих. В истории позвоночных весьма важным шагом вперед является развитие из рыбьих плавников пятипалых конечностей, годных для передвижения по суше. Переход от водного образа жизни к наземному, начавшийся у древнейших родоначальных земноводных в девоне, был завершён пресмыкающимися в верхнем палеозое. Позже из рептилий развились птицы и млекопитающие. После выхода из водной среды четвероногие испытывали адаптивную радиацию: они приспособлялись почти ко всякому теоретически возможному наземному местообитанию, а кроме того, — к летанию и, усиленные прогрессом, достигнутым ими во время жизни на суше, возвращались в моря. Змеи, птицы, киты и человек — вот лишь немногие примеры широко варьирующих типов, которые развились из примитивных и древних форм, в верхнем палеозое впервые покинувших водную среду и начавших передвигаться по суше.

Жизнь земноводных. Самыми примитивными и самыми древними известными нам четвероногими являются земноводные (*Amphibia*). Амфибии, как класс, представляют собою, вне сомнения, исходную группу, от которой произошли остальные группы наземных позвоночных. Нынешние земноводные содержат лишь три сравнительно маловажные группы позвоночных: 1) лягушек и жаб, 2) саламандр и тритонов и 3) некоторые редкие червеобразные формы.

Все эти формы являются высокоспециализированными и во многих отношениях сильно отклонились от описываемого ниже примитивного типа.

Однако история жизни типичной лягушки обнаруживает существенные черты класса. Яйца обычно малы и лишены защитной пленки или скорлупы, в отличие от яиц пресмыкающихся и более высокоразвитых типов. Земноводные кладут яйца, как общее правило, в воде, в то время как пресмыкающиеся кладут яйца на земле. Зародыш имеет лишь незначительное количество желтка для питания, и молодое земноводное вылупляется в весьма незрелой стадии развития в виде головастика, который должен сам добывать себе пищу, пока он растет в воде. Позже, когда лягушка приближается к зрелому возрасту, строение тела радикально изменяется: жабры исчезают, быстро развиваются легкие и конечности, и животное из водного превращается в наземное.

Но даже теперь земноводное не вполне свободно от водной среды, так как яйца нормально оплодотворяются и откладываются в воде. Следовательно, земноводное должно возвращаться в воду в сезон размножения, и приспособление к исключительно наземной жизни для него невозможно. У земноводных развиваются различные приспособления, с помощью которых, до известной степени, устраняется необходимость двойственного образа жизни и двойного ряда адаптаций; но подобные изменения животных, остающихся по своим основным признакам представителями класса амфибий, не могли привести к столь успешным результатам, какие мы наблюдаем, например, в классе рептилий. Нет ничего удивительного в том, что среди саламандр, а также, повидимому, и среди многих вымерших групп, были

многочисленные формы, которые, покинув сушу, где они испытывали конкуренцию со стороны более сильных соперников, вернулись к постоянной жизни в воде и к сохранению жаберного дыхания в течение всей жизни.

Способ размножения и развития есть лучшая отличительная черта класса. Ныне живущие группы легко отличаются от пресмыкающихся также и некоторыми другими признаками (в особенности признаками скелета); но задача эта становится гораздо сложнее, когда мы имеем перед собою ископаемые формы.

Из ныне существующих земноводных саламандры и тритоны, по форме тела, вероятно, наиболее приближаются к самым примитивным ископаемым амфибиям (лягушки, у которых нет хвоста, а задние ноги удлинены, являются весьма высокоспециализированными формами). Тело и хвост у них удлинненные; срединные плавники исчезли, но хвост нередко бывает высокий и уплощенный и может служить органом для плавания по «рыбьему» способу. Парные плавники рыбы превелились в конечности четвероногого типа, которые у саламандр обычно совсем малы и слабы, в сравнении с конечностями пресмыкающихся и других высших четвероногих, но велики, в сравнении с конечностями рыб. Эти конечности у саламандры в значи-

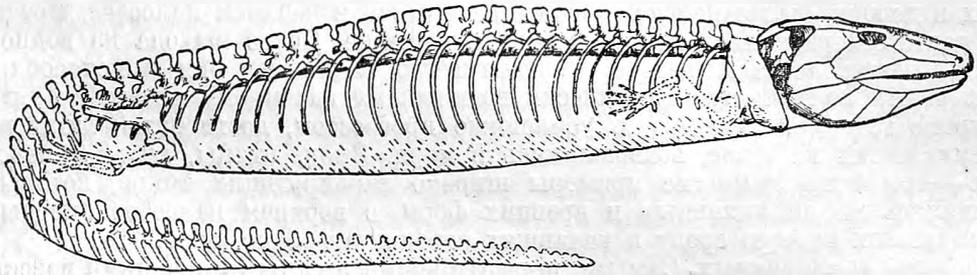


Рис. 83. *Eogyrinus*, каменноугольное эмболомерное земноводное. Вычисленная длина около $4\frac{1}{2}$ м. (По Грегори, с изменениями из работы Уотсона.)

тельной степени способны к самостоятельным движениям; но замечательно, что это животное передвигается по сухому субстрату более или менее аналогично рыбе, причем тело делает S-образные изгибы, которые могут перемещать конечности вперед при весьма незначительном движении этих последних.

Строение примитивного земноводного. Но если саламандра, повидимому, имеет поверхностное сходство с предками четвероногих, то внутреннее строение всех современных земноводных весьма сильно отклоняется от примитивного типа. Ниже мы довольно подробно рассмотрим строение некоторых примитивных ископаемых представителей, так как схема скелета этих форм является основой для понимания истории не только остальных земноводных, но и пресмыкающихся и высших четвероногих. История почти каждого элемента скелета птицы или человека может быть прослежена до этих примитивных типов. У более новых представителей форма и соотношения частей значительно изменились, и часто происходило исчезновение некоторых костей, но все еще сохраняются основные черты, возникшие у древних тетрапод.

Наше описание будет базироваться в значительной степени на таких типах, как *Palaeogyrinus* (рис. 86), *Eogyrinus* (рис. 83), *Orthosaurus* (рис. 87) и *Diplovertebron* (рис. 84), — представителей так называемых *Embolomeri*, группы очень примитивных палеозойских земноводных. Эти формы были обычными жителями каменноугольных болот. *Diplovertebron*, повидимому, достигал длины около 60 см, но большинство представителей группы было гораздо крупнее, некоторые были такими большими, как нынешние крокодилы. Общие пропорции его довольно близки к таковым современной саламандры, но тело было несколько выше и более округленное в попереч-

ном сечении. Это древнее четвероногое проводило большую часть своей жизни в воде, и возможно, что главным источником питания служили для него рыбы из семейства *Palaeoniscidae*, в изобилии встречавшиеся в те времена. Было еще значительное сходство с рыбами и в строении тела и в сохранении старого водного образа жизни. Но явным и резким отличием было развитие тетраподовых конечностей, что делало возможным передвижение по суше. Костные чешуи, существовавшие у рыб-предков тетрапод, у чет-

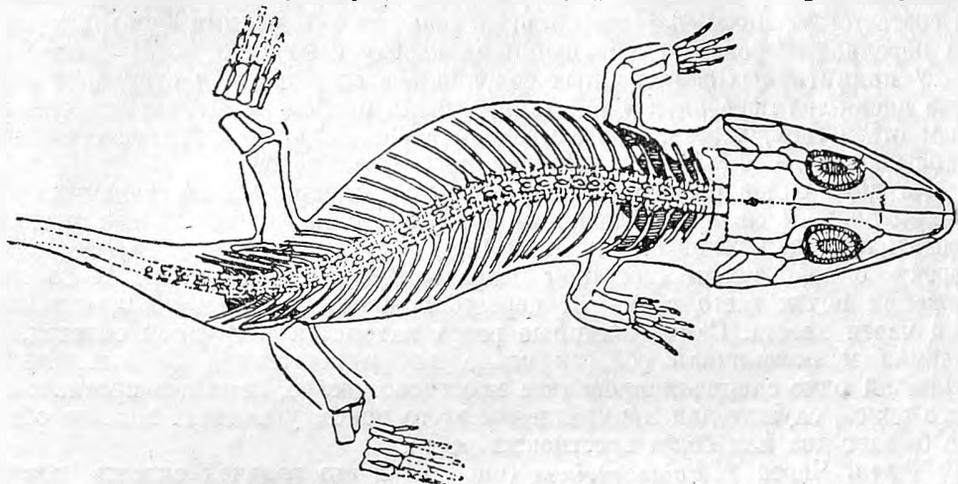


Рис. 84. Скелет *Diplovertebron*, маленького эмболомерного земноводного из верхнепенсильванских отложений Богемии (Чехо-Словакии). Вид сверху. (Из Уотсона.)

вероногих испытывали процесс редукции, хотя эти чешуи могли функционально замещаться роговыми чешуями у пресмыкающихся и других групп (современные земноводные имеют мягкую влажную кожу). Преподные рыбы чешуи продолжали существовать у примитивных земноводных и даже у многих древних пресмыкающихся, но их распространение ограничивалось областью брюха, где они располагались V-образными рядами. Этот брюшной панцирь был, несомненно, полезен, защищая нижнюю поверхность тела во время передвижения по шероховатой почве.

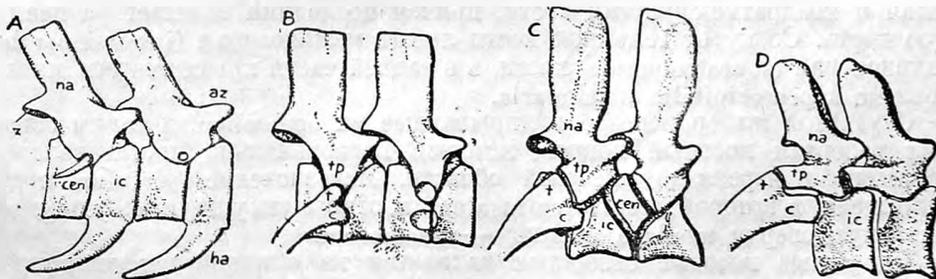


Рис. 85. Позвонки лабиринтодонт. А — хвостовые позвонки эмболомерного *Cricotus*. В — спинные позвонки его же. С — спинные позвонки рахитомного *Eryops*. D — спинные позвонки стереоспандльного *Mastodonsaurus*; *az* — передние зигапофизы; *cen* — centrum; *cap* — capitulum ребра; *ha* — гемальная дуга; *ic* — intercentrum; *na* — невральная дуга; *pz* — задняя зигапофиза; *t* — tuberculum ребра; *tp* — поперечный отросток (А — С — преимущественно по Уиллистону, D — по Мейеру.)

Осевой скелет. В позвоночном столбе большинства четвероногих тела позвонков хорошо окостеневают, в противоположность обычному состоянию этих последних у рыб; позвоночник должен нести тяжесть тела, и хрящ не выдержал бы напряжения. Но у *Embolomeri* (рис. 85 А и В) вместо обычно единого тела позвонков имеется по два элемента на каждый сегмент тела. Задний член каждой пары, повидимому, соответствует единственному элементу, существующему у более высоких классов, и поэтому может назы-

ваться «настоящим» телом позвонка, или centrum (или pleurocentrum); передний же член есть intercentrum (или hyurocentrum). Невральные дуги хорошо развиты, а в хвосте от intercentra отходят Y-образные гемальные дуги. Сегменты столба соединяются друг с другом не только смыканием тел позвонков, но и особыми сочленовными отростками—зигапофизами дуг. В задней части каждой дуги есть пара круглых плоских поверхностей, обращенных книзу и несколько наружу. Эти задние зигапофизы сочленяются с соответствующими передними зигапофизами—плоскими поверхностями на передней стороне дуг, обращенными кверху и внутрь.

У примитивных земноводных сохранялась еще спинная струна, и круглые диски тел позвонков у *Embolomeri* были прободены маленьким срединным отверстием, через которое проходила chorda dorsalis. Такое состояние наблюдается даже у многих древних пресмыкающихся.

Из двух рядов рыбьих ребер у тетрапод имеется лишь верхний ряд. Примитивными являются, повидимому, ребра с двумя головками; у таких ребер настоящая головка, или capitulum, сочленяется с intercentrum, а бугорок—с поперечным отростком невральной дуги. Ребра имеются на протяжении почти всего тела—от первого шейного позвонка до проксимальной части хвоста. Самые длинные ребра находятся в грудной области, но шейная и поясничная области слабо дифференцированы. У большинства амфибий одно специализированное крестцовое ребро, лежащее против тазового пояса, служит для прикрепления этого пояса; у высших классов обычно бывает два или более крестцовых ребер.

Череп. Череп у *Palaeogyrinus* (рис. 86) и его родичей сплошь покрыт кожными костями; эти последние при жизни лежали, очевидно, поверхностно, покрываясь лишь кожей. Схема черепа в основном соответствует схеме черепа у примитивных костных рыб. Носовые, лобные и теменные кости велики; pineальное отверстие лежит между теменными (а не между лобными, как у кистеперых). Имеются хорошо развитые предчелюстные кости (praemaxillae) и длинные верхнечелюстные (maxillae). В окологлазничной области—пять костей. Слезная кость, в случае ее примитивного строения, тянется от глаза до наружного носового отверстия и несет слезный проток (глаз рыбы естественно обмывается водой, а глаз наземной формы должен поддерживаться во влажном состоянии и иметь проток для удаления избытка влаги). В щечной области присутствуют большая чешуйчатая и квадратно-скуловая кости, причем последняя налегает на квадратную кость. Сбоку от теменной кости лежит межвисочная (intertemporale) и надвисочная (supratemporale) кости, а в задней части крыши черепа имеются кожные supraoccipitalia и tabularia.

С утратой жабер исчезло прикрывавшее их operculum, и таким образом был разорван костный покров, который первоначально протягивался непрерывно от черепа до плечевой области. Исчезновение operculum превратило щель, в которой лежало spiraculum, в открытую ушную вырезку, ограниченную сверху tabulare, а снизу—squamosum.

Наружные носовые отверстия находятся на спинной поверхности, будучи ограничены предчелюстными, верхнечелюстными, носовыми и слезными костями.

Небо (рис. 86 F и 87) напоминает небо примитивных костных рыб. Предчелюстная и верхнечелюстная кости несут краевой ряд острых зубов. Внутри от них лежат предшюники (praevomeris), небные кости (palatina) и эктоптеригойды (ectopterygoidea), которые у примитивных типов несут большие, лабиринтообразного строения, зубы и связанные с ними ямки, точно так же, как у кистеперых. Птеригойды (pterygoidea) велики и тянутся назад до квадратных костей; в сторону срединной линии от них отходят отростки, образующие подвижное сочленение с мозговой коробкой. От прежних первичных (акульих) верхних челюстей сохраняются лишь квадратная кость и маленький эпиптеригойд (epipterygoideum), лежащий далее впереди над птеригойдом (рис. 86 B). Передний конец мозговой коробки снизу ограничен тонким парасфеноидом; между этим последним и птеригойдами нахо-

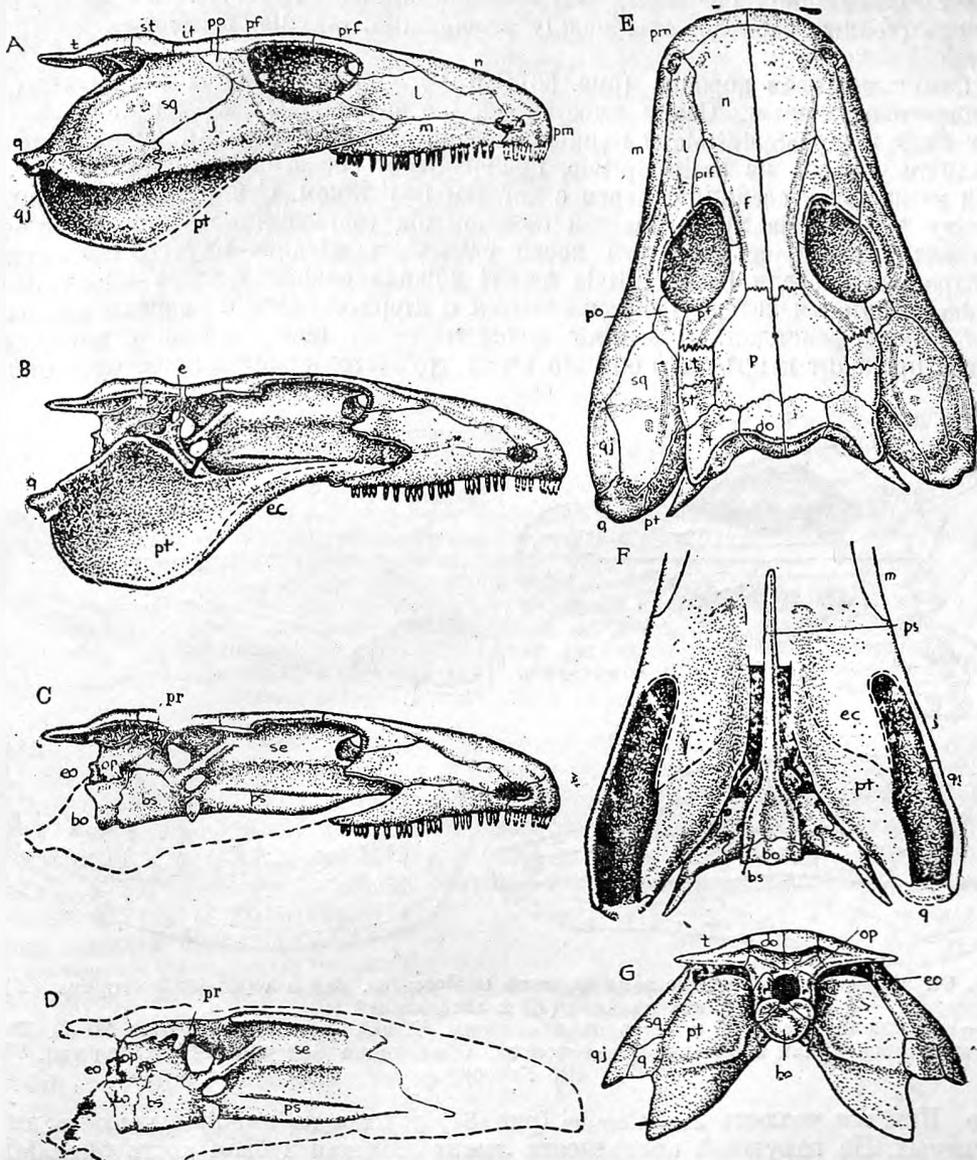


Рис. 86. Череп эмболомерного земноводного *Palaeogyrinus*, представляющий пример строения примитивного черепа у *Tetrapoda*. Длина оригинала — около 19 см. А — вид сбоку; В — то же, полусхематически изображенный, после удаления кожных костей щечной области, для показа первичной верхней челюсти (квадратная кость, эпиптеригонид и кожные кости — птеригонид и эктоптеригонид); С — то же, по удалении первичной верхней челюсти; D — черепная коробка (и парасфеноид); очертания черепа показаны прерывистой линией; E — череп с дорсальной стороны; F — задняя часть нёба; G — затылок (A, D — G — по Уотсону, B и C — восстановлено по его данным). Каналы боковой линии показаны пунктировкой. Сокращения для этого и других рисунков, изображающих черепа земноводных и пресмыкающихся: a — angulare, ar — articulare; bo — basioccipitale; bs — basisphenoideum; c — coronare; d — dentale; do — supraoccipitale dermale; e — epipterygoideum; ec — ectopterygoideum; en — наружные носовые отверстия; eo — exoccipitale; f — frontale; fm — foramen magnum; in — внутренние носовые отверстия; ina — internasale; it — intertemporale; j — jugale; l — lacrimale; m — maxilla; n — nasale; op — opisthoticum; on — слуховая вырезка; or — орбита; p — parietale; pa — praearticulare; pd — praedentale; pf (или pof) — postfrontale; pl — palatinum; pm — praemaxilla; po — postorbitale; pop — praepreoperculare; pos — postspleniale; pp — praeparietale; pr — prooticum; prf — praefrontale; ps — parasphenoideum; pt — pterygoideum; pv — praevomer; q — quadratum; qj — quadratojugale; r — rostrale; s — stapes; sa — supraangulare; se — sphenethmoideum; sm — septomaxillare; so — supraorbitale; soc — supraoccipitale; sp — spleniale, sq — squamosum; st — supratemporale; t — tabulare.

дятся небольшие впадины, интерптеригоидные пустоты. Внутренние ноздри (хоаны) расположены между praemaxilla, maxilla, praevomer и palatinum.

Самая мозговая коробка (рис. 86 *C* и *D*) у примитивных земноводных хорошо окостеневаеет. Сзади имеется четыре затылочных элемента: срединные basi- и supraoccipitale и парные exoccipitalia. Округленная поверхность, главным образом на basioccipitale, представляет собою одиночный затылочный мыщелок и соединяет череп с первым позвонком. С наружной стороны кверху к tabularia протягивается opisthoticum (paroccipitale), впереди него находится prooticum. Обе эти кости замыкают область внутреннего уха. Вентрально впереди basioccipitale лежит хорошо развитая кость — basisphenoidеum, которая латерально сочленяется с птеригоидами, а впереди покрывается парасфеноидом. Передний конец мозговой коробки (через который нервы проходят к ноздрям) обычно имеет трубчатое этмоидальное окостене-

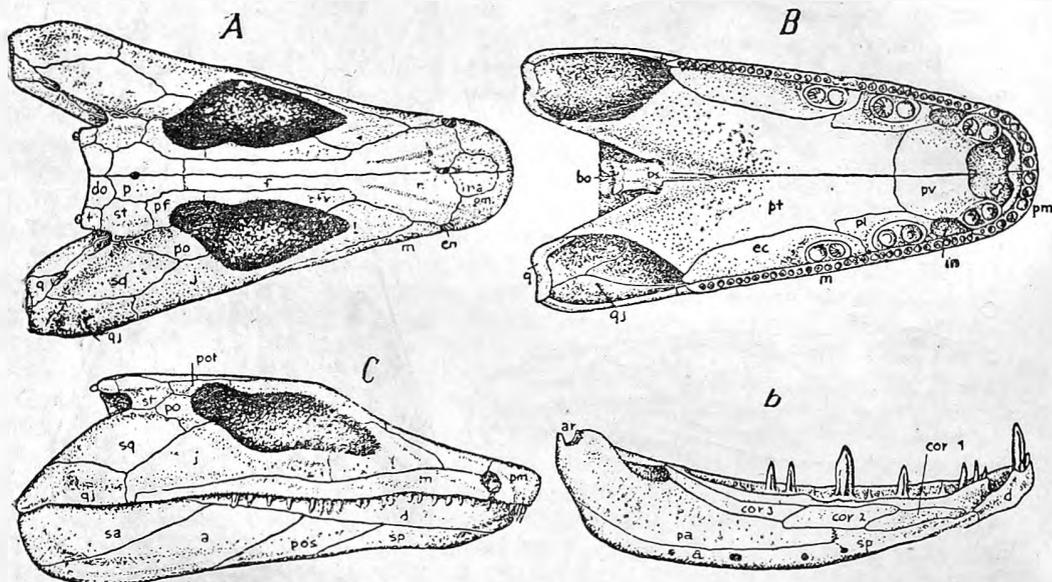


Рис. 87. Череп эмболомерного земноводного *Orithosaurus*. Вид с дорзальной стороны (*A*), вентральной (*B*) и латеральной (*C*). *D* — вид нижней челюсти с внутренней стороны. Длина оригинала — около 30 см. Каналы боковой линии показаны пунктировкой. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Уотсону.)

ние. Нижняя челюсть *Embolomeri* (рис. 87) похожа на нижнюю челюсть кистеперых. На наружной поверхности лежит длинная зубная кость (dentale), а под нею — ряд кожных элементов, включая две «крышечные» кости (splenialia), угловую кость (angulare) и надугловую (supraangulare). С внутренней стороны на зубной кости помещаются венечные кости, или coronaria (число их изменчиво), которые обычно несут внутренний ряд зубов. Имеется длинная предсочленовная кость (praearticulare), а первичная нижняя челюсть представлена, как у большинства рыб, лишь маленькой сочленовной костью (articulare).

С потерей жаберного дыхания во взрослом состоянии жаберные дуги, естественно, редуцируются, хотя эти элементы все еще хорошо развиты у многих земноводных. У более высоких типов наблюдается значительная дальнейшая редукция. Однако даже у млекопитающих хрящи языка и гортани являются остатками этой скелетной системы. Они, впрочем, редко встречаются в ископаемом состоянии, и нам нет надобности уделять им здесь значительное внимание. Судьба гиомандибулярного хряща будет рассмотрена ниже.

Пояса конечностей. Скелет конечностей и поясов, естественно, развит высоко. Плечевой пояс (рис. 88 *A* и *B*) лежит непосредственно позади го-

ловы; но у большинства четвероногих утрачена первоначальная связь с черепом, так как для наземного животного необходимы самостоятельные движения головы и плечевой области. Cleithrum — большая верхняя кость кожного пояса — сохраняется у примитивных наземных форм так же, как и ключица; кроме того, развивается срединный кожный элемент, межключица (interclavicula), лежащая на нижней стороне грудной клетки между ключи-

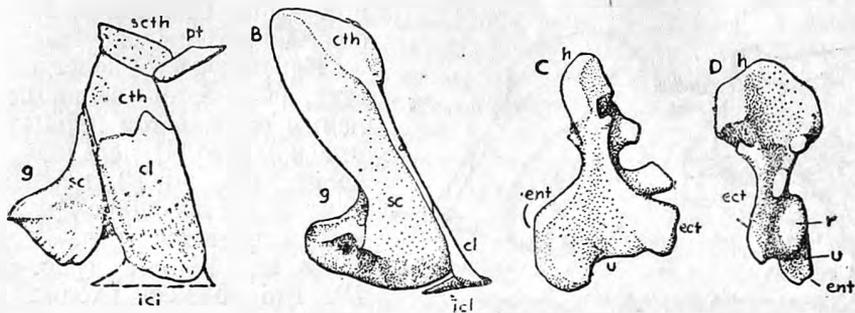


Рис. 88. Плечевой пояс: А — амболомерного земноводного *Eogyrinus*; В — рахитомного земноводного *Eryops*; *cl* — clavícula; *cth* — cleithrum; *icl* — interclavicula; *pt* — posttemporale (связывающее с черепом); *sc* — scapulocoracoideum (первичный пояс); *scth* — supracleithrum. С — humerus *Eryops* с дорсальной стороны; D — то же, с передней стороны; *ect* — ectericondylus, мускульный отросток на наружной или передней стороне humerus; *ent* — entericondylus на внутренней или задней стороне; *g* — гленоидная ямка; *h* — головка; *r* — сочленовная поверхность для radius; *u* — сочленовная поверхность для ulna. (А — по Уотсону.)

цами. Эти кожные кости становятся меньше соответствующих костей у рыб, а лежащий глубже первичный плечевой пояс увеличивается вследствие значительного усиления мускулатуры, идущей от него к конечностям. Верхняя часть первичного пояса есть плоская пластина лопатки, ниже этой пластины есть сочленовная поверхность для плечевой кости, — гленоидная ямка. Вентрально расположена большая плоская коракоидная кость, отвернутая кнутри, к срединной линии нижней стороны тела. Первоначально первичный пояс, по видимому, содержал лишь одно окостенение, лопатку (scapula). У более новых типов (у земноводных лишь изредка) часто развиваются одно или два дополнительных коракоидных окостенения.

Тазовый пояс (рис. 89) — гораздо более крупное образование, чем небольшая пластинка, имеющаяся у рыб. Он увеличился в связи с усилением мускулатуры, и в то время как у рыб эта пластинка приурочена к вентральной стороне тела, примитивный тазовый пояс тетрапод про-

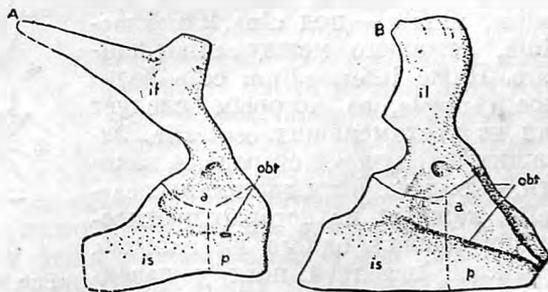


Рис. 89. Тазовый пояс: А — амболомерного земноводного (?*Baphetes*) и рахитомного земноводного *Eryops*. *a* — acetabulum; *il* — ilium; *is* — ischium; *obt* — foramen obturatorium в pubis; *p* — pubis. (А — по Уотсону.)

должается далеко в дорсальную сторону и обычно причленяется к позвоночному столбу посредством одного или нескольких специализированных крестцовых ребер. Это расширение является функциональной необходимостью для наземных животных, так как у примитивного четвероногого задние ноги должны не только поддерживать значительную часть веса животного: главным образом именно эти ноги сообщают телу толчок, который двигает его вперед. Дорсальная часть пояса обычно представлена самостоятельным окостенением — подвздошной костью

(ilium). Головка конечности помещается в сочленовной ямке, известной под названием вертлужной впадины (acetabulum). Под этим последним находится широкая вентральная пластина, которая смыкается с такой же пластиной противоположной стороны в срединном симфизе (сращении). Эта пластина состоит из двух костей: передней — лобковой кости, или *pubis* (в которой есть отверстие для прохождения нерва), и задней — седалищной кости, или *ischium*; первая из них у амфибий часто не окостеневает.

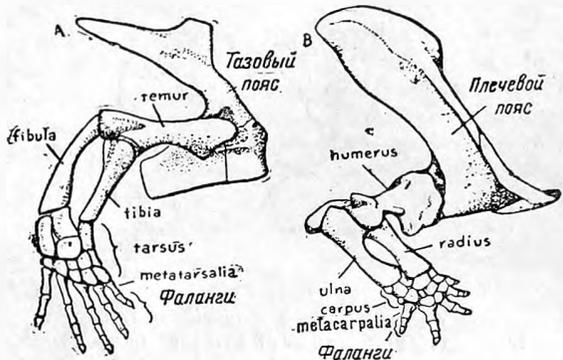


Рис. 90. А — тазовый пояс и задняя конечность примитивного лабиринтодонта. Вид сбоку. В — плечевой пояс и передняя конечность *Eturops*. Вид сбоку. (По Майнеру.)

Конечности. Скелет конечностей, разумеется, велик по сравнению со скелетом парных плавников у рыб. В передней конечности (рис. 90 В) первый сегмент является широким и мощным элементом; это — плечевая кость, или *humerus* (рис. 88 С и D). Его головка входит в гленоидную ямку плечевого пояса. Дистально он сочленяется с двумя элементами, которые образуют второй сегмент конечности с лучевой костью (*radius*) и локтевой (*ulna*). Лучевая кость находится на внутренней стороне предплечья и лежит непосредственно под плечевой, неся значительную часть тяжести. Локтевая лежит на наружной стороне и обычно имеет головку, *olecranon* («локтевой выступ»), продолжающийся выше дистального края плечевой кости; мускулы, прикрепленные к этому выступу, оттягивают переднюю конечность наружу.

Своими дистальными концами лучевая и локтевая кости сочленяются с комплексом мелких элементов, которые составляют запястье, или *carpus* (рис. 91 А). Типически в нем имеется проксимальный ряд из трех элементов: *radiale*, лежащего под *radius*, *ulnare* — под *ulna*, и *intermedium*, лежащего между *radiale* и *ulnare*. Ниже *intermedium* есть большое *centrale*, за которым следует ряд из трех меньших *centralia*, лежащих на лучевой стороне, и, наконец, — ряд из пяти дистальных *carpalia*, каждый из которых противостоит головке одного из пальцев.

Палец передней ноги у наземных форм состоит из первого сегмента — *metacarpale*, пястной кости, входящей в состав пясти, — и расположенных уже вне этой области фаланг; число фаланг изменчиво; они представляют собою членики свободной части пальца. В передней ноге у *Diplovertebron* (рис. 92 А) и, вероятно, у всех примитивных форм имеется пять пальцев. Большинство же ныне живущих земноводных и многие ископаемые имеют лишь по четыре пальца; однако в некоторых случаях имеются признаки, указывающие на то, что первоначально число пальцев доходило, может быть, до семи. Внутренний палец, соответствующий большому пальцу человека, получил особое название *pollex*. Число фаланг варьирует, хотя внутренние пальцы обычно короче, чем наружные. Для пресмыкающихся типичной является

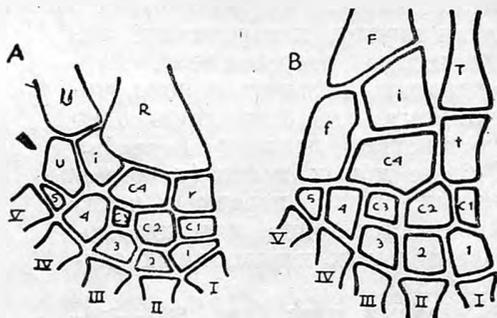


Рис. 91. Номенклатура карпальных и тарсальных элементов. А — схема правого *carpus* примитивного земноводного. В — схема правого *tarsus*. I — V — *metacarpalia* или *metatarsalia*. 1—5 — дистальные *carpalia* или *tarsalia*; c1—c4 — *centralia*; F — *fibula*; f — *fibulare*; i — *intermedium*; R — *radius*; r — *radiale*; T — *tibia*; t — *tibiale*; U — *ulna*; u — *ulnare*.

такая фаланговая формула (счет фаланг начинается от большого пальца, pollex): 2—3—4—5—3 (или 4); у амфибий фаланг обычно меньше.

Заднюю конечность (рис. 90 А) можно сравнивать, элемент за элементом, с передней, хотя для костных элементов употребляются иные названия. Проксимальным сегментом является бедренная кость, или femur, обычно более длинная и более тонкая, чем плечевая. Следующий сегмент состоит из большой берцовой кости, или tibia (с внутренней стороны), и малой берцовой, или fibula (с наружной стороны). Далее следует предплюсна, или tarsus (рис. 91 В); названия тарсальных элементов аналогичны названиям карпальных, за исключением, конечно, терминов tibiale и fibulare, которые занимают здесь места radiale и ulnare.

Обычное положение примитивных конечностей наземных (рис. 90) совсем не похоже на положение их у большинства ныне живущих форм, хотя растопыренность ног черепахи можно сравнить с положением ног примитивных древнейших четвероногих и, быть может, сохранилась с тех отдаленных времен со сравнительно небольшими изменениями. Проксимальный сегмент конечности отходит от тела почти прямо в сторону, а предплечье и

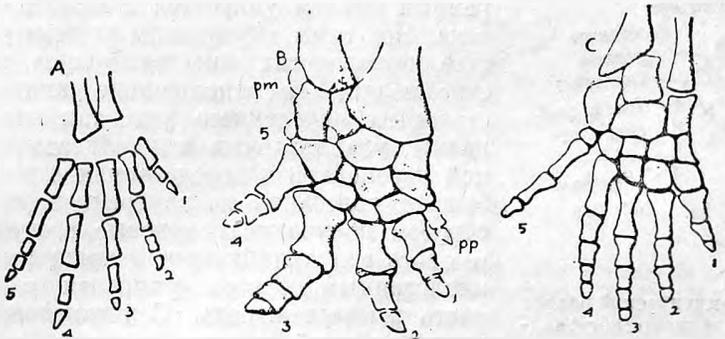


Рис. 92. Ноги земноводных. А — manus *Diplovertebron*, маленького эмболомерного земноводного. В — manus рахитомного земноводного *Eryops*. С — pes рахитомного земноводного *Trematops*. pp — праерполлекс; pm — постминимус. (А — по Грегори, Майнеру и Ноблю, С — по Уиллисонгу.)

голень направлены книзу под прямым углом. Ясно, что при таком положении были возможны лишь короткие шаги и что значительная доля мускульной силы животного употребляется просто для поддержания тела на некоторой высоте над почвой. Ходьба должна была быть медленной и трудным процессом, особенно для более или менее крупных животных.

Другие органы. О вероятном состоянии органов других систем у такого примитивного позвоночного можно судить по тому, что наблюдается у ныне живущих форм. Взрослые должны были утрачивать жаберное дыхание, и в качестве органов дыхания функционировали у них только легкие. Существовали, конечно, внутренние ноздри. У четвероногих обычно исчезают все жаберные щели, за исключением брызгальца (spiraculum). В связи с этим изменением значительно изменилась система путей, проводящих жидкости, так как кровь для очищения должна теперь идти к легким, а не к жабрам. Это ведет к уничтожению большинства дуг аорты, которые подымались между жабрами. Последняя дуга аорты, наоборот, расширяется и образует часть пути, по которому кровь идет к легким; впереди от нее сохраняется другая дуга, проводящая кровь, которая вернулась от легких к сердцу, до спинной аорты, и таким образом к телу. Этот двойной поток крови через сердце есть начало разделения этого органа на два самостоятельные отдела; однако это подразделение у земноводных неполно.

Головной мозг у земноводных все еще мал, особенно полушария, которые еще остаются связанными исключительно с обонянием. Органы чувств претерпели значительные изменения. В связи с изменившимися условиями существования ноздри приспособлены для функции обоняния в воздушной,

а не в водной среде. Глаза обычно велики; склеротические пластинки, которые, как мы видели, имеются у многих рыб, сохранились и у примитивных тетрапод. Пинеальный глаз существовал у всех древнейших форм, но у постпалеозойских четвероногих большинства групп мы наблюдаем редукцию и исчезновение этого органа.

Область уха претерпела значительное изменение. Функция равновесия, конечно, сохраняется; но у наземных животных более сложной является функция слуха, так как колебания воздуха столь нежны, что они не могут в достаточной степени вызывать пульсаций, достигающих уха сквозь череп. В связи с этим у тетрапод выработался новый механизм (рис. 93), который усиливает колебания и передает их к среднему уху. Отверстие брызгальца сохраняется, но близ его наружного конца оно затягивается тонкой плотной перепонкой — барабанной перепонкой, — которая улавливает звуковые колебания. У примитивных форм эта барабанная перепонка лежит в ушной вырезке, которая соответствует щели брызгальца рыб. К барабанной перепонке прикрепляется маленькая косточка — stapes, или стремечко (иногда

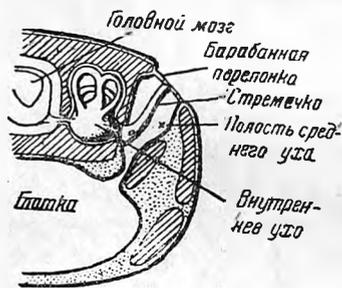


Рис. 93. Схематический разрез через череп земноводного; видны соотношения элементов в области уха.

ее называют *collumella*), — которая своим внутренним концом упирается в ушную область черепа. Под этим внутренним концом у большинства четвероногих имеется «окно», или отверстие, ведущее в заполненные жидкостью пространства внутреннего уха, так что слуховые волны, улавливаемые и усиливаемые барабанной перепонкой и передаваемые стремечком, вызывают колебания во внутреннем ухе, и таким образом получают слуховые восприятия. Stapes есть гиомандибулярный хрящ рыб, который аналогичным образом упирался в ушную область рыбьего черепа. С установлением более тесных связей между челюстями и черепом прежняя функция этого хряща, служившего подвеском для челюстей, стала излишней, а лежа

в области, находящейся непосредственно за брызгальцем, он вполне мог приспособиться к несению этой новой функции (ср. рис. 98, внизу). Система органов боковой линии у земноводных сохраняется, и на ископаемых черепах нередко можно видеть бороздки головных каналов. Но на более высокой ступени эволюционного развития эти каналы совершенно исчезают. Их присутствие или отсутствие у ископаемого является хорошим указанием на его образ жизни, так как эта система органов чувств полезна лишь в водной среде.

Предки четвероногих. Из приведенного выше описания явствует, что из костных рыб ближе всего к предкам тетрапод стояли ископаемые кистеперые. Современные легочные рыбы весьма сходны с земноводными по своему эмбриональному развитию и по строению некоторых мягких частей, но это указывает лишь на сохранение признаков, имевшихся у кистеперых предков этих рыб; по строению зубов и черепа легочные рыбы представляют собою, несомненно, боковую эволюционную линию и сами не могут быть предками тетрапод. Что же касается лучеперых (*Actinopterygii*), то такие их признаки, как отсутствие внутренних ноздрей и отсутствие больших мясистых плавников, из которых могли бы развиваться конечности наземного типа, исключают эту группу из числа возможных предков четвероногих.

Вполне вероятно, что кистеперые являются предками четвероногих. Элементы черепа этих рыб почти точно соответствуют элементам черепа древнейших амфибий. Кистеперые близки к этим последним также по лабиринтовидному строению зубов и по своеобразному расположению зубов и зубных ямок на небе. Парные плавники этих рыб меньше конечностей тетрапод, но в некоторых случаях строение скелета парных плавников в основном сходно со строением скелета конечностей четвероногих (рис. 94).

У некоторых кистеперых имелась одна проксимальная кость (соответствующая плечевой или бедренной кости тетрапод), а в следующем сегменте располагались две кости (как в предплечье или голени наземных позвоночных), за которыми находился отдел, состоявший из неправильно расположенных костей и сходный с кистью или стопой примитивных тетрапод. Известные нам представители кистеперых не могли быть предками наземных позвоночных, так как эти кистеперые жили слишком поздно или были слишком специализированными; но едва ли можно сомневаться в том, что *Crossopterygii* представляют ту группу, от которой произошли *Tetrapoda*.

Происхождение четвероногих. Нередко спорят о том, как произошли четвероногие. Древнейшие земноводные были, повидимому, довольно крупными плотоядными животными, которые значительную часть своего времени проводили в пресноводных водоемах. Вместе с ними жили их близкие родичи, кистеперые рыбы, похожие на них по способу питания и по многим особенностям строения и значительно отличавшиеся от них лишь меньшим развитием парных конечностей. Почему земноводные вышли из воды? Не для того, чтобы дышать воздухом, так как это можно было сделать, просто поднявшись до поверхности воды. Не потому, что они были плотоядными животными, для которых на суше было мало пищи. Не для того, чтобы избежать врагов, так как они принадлежали к числу крупнейших позвоночных, живших в пресных водах, из которых они вышли.

Их появление на суше было, повидимому, результатом приспособления выживать в воде при определенных, неблагоприятных для этого, условиях.

Древнейшие известные нам земноводные по образу жизни в значительной степени приближаются к их родичам и современникам из кистеперых. Те и другие нормально жили в одних и тех же водоемах; те и другие одинаково питались рыбой. До тех пор, пока воды было много, из этих двух групп лучше чувствовали себя, вероятно, кистеперые, так как они были более искусными пловцами: наличие вместо парных плавников ног было препятствием к такому способу передвижения. Девонский период, в который возникли приспособления к наземной жизни, был, повидимому, временем сезонных засух, в продолжение которых трудно было жить в пресных водах. Но и при таких климатических условиях, если вода делалась только стоячей и загрязненной, кистеперая рыба могла подыматься к поверхности воды и дышать воздухом таким же образом, как и земноводное. Если же, однако, вода совершенно испарялась, то земноводное оказывалось в лучшем положении. Рыба, не способная к передвижению по суше, должна была оставаться в илу и, если вода не возвращалась сюда достаточно скоро, неминуемо гибла. Земноводное же, с его короткими и неуклюжими, но все же достаточно сильными конечностями, могло выползти из водоема, ходить по земле (вначале, вероятно, весьма медленно и с трудом) и попасть в ближайший водоем, где еще сохранилась вода.

Раз этот процесс начался, нетрудно представить себе, как могла в дальнейшем развиться наземная фауна. Вместо того, чтобы немедленно искать воды, земноводное, быть может, продолжало оставаться на берегу и пожирало выброшенную туда рыбу. Некоторые формы, возможно, постепенно

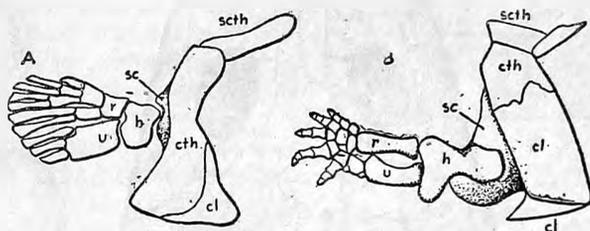


Рис. 94. А — грудной пояс и плавник девонской кистеперой рыбы *Sauripterus*. (По Грегори). В — схематический рисунок конечности четвероногого, «развернутой» и приведенной в исходное положение, удобное для сравнения. Ладонная или вентральная поверхность manus (и плавника) у рыбы повернута наружу; у наземных животных конечность была скручена и испытала вращение у локтя таким образом, что предплечье было выдвинуто вперед, а ладонь повернулась книзу до положения, показанного на рис. 90 В. Объяснение сокращений см. под рис. 88 и 90. На рис. 94 В под ключицей (cl) — межключица (тоже cl).

приспосабливались к поеданию насекомых (в те времена уже было множество примитивных насекомых, похожих на тараканов и стрекоз) и, наконец, растительной пищи. Более крупные хищники могли привыкнуть к поеданию своих меньших земноводных родичей. Так могла сформироваться настоящая наземная фауна.

Классификация земноводных. Земноводных можно сгруппировать в шесть отрядов (рис. 96). Три из них (*Labyrinthodontia*, *Phyllospodyli* и *Lepospondyli*) являются типичными верхнепалеозойскими группами; остальные же три представляют собою ныне существующие отряды, ископаемые формы которых встречаются в отложениях не древнее верхней части мезозоя. Древние и молодые группы существовали не одновременно; кроме того, первые резко отличаются от вторых и по другим признакам; новые формы

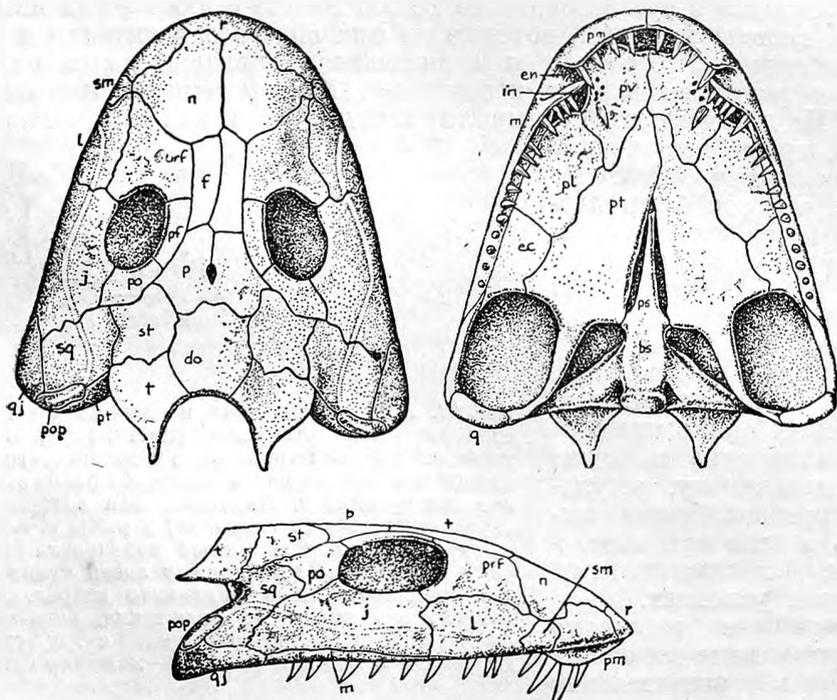


Рис. 95. А — череп верхнедевонского земноводного *Ichthyostega*, вид сверху; В — то же снизу; С — то же сбоку. Реконструкция черепа. Длина оригиналов — около 20 см. Объяснение обозначений см. под рис. № 6. (По Севе-Содербергу.)

являются своеобразно специализированными во многих отношениях. Например, у большинства нынешних земноводных исчезли многие кожные элементы черепа и глазничная и височная области не защищены костями. В противоположность им, почти все представители древних отрядов имели сплошную крышу черепа. Поэтому в отношении древних земноводных часто употребляется термин «стегоцефалы» (покрытоголовые), указывающий на этот факт. Это название является, однако, неподходящим в качестве таксономического термина, так как оно означает только сохранение примитивного признака, который был утрачен новыми формами. Три древних отряда были заметно расходящимися по строению позвонков уже в то время, с какого мы начинаем встречать ископаемые остатки земноводных; поэтому их следует рассматривать как отдельные группы.

До недавнего времени самые древние из найденных скелетных остатков земноводных происходили из отложений приблизительно среднекаменноугольного возраста. Однако к среднему карбону главные группы палеозойских земноводных уже были резко обособлены одна от другой; ясно, что расхождение их произошло значительно раньше, еще в девоне. О таких

древнейших формах мы могли судить лишь по отпечаткам их ног. Эти отпечатки довольно многочисленны в нижнекаменноугольных отложениях, но из девона известен лишь один образец. [Здесь речь идет об объекте, описанном О. Маршем в 1896 г., из верхнего девона Пенсильвании, под названием *Thinopus antiquus*. В специальной литературе высказывалось, однако, сомнение в том, что этот объект представляет след ноги наземного позвоночного; существует даже мнение, что *Thinopus antiquus* может оказаться, например, копролитом какой-то рыбы].

Однако недавно в Гренландии были найдены верхнедевонские земноводные (рис. 95), которые, повидимому, являются родственными *Phyllospondyli*, описываемым несколько ниже в этой главе. Это открытие увеличивает известный нам отрезок истории наземных форм на целый период.

Лабиринтодонты. В первую очередь нам следует рассмотреть отряд *Labyrinthodontia*, хотя этот отряд и не является, как мы видели, древнейшим из группы земноводных: представители его жили от верхнедевонского времени до триаса. Эта группа включает почти всех крупных земноводных карбона, перми и триаса (рис. 96). Наиболее примитивные формы сильно напоминают примитивных пресмыкающихся и, несомненно, являются родоначальными для этой группы, а следовательно, и для всех высших тетрапод. Более того, древнейшие представители отряда представляют собою чрезвычайно примитивные — во всех отношениях, кроме строения позвонков, — формы, которые морфологически очень близки к предполагаемому предку тетрапод.

Выше мы более или менее подробно описали строение довольно примитивного лабиринтодонта. Но лабиринтодонты отнюдь не оставались на протяжении своей истории близкими к родоначальным формам четвероногих. Лабиринтодонты претерпели весьма длинный ряд стадий эволюционного развития от своего первого появления в карбоне до вымирания в триасе. Интересно, что многие из прогрессивных изменений, наблюдаемых у сменявших друг друга типов лабиринтодонтов, идут в значительной степени аналогично соответствующим изменениям в других группах амфибий.

В истории этого отряда можно видеть интересную последовательность стадий. Древнейшие члены отряда были первично водными формами, довольно типичными представителями которых являются *Diplovertebron* и *Eogyrinus*. Однако, уже в карбоне начался, повидимому, эволюционный процесс, ведущий к наземным типам с более мощными конечностями; от таких-то форм и могли произойти пресмыкающиеся.

Но в пермский период в пределах этого отряда имело место регрессивное развитие конечностей и других частей тела, а последние триасовые лабиринтодонты были формами, окончательно вернувшимися к водной жизни.

Эта смена стадий сопровождалась многими изменениями строения. Первично форма тела была довольно округленной и более или менее рыбообразной; у более новых типов обычно — сплющенное тело и короткий хвост. Череп, вначале относительно высокий и узкий, у более новых форм уплощается и становится очень широким и низким. Сначала существовал только один затылочный мыщелок; со временем он разделился на два отдельных сочленения. На небе первоначально маленькие впадины между птеригоидами и парасфеноидом расширились в огромные интерптеригоидные пустоты, и подвижное соединение между птеригоидами и черепной мозговой коробкой

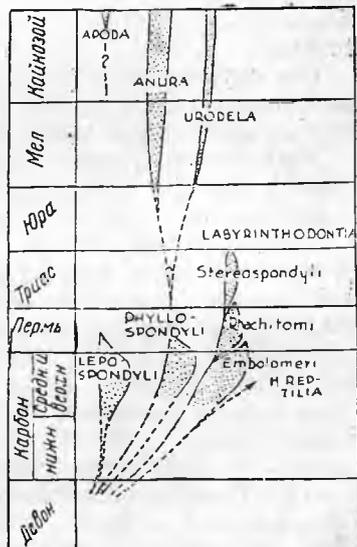


Рис. 96. Филогения отрядов земноводных.

сменилось широким неподвижным соединением этих костей. В мозговой коробке число окостенений сильно сократилось. В начале эволюционного развития конечности сначала увеличивались, но у более новых типов они стали уменьшаться и утрачивать свое значение. В плечевой области ключицы и межключица разрослись в широкие пластины, расположенные на плоской нижней поверхности грудной клетки. Сначала — прогресс и ответвление линий, ведущих к другим группам тетрапод, затем — развитие плоских малоподвижных водных форм и, наконец, — вымирание. Такова, по видимому, была история лабиринтодонт.

Позвонки (рис. 85) представляют собою наиболее важные, с точки зрения систематики, части. Прimitивные лабиринтодонты имели тела позвонков двойного [диплоспондиального] типа, описанные выше. Позже оба кольца стали неполными; верхняя часть *intercentrum* исчезла, причем на дорзальной стороне оставалась вырезка для спинной струны; настоящие же *centra* стали парными боковыми элементами, расположенными выше и позади *intercentra*. Наконец, у обычных триасовых форм *pleurocentra* совершенно исчезли.

Это служит основанием для подразделения лабиринтодонт на три, следовавшие одна за другой, подгруппы, у которых можно наблюдать также и другие, отмеченные выше, морфологические изменения.

Embolomeri. Древнейшим и наиболее примитивным подразделением *Labyrinthodontia* является подотряд *Embolomeri*. Представители этого последнего были большей частью крупными животными, в обилии населявшими каменноугольные болота. Отличительным признаком *Embolomeri* является присутствие двух полных дисковидных *centra* в каждом сегменте позвоночного столба [диплоспондилия] (отсюда и название этих животных, означающее: «вставочные сегменты»). *Diplovertebron*, *Eogyrinus* и *Palaeogyrinus*, описанные выше как представители примитивных тетрапод, все являются типичными членами этого подотряда. Череп был довольно высок и узок. Затылочный мыщелок был одиночный. Имелось хорошо окостеневающее *supraoccipitale*, а также большое *basioccipitale*; базисфеноид был большой костью с маленьким грифелевидным парасфеноидом на своем переднем конце. Интерптеригойдные пустоты были малы, а птеригойды подвижно причленялись к мозговой коробке. Конечности были малы или слабо развиты. В то время как у более новых форм земноводных никогда не было более четырех хорошо развитых пальцев передней ноги, единственное эмбомерное земноводное, передняя нога которого нам известна, имело здесь пять пальцев. В пределах группы наблюдаются значительные колебания в морфологическом строении. Некоторые формы были, по видимому, довольно примитивными по своему строению. Другие, как *Cricotus* из нижней перми Америки, были рыбоядными формами, с длинным рылом. Примеры своеобразного развития черепа представляют *Loxomma* и *Orthosaurus* (рис. 87), а также некоторые другие каменноугольные формы: орбита у них была весьма сильно удлинена, причем глаз находился, надо думать, в задней ее части: передний же конец был, может быть, занят какой-то железой или каким-то органом чувств.

Весьма интересные примитивные черты строения наблюдаются у некоторых древних форм, например у каменноугольного *Eogyrinus*. В противоположность рыбам, плечевой пояс большинства тетрапод отделен от головы, а тазовый пояс, свободный у рыб, сделался у наземных прикрепленным к специализированным крестцовым ребрам. Но у некоторых из *Embolomeri* (рис. 83) плечевой пояс продолжал соединяться с черепом посредством кожных окостенений супраклейтрального (*supracleithrum*) и посттемпорального (*posttemporale*) (рис. 88 А). Хотя у этих весьма примитивных форм на тазовом поясе был дорзальный подвздошный отросток, но специализированных крестцовых ребер у них не было, и таз прикреплялся к ребрам, по видимому, посредством связок. Далее, при превращении гиомандибулярного хряща в стремячко, которое сделалось действенным передатчиком звуковых колебаний, под его основанием, как мы уже знаем, открылось

«окно» (fenestra), ведущее в особую полость внутри черепа. Однако у некоторых *Embolomeri* не было никакого отверстия, а существовала лишь ямка у основания этой кости; слух, очевидно, был несовершенный.

Эмболомерные лабиринтодонты играли важную роль и были многочисленны в карбоне. К концу этого периода их значение понижается, а в начале пермского времени они исчезают.

Rhachitomi. Главную линию эволюционного развития лабиринтодонтов продолжали представители подотряда *Rhachitomi*. Это были типически крупные земноводные перми, хотя появились они уже в верхнекаменноугольное время, а одна-две формы продолжали существовать в триасе. *Eryops* (рис. 97 и 98) из нижней перми Тексаса является типичным представителем подотряда. В позвоночном столбе (рис. 85 C), как указывает название («усеченные сегменты»), редуцированы и *intercentra* и *pleurocentra*, из которых первые представляют собою большие вентральные клинья, а вто-

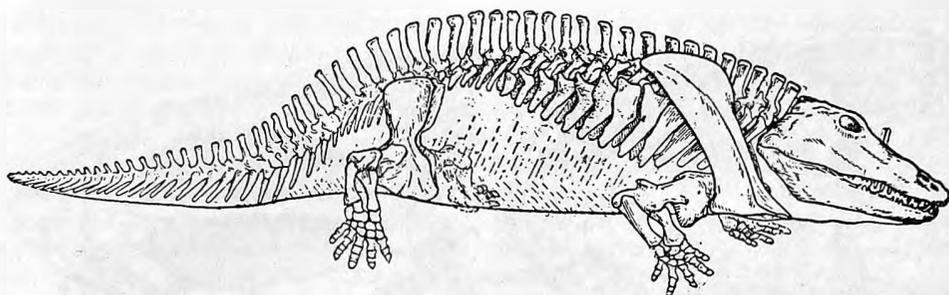


Рис. 97. *Eryops*, крупное нижнепермское рахитомное земноводное длиной около 1,5 м. (Из Грегори.)

рые состоят из парных латеральных кусков. Конечности у *Eryops* были мощные, хотя и короткие; такие формы, надо думать, проводили много времени на суше, хотя они, по всей вероятности, держались близ воды. На передней ноге было лишь четыре хорошо развитых пальца (рис. 92 B), как и у всех остальных земноводных, хотя все еще оставались признаки прежнего, более значительного числа пальцев. У этой формы, как и у других рассматриваемых ниже, плечевой пояс был отделен от головы, а тазовый был твердо соединен с единственным крестцовым ребром, как это обычно бывает у земноводных. Череп был несколько приплюснут, а в затылочном мышцелке уже намечается раздвоение, так как *basioecipitale*, образующие его центральную часть, было маленьким. Интерптеригойдные пустоты были значительно расширены, а птеригойды уже твердо прикреплялись к широкому парасфеноиду, который протягивался назад над редуцированным базисфеноидом.

В перми было много боковых ветвей группы *Rhachitomi*. Интересный тип строения представляют *Sasops* (рис. 99) и его родичи. Эти формы были по своему образу жизни наиболее «наземными» из *Rhachitomi*, имели хорошо развитые ноги и значительно редуцированный хвост. На спине, над верхними остистыми отростками у них были кожные панцирные пластинки, которые, надо полагать, защищали этих животных против хищных пресмыкающихся (уже обильных в нижней перми). Здесь мы имеем первый случай развития панцыря у наземных животных; подобные образования мы будем неоднократно встречать в различных группах пресмыкающихся, а также у некоторых млекопитающих. Ушная вырезка у некоторых из этих форм была закрытой сзади, так что вокруг барабанной перепонки существовало сплошное костное кольцо.

Уже среди пермских *Rhachitomi* были формы, вновь перешедшие к водному образу жизни, с очень приплюснутыми черепами и сильно редуцированными конечностями. *Trimerorachis* был типичной в этом отношении фор-

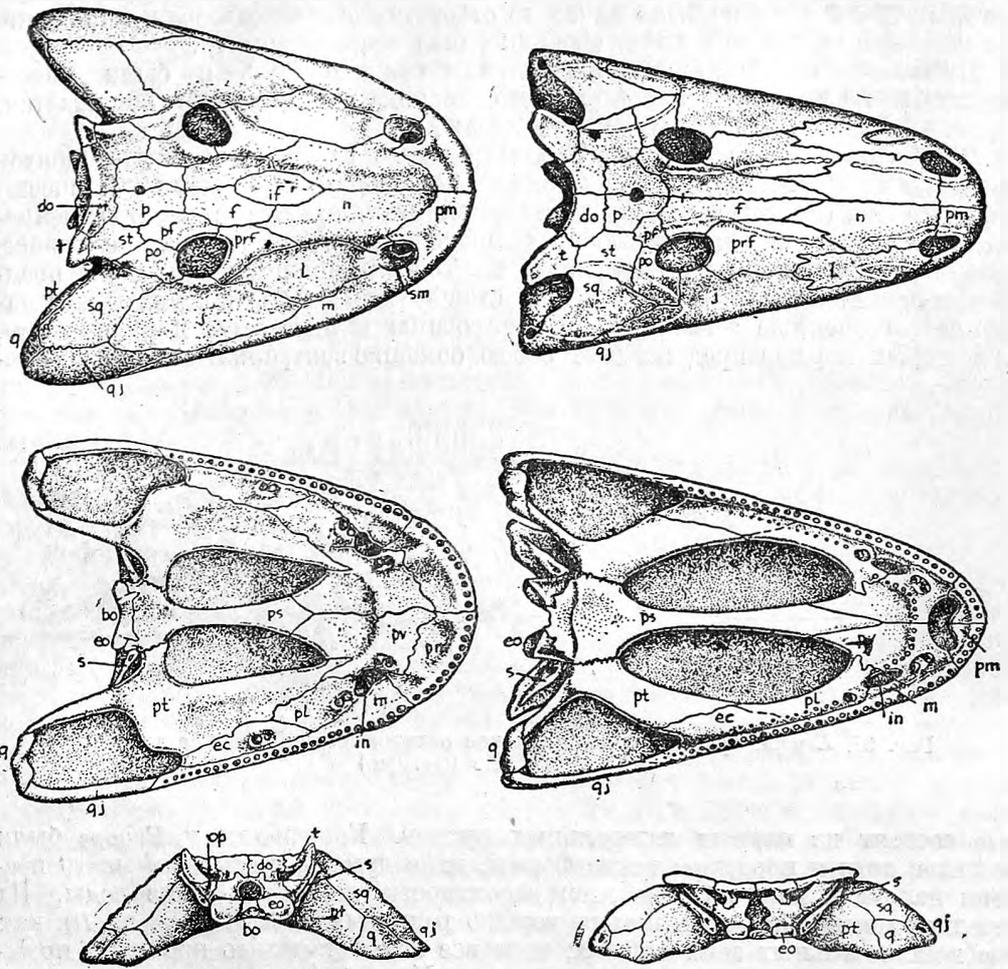


Рис. 98. Черепа: А — рахитомного лабиринтодонта *Eryops*, В — стереоспондильного *Sphenacodon* сверху, снизу и со стороны затылка. Объяснение обозначений см. под рис. 86. (*Eryops* — преимущественно по Бруму, Уотсону и Уиллистону; длина — около 46 см; *Sphenacodon* — по Шредеру и Уотсону; длина — около 30 см.)

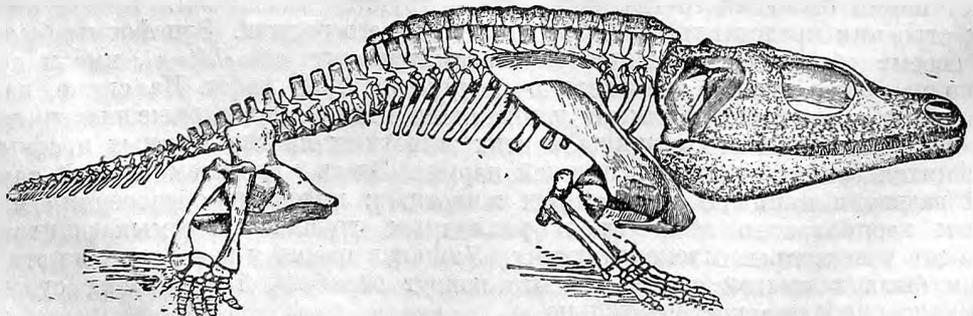


Рис. 99. *Cacops*, небольшое рахитомное земноводное из нижней перми. Оригинал — около 40 см в длину. (По Уиллистону.)

мой, представляя по своему строению переход к последней из известных нам стадий эволюции лабиринтодонтов.

[К рахитомным лабиринтодонтам относится найденный у нас в Северной области верхнепермский *Benthosuchus*, который, судя по положению глазниц и по уплощенной форме черепа, вел, как полагают, бентонный образ жизни.

К рахитомным лабиринтодонтам относится весьма своеобразный *Dinosaurius* из верхнепермских отложений Северной Двины, у которого всю жизнь сохранялись наружные жабры].

Stereospondyli. Этот подотряд объединяет последних, наиболее крупных из лабиринтодонтов. Отличительная черта их заключается в том, что настоящие *zentra* (которые стали наиболее важными элементами у пресмыкающихся) совершенно исчезли (рис. 85 *D*), а *intercentra* представляли собою крупные элементы с выемкой наверху для прохождения спинной струны.

Stereospondyli встречаются лишь в триасе; они достигали значительной величины. Голова у них была большая, туловище и хвост — короткие, конечности очень маленькие и явно неспособные поддерживать тело на суше. Туловище было очень широкое и плоское, межключица и ключицы составляли широкую ventральную пластину, на которой животное, вероятно, могло лежать. Череп (рис. 98) был тоже сильно уплощен, а глаза (как у всех донных форм) смотрели прямо вверх. Окостенения мозговой коробки почти совершенно исчезли, за исключением *exoccipitalia*, которые образовали два отдельных мыщелка. Всю площадь мозговой коробки покрывал снизу огромный парасфеноид, а между этой костью и птеригоидами было широкое неподвижное соединение. Интерптеригоидные пустоты были велики.

Эти формы — последние из лабиринтодонтов — обычны в триасовых отложениях на всем земном шаре. Максимальной величины достигал получивший соответствующее название *Mastodonsaurus*, с черепом, имевшим около метра в длину. У многих форм, например у *Capitosaurus*, череп имел обычные очертания. Но у *Brachyops* и его родичей наблюдается чрезмерное его укорочение: ширина значительно превосходит длину. Противоположные соотношения замечаются у *Trematosaurus* и у других, еще более крайних родов, которые имели очень длинное рыло. Изучение материала, собранного на Шпидбергене, показывает, что некоторые из этих последних были настоящими морскими животными, что не наблюдается среди прочих земноводных, так как соленая вода губительно действует на личинки амфибий.

Несмотря на обилие *Stereospondyli* в триасе, все они вымерли в этом периоде, не дожив до юры. Их вымирание, быть может, следует связать с тем фактом, что в то время происходило развитие многочисленных типов пресмыкающихся, которые вели такой же водный образ жизни и с которыми более низкоорганизованные земноводные не могли успешно конкурировать.

Lepospondyli. В отряд *Lepospondyli* объединяется ряд форм, большей частью мелких, расцвет которых относится к среднему и верхнему карбону; некоторые продолжали жить в нижней перми.

В противоположность сравнительно медленно изменявшимся лабиринтодонтам, *Lepospondyli* уже к карбону были во многих направлениях высокоспециализированными амфибиями. Древнейшие остатки их известны из отложений конца нижнего карбона, но *Lepospondyli* должны были обособиться от примитивной родоначальной группы тетрапод гораздо ранее. Наиболее важный отличительный их признак заключается в строении позвонков, которое даже при первом появлении этой группы было уже совершенно непохоже на строение позвонков у существовавших тогда же лабиринтодонтов.

У *Lepospondyli centrum* позвонка (рис. 100 *A—D*) представляет собою единое полое цилиндрическое окостенение, с которым в большинстве случаев соединяется невральная дуга. Трудно сравнить это образование

с двумя дисковидными центральными элементами и отдельной дугой лабиринтодонтов, и окостенения эти могли возникнуть в этих двух группах совершенно различными способами.

Мы уверены, что примитивные *Lepospondyli* должны были иметь такую примитивную форму тела, какая свойственна столь сильно расходящимся типам, как *Embolomeri* и саламандры; и в отложениях болот пенсильванской эпохи встречается несколько небольших форм такого типа, как, например, *Microbrachis*. У них конечности были развиты умеренно [или слабо], а череп был нормальных пропорций. Подобные формы, которые мы можем условно объединить под названием подотряда *Micramphibia*, мало известны, и их нередко смешивают с современными им брахиозаврами.

Дивергенция различных групп *Lepospondyli* от «нормального» типа строения черепа и тела должна была произойти в чрезвычайно древнее

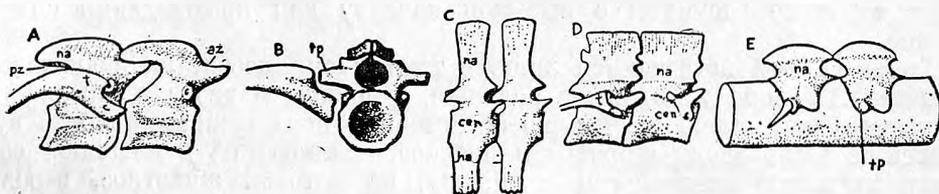


Рис. 100. Позвонки пермских *Lepospondyli* и *Phyllospondyli*. А и В — боковой и передней виды позвонков *Lysorophus*; С и D — хвостовые и спинные позвонки *Crossotelos* из подотряда *Nectridia*; E — *Branchiosaurus* — реставрированная спинная струна. Объяснение сокращений см. под рис. 108. (А и В — по Соллару, С и D — по Уиллисту, E — по Уиттарду.)

время, так как они достигли высшей точки своего развития в каменноугольных болотах пенсильванского времени. Сомнительно, чтобы какие-либо из этих *Lepospondyli* совершенно перестали вести водный образ жизни.

В подотряд *Aistopoda* объединяются многие формы, которые утратили конечности и у которых тело стало змеевидным, с числом позвонков, иногда превосходящим сотню. Таковы, например, *Ophiderpeton* и *Dolichosoma*. Подробности строения этих форм мало изучены, но характерная особенность у первой из них заключалась в замещении нормальных костей щечной области мозаикой маленьких пластинок.

Подотряд *Nectridia* состоит из более разнообразных земноводных. Члены этого подотряда характеризуются тем, что хвостовые позвонки у них (рис. 100 С и D) имели удлиненные веерообразные верхние (невральные) и нижние (гемальные) остистые отростки, которые симметрично противостояли друг другу так, что при первом взгляде нередко бывает трудно отличить верхнюю сторону тела от нижней. В пенсильванское время *Nectridia* дивергировали в два, сильно отличающиеся один от другого, типа. У таких форм, как *Sauropleura* (рис. 101) тело было очень удлиненным, как у *Aistopoda*, а конечности почти или совсем исчезли, череп же был длинным и заостренным. Эти угреобразные формы местами встречались в большом изобилии в каменноугольных болотах.



Рис. 101. *Sauropleura*, каменноугольное змеевидное земноводное из *Lepospondyli*. Длина — около 19 см. (По Штейну.)

Другую группу подотряда *Nectridia* составляли формы с маленькими конечностями и с необыкновенными «рогатыми» черепами. Нижнепермский *Diplocaulus* (рис. 102 А) был последней и наиболее специализированной из этих форм. Тело в некоторых случаях имело в длину 60 см и более. Как и у *Stereospondyli*, имелись большой парасфеноид и огромные интерптеригоидные пустоты, были развиты два хорошо обособленные друг от друга мышцелка, мозговая коробка почти не окостенела, а в целом череп был

весьма сильно уплощен. Наиболее своеобразная особенность заключалась, однако, в том, что *tabularia* были вытянуты назад и вбок и представляли собою большую часть огромных рогообразных выступов крыши черепа. Челюсти, однако, не были удлинены и помещались на нижней стороне черепа далеко впереди. Глаза также оставались впереди, но смотрели с плоской крыши черепа прямо вверх. Конечности были совсем маленькие, а челюсти и межчелюсти были расширены в огромные плоские пластины. Это странное существо было явно донным животным; все тело его было, возможно, настолько широким и плоским, что оно было способно к вертикальному волнообразному изгибанию, подобно скатам.

В пенсильванских отложениях встречается несколько форм, являющихся морфологически предшественниками *Diplocaulus*. У этих форм «рога» были не так длинны, череп был чуть повыше, интерптеригоидные пустоты — не так велики, конечности — не так сильно уменьшены, а тело — менее уплощено. Эти формы определенно указывают на то, что здесь, как и в других группах, эволюционная история может быть прослежена до формы, внешне похожей на *Embolomeri*. Многие из изменений, наблюдаемых у *Di-*

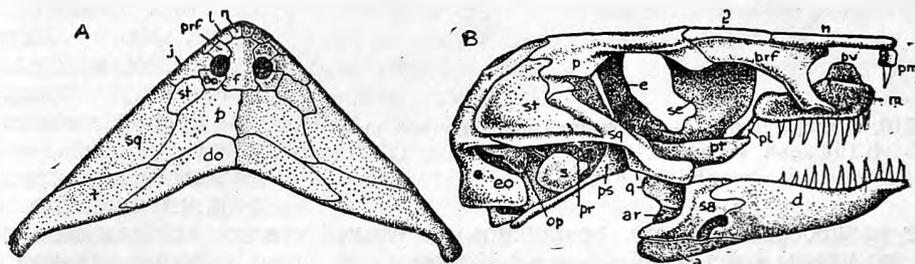


Рис. 102. Слева дорзальный вид черепа *Diplocaulus* — „рогового“ пермского земноводного из *Lepospondyli*; около $\frac{1}{5}$ натуральной величины. Справа — череп *Lysorophus* — червеобразного нижнепермского земноводного, увеличенный приблизительно в три раза. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А — по Уиллестону, В — по Солдасу.)

plocaulus, удивительно аналогичны изменениям, которые замечаются у более новых лабиринтодонтонтов.

Сюда же приходится отнести, правда, условно, подотряд *Lysorophia* — группу, включающую лишь небольшое число маленьких форм. Нижнепермский *Lysorophus* (рис. 102 В и 100 А и В) был последним по времени представителем группы. Его остатки встречаются в огромных количествах в некоторых нижнепермских пластах Техаса. У этих форм конечности тоже сильно редуцированы, а величина и пропорции тела очень близки к таковым большого червя. Характерной чертой группы является то, что, хотя имеется шпильковидный *centrum*, невральная дуга была отделена от него и была склонна к распадению на две латеральные половины. В противоположность почти всем остальным палеозойским земноводным, у этих животных не было пинеального отверстия, и череп уже не имел сплошной крыши, так как большинство окологлазничных костей исчезло, и глазница была открыта снизу. Парасфеноид был большой, но затылочный мыщелок оставался одиночным. Жаберные дуги были велики и окостеневали, указывая на то, что эта форма сохраняла жаберное дыхание на протяжении всей индивидуальной жизни, — черта, которая, по всей вероятности, присуща также и многим другим *Lepospondyli*. Родственные формы присутствуют уже в миссисипских (нижнекаменноугольных) отложениях, так что эта группа относится к самым древним из ныне известных тетрапод. Однако древнейшие формы имели череп со сплошной крышей. Этот факт говорит в пользу того, что первоначально тип черепа был в основном сходен с типом черепа *Embolomeri*.

Высказывалось предположение, что *Lysorophus* был предком пресмыкающихся. Однако такая возможность почти исключена. Многие черты строе-

ния черепа сравнимы с таковыми современных нам земноводных. Возможно, что этот тип мог быть предком, например, нынешних червеобразных безногих земноводных или хвостатых (*Urodela*), но положительных данных в пользу этого у нас нет.

Lepospondyli всех рассмотренных выше типов представляли картину замечательного расцвета в болотах карбона, где число их превосходило число всех прочих земноводных, взятых вместе. Однако, тогда уже история их

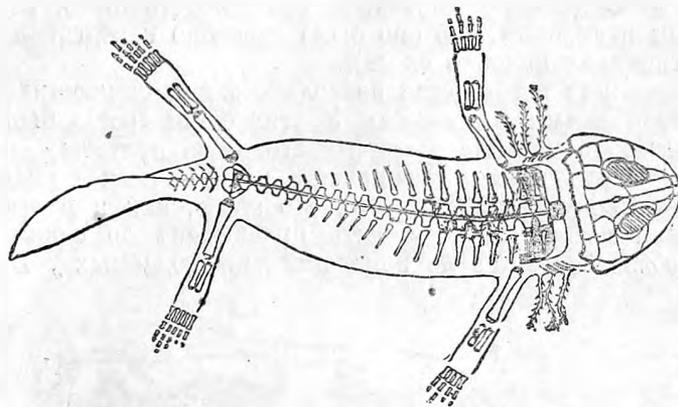


Рис. 103. *Branchiosaurus* — небольшое земноводное из *Phyllospondyli* (нижняя пермь). Длина — около 6 см. (По Буллману и Уиттарду.)

почти подошла к своему концу. В начале нижнепермского времени продолжали существовать лишь три представителя, а в более молодых отложениях не найдено ни одной формы этого отряда.

Phyllospondyli. Если лабиринтодонты представляют большой интерес, как наилучше изученные из архаических четвероногих и как предки пресмыкающихся, а *Lepospondyli* важны в том отношении, что они иллюстри-

руют разнообразие типов, возможное на ранней стадии истории земноводных, то члены отряда *Phyllospondyli* имеют еще более важное значение для истории класса амфибий, как такового. С одной стороны, к ним относятся не только бранхиозавры и многие другие формы из карбона и перми, но также, повидимому, и древнейшие известные нам девонские земноводные; с другой стороны, эта группа была, вероятно, той ветвью, от которой произошли некоторые, если не все, отряды современных нам земноводных.

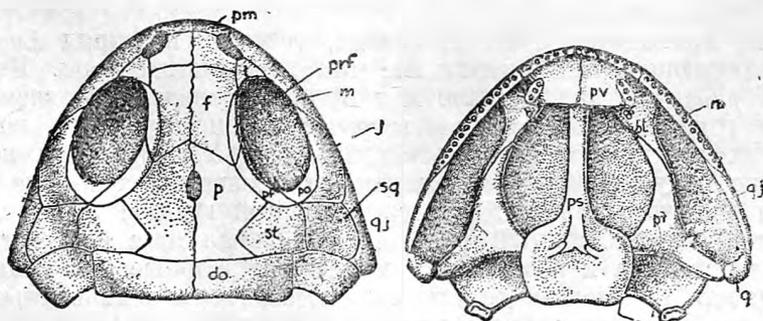


Рис. 104. Череп *Branchiosaurus* сверху и снизу. Увеличено. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Буллману и Уиттарду.)

Наше рассмотрение этого отряда мы начнем с бранхиозавров нижней перми. *Branchiosaurus* (рис. 103 и 104) и родственные ему рода были небольшими земноводными, имевшими в длину всего несколько сантиметров. По своему облику животные эти, по всей вероятности, были похожи на теперешнего тритона. Конечности и их пояса были хорошо развиты и, поскольку это возможно установить, повидимому, похожи на конечности и пояса лабиринтодонтов. Однако, в связи с их маленькой величиной и водным образом жизни, у них, быть может, сильнее были развиты хрящи и были слабее представлены способные к сохранению в ископаемом состоянии части скелета.

Многие черты строения головы представляют аналогию лабиринтодонтам. Череп у типичных пермских форм был довольно широк и приплюснутый, глазницы были большие; имелось пинеальное отверстие, а также ушная вырезка. Дорзальная сторона черепа была сплошь покрыта костной крышей, где все примитивные элементы имеют расположение, очень близкое к расположению соответствующих элементов у лабиринтодонтов.

Мозговая коробка, однако, в большинстве случаев совершенно не окостенела; бранхиозавры достигли в нижней перми состояния, до которого лабиринтодонты едва дошли лишь в триасе. Вместо нёба примитивного типа у бранхиозавров было нёбо с огромными интерптеригоидными впадинами, подобными таковым у *Stereospondyli*, а парасфеноид продолжался назад под мозговой коробкой в виде широкой пластины; к его бокам прикреплялись большие трехлучевые птеригоиды. Эктоптеригоиды исчезли. Вдоль краев челюстей имелись заостренные зубы со следами лабиринтообразного строения, нередко существовали также многочисленные нёбные зубы.

Позади головы во многих случаях были находимы ряды маленьких зубцов, которые указывают на присутствие наружных жабер, но крайней мере в юных стадиях индивидуальной жизни. Такие жаберы присутствуют у молодых особей современных земноводных и у личинок легочных рыб; надо полагать, что они были и у юных особей всех древних амфибий.

Рассмотренные нами особенности бранхиозавров говорят в пользу родственных отношений между этими земноводными и примитивными лабиринтодонтами. Однако, строение позвоночного столба (рис. 100 *E*) показывает, что, хотя эти две группы и могли произойти от общего ствола, тем не менее бранхиозавры были совершенно особой группой. У них имелись хорошо развитые невральные дуги, хотя остистые отростки были низкие и округленные. Ниже, однако, вместо каких бы то ни было тел позвонков, существовали только тонкие продолжения дуг, которые облекали верхнюю часть спинной струны и заканчивались поперечным отростком, несшим короткое прямое ребро с единственной головкой.

Вполне вероятно, что эти маленькие палеозойские формы были предками лягушек и саламандр. Особенностей скелета, которые исключали бы такую возможность, не существует. Дальнейшая редукция скелета приближала бы бранхиозавра к строению саламандры, а важнейшие изменения, нужные для превращения такой формы в лягушку, состояли бы лишь в приспособлениях, связанных с прыганием. У нас, однако, нет положительных указаний в пользу этого предположения; велик пробел между временем существования последнего бранхиозавра и временем появления первых известных нам ископаемых амфибий новых типов.

Бранхиозавры представляли, однако, лишь одну конечную ветвь *Phyllospondyli*; до этих маленьких, с редуцирующимся скелетом, форм отряд испытал длительный процесс исторического развития.

В карбоне *Phyllospondyli* были многочисленны и разнообразны. Некоторые мелкие каменноугольные формы являлись уже бранхиозаврами, которые были во многих отношениях подобны пермским формам, но имели более примитивное строение нёба. Были также и многие другие типы, из которых один имел чрезвычайно длинную голову, а другой, наоборот, отличался очень коротким широким черепом.

Более интересны такие типы, как *Erpetosaurus* и *Colosteus*, которые были гораздо примитивнее, имели высокие узкие черепа, внешне сходные с черепами древних лабиринтодонтов, но в то же время обладали характерными для *Phyllospondyli* чертами специализации. *Colosteus* имел во взрослом состоянии череп длиной около 30 см и был, следовательно, столь же велик, как и большинство современных ему лабиринтодонтов.

Здесь до недавнего времени родословная *Phyllospondyli* обрывалась, но несколько лет назад в верхнем девоне Гренландии были найдены остатки древнейших из известных амфибий. До сих пор описаны лишь части черепов этих форм (*Ichthyostega*, рис. 95, и *Ichthyostegopsis*); ознакомление с остальными частями скелета должно открыть много интересных данных.

Черепной материал, повидимому, указывает на то, что мы имеем дело здесь с предками *Phyllospodyli*, но при этом с формами, весьма примитивными и близкими к рыбьим предкам тетрапод.

Это были животные довольно значительной величины, — довольно высокие и узкие черепа их имели в длину примерно 15 см. В крыше черепа присутствовали все элементы, присущие четвероногим, за исключением *intertemporale*; а кроме того, были некоторые дополнительные элементы, как непарное *rostrale*, в передней части рыла перед носовыми костями, а также, что интересно, остаток жаберной крышки в виде очень маленькой «предкрышки» (*praepreculum*). Нёбо с совсем маленькими интерптеригоидными впадинами было очень примитивное и в основном сходное с нёбом *Embolomeri*. По расположению кожных окостенений эти формы были близки к пенсильванским брахиозаврам и во многих отношениях отличались от *Embolomeri*, — например тем, что щечная область плотно срослась с верхней стороной черепа впереди неглубокой ушной вырезки. Особенно интересна область носа. Предполагается, что у древнейших рыб — предков четвероногих — существовали парные вентральные обонятельные ямки на нижней стороне рыла, причем каждая ямка открывалась на наружной поверхности двумя отверстиями, сходно с ныне живущими акулами. У легочных рыб можно, повидимому, наблюдать, как развились внутренние ноздри. Отверстия у них продолжают находиться на нижней стороне головы, но челюсти заметно вытянулись впереди, так что одно из отверстий, ведущих к каждой ямке, лежит у самого края челюсти, кнутри от него. У нормальных наземных форм наружное отверстие переместилось на верхнюю сторону рыла, но у рассматриваемых здесь девонских амфибий, как у *Dipnoi*, эти отверстия были все еще на нижней стороне, отделяясь от внутренних носовых отверстий (или хоан) лишь тонкой костной перемычкой.

Эти девонские формы представляют большой интерес, как древнейшие из известных тетрапод. Однако они показывают, что даже в это время филогенетическая линия *Phyllospodyli* уже отделилась от линии, ведущей к другим наземным группам. Надо надеяться, что в будущем найдутся девонские предки *Lepospondyli* и *Labyrinthodontia*.

Новые амфибии. Большинство более древних групп земноводных исчезло в триасе. Более новые амфибии принадлежат к трем ныне существующим группам: таковы лягушки и жабы (отряд *Anura*), саламандры (отряд *Urodela*) и червеобразные (отряд *Apoda*). Трудно связать ныне живущие группы с древними формами, так как *Apoda* в ископаемом состоянии не известны, а ископаемые остальных двух отрядов представляют редкость: саламандры появляются лишь в мелу, а древнейшие лягушки известны из верхней юры. Мы уже сказали, что современные формы могли произойти от брахиозавров, и многие особенности строения лягушек и жаб говорят в пользу такого предположения (высокоспециализированных *Apoda* трудно сопоставить с другими формами). В обеих группах мы видим результаты развития в сторону ослабления скелета, которое наблюдается не только у брахиозавров, но и у почти всех древних типов.

У *Anura* и *Urodela* череп сильно уплощен и замечается значительная редукция в окостенении мозговой коробки. Почти всегда присутствуют *exoccipitalia*, несущие парные мышелки, и *sphenethmoideum*; обычно бывает и заднеушная кость (*ophisthoticum*), но другие элементы мозговой коробки, как *basioccipitale*, *supraoccipitale* и *basisphenoideum*, не известны. Пинеальное отверстие исчезло, утрачены многие кости: череп уже не имеет сплошной костной крыши. Почти всегда отсутствуют все кости окологлазничного ряда, так же как и височные элементы, *tabularia*, кожные *supraoccipitalia*, причем из кожных костей остаются лишь редуцированные элементы центрального ряда и боковой ободок вдоль челюстей. Подобно более новым членам древних групп амфибий, у лягушек и саламандр в нёбе имеются большие интерптеригоидные впадины, разделенные расширившимся парасфеноидом. Эктоптеригоиды и эпиптеригоиды исчезают; другие элементы могут сильно изменяться; птеригоиды неподвижно присоединены к мозговой

коробке. Сильно редуцированы элементы нижней челюсти. Здесь могут быть лишь следующие элементы: *dentale*, *angulare*, *praearticulare*, *articulare* и единственное *coronare*, в то время как у древних лабиринтодонтов в нижней челюсти было десять костей; но может иметь место и дальнейшая редукция.

Строение позвонков, наблюдаемое у лягушек и саламандр, может быть выведено из состояния позвонков у брахиозавров; то же можно сказать и о ребрах, которые коротки или совершенно отсутствуют. В скелете конечностей наблюдается значительная редукция окостенений: лобковая кость никогда не окостеневаает, а запястье и предплюсна могут оставаться в значительной степени хрящевыми. В передней ноге никогда не бывает более четырех пальцев, — число, типичное для земноводных. Ни у лягушек, ни у саламандр нет никаких следов чешуй.

Anura. Но если два более значительных современных отряда и имеют много общих особенностей, то они все же заметно дивергировали друг от друга по многим адаптивным чертам; поэтому мы рассмотрим их порознь, хотя и кратко.

Бесхвостые амфибии, образующие отряд *Anura* или *Salientia*, включают различных современных лягушек и жаб. Отсутствие хвоста и чрезвычайно длинные прыгательные задние ноги, в которых из удлинившихся тарсальных элементов сформировался один дополнительный отдел, представляют, несомненно, черты специализации. Так же сильно изменилось и внутреннее строение. Часто весь позвоночный столб состоит лишь из шести-восьми позвонков, хотя на заднем конце столба за крестцом имеется своеобразная длинная кость, которая, повидимому, представляет около дюжины хвостовых позвонков, слившихся в одно целое. Короткие ребра, которые, надо полагать, существовали у предков лягушек, почти у всех *Anura* исчезли и замещены длинными поперечными отростками.

Подвздошная кость вытянута в виде длинной палочки, которая тянется вперед на значительное расстояние до соединения с последним позвонком. Задние ноги очень длинны и сильно развиты для прыгания, а большая и малая берцовые кости срастаются в один элемент так же, как и лучевая и локтевая кости передней ноги.

Плечевой пояс сохраняет все примитивные части, хотя он довольно своеобразен по форме и, видимо, усилен для того, чтобы выдерживать сотрясения, вызываемые прыганием. Имеется даже отдельная коракоидная кость, — черта, не обыкновенная для амфибий. Из всех ныне живущих тетрапод только лягушки имеют, повидимому, остаток частично окостеневающего *cleithrum* над настоящей *scapula*, в узком смысле слова.

Лягушки являются наиболее преуспевающей группой из новейших земноводных. Их история может быть прослежена с юры, но древнейшие лягушки имеют такое же в основном строение, как и новейшие, обладая всеми чертами специализации ныне живущих форм. Мы не знаем промежуточных типов, которые помогли бы нам проследить филогению лягушек до маленьких палеозойских амфибий, от которых они должны были произойти; но в анатомии брахиозавров мало признаков, которые говорили бы против допущения, что они были предками *Anura*.

Urodela. Тритоны и саламандры, входящие в отряд *Urodela* (или *Caudata*), по внешнему виду представляют гораздо более примитивные формы, чем *Anura*. В большинстве случаев конечности у них нормального строения, хотя обычно довольно маленькие. По своему облику саламандры, с длинным телом и хорошо развитым хвостом, похожи на примитивных амфибий, но скелет обнаруживает большие изменения.

Пояса конечностей в значительной степени хрящевые (в плечевом поясе есть лишь одно окостенение), а кожный плечевой пояс исчез совершенно. Обычно имеется хорошо развитый скелет жаберных дуг, и некоторые формы никогда не покидают воду, продолжая дышать жабрами всю свою жизнь.

Типичные саламандры были найдены в низах мела. Интересно, что одна крупная третичная форма (*Andrias*) была описана [в 1726 г. Шейхцером]

как скелет бедного грешника, погибшего во время потопа («Homo deluviū testis», т. е. «человек — свидетель потопа»).

Apoda. Последний отряд земноводных есть отряд червяг — *Apoda* (или *Gymnophiona*), который содержит несколько родов мелких тропических роющих форм весьма своеобразного строения. Конечностей у них нет, а по облику они напоминают большого дождевого червя. Из всех ныне живущих форм амфибий лишь *Apoda* сохранили чешуи, хотя эти последние малы и скрыты в складках кожи. Кости черепа образуют сплошной покров сверху и по бокам; но многие костные элементы исчезли, а сохранившиеся элементы испытали большие изменения и по своей форме, и по расположению. Глазницы очень малы, так как зрение у этих форм редуцировано; зато имеются ямки, где помещаются щупальца, которые функционально замещают глаза. Прочно построенный маленький череп произошел, вполне возможно, от черепа, в котором исчезла значительная часть кожных окостенений; представляется вероятным, что здесь имело место вторичное сращение остающихся элементов, и таким образом возник череп, приспособленный для рытья в земле.

Мы не знаем ископаемых *Apoda*, и у нас нет никаких данных относительно родословной современных форм, хотя они могли произойти от таких маленьких палеозойских форм, как *Lysorophus*.

ПРИМИТИВНЫЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

В палеонтологической летописи нет более интересного повествования, чем повествование о возвышении и падении пресмыкающихся. Произойдя в каменноугольный период от примитивных амфибий, они сделались господствующей группой позвоночных в мезозое и оставались такой на протяжении всей этой эры, когда среди них появлялись многие весьма любопытные и своеобразные формы. В настоящее время они находятся в упадке, но не надо забывать, что птицы и млекопитающие, одержавшие над ними победу, являются их потомками.

Характеристика класса. У рептилий есть много черт, позволяющих отличать их от прочих четвероногих. Подобно амфибиям, но в противоположность птицам и млекопитающим, они холоднокровны, т. е. у них нет действенного механизма, регулирующего теплоту тела, а поэтому активность животного варьирует с температурой окружающей среды. В связи с этим пресмыкающиеся являются характерными тропическими формами и встречаются все реже и реже по мере продвижения к полярным областям.

Наиболее заметное отличие рептилий от амфибий заключается в характере индивидуального развития. Пресмыкающиеся могут откладывать яйца на суше. Яйцо защищено от высыхания и против механических повреждений серией пленок и жидкостями, окружающими развивающийся зародыш. Для защиты служит, далее, твердая скорлупа. Скорлупа эта, однако, пориста, и одна из внутренних пленок действует как зародышевое легкое, извлекая кислород из воздуха. Молодое пресмыкающееся вылупляется вполне готовым для жизни на суше, и поэтому необходимо, чтобы оно в течение значительного времени росло в яйце; это оказывается возможным потому, что яйцо велико и содержит достаточный запас питательного желтка.

Возникновение этого нового способа развития было событием, создавшим эпоху в эволюционной истории позвоночных. Настоящее наземное существование стало возможным лишь после появления яйца, характерного для *Amniota* [т. е. высших позвоночных, у которых зародыш снабжен особыми «зародышевыми оболочками» — амнионом и аллантоисом. Все остальные позвоночные, у которых зародышевые оболочки не образуются, объединяются под названием *Anamnia*. К группе *Anamnia* относятся рыбы (в широком смысле) и земноводные, а к группе *Amniota* — пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие]. На земноводное можно, с некоторой точки зрения, смотреть, как на своеобразный тип рыбы. В течение некоторого времени оно может существовать на суше, но оно приковано к воде; оно не может значительно удалиться от воды, и ранний период своей жизни оно проводит как водное животное.

Пресмыкающееся не проходит подобной стадии, оно развивается прямо в наземное животное, и этот способ развития открывает гораздо более широкие возможности совершенствования и эволюции высшего типа организации. Такая более высокая организация обнаруживается в каждом отделе тела: в скелете, в мускулатуре, в кровеносной системе. Даже в отношении головного мозга пресмыкающиеся стоят на более высокой ступени, так как, хотя мозг у них все еще мал в сравнении с мозгом птиц или млекопитаю-

щих, он тем не менее является гораздо более совершенным органом, чем мозг амфибий: в маленьких мозговых полушариях у рептилий впервые появляются зачатки высших психических центров, которые становятся господствующими в мозгу млекопитающих.

Живущие ныне пресмыкающиеся легко отличаются от земноводных по мягким частям тела, а также и признакам скелета. Так, например, у рептилий на черепе только один мышцелок, а у современных амфибий — два мышцелка; типичное для рептилий число пальцев передней ноги — пять, а у современных амфибий передняя нога имеет четыре пальца или и того меньше. Крестец у рептилий содержит не менее двух пар ребер, а у амфибий — одну. Но эти различия исчезают, когда мы переходим к изучению ископаемого материала. Примитивные палеозойские пресмыкающиеся по своему скелету настолько подобны некоторым из древнейших земноводных,

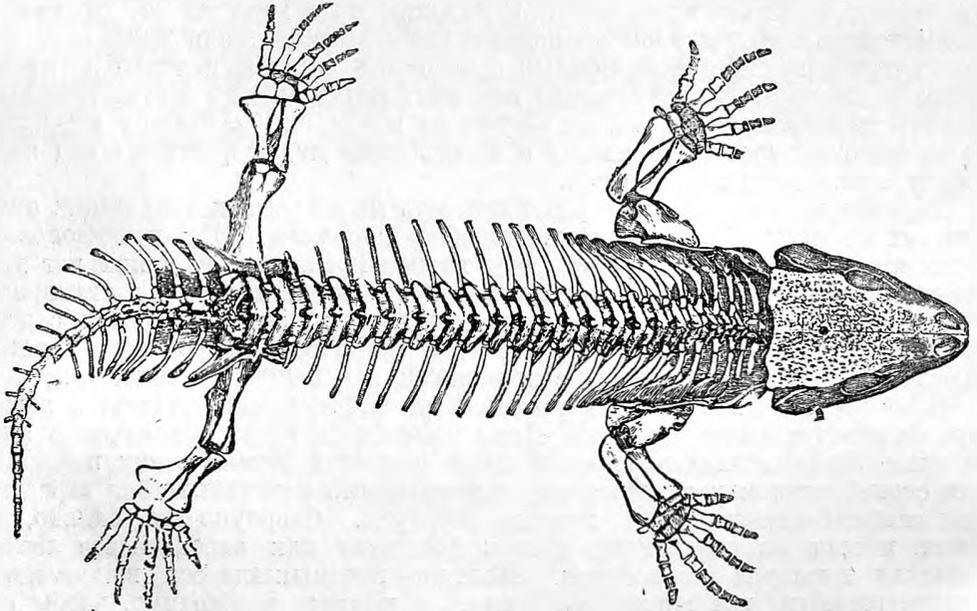


Рис. 105. *Seymouria*, примитивный пермский котилозавр. Спинальная сторона. Оригинал имеет в длину около 50 см. (По Уиллистону.)

что почти невозможно установить, где проходит граница между этими двумя классами.

Строение примитивного пресмыкающегося. Введением в изучение рептилий может послужить рассмотрение строения одного из наиболее примитивных из известных нам пресмыкающихся — *Seymouria*, из нижней перми Тексаса (рис. 105 и 106), а после этого мы можем кратко изложить некоторые из многочисленных эволюционных изменений, происходивших в различных отрядах рептилий.

Seymouria — небольшая форма, имевшая около 60 см в длину, с довольно толстым телом, несколько более высоким и более узким, чем у обыкновенного земноводного; она имела довольно длинный и сильный хвост. По всей вероятности, она была плотоядным животным, как и большинство, по видимому, древнейших рептилий. Судя, однако, по ее величине, пищей ей служили, вероятно, скорее крупные насекомые, чем позвоночные.

Череп имеет умеренную высоту; расположение кроющих элементов в нем в точности соответствует таковому у наиболее примитивных *Embolomeri*; все еще присутствуют даже такие непостоянные элементы, как *intertemporalia* и *supratemporalia*. Пинеальное отверстие хорошо развито, слезная кость (*lacrimale*) располагается на всем протяжении от глазницы до наружных воздрей. Наиболее поразительным является тот факт, что все еще

присутствует и имеет значительную величину типичная для амфибий ушная вырезка.

Небо также замечательно похоже на небо примитивных амфибий и представляет контраст более новым членам этого последнего класса, так как интерптеригоидные (межкрыловидные) впадины очень малы, и птеригоиды подвижно сочленяются с отростками базисфеноида. Элементы мозговой коробки хорошо окостеневают; как и у примитивных амфибий, имеется единственный округленный мышцелок на задней стороне черепа.

В нижних челюстях присутствуют все первоначальные элементы, с тем лишь изменением, что имеются один единственный сплениальный элемент и единственный «вечный» (coronare). Зубы, расположенные по краям

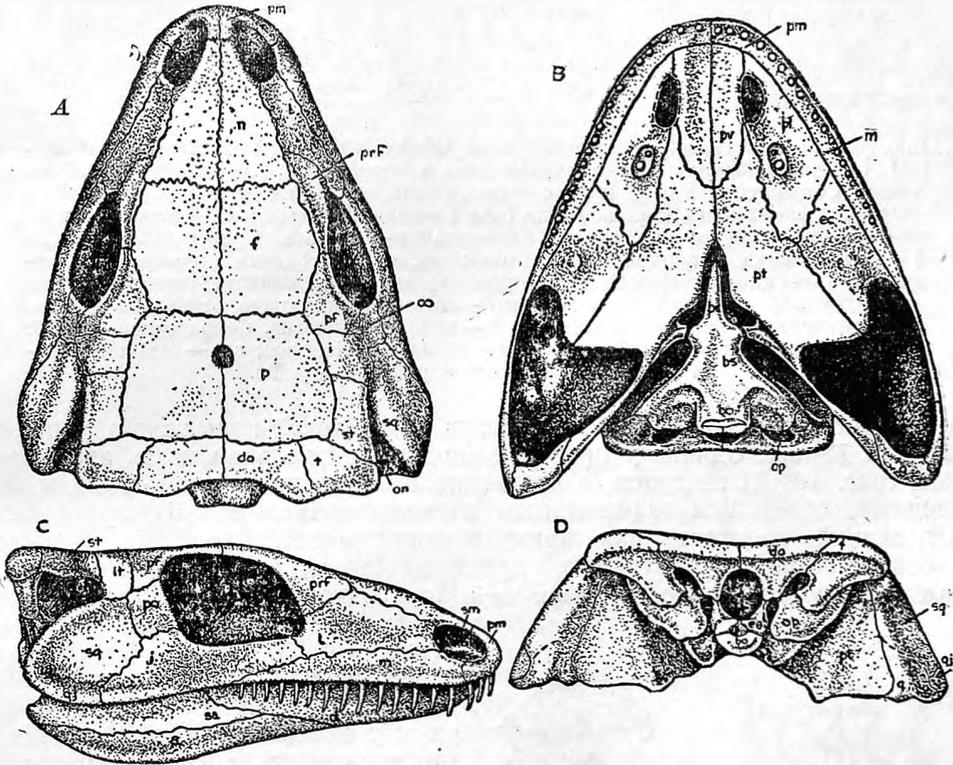


Рис. 106. Череп примитивного пресмыкающегося *Seymouria*: А — с дорзальной стороны; В — с вентральной стороны; С — сбоку и D — сзади. Длина оригинала — около 11 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Уиллистону и Уотсону.)

челюстей, — длинные и заостренные и все еще имеют несколько лабиринтообразное строение, а на небе, кроме некоторого количества крошечных зубов, имеется несколько пар зубов с лежащими рядом ямками такого типа, история которого может быть прослежена от кистеперых предков четвероногих.

У *Seymouria* и других очень примитивных пресмыкающихся (рис. 107 и 108) невральные дуги очень широки, зигапофизы значительно отдалены одна от другой, что представляет некоторый контраст с примитивным земноводным. Настоящие тела позвонков являются целыми дисками, а intercentra, хотя еще довольно большие, представляют собою неполные вентральные клинья. Это сохранение тел позвонков (centra) и редукция intercentra представляют резкий контраст эволюционным изменениям соответствующих элементов у амфибий. В других отношениях позвоночный столб близок к типу, характерному для амфибий; дифференцировка на отделы слаба, так как ребра могут присутствовать от начала шеи до основания хвоста. Ребра, как и у примитивных амфибий, все еще двуглавы, причем собственно головка (capitulum) причленяется к intercentrum, а бугорок (tuberculum) —

к поперечному отростку; в области грудной клетки ребра, поддерживающие плечевой пояс, длиннее и массивнее, чем остальные.

Конечности коротки и массивны, как у многих примитивных амфибий, причем проксимальные элементы отходят от тела под прямым углом. Массивный плечевой пояс лежит очень близко за головой, и шеи почти нет.

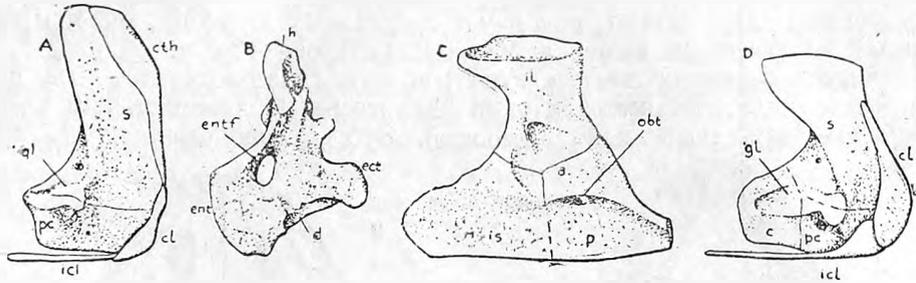


Рис. 107. А — плечевой пояс котилозавра *Diadectes*. В — правый humerus *Diadectes*. С — таз *Diadectes*. D — плечевой пояс прогрессивного котилозавра *Labidosaurus*. Сокращения для А и D: с — настоящий коракоид; cl — ключица; cth — cleithrum; gl — гленоидная впадина (для головки humerus); icl — interclavicula; pc — праесогасоидеум (передний коракоид); s — scapula. Сокращения для В: d — сочленовная поверхность для ulna; ect, ent — отростки (эктепикондиллярный и энтепикондиллярный) над дистальными сочленовными поверхностями для мускулов, идущих к ноге; entf — энтепикондиллярное отверстие (общее у примитивных пресмыкающихся); h — головка humerus. Сокращения для С: a — acetabulum для головки femur; il — ilium; is — ischium; obt — foramen obturatorium, прободающее pubis; p — pubis.

Он во многих отношениях весьма похож на плечевой пояс такого земноводного, как *Eryops*. Однако у пресмыкающихся вентральная часть первичного пояса (рис. 107 А) является, в противоположность почти всем группам земноводных, отдельным коракоидным элементом; interclavicula имеет длинный задний стержень для прикрепления мощных грудных мускулов. У большинства примитивных пресмыкающихся существует cleithrum, правда, редуцированное (у *Seymouria* оно, однако, отсутствует). Тазовый пояс у примитивных рептилий (рис. 107 С) состоит из обычных трех элементов; но подвздошная кость крупнее, более расширена, чем у амфибий, — черта, связанная, надо полагать, с развитием способности ходить и с соответствующим увеличением мускулатуры. *Seymouria* имеет лишь одно крестцовое ребро, но почти все остальные пресмыкающиеся имеют по меньшей мере два таких ребра.

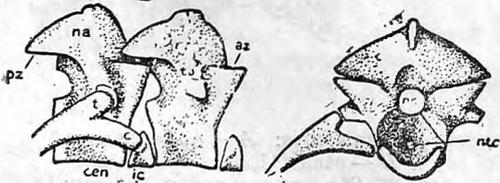


Рис. 108. Позвонки примитивного пресмыкающегося *Seymouria* в натуральную величину, с правой стороны и спереди. az — zygaporphysis anterior; с — capitulum ребра; cen — centrum (тело позвонка); ic — intercentrum; na — невральная дуга; ntc — отверстие в дуге для нервного тяжа; ntc — ямка для спинной струны; pz — zygaporphysis posterior; t — tuberculum для ребра; tp — processus transversus. (По Уиллистоу.)

для нерва и кровеносных сосудов на задней (или внутренней) стороне плечевой кости, близ ее дистального конца. Такое образование существует у всех примитивных рептилий (рис. 107 В), а из амфибий — только у одного типа.

У *Seymouria carpus* и *tarsus* все еще сохраняют все элементы, существовавшие у наиболее примитивных амфибий. Кисть и стопа имеют по пяти пальцев, в противоположность всем типам амфибий, за исключением самых примитивных. Фаланговая формула для кисти: 2—3—4—5—3, а для стопы:

2—3—4—5—4, что типично для пресмыкающихся (ср. рис. 213 А и 214 А); амфибии же, насколько это нам известно, всегда имеют меньшее число фаланг.

Нетрудно видеть, что *Seymouria* отличается от примитивных амфибий лишь немногими признаками. Единственным надежным критерием для отнесения ее к тому или иному классу было бы для нас знание онтогенетического развития этого животного, но об этом мы, конечно, ничего не знаем. Это маленькое пресмыкающееся так близко по своему строению к амфибиям, что иногда ее относят к этому последнему классу. Однако имеющиеся данные, — правда, не имеющие решающего значения, — говорят в пользу того, что в действительности это — примитивное пресмыкающееся, которое лишь немного отошло от родоначальной группы амфибий.

Тип строения, который представлен родом *Seymouria*, испытал огромные изменения в пятнадцати, приблизительно, отрядах пресмыкающихся. Развитие двуногих животных из четвероногих и эволюция летающих форм, а также многих морских типов, обусловили поразительные изменения

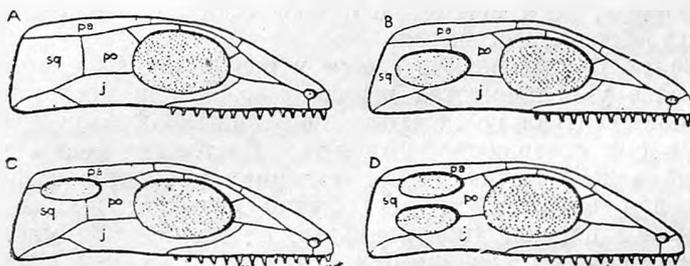


Рис. 109. Черепа рептилий сбоку. Схема, показывающая различные типы височной впадины. А — отверстия нет, — «анапсидный» тип черепа. В — нижняя впадина, postorbitale и squamosum смыкаются над отверстием, — «синапсидный» тип. С — верхняя впадина, postorbitale и squamosum встречаются под отверстием, — «парапсидный» тип. D — присутствуют обе впадины, — «диапсидный» тип. j — jugale; pa — parietale; po — postorbitale; sq — squamosum.

в общей организации их тела. Здесь мы рассмотрим в общих чертах некоторые из главных направлений эволюции.

Череп пресмыкающихся. Череп у рептилий в процессе эволюции становится, вообще говоря, постепенно более высоким и более узким (в противоположность уплощению, наблюдаемому у земноводных). Иногда в нем исчезают многие из кожных кроющих элементов. Здесь наблюдается редукция, а затем и исчезновение supratemporale и intertemporale, а позже и tabularia и кожных supraoccipitalia. Пинеальное отверстие может отсутствовать, а кости, расположенные вокруг глазниц, могут обнаруживать значительные вариации. Ушная вырезка исчезает или строение ее значительно видоизменяется. С удалением этой вырезки opisthoticum сильнее вытягивается вбок, более эффективно укрепляя заднюю часть черепа (ср. рис. 114 D).

Особо следует отметить интересный ряд изменений в височной области черепа. Височные мускулы, которые закрывают челюсть, прикрепляются к костям, кроющим эту область, снизу. Когда мускул отходит от широкой костной пластинки, то работа его, надо полагать, облегчается в том случае, если возникает «окно» (fenestra), через которое мускул может выдвигаться при его сокращении. В связи с этим, как мы видим, у большинства более новых форм рептилий в височной области имеются впадины или «окна» (fenestrae), находящиеся между различными костями. Эти fenestrae сильно варьируют в зависимости, повидимому, от различного развития височных мускулов (рис. 109). Часто имеется лишь одно отверстие. В некоторых случаях оно находится высоко и ограничивается снизу чешуйчатой (squamosum) и заднеглазничной костью (postorbitale), в других случаях (у звероподобных форм) оно расположено низко на боковой стороне черепа, и только

что упомянутые две кости соприкасаются одна с другой над отверстием. Эти два типа отверстий называются верхней и боковой височными впадинами. У многочисленных типов (например крокодилы, динозавры) могут присутствовать оба отверстия, причем заднеглазничная кость соприкасается с чешуйчатой между этими двумя отверстиями.

Многие вариации наблюдаются в строении нёба. У некоторых типов нёбные кости могут срастаться в почти сплошную пластинку. В некоторых группах внутренние ноздри (хоаны) иногда перемещаются назад от своего первоначального переднего положения с возникновением костного помоста, — вторичного твердого нёба. В противоположность амфибиям, мозговая коробка всегда хорошо окостеневает, и затылочный мыщелок почти всегда остается одиночным. В нижней челюсти в различных случаях могут исчезать один-два элемента. Озубление в огромной степени варьирует в зависимости от приспособления к питанию растениями и беспозвоночными животными. Препрежнее расположение на нёбе зубов и ямок никогда не встречается, за исключением немногих примитивных типов, примером которых может служить *Seymouria*, хотя некоторые формы (как ихтиозавры) могут иметь зубы лабиринтообразного строения.

Осевой скелет. В позвоночном столбе у рептилий наблюдается редукция *intercentra*. Уже у большинства пермских форм они представляют собою лишь маленькие вентрально лежащие полулунные образования, а у мезозойских типов они совершенно исчезают. Настоящие *centra* удлиняются. Первоначально они вогнуты на обоих концах (являются амфицельными), но отверстие для спинной струны обычно исчезает; иногда концы тел позвонков бывают плоские (платицельные позвонки). Во многих случаях между соседними *centra* развиваются сочленения, причем один конец вогнут, а другой — выпуклый — входит в эту вогнутость. Для обозначения подобных соотношений применяются различные термины. Если, например, позвонок вогнутый спереди, а выпуклый сзади, то его можно назвать процельным; при обратном соотношении он называется опистоцельным.

Ребра сильно варьируют по своему строению (ср. рис. 123, 149, 198). Места прикрепления двух головок могут перемещаться, иногда ребра становятся одноглавыми. С развитием у большинства настоящей шеи, ребра могут здесь укорачиваться или даже исчезать, и возникает хорошо выделяющаяся шейная область. В противоположность амфибиям, почти всегда имеется два или более крестцовых позвонка. Кроме продолжения обыкновенных ребер в вентральную сторону, пресмыкающиеся часто имеют особые образования, называемые «брюшными (абдоминальными) ребрами». Это — тонкие, вытянутые в длину, кожные окостенения, расположенные вдоль брюха V-образными рядами. Эти образования являются, по видимому, последними остатками прежних рыбьих чешуй, которые у амфибий были развиты в том же положении на нижней стороне тела. Пресмыкающиеся покрыты чешуями (в противоположность земноводным), но чешуи эти являются в действительности роговыми щитками (хотя под ними часто развиваются костные пластинки) и не гомологичны чешуям рыб.

Конечности. В строении конечностей наблюдается, конечно, большое разнообразие. В очень ранней стадии истории рептилий в плечевом поясе происходит эволюционный процесс редукции и исчезновения *cleithrum* (оно встречается лишь у немногих триасовых форм и никогда не присутствует у ныне живущих); могут исчезать также и другие кожные элементы. У большинства пресмыкающихся первичный пояс представлен лопаткой и единственным коракоидом (*procoracoideum*), но в одной крупной группе (звероподобные пресмыкающиеся) к этим элементам присоединяется второй, задний коракоид (*coracoideum*) (рис. 187). Характерная для примитивных форм серповидная гленоидная (суставная) ямка исчезает к концу перми. Никогда не наблюдается какое-либо изменение в числе тазовых костей, но во многих случаях может возникать «окно» в вентральной пластинке, в связи с развитием большого мускула задней конечности, — явле-

ние, которое можно сравнить с упомянутым уже развитием впадины (fenestra) в черепе (ср. рис. 116 C, 132 B, 211 B и C).

Кости конечностей в процессе эволюции, вообще говоря, становятся гораздо тоньше, чем у примитивных форм; наблюдается разнообразие в их строении, связанное с различными способами передвижения. В плечевой кости обычно исчезает foramen entepicondylare, характерное для примитивных рептилий, но часто развивается foramen ectepicondylare на наружной стороне дистального конца кости (рис. 210 B и C). В carpus и tarsus (ср. рис. 213 A и 214 A и т. д.) из центральных и срединных (медиальных) элементов редко присутствует более одного; обычно исчезают последние (наружные) дистальные carpale и tarsale. На задней ноге почти всегда пропадает tibiale, причем остается лишь два проксимальных элемента, которые часто называются, как у млекопитающих, «astragalus» и «calcaneum». Число фаланг пальцев, вообще говоря, замечательно постоянно. Наружный палец, особенно в задней ноге, часто отклоняется под углом и может исчезать.

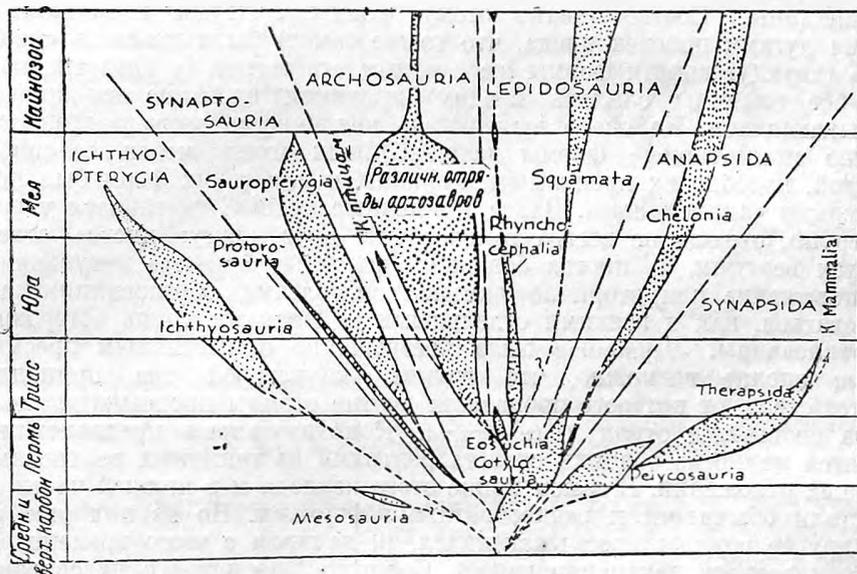


Рис. 110. Филогения рептилий (архозавры показаны особо на рис. 162).

Радиация рептилий (рис. 110). Самые древние известные нам остатки рептилий встречаются в верхнекаменноугольных отложениях. Из этих отложений мы знаем лишь немногочисленные образцы; но ископаемые карбона знакомы нам только из отложений болот, и мы ничего не знаем о тогдашней фауне более высоких и более сухих областей, где, быть может, уже существовали многочисленные пресмыкающиеся. К концу верхнекаменноугольного времени и к началу перми относятся отложения более наземного (засушливого) типа (Red beds, или красноватая толща), которые в изобилии содержат рептилий, включая сюда не только такие примитивные формы, как *Seymouria*, но и более прогрессивные типы. Земноводные продолжали иногда существовать во множестве, но задолго до конца пермского периода они были отсечены на задний план, и развернулась адаптивная радиация рептилий. Почти все известные группы пресмыкающихся появились до конца триаса. В юре и мелу представители этих групп становились крупнее, многочисленнее и разнообразнее. К концу мела, однако, обширные отряды пресмыкающихся стали клониться к упадку, а начало кайнозоя отмечено отсутствием господствующих групп рептилий и адаптивной радиацией млекопитающих. В кайнозое переходят лишь немногие группы рептилий: ящерицы, змеи, черепахи, крокодилы и представитель клювоголовых — *Sphenodon*.

Число отрядов, между которыми разными авторами распределяются эти разнообразные типы рептилий, колеблется от пятнадцати до двадцати и более. Нет оснований думать, что все эти отряды произошли прямо и самостоятельно от основания ствола рептилий, и различные ученые пытались соединить крупные группы предположительно общего происхождения в подклассы или надотряды. Трудно выбрать надлежащую основу для подобной классификации; наиболее заметные отличия между группами заключаются в неодинаковом строении конечностей и других наружных частей, которые тесно связаны с приспособлениями к окружающей среде и, следовательно, не могут считаться надежным основанием для подразделения (например, вполне естественно, что у всех морских рептилий развиваются ластовидные ноги, но здесь мы имеем лишь конвергентное приспособление, а не истинное родство). Давно уже высказывалась мысль, что более надежным критерием является характер височных впадин, и на этом-то признаке преимущественно основываются попытки выяснить филогению рептилий. Прежде думали, что первоначально все пресмыкающиеся имели две височных впадины. Соответственно этому формы с двумя впадинами (или с двумя дугами поперек виска, что то же самое) были названы «диапсидными» (двухдуговыми); формы же с одним отверстием (у которых, как думали, обе впадины слились в одну) получили название «синапсидных» пресмыкающихся. Но скоро выяснилась неудачность этого подразделения. Истинно примитивные формы должны были иметь череп со сплошной крышкой, подобно их предкам из амфибий, и для таких форм был предложен термин «анапсидные». Далее, одиночные «окна», имеющиеся у различных групп, отнюдь не всегда гомологичны друг другу: иногда отверстие является верхним, а иногда боковым; височные fenestrae могут изменять свое положение или вторично замыкаться. Этими образованиями можно пользоваться, как и всякими отдельными признаками, лишь осторожно.

Котилозавры. *Seymouria* была чрезвычайно примитивным пресмыкающимся; вполне возможно, что группа, к которой она принадлежит, есть тот ствол, от которого произошли другие отряды пресмыкающихся. Эта группа составляет отряд *Cotylosauria*. К котилозаврам предположительно относятся немногие обломки скелета рептилий из типичных верхнекаменноугольных отложений. В самом конце этого периода и в нижней части перми они стали обычными и разнообразными формами. Но из них уже развились другие группы пресмыкающихся, и, начиная с этого времени, значение котилозавров неизменно падает. Сравнительно немного их сохранилось в верхней части перми, а к верхнему триасу группа совершенно вымерла, уступив место более прогрессивным типам.

Котилозавры, как примитивные предки любой другой группы животных, с трудом поддаются определению; они характеризуются главным образом присутствием особенностей примитивного и сравнительно неспециализированного строения, отсутствием особенностей, встречающихся у их потомков. Верным критерием является то обстоятельство, что череп не имеет впадин (fenestrae) в височной области. Поэтому котилозавры могут быть отнесены к подклассу *Anapsida*, в который следует, быть может, включить и черепах.

Конечности котилозавров обычно коротки и толсты, кисть и стопа вообще мало изменены. Кожный плечевой пояс обыкновенно развит полно и cleithrum часто имеет значительную величину. Обычно имеется два крестцовых позвонка. В черепе ушная вырезка может быть сильно измененной или совсем исчезнуть; редукция элементов черепа незначительна. В строении позвоночника у всех почти котилозавров имеется характерная особенность, которую они отличаются от подавляющего большинства всех прочих групп рептилий. Эта особенность состоит в том, что нервные дуги очень широки и выпуклы, и они имеют значительно отдаленные одна от другой зигапофизы с горизонтальными сочленовными поверхностями.

Среди этих примитивных рептилий, несмотря на некоторые общие признаки обычно примитивного характера, наблюдаются столь значительные колебания в строении, что некоторые ученые рассматривают котилозавров

как особый надотряд. Мы не присоединимся здесь к этому крайнему мнению и примем классификацию, которая группирует этих животных в немногие подотряды, выделенные на основе морфологии типичных форм.

Уже описанная нами *Seymouria* была чрезвычайно примитивным пресмыкающимся и может быть принята в качестве типа группы *Seymouriamorpha*, которая, можно думать, представляет основной ствол рептилий и характеризуется такими архаическими чертами, как большие intercentra, единственный крестцовый позвонок и в особенности сохранение типичной для земноводных ушной вырезки. Эта группа переживала свой расцвет, надо думать, в каменноугольном периоде, но из типичных отложений этого периода мы имеем лишь небольшое количество обломочных остатков рептилий. Один представитель этой группы найден в верхней части угленосной свиты Богемии (Чехо-Словакия); *Seymouria* найдена в нижней перми, а более поздние представители существовали, повидимому, в пределах СССР в верхнепермские времена. Эти архаические формы, вероятно, были скоро вытеснены своими более прогрессивными и разнообразными потомками. [К этой группе относится род *Kotlassia* из верхнепермских отложений Северной Двины].

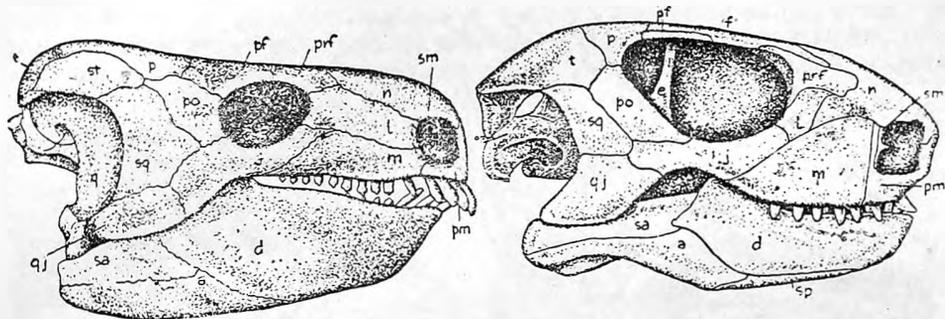


Рис. 111. Черепа диадектоморфных котилозавров. Слева — *Diadectes* из нижней перми Америки. Длина черепа — около 20 см. Справа — *Procolophon* из нижнего триаса Южной Америки. Длина черепа — около 5 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А — по Уиллистону, В — по Уотсону.)

Diadectomorpha. Примитивные котилозавры были, как полагают, плотоядными; вскоре роль пожирателей мяса животных перешла, повидимому, к звероподобным пресмыкающимся, о которых нам еще придется говорить; большинство же пермских котилозавров состояло из травоядных или питавшихся моллюсками форм.

Довольно характерным представителем одной боковой линии котилозавров, а именно — *Diadectomorpha*, были *Diadectes* и его родичи из нижней перми Северной Америки и Европы. *Diadectes* (рис. 111 А и 107 А — С) был довольно крупной формой, длиной около 1,5 м. В строении туловища и конечностей это животное имело много черт сходства с *Seymouria*. Но череп сильно изменился, в особенности в области ушной вырезки. Присутствие ушной вырезки понижало прочность связи нижней челюсти с черепом через посредство квадратной кости. Упрочнение челюстного сочленения достигалось у этой формы перемещением всего челюстного сочленения вперед, причем квадратная кость заняла вертикальное положение под височной областью. Следствием этого было сильное увеличение ушной вырезки, которая стала широко открытой снизу.

Кроме того, эти типы характеризуются развитием щечных зубов, расширенных в поперечном направлении и несущих по нескольку зубцов, что, вероятно, является приспособлением для питания такими беспозвоночными животными, как небольшие моллюски.

Более прогрессивный тип, который, повидимому, близко родственен диадектидам, хотя и не происходит непосредственно от этих последних, представляют парейзавры средней и верхней перми Европы и Африки

(рис. 112). Это были самые крупные из котилозавров, достигавшие приблизительно 3 м в длину. С увеличением тела возникают трудности, связанные с поддержанием тяжести этого последнего. Для такого большого животного было бы физически невозможно ходить, если бы его конечности были раздвинуты в стороны, и в связи с этим мы видим, что у парейазавров конечности испытали вращение внутрь, в сторону тела, и заняли более вертикальное положение. Это изменение в положении сопровождалось изменениями в костях конечностей, подобными тем изменениям, которые, как мы увидим, наблюдаются у рептилий-предков млекопитающих. Если у большинства котилозавров ноги имели весьма примитивное строение, то у парейазавров они испытывают значительные изменения; например, пятый палец во многих случаях испытывал редукцию или исчезал.

Череп был очень велик и своеобразен, часто с мелкими бугорками или роговидными выступами. Расположенные вдоль краев рта зубы были зубчатые и листообразные, а на нёбе были ряды маленьких зубов. Ушная вырезка, на первый взгляд, как будто отсутствует. В действительности же она существовала и была велика, но была покрыта снаружи сильно разви-

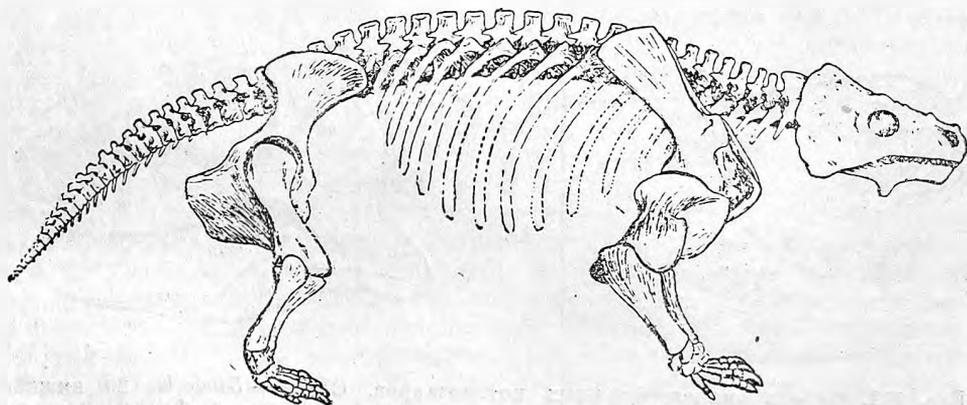


Рис. 112. Скелет среднепермского парейазавра *Bradysaurus*. Длина — около 2,4 м. (По Бруму.)

тыми в этой области костями, так что она была открытой кзади. Эти формы были малоподвижными и безобидными травоядными животными; для защиты им обычно служили костные пластинки, усаженные вдоль спины.

В среднепермских пластах Южной Африки было найдено много остатков парейазавров, как, например, *Bradysaurus*; скелеты часто оказывались полными и ориентированными спиной кверху; в таком положении они, надо полагать, затонули в болотах. В том же пермском периоде, но позже, они появились и в Европе, однако тогда они были малочисленнее, обычно менее крупные и имели более тяжелый панцырь. Вымирание парейазавров к концу периода было вызвано, быть может, конкуренцией со стороны более совершенных травоядных рептилий и развитием среди рептилий хищников различных типов.

[В верхнепермских отложениях Северной Двины были найдены остатки парейазавров рода *Scutosaurus*, — неуклюжих животных, у которых тело было покрыто костными шишками.]

Последней группой *Diadectomorpha* и вообще всех котилозавров является та группа, в которую входит *Procolophon* (рис. 111 В) и его родичи из нижнего триаса. Это были мелкие пресмыкающиеся, длиной обычно в 30—60 см, с довольно тонкими конечностями. Подобно другим членам этого подотряда, *Procolophon* питался, повидимому, беспозвоночными животными или растениями и имел вытянутые в поперечном направлении щечные зубы. Ушная вырезка была развита исключительно сильно. Будучи меньше и подвижнее парейазавров, они были лишены панцыря для защиты против хищников. В нижнетриасовых отложениях они встречаются в относитель-

но большом количестве, но к концу периода эти последние представители котилозавров исчезают.

Captorhinomorpha. Однако уже в нижней перми появилась гораздо более прогрессивная группа котилозавров. — *Captorhinomorpha*, типичными представителями которых являются *Captorhinus* (рис. 114) и *Labidosaurus*

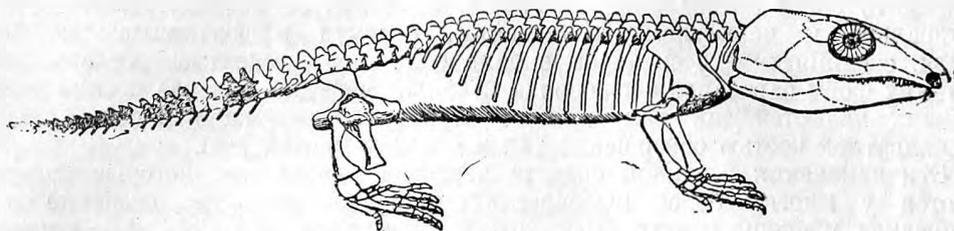


Рис. 113. *Labidosaurus*, прогрессивный нижнепермский котилозавр. Оригинал имеет около 40 см в длину. (Из Уиллистона.)

(рис. 113). Это были мелкие формы, длиной не более 30—60 см. Посткраниальный скелет их был в основном похож на скелет прочих котилозавров, только конечности были сравнительно тонки; присутствовали почти все элементы примитивного черепа. Озубление было специализированное, щечные зубы располагались несколькими тесно сближенными рядами, а зубы,

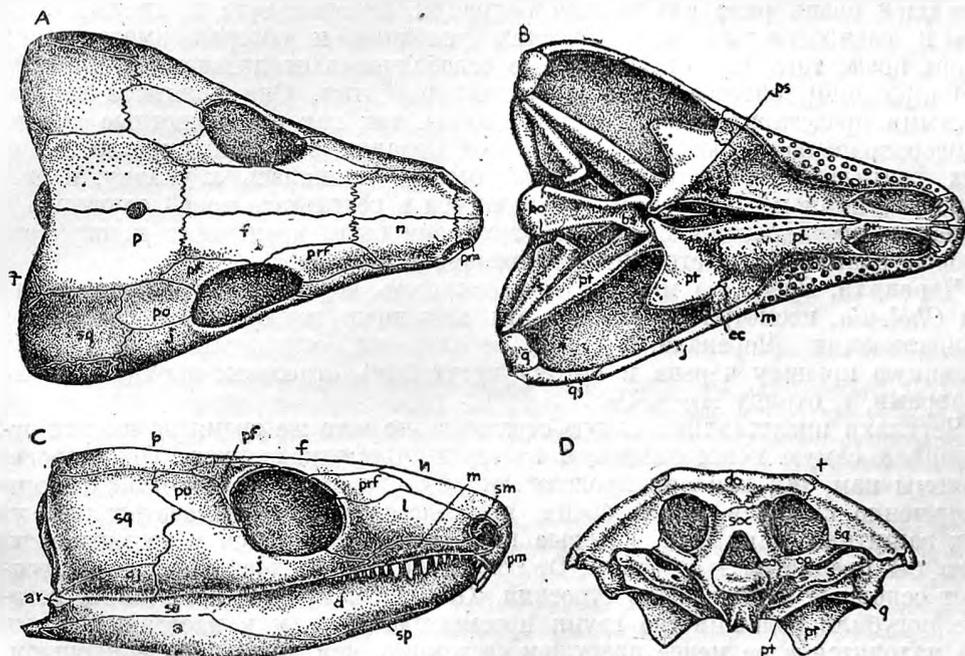


Рис. 114. *Captorhinus*, прогрессивный котилозавр. А — вид с дорзальной стороны, В — с вентральной стороны, С — сбоку, D — со стороны затылка. Длина оригинала около 7 см. Объяснения сокращений см. под рис. 86. (По данным Кейза, Сущвина и Грегори.)

находившиеся у кончика морды, были длинные и нависающие; все это указывает на приспособление для захватывания и раздробления мелких моллюсков. Формы эти жили, по всей вероятности, вдоль побережий пермских морей.

В черепе имеется одна замечательная прогрессивная особенность, а именно — ушная вырезка совершенно отсутствует; задний край черепа образует непрерывную линию от вершины до квадратной кости; это обме-

чивало прочное прикрепление нижней челюсти. Как это видно, если смотреть сзади, все построение черепа стало теперь гораздо более прочным, чем прежде. *Opisthotica*, которые латерально соединяют мозговую коробку с кожной крышкой, прежде должны были неизбежно тянуться кверху, а также вбок, заканчиваясь у *tabularia*; ушная вырезка не позволяла им проходить более латерально. Теперь, однако, эти элементы протягиваются латерально к челюстному сочленению, образуя эффективные боковые связи, соединяющие весь череп в одно сплошное компактное образование. У таких форм барабанная перепонка лежала, очевидно, как раз позади угла нижних челюстей, так как длинное стремечко выступало и сочленялось с квадратной костью совершенно так же, как у многих рыб.

Эти изменения в ушной области черепа подобны тем, которые наблюдаются у многих более высокообразованных групп рептилий, особенно же у предков млекопитающих. Высказывалось мнение, что *Captorhinus* и его родичи были предками звероподобных типов. Это, быть может, и недалеко от истины, но известные нам *Captorhinidae*, повидимому, уже сделались специализированными формами, приспособленными к питанию моллюсками, а примитивные звероподобные пресмыкающиеся были их современниками.

Рассмотренные уже выше разнообразные котилозавры в большинстве своем не были предками более поздних типов пресмыкающихся. Они, повидимому, представляют лишь часть рептилий, развившихся в результате происшедшей очень рано адаптивной радиации, которая вела к приспособлению к разнообразным экологическим условиям и которая имела место вскоре после того, как эти животные освободились от древнего, свойственного амфибиям, способа индивидуального развития. Они являются весьма важными представителями пермской фауны, так как эти животные вместе со звероподобными формами составляют подавляющее большинство пермских рептилий. Но их важная роль быстро клонилась к упадку, и они скоро уступили место формам, развившимся в результате новой адаптивной радиации пресмыкающихся; среди этих форм были представители отрядов, которые заняли господствующее положение в мезозое.

Черепahi. Здесь же мы можем рассмотреть черепах, составляющих отряд *Chelonia*, несмотря на то, что эти животные имеют явные признаки специализации. Черепahi, по всей вероятности, сохранили примитивную сплошную крышку черепа и потому могут быть отнесены, наряду с котилозаврами, к отряду *Anapsida*.

Черепahi представляют самую странную, но в то же время во многих отношениях самую консервативную из групп пресмыкающихся. Они хорошо знакомы нам, так как они продолжают еще существовать; но если бы они совершенно вымерли, то их броня, являющаяся самым замечательным из всех защитных панцирей, которые когда-либо появлялись у четвероногих, была бы предметом изумления. От триаса до наших дней черепахи сохраняют основные черты своего строения. Они пережили все испытания, которые погубили большинство групп пресмыкающихся, и в настоящее время они находятся в не менее цветущем состоянии, чем когда-либо в прошлом.

Панцирь черепахи. Панцирь (рис. 115) обыкновенной современной черепахи состоит из двух слоев: роговых щитков, заменяющих на поверхности обычные чешуи рептилий, и лежащих ниже костных пластинок. Очертания роговых щитков не совпадают по своему расположению с очертаниями костей; вообще расположение бывает чередующееся, что упрочивает все это сложное образование. Роговые щитки не сохраняются в ископаемом состоянии, хотя очертания их часто обозначены бороздками на подстилающих их костях.

Костная броня может быть разделена на спинной щит — *sacra* и брюшной — *plastron*. Посредине карапакса идет ряд из восьми невральных пластинок *neuralia*, сросшихся с невральными дугами лежащих под ними позвонков. Справа и слева от этих пластинок имеется по одному ряду длинных пластинок, также по восьми в каждом ряду; эти пластинки сра-

стаются с восемью лежащими под ними ребрами, и потому называются реберными, или *costalia*. Вдоль края спинного щита расположено кольцо небольших костных элементов, называемых *marginalia*. Кроме того, в среднем ряду могут присутствовать еще особый затылочный элемент — *nuchale*, впереди *neuralia*, и два задних элемента — *pygalia*, позади *neuralia*.

Брюшной щит — *plastron* — состоит из гораздо меньшего числа элементов. Близ переднего конца находится срединная пластинка, называемая *entoplastron*. Остальные элементы — парные; перечислим их, начиная спереди: *epiplastra*, *hyoplastra*, затем у некоторых примитивных форм одна или две пары *mesoplastra*, далее *hypoplastra* и *xiphiplastra*.

Панцирь широко открыт спереди для втягивания головы и передних ног, а также позади для задних ног и короткого хвоста.

Можно думать, что, по крайней мере, в сагарах возник вследствие развития новых пластинок кожных костей.

Такие пластинки развиты у многих крокодилов и у некоторых ящериц, а также существовали и у представителей других вымерших групп. Черепахи отличаются от этих форм консолидацией пластинок в сплошной компактный покров. Что же касается *plastron*, то возможно, что тут не было надобности в каких-либо новых элементах. Препонимание чешуи рыб сохранились у многих пресмыкающихся в виде так называемых «брюшных ребер». Возможно, что *plastron* черепах возник главным образом вследствие расширения и консолидации этих элементов. Что касается передней части пластрона, то интересно отметить, что парные *epiplastra* внутри сочленяются с лопаткой, наподобие ключиц обыкновенных рептилий, а находящийся между ними непарный *entoplastron* занимает положение межключицы. Таким образом, передние элементы щита представляют, кажется, прежний кожный плечевой пояс.

Скелет тела. Позвоночный столб, конечно, сильно видоизменен в связи с развитием панциря. Хвост короткий и легко втягивается. Имеется два крестцовых позвонка, впереди которых находится лишь десять туловищных позвонков, причем эти последние все, за исключением первого, неподвижно прикреплены к срединным пластинкам панциря. В связи с этим тело значительно укорочено; по всей вероятности, исчезло около дюжины позвонков. Существует восемь ребер, которые, как уже было сказано, срастаются с нижней стороной реберных пластинок; это сращение, а также сращение невральных дуг со срединными элементами, эффективно укре-

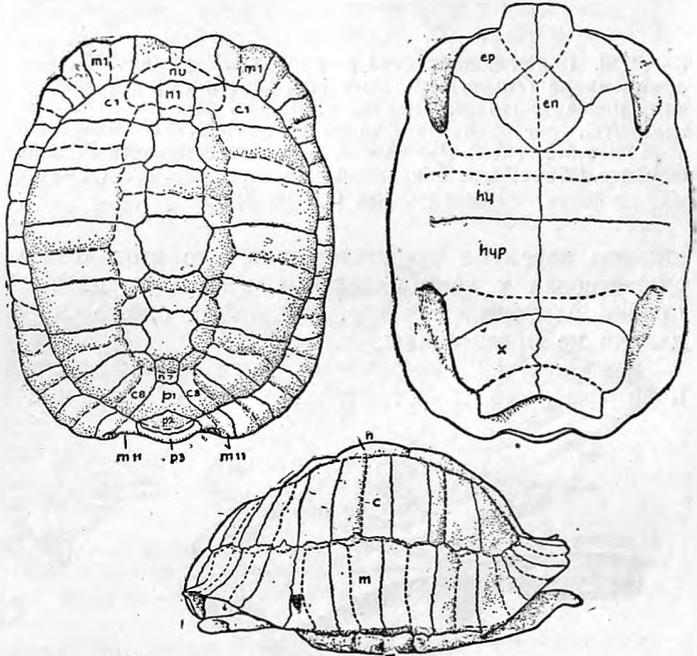


Рис. 115. *Testudo ammon*, гигантская черепаха из нижнеэоценовых отложений Египта. Сагарах (слева сверху), *plastron* (справа сверху) и вид сбоку. Рисунок показывает строение панциря черепах. Швы показаны сплошными линиями; очертания лежащих выше роговых щитков — прерывистыми линиями. Костные элементы сагарах: *c* — реберные пластинки; *m* — маргинальные пластинки; *n* — невральные пластинки; *m* — *nuchale*; *p* — *pygale*. *Plastron*: *en* — *entoplastron*; *ep* — *epiplastra*; *hy* — *hyoplastra*; *hyp* — *hypoplastra*; *x* — *xiphiplastra*. Оригинал имеет в длину около 1 м. (По Эндрьёсу.)

пляет панцырь. В области шеи имеется восемь шейных позвонков; у современных форм, голова которых втягивается в панцырь, эти позвонки имеют очень сложное устройство сочленений.

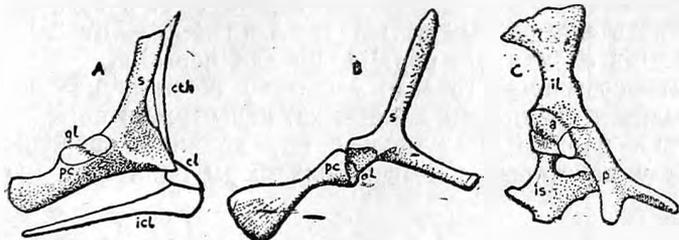


Рис. 116. Пояса конечностей у черепах. А — плечевой пояс примитивной *Triassochelys*. Пояс еще близок к примитивному типу пояса рептилий; имеется *cleithrum*, показаны кожные элементы, составляющие часть пластрона. В — плечевой пояс *Testudo laticincta* (мел). С — тазовый пояс олигоценовой *Testudo laticincta*. Объяснение сокращений см. под рис. 107. (А — по Иекелию, В и С — по Хей.)

Конечности. Конечности и пояса имеют довольно своеобразное строение; этого мы и должны были бы ожидать у животного, заключенного в броню. Конечности растопырены в стороны, вследствие чего расстояние между стопами каждой пары велико, а шаг короток; этим черепахи очень напоминают котилозавров. Не

лишено вероятия предположение, что этот «старинный» способ хождения существовал у данной группы уже при первом появлении панцыря и прочно закрепился у нее. В деталях своего строения конечности, однако, далеко не примитивны.

В плечевом поясе кожные кости вошли в состав пластрона. Первичный пояс (рис. 116 В) есть трехлучевое образование с гленоидной впадиной

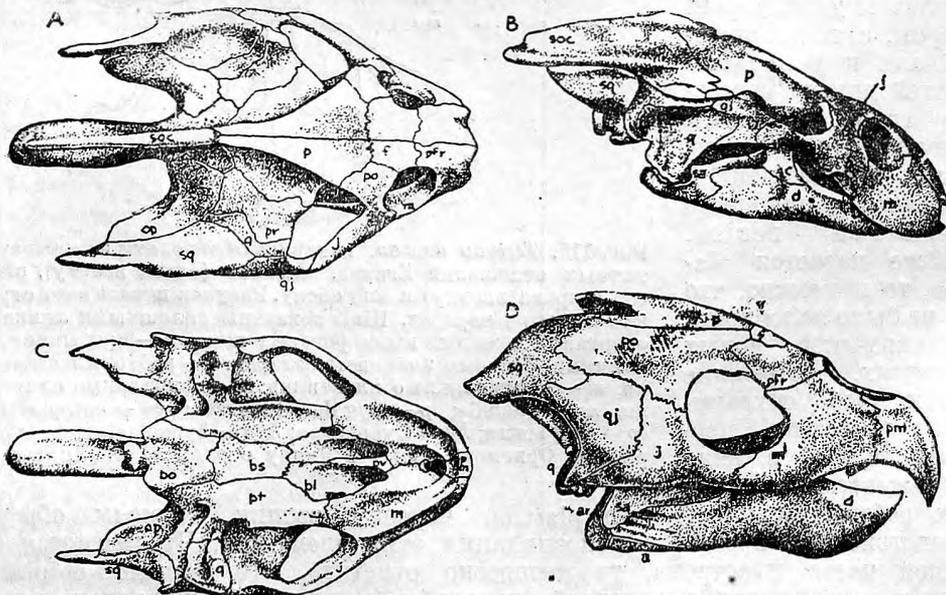


Рис. 117. Черепа черепах. А — вид сверху, В — сбоку, С — снизу черепа *Amyda tritor*, эоценовой черепахи из *Trionychidae*, нижняя челюсть восстановлена по родственному виду. Длина черепа — около 15 см. D — боковой вид *Archelon*, меловой морской черепахи. Длина черепа — около 75 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А — С по Хей, D — по Виланду.)

в месте соединения ветвей; лопатка имеет тонкую восходящую ветвь и длинный выступ, идущий вниз до соприкосновения с ключицами (*epiplastr*); третья ветвь является одиночный коракоид. В тазовом поясе (рис. 116 С) значительная часть вентральной области занята большим отверстием (или *fenestra*), которое почти полностью отделяет лобковую кость от седалищной. Ноги обычно сильно специализированы; особенно замеча-

тельна довольно необычная среди пресмыкающихся общая редукция числа фаланг пальцев, так что фаланговая формула никогда не превышает 2—3—3—3—3.

Череп (рис. 117). Череп тоже является высокоспециализированным во многих отношениях. Современные черепахи совершенно лишены зубов, функцию которых берет на себя роговой «клюв» (роговой слой чехлом покрывает края челюстей). Нёбные кости срослись и соединились, представляя прочное образование, совершенно отличное от такового у примитивных рептилий. Крышка черепа уже не прободена отверстием для пинеального глаза, и две наружные ноздри имеют общее костное отверстие. Исчез ряд элементов: не только кожные supraoccipitalia и tabularia и два височных элемента, отсутствующих почти у всех описываемых далее типов, но также и postfrontalia, lacrimalia и обыкновенно даже nasalia. Довольно загадочным во многих отношениях является строение височной области. У многих форм большая часть этой области лишена кожных костей. Образующееся таким образом углубление не есть настоящая височная впадина, так как она не имеет задней дуги из поверхностной кожной кости. Повидимому, здесь имела место просто редукция задней части крышки черепа. С этой точки

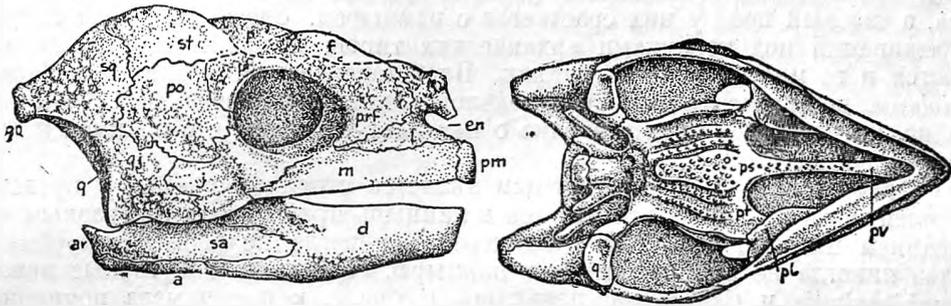


Рис. 118. Череп *Triassochelys*, примитивной триасовой черепахи, еще сохраняющей зубы. Вид сбоку и снизу. Длина оригинала — около 13,3 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Иекелю.)

зрения черепахи являются по существу анапсидными рептилиями и должны быть связаны с котилозаврами. Высказывалось мнение, что эта впадина некогда была настоящим височным отверстием и что впоследствии ее задний край исчез; но некоторые нынешние черепахи имеют череп с сплошной крышкой и то же самое наблюдается у древнейших известных нам ископаемых.

Примитивные черепахи. Предшествующее описание основано на черепахах сравнительно нормального строения. Древнейшие формы были найдены в триасовых отложениях; такая форма, как *Triassochelys*, представляет во многих отношениях более примитивный тип. Тут уже присутствовали все элементы брони черепах последующих времен, и расположение этих элементов было в основном таким же, как у более новых форм. Кроме того, присутствовало несколько пар mesoplastra, — промежуточных элементов пластрона, отсутствующих у современных черепах северных материков. Конечно, вероятно, не могли втягиваться в панцырь, но они до известной степени защищались рядом щитов, выступающих за пределы нормальной краевой (маргинальной) области. Голова и хвост также были лишены способности втягиваться и были покрыты шипами. Пояса конечностей были довольно примитивны, особенно плечевой пояс (рис. 116 А). Ключицы и межключица уже вошли в состав пластрона, но ясно показывают свой первоначальный характер; может быть, имелось даже небольшое cleithrum. У большинства этих примитивных форм таз срастался как с карапаксом, так и с пластроном. В черепе (рис. 118) еще присутствовали носовые кости; височная область была полностью покрыта костями, а наиболее замечательной особенностью является то, что на нёбе имелись крошечные зубы, хотя уже, повидимому, развился роговой «клюв».

Эти триасовые формы были примитивными представителями древнейшей группы черепах подотряда *Amphichelydia*, который включает в себя господствующие формы мезозоя. Сюда относится ряд семейств, которые во многих отношениях отличаются друг от друга. Зубы были обнаружены только у *Triassochelys*, а юрские формы были по многим признакам ближе к новейшим, но черепахи этой группы сохраняли *mesoplastra* до своего окончательного исчезновения в эоцене.

Pleurodira. Наиболее прямыми потомками этих архаических черепах являются члены подотряда *Pleurodira* («бокошейных» черепах). Отличительной чертой мезозойских форм, входивших в предыдущий подотряд, была неспособность (указываемая строением шейных позвонков) втягивать голову внутрь панциря. Этой способностью обладают *Pleurodira*, но у них, в противоположность большинству нынешних черепах, голова втягивается боковым сгибанием шеи.

Хотя *Pleurodira* существовали на северном полушарии в меловое и эоценовое времена, но ныне их распространение ограничено тремя южными материками. Они представляются во многих отношениях мало изменившимися преемниками мезозойских форм; например, они часто имеют *mesoplastra*, а тазовый пояс у них срастается с панцирем. Здесь мы имеем случай переживания под тропиками архаических типов; подобные случаи наблюдаются и во многих других группах. Плейстоценовая австралийская форма *Miolania* достигала весьма значительной величины; череп ее изучен неполно, но некоторое представление о нем дает тот факт, что он имел в ширину около 60 см.

Cryptodira. Более прогрессивным является отряд *Cryptodira*, у представителей которого голова втягивается в панцирь прямо назад S-образным изгибанием шейного отдела. У этих черепах никогда не бывает *mesoplastra*, а таз никогда не прикрепляется к панцирю. Формы, промежуточные между *Amphichelydia* и *Cryptodira*, появились в юре, а к концу мела появились типичные *Cryptodira*, которые с этого времени становятся господствующими в северных областях и поселяются также и в морях.

Лучше всех известны в настоящее время группы, представителями которых могут служить *Testudo* (рис. 115) и *Emys*. Многие из этих форм являются вполне наземными, а другие — болотными черепахами. Спина может быть сильно выпуклой, особенно у наземных форм; у всех очень хорошо окостеневают и карапакс и пластрон. Остатки этих форм весьма обычны в большинстве горизонтов третичных отложений. К этой группе относится ряд видов очень крупных черепах, которые были найдены на разных изолированных островах, где отсутствие наземных врагов защищало черепах еще лучше, чем панцирь.

Болотные черепахи типа *Dermatemys*, ныне живущие лишь в Америке, но в ископаемом состоянии известные в третичных отложениях также и Старого Света, довольно близки к только что упомянутой группе и отличаются от этой последней преимущественно своим более водным образом жизни, своей более приплюснутой формой и своими несколько веслообразными конечностями. Их тип местообитания, вероятно, является типом местообитания примитивных черепах вообще и указывает на начало приспособления к водному образу жизни, происшедшего во многих семействах черепах.

Одна из ранних стадий приспособления к водной жизни иллюстрируется родом *Chelydra* и родственными ему черепахами, — речными формами, ныне живущими только в Северной Америке и Ост-Индии, но имевшими, повидимому, широкое распространение на северных материках в миоценовое время.

Вполне приспособились к водной жизни многие морские черепахи. Ряд таких форм появился в мелу; некоторые живут в океанах в настоящее время. Из ископаемых форм наилучше известны *Protostega* и родственной ей *Archelon* (рис. 117 D и 119) из меловых отложений. Эти древние морские черепахи были крупными формами, достигавшими свыше 3,5 м в длину. Наземные черепахи редко бывают крупными; в водной же среде моментов,

не благоприятных для увеличения тела, конечно, меньше: в воде тяжелое тело поддерживать легче, чем в воздушной среде. Однако тяжелый панцырь черепахи сильно увеличивает удельный вес, а следовательно, и расход энергии, необходимой для поддержания тела в воде; было бы весьма выгодно, если бы панцырь сделался легче и соответственно уменьшился бы общий вес тела. Такое изменение оказывается тем более возможным, что при переходе к жизни в море многие наземные враги остались позади, а крупная черепаха встречала мало врагов среди морских животных или вовсе не встречала их. Поэтому для морских черепах была возможна значительная вторичная редукция панцыря, при которой сохранилась лишь небольшая доля прежнего костного остова.

Компактная форма тела черепахи и незначительная величина хвоста исключают возможность плавания посредством волнообразных движений, подобно рыбам. Поэтому ноги должны были развиться в мощные органы плавания, — ласты, работой которых черепаха может двигаться в воде. Проксимальная часть конечностей этих океанических форм коротка, но мощна, а пальцы удлинены и расширены, образуя большие перепончатые плавники.

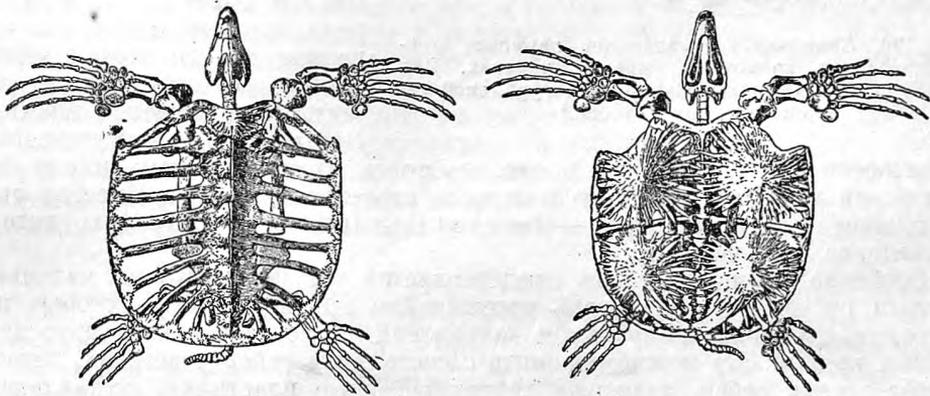


Рис. 119. *Archelon*, меловая морская черепаха. Вид с дорзальной и с вентральной стороны. Длина оригинала — около 3,6 м. (Из Виланда.)

Большинство подобных форм, развившихся в меловое время, вымерло, но *Chelone* и немногие родственные ей формы дожили до настоящего времени. Этот современный род в общем сохраняет морфологическое сходство с древнейшими формами.

Другая морская форма, живущая теперь в океанах, но почти неизвестная в ископаемом состоянии, — *Dermochelys*, кожистая черепаха. Эта форма почти не имеет связанного кожного скелета; у нее есть ряд небольших костных пластинок в коже на спинной стороне. Высказывалось мнение, что это в действительности представляет примитивное для *Chelonia* состояние и что кожистая черепаха есть наиболее примитивный член всего отряда. Но это не подтверждается изучением ископаемых, так как полное развитие панцыря завершилось к триасу. Наоборот, как мы только что видели, у других морских черепах наблюдается эволюционный процесс редукции щитов; и вполне вероятно, что *Dermochelys* есть просто морская форма, у которой такая редукция пошла гораздо дальше, чем это обычно наблюдается.

Эти океанические черепахи представляют первый встречающийся нам пример пресмыкающегося, возвратившегося к жизни в море. Далее, однако, мы увидим много примеров такого типа адаптации в других группах рептилий.

Trionyx, ныне живущая мягкокожая черепаха, — речная форма с очень плоским телом, на котором панцырь несколько редуцирован, а роговые щитки совершенно отсутствуют, причем пластинки покрыты лишь кожей.

Они иногда выделяются в особый подотряд, но возможно, что они должны рассматриваться как представители особой ветви *Cryptodira*. Родственные формы развились уже к меловому времени. *Amyda* (рис. 117) — одна из обычных ископаемых форм.

Происхождение черепах. Изучение ископаемых представителей отряда черепах слабо освещает вопрос о его происхождении. Некоторые древние, триасовые формы, как *Triassochelys*, немного примитивнее большинства более новых форм, но уже в то время панцирь их был хорошо развит; здесь мы имеем дело определенно с настоящей черепахой, а не с переходным типом. Предков группы надо искать в более древнем, пермском периоде.

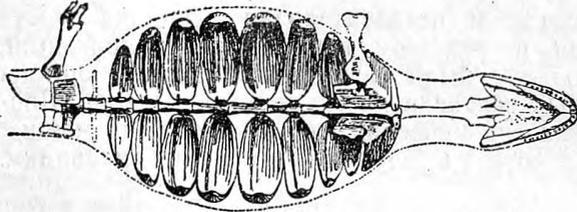


Рис. 120. *Eunotosaurus*, маленькое пермское пресмыкающееся, возможный предок черепах. Вид с вентральной стороны. Около $\frac{2}{3}$ натуральной величины. (Из Уотсона.)

Возможную связующую форму представляет собою *Eunotosaurus* (рис. 120) — небольшое пресмыкающееся из среднепермских отложений Южной Африки. Крыша черепа, к сожалению, не известна; мы не можем решить вопроса о присутствии или отсутствии височной впадины. Зубы еще присутствовали.

Конечности известны также плохо, но пояса их, повидимому, имели примитивный характер. Наиболее интересно строение туловища. Имеется лишь небольшое число позвонков — факт, указывающий на редукцию, которая характерна для черепах.

Особенно знаменательным представляется тот факт, что за маленьким первым ребром следует восемь чрезвычайно широких ребер, которые простираются далеко в латеральном направлении и почти касаются друг друга своими краями. Это можно сравнить с состоянием ребер у черепах, которые имеют восемь ребер, поддерживающих реберные пластинки, составляющие большую часть карапакса. Есть, однако, значительное отличие: у *Eunotosaurus* пластинки представляют собою расширение самого ребра, а у черепах имеется особое кожное окостенение. Но не лишено вероятия предположение, что эта форма была близко родственна предкам черепах, а развитию отдельных пластинок, быть может, предшествовала стадия, наблюдаемая в данном случае. Это животное, конечно, не было настоящей черепахой, но оно в то же время было далеко от типичных котилозавров. Быть может, мы вправе причислить его к *Chelonia* в широком смысле слова, но поместить его в особый подотряд *Eunotosauria*.

РАЗЛИЧНЫЕ ГРУППЫ РЕПТИЛИЙ

Переходя от анапсидных рептилий к рассмотрению более высоких групп этого класса, мы сразу же встречаем некоторые затруднения. В мезозое процветали многие группы рептилий: на суше — архозавры (включая сюда динозавров, летающих рептилий и крокодилов) вместе с ящерицами и клювоголовыми (представлявшими второстепенный элемент фауны), а в морях — ихтиозавры, плезиозавры и родственные им формы.

Типичные представители всех этих групп хорошо известны, часто до мельчайших подробностей их строения, но когда мы пытаемся рассмотреть их взаимоотношения и проследить их эволюцию из примитивных рептилий, то встречаем серьезные затруднения. Большинство этих форм появилось в триасе, а начало их развития должно было иметь место в перми. Но известные нам ископаемые этого последнего периода состоят почти исключительно из форм, ведущих к млекопитающим (кроме тех котилозавров,

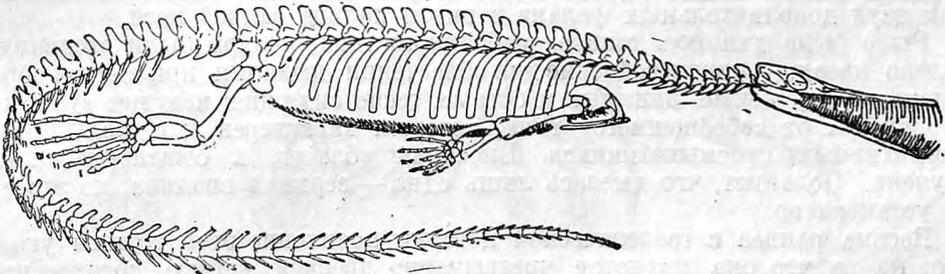


Рис. 121. Скелет *Mesosaurus*, верхнекаменноугольного во дного пресмыкающегося южного полушария. Длина оригинала — около 40,5 см. (По Мак-Грегори.)

которые имели уже слишком своеобразное строение для того, чтобы быть родоначальниками этих последних). Из возможных предков других групп пресмыкающихся мы имеем лишь немного небольших малоизвестных типов, представленных в большинстве своем обломочными остатками и весьма недостаточно изученных.

Архозавров и звероподобных пресмыкающихся мы рассмотрим несколько позже. В этой главе мы познакомимся с различными другими группами рептилий, упомянутыми ранее, а также с некоторыми менее важными, но, повидимому, близкими к этим группам формами. Мы попытаемся дать классификацию и указания относительно взаимоотношений между отдельными группами (ср. рис. 110). Но следует помнить, что, делая это, мы во многих случаях вторгаемся в пока неизведанную область.

Мезозавры. Рептилии начали свое существование как наземные формы, но многие группы снова перешли в воду. Древнейшими из водных типов являются *Mesosaurus* (рис. 121) и его родичи, составляющие отряд *Mesosauria* (или *Proganosauria*). Это были легко построенные небольшие рептилии длиной около метра, — повидимому, активные, питавшиеся рыбой, формы, жившие в пресноводных бассейнах. Остатки их известны лишь из распространенных в Южной Африке и в Южной Америке отложений, повидимому,

верхнекаменноугольного возраста. Такое их распространение приводилось как довод в пользу того, что прежде эти материки были соединены. Но это, может быть, указывает лишь на то, что они жили в более крупных водоемах, чем каменноугольные болота, — где существовали позвоночные, остатки которых были находимы в Европе и Америке, — и имели, возможно, широкое распространение.

Череп мезозавра был длинный и тонкий, шея и тело его удлиненные, с длинным и мощным, сжатым с боков, хвостом. Этот последний был, по видимому, главным органом плавания. Но в то время как передние ноги были не особенно длинны и функционировали, вероятно, лишь как органы управления, задние ноги были длинны и сильны, а это указывает на то, что они принимали значительное участие в локомоции.

Позвонки были примитивного типа, с широкими дугами, как у котилозавров. Спинные ребра были своеобразно утолщены, несколько банановидны; аналогичное строение наблюдается у некоторых морских сирен (из млекопитающих), и высказывалось мнение, что этот «пахиостоз»¹ происходит вследствие какого-то физиологического изменения, связанного с водным образом жизни.

Плечевой пояс содержит обычные для рептилий элементы: единственный коракоид и лопатку, ключицу и межключицу. Как это было обычно у водных форм, лопатка была коротка и широка, а коракоид — велик. Таз был довольно примитивный и частично неокостеневавший. Конечности были не особенно сильно видоизменены для водной жизни; длинные кости были слабо укорочены. Расходящиеся пальцы ног были, как полагают, соединены друг с другом перепонкой. Пальцы таких морских форм, как ихтиозавры и плезиозавры, развиваются в сторону увеличения числа фаланг. Здесь же фаланговая формула была нормальная, за исключением одной или двух дополнительных фаланг в пятом пальце задней ноги.

Рыло было длинное, тонкое, рыбацкого типа; ноздри были отодвинуты далеко назад, — приспособление для облегчения дыхания при водном образе жизни; зубы — очень длинные и острые, тесно сидящие; несущие зубы нёбо происходит от «обобщенного» типа, который характерен для большинства примитивных пресмыкающихся. Височная область, к сожалению, плохо изучена. Полагают, что имелась лишь одна — верхняя впадина, но это еще не установлено.

Весьма раннее в геологической истории появление этой группы указывает на то, что она является чрезвычайно древней ветвью котилозавров. В типичных пермских отложениях они уже не появляются, а следовательно, они были весьма недолговечны. Некоторые ученые полагают, что мезозавры могли быть предками ихтиозавров. Это нельзя считать невероятным, хотя многие черты сходства могли возникнуть вследствие параллельного развития, связанного с водной жизнью; кроме того, у ихтиозавров задние ноги были значительно редуцированы, а не увеличены, как у мезозавров.

Ихтиозавры. Из всех рептилий наиболее полное приспособление к водной жизни обнаруживают ихтиозавры, которые вполне оправдывают свое название «рыбощеров». Они, очевидно, занимали в природе то место, которое ныне принадлежит дельфинам и их родичам из китообразных. Они

¹ Мнение это было впервые высказано Ф. Нопшей (F. Nopsca), который обратил внимание на своеобразное изменение костей у некоторых ископаемых четвероногих. Это изменение выражается в сильном утолщении костей и замыкании гаверсовых каналов, причем кости приобретают чрезвычайно плотное строение, напоминающая словую кость (бивня слонов). Подобное изменение костей, наблюдаемое у человека и у животных как, несомненно, патологическое явление, известно под названием *пахиостозиса*. По мнению Нопши, «пахиостотические» изменения возникают у самых разнообразных представителей *Tetrapoda* при вторичном переходе от наземной жизни к морской и являются реакциями на раздражения, получаемые от окружающей среды. Здесь мы имеем особую разновидность ламаркистского понимания эволюции через «унаследование» болезненного состояния; согласно этому пониманию, наследственно закрепляются признаки, явно лишенные адаптивного значения и даже невыгодные. Такое упрощенное объяснение эволюционного развития нельзя не признать резко антидарвинистским. Л. Д.

были особенно многочисленны в юре, но их век, повидимому, охватывал большую часть мезозоя.

Типичные юрские формы (рис. 122) представляются животными, весьма разнообразными по своему наружному виду. Имелся большой хвостовой плавник, похожий на рыбий. Тело было короткое, высокое, веретеновидное и несколько сжатое с боков. На экземплярах совершенной сохранности

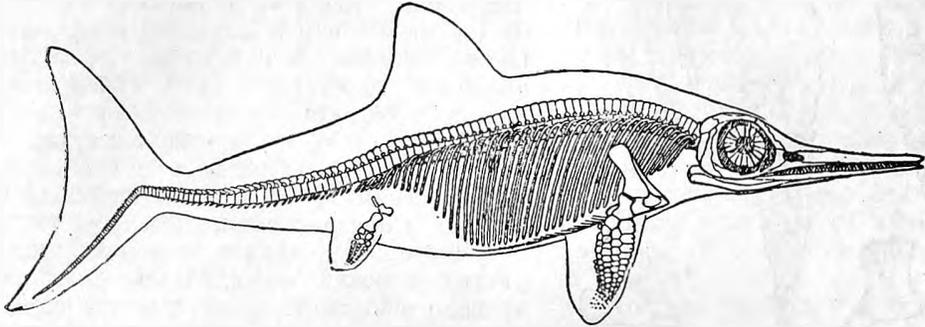


Рис. 122. Один из юрских ихтиозавров. Сильно уменьшено. (Из Штромера, упрощено.)

видны очертания тела и обнаруживается присутствие большого спинного плавника, не поддерживаемого какими-либо костными образованиями. Конечности были редуцированы (особенно задние) до состояния коротких ластов, действовавших в качестве органа управления движением; главное движение при плавании состояло в рыбообразной ундуляции (волнообразном изгибании) тела и хвостового плавника. Тела позвонков (рис. 123 А и В) представляли собою короткие амфицельные диски; только к ним прикре-

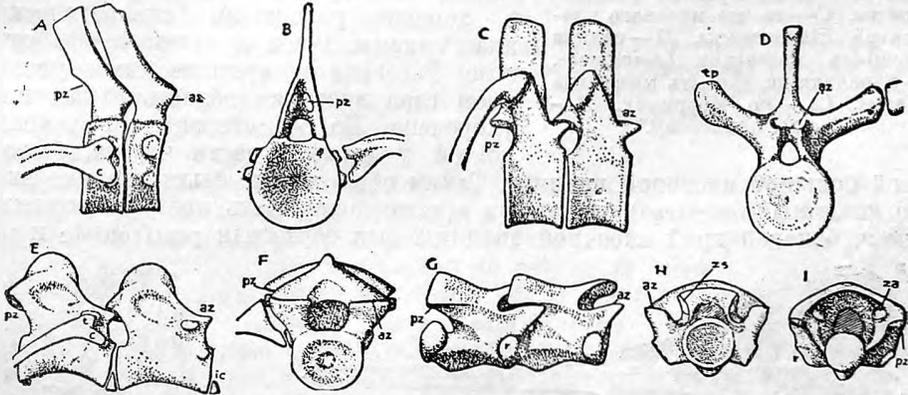


Рис. 123. Грудные позвонки различных рептилий. А, В — позвонки ихтиозавра *Ophthalmosaurus*. Вид сбоку и сзади. С, D — позвонки плезиозавра *Cryptocleidus*. Вид сбоку и спереди. Е, F — позвонки проторозавра *Atacoscelsis*. Вид сбоку и спереди. G, H, I — позвонки меловой змеи *Satophis*. Вид сбоку, спереди и сзади, аз — передняя зигапсфиза; с — capitulum ребра; ic — intercentrum; pz — задняя зигапсфиза; r — сочленение с ребром на centrum у *Squamata*; t — tuberculum ребра; tp — processus transversus невральн. дуги; za, zs — zygantum и zygosphene — дополнительные сочленовные отростки невральн. дуги. (А — D — по Эндриусу; Е, F — по Уиллистону; G — I — по Маршу.)

плялись снабженные двумя головками ребра. Хвостовой ряд позвонков был круто отклонен книзу. Раньше думали, что такое положение хвостового отдела позвоночника возникало после смерти; поэтому прежние реставрации представляли хвост в виде прямолинейного образования. Но теперь мы знаем, что этот кажущийся излом был естественным и что у ихтиозавров развился обратно-гетероцеркальный хвостовой плавник, в остальном похожий на хвостовой плавник акул (рис. 126).

Имелись все кости плечевого пояса, но ни одна из них не обнаруживает совершенного окостенения; эти элементы были невелики, особенно дорзальные. Таз утратил свое соединение с крестцовыми позвонками. Длинные кости конечностей были значительно укорочены и имели склонность делаться шестиугольными или круглыми пластинками, дисками (за исключением плечевой и бедренной кости) так же, как и более дистальные элементы конечностей (рис. 124 В). Ласт двигался, видимо, как одно целое — гибкое по своему строению, но не обнаруживающее большой подвижности между отдельными костями. Всегда наблюдается значительная гиперфалангия, или присутствие дополнительных фаланг пальцев, как у многих морских форм. Кроме того, варьировало и число пальцев; в одних случаях оно уменьшалось до трех, в других имела место гипердактилия (увеличение числа пальцев), причем число пальцев доходило до семи или восьми; иногда палец разделялся на два на некотором расстоянии от своего проксимального конца.

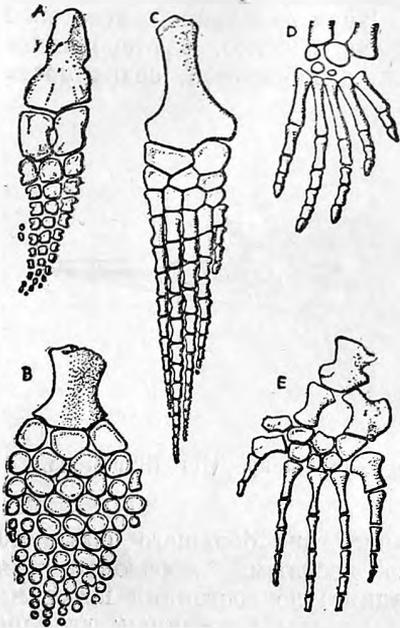


Рис. 124. Конечности различных водных рептилий. А — передняя конечность триасового ихтиозавра *Merriamia*. В — то же юрского *Ophthalmosaurus*. С — то же мелового плезиозавра *Elasmosaurus*. D — задняя конечность нотозавра *Lariosaurus*. E — передняя конечность мозазавра *Chidastes*. (А — по Мерриаму, В — Е — по Уиллистану.)

Череп (рис. 125) был, конечно, значительно видоизменен в связи с приспособлением к водной жизни. Рыло было вытянутое; наружные ноздри отодвинулись далеко назад. Глаза были очень велики, с хорошо развитыми склеротическими пластинками. Имелось пинеальное отверстие. В связи с чрезвычайным увеличением глаз височная область была сильно укорочена. По обе стороны от теменных костей, в верхней части черепа, было по одной большой височной впадине. Таким образом, это были верхние височные впадины (*fenestrae*). Однако, в противоположность прочим пресмыкающимся, боковой край височной впадины был образован *postfrontale* и *tabu-*

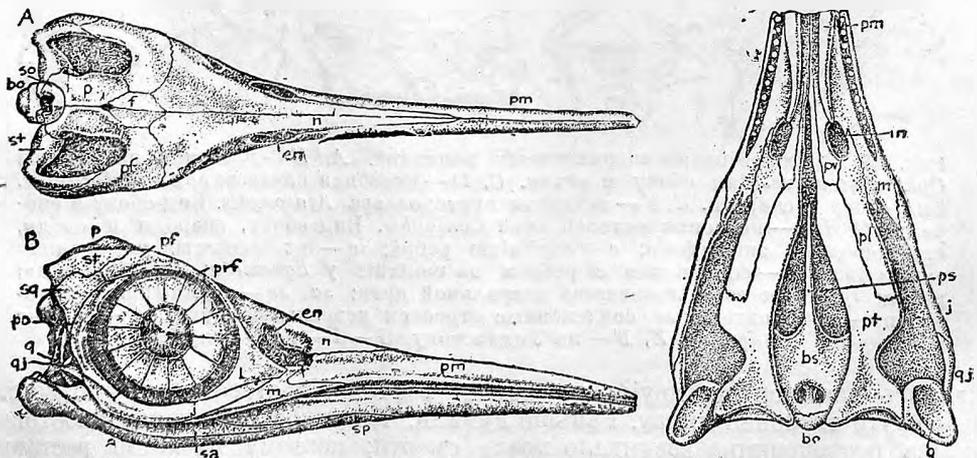


Рис. 125. Череп ихтиозавра. А, В — череп *Ophthalmosaurus* с дорзальной и латеральной стороны. Длина черепа — около 1 м. С — задний край неба *Stenopterygius*. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А, В — по Джилморю, С — из Абея, по Оуэну и С-Вудварду.)

lare (или *supratemporale*), а *postorbitale* и *squamosum* располагались ниже и не участвовали в образовании краев этой впадины. Стремечко, у рептилий обычно тонкое, имело здесь массивное строение, указывая на то, что у этих форм способ слуховых восприятий претерпел значительное изменение, как и у китов и других вторично-водных форм.

Эти животные представляют чрезвычайно высокую степень приспособления к морской жизни, и конечности их явно не могли бы быть использованы на суше. Давно указывалось, что размножение этих животных должно было происходить в воде (заметим, что у многих змей и ящериц яйца остаются в теле матери до вылупления из них детенышей). Предположение, что ихтиозавры были живородящими животными, подтверждается находками скелетов детенышей внутри тела взрослой особи. Высказывалось мнение, что это были детеныши, съеденные по ошибке. Но недавно было найдено несколько образцов ископаемых, где детеныши частично выступают из той области взрослой особи, которая соответствует области клоаки живого ихтиозавра. Здесь мать, повидимому, погибла во время деторождения или детеныши родились уже после смерти матери.

Данное нами выше описание соответствует одной типичной юрской форме. Типичные триасовые формы, как, например, *Mixosaurus*, были примитивнее. Хвост (рис. 126) у них был гораздо прямее; рыбообразный хвостовой плавник был развит слабо. Конечности были несколько менее специализированными (рис. 124 А). Рыло было короче.

Эти формы встречаются в среднем и верхнем триасе Калифорнии и Шпицбергена. Из тех же самых отложений происходят обломочные остатки *Omphalosaurus*, который представлял собою недолговечную ветвь ихтиозавров, питавшихся раковинами. Череп резко отличается от черепа обыкновенных ихтиозавров тем, что он короток, массивен и имеет уплощенные, похожие на пуговицы, зубы, которые служили для раздробления моллюсков. Эти формы были, повидимому, аналогичны современным им плакодонтам, которые будут вскоре рассмотрены нами; подобно плакодонтам, эти ихтиозавры не пережили триаса.

Большинство более юных в геологическом смысле форм ихтиозавров обычно относилось к одному роду *Ichthyosaurus*. Существовало, однако, много различных типов: формы с высоким телом и формы с тонким телом, ряды форм с широкими плавниками (*Eurypterygius*) и ряды форм с узкими плавниками (*Stenopterygius*); был один ихтиозавр — *Eurhinodelphis* — с короткой нижней и с длинной верхней челюстью наподобие меч-рыбы.

В мелу ихтиозавры становятся реже, — они совершенно не известны в хорошо изученной верхнемеловой фауне канзасского мела, где в изобилии встречаются плезиозавры и мозазавры. Повидимому, они вымерли задолго до конца мелового периода. Хотя триасовые формы ихтиозавров были немного примитивнее их юрских потомков, но они были уже весьма высоко-специализированными морскими животными. Более древние формы не известны. Мы уже говорили о возможности происхождения ихтиозавров от более древних мезозавров. Против этой теории нет веских возражений, тем более, что для развития характерных черт строения ихтиозавров потребовалось бы, повидимому, много времени, а это свидетельствует о весьма древнем происхождении рассматриваемой группы.

Не говоря уже о чертах строения скелета, связанных с водной жизнью, своеобразный тип височной впадины показывает, что и ихтиозавры значительно отделились от прочих отрядов рептилий, даже от других рептилий

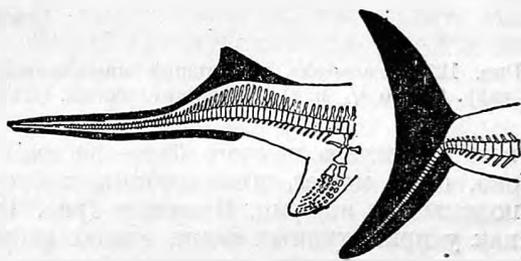


Рис. 126. Хвосты *Mixosaurus* (триас) и юрского ихтиозавра. Схематические рисунки, показывающие развитие акулоподобного хвоста. (Из Уиллестона, по Виману.)

с верхней височной впадиной. Мы можем считать их (и, может быть, мезозавров), по крайней мере условно, типами особого подкласса, который можно было бы назвать *Ichthyopterygia*.

Проторозавры. У всех рептилий, за исключением *Anapsida* и звероподобных форм, развилась верхняя височная впадина, иногда единственная, а иногда сопровождаемая дополнительной нижней впадиной. У ихтиозавров имела верхняя впадина, но необыкновенного типа. Теперь мы перейдем

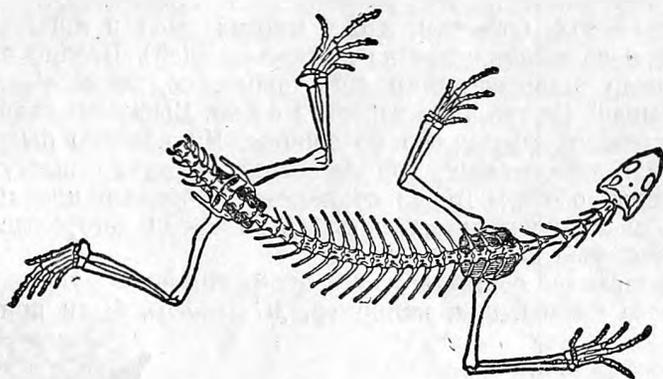


Рис. 127. *Araeoscelis*, небольшой нижнепермский проторозавр. Около $\frac{1}{4}$ натуральной величины. (Из Уиллистона.)

к рассмотрению другого ряда форм с верхней впадиной, но более нормального строения, — ограниченной снизу заднеглазничной и чешуйчатой костями.

Одним из немногих более или менее хорошо изученных небольших пермских пресмыкающихся является *Araeoscelis* (рис. 127 и 128) из нижнепермских отложений Тексаса. Это было небольшое легко построенное животное, длиною немного более 30 см, с тонкими конечностями; при жизни оно, быть может, имело облик, несколько напоминающий одну из более подвижных ящериц. Позвонки (рис. 123 *E* и *F*) были еще амфицельные, как у примитивных форм; однако ребра в шейной области имели по одной головке, хотя ребра туловища были с двумя головками. Несмотря на стройность, конечности все еще сохраняли многие примитивные признаки; например, лобковая и седалищная кости составляли сплошную пластинку и были лишены большого отверстия, которое там развивалось во многих группах пресмыкающихся.

Череп сохранял много примитивных черт, особенно в лёбе. Но в верхней части височной области развилась небольшая впадина, ограниченная сверху теменной костью, сзади — небольшой костью, которая, может быть, представляет собою *tabulare*, а снизу — заднеглазничной (*postorbitale*) и чешуйчатой (*squamosum*) костями. Этот последний элемент был очень велик и занимал почти всю поверхность широкой щечной области, а квадратноскуловая кость (*quadrato-jugale*), повидимому, исчезла.

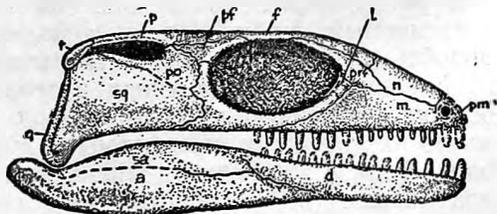


Рис. 128. Череп *Araeoscelis* сбоку. Длина оригинала — около 4,5 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Уиллистону.)

Эта небольшая форма сильно отличается от лучше изученных современных ей крупных форм, и ее следует рассматривать как тип особого отряда, который получил название *Protorosauria*. С этой формой исследователи связывали — то более, то менее обоснованно — другие редкие и древние типы рептилий. Так, например, *Protorosaurus* есть форма из верхней перми Европы, повидимому, несколько приспособленная к водному образу жизни; она в два раза больше *Araeoscelis*, но также довольно легко построена. Она имела определенно верхнюю височную впадину, а потому и было признано возможным связать ее с *Araeoscelis*. К той же группе были отнесены некоторые юрские формы; связь эта, однако, подлежит сомнению.

Высказывалось мнение, что *Araeoscelis* есть предок ящериц, так как эти последние формы тоже имеют верхнюю височную впадину. Но, как мы

увидим, возможно, что ящерницы в действительности произошли от форм с двумя дугами (от диансидных форм) с иной родословной. Согласно другому и, повидимому, более правдоподобному мнению, *Araeoscelis* представляет собою древнего наземного потомка плезиозавров, с которыми мы познакомимся в следующем разделе этой главы. В обоих случаях имеется одна лишь верхняя височная впадина, снизу ограниченная широкой височной пластинкой, которая образована преимущественно чешуйчатой костью; этот тип строения не встречается в других группах; есть указания и на другие черты сходства в скелете. *Araeoscelis* не обнаруживает никаких признаков изменений в сторону приспособления к водной жизни, но *Protosaurus* жил в воде, а триасовые родичи плезиозавров были все еще слабо приспособлены к морскому образу жизни.

Sauropterygia. В отряд *Sauropterygia* можно отнести плезиозавров. — одну из важнейших групп морских рептилий, — и такие родственные им триасовые формы, как нотозавры и плакодонты.

Почти у всех этих рептилий развились приспособления к водному образу жизни, а кроме того, они имели ряд общих черт строения, которые говорят в пользу родственных отношений между ними. У них была лишь одна верхняя височная впадина, которая, как у *Araeoscelis*, находилась над широкой височной пластинкой, образованной преимущественно чешуйчатой костью; квадратноскуловая кость отсутствовала; пинеальный глаз сохранялся, а ноздри, как у многих морских форм, переместились значительно назад по дорзальной поверхности черепа. Вторичного нёба не было, но интерптеригоидные впадины были почти или полностью замкнуты сращением птеригоидов по срединной линии ниже прежней крыши рта. Позвонки (рис. 123 *C* и *D*) имели довольно примитивное строение — они были амфицельные или, в крайнем случае, платицельные (с плоскими концами тел). Ребра туловища имели лишь одну головку, которая, в противоположность большинству других групп, рассматриваемых в этой главе, сочленялась с поперечным отростком невральн. дуги, а не с телом. Старая система брюшных ребер сохранилась (как у *Araeoscelis*) и мощно развилась, образовав корзиновидную структуру в области брюха.

Конечности и пояса обычно сильно видоизменены в связи с водной жизнью. Дорзальные элементы поясов (лопатка, подвздошная кость) уменьшились, а вентральные же, наоборот, испытывали расширение. Крестцовое сочленение было редуцировано в связи с уменьшением потребности в поддержке тела после прекращения наземного образа жизни. У нотозавров и плакодонтов конечности были все еще более или менее примитивными по своему строению и могли неплохо служить для хождения так же, как и для плавания; у плезиозавров же они представляли длинные веслоподобные образования.

Плезиозавры. Плезиозавры — наилучше изученные представители *Sauropterygia*; они вымерли позже всех остальных форм этого отряда и были наиболее специализированными в сторону приспособления к водной жизни. Они обычны в юрских и меловых отложениях многих местонахождений. Многие из них имели значительную величину, максимальная длина составляла около 15 м. Хотя они были явно хорошо приспособлены к морской жизни, но адаптации их сильно отличались от адаптаций их соперников — ихтиозавров. Эти последние плавали посредством волнообразного изгибания тела, плавники служили у них лишь для управления, и голова не могла двигаться независимо от тела, как единого целого. У плезиозавров же тело (рис. 129 и 130) было сравнительно широкое и плоское, а хвост имел, повидимому, сравнительно небольшое значение; плавание совершалось, повидимому, гребными движениями хорошо развитых ластов. Голова, обычно небольшая, находилась на конце гибкой шеи, и поэтому плезиозавры могли быстро выбрасывать свою голову вбок, чтобы схватить добычу. Один автор когда-то сравнивал плезиозавра со «змеей, прорезавшей в туловище черепахи».

Форма черепа (рис. 131) изменчива; большинство плезиозавров имело короткое рыло, а у других короткость шеи компенсировалась удлинненным

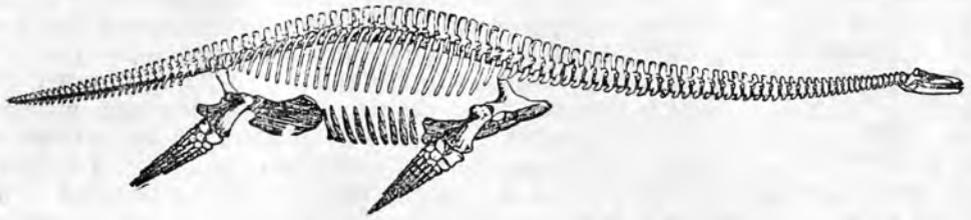


Рис. 129. *Muraenosaurus*, длинношейный юрский плезиозавр. Длина — около 6,4 м. (Из Эндрьюса.)

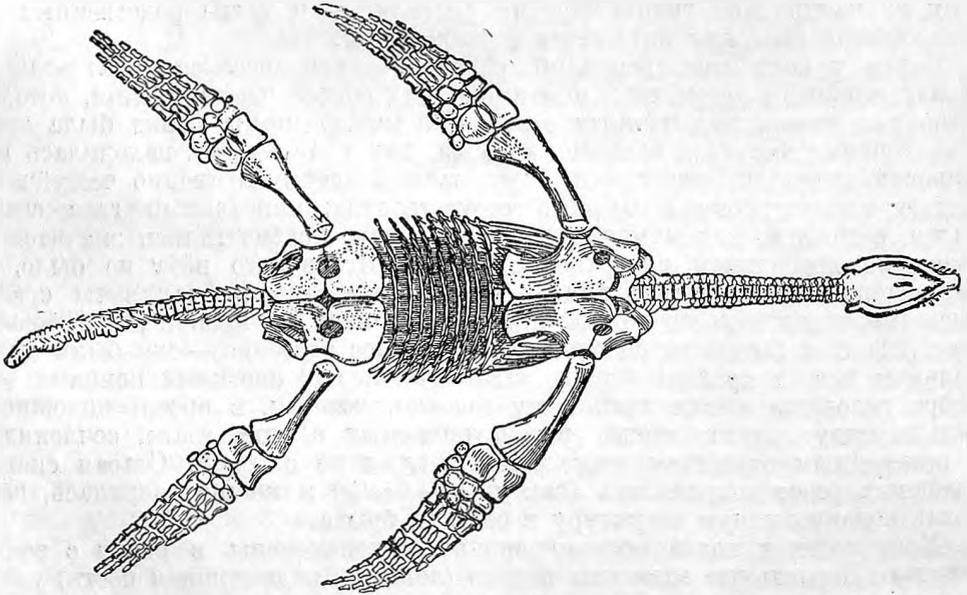


Рис. 130. *Thaumatosaurus*, юрский плезиозавр. Вид с вентральной стороны. Видны брюшные ребра и расширенные пояса конечностей. Длина — около 3,3 м. (По Уиллистону, из Фрааса.)

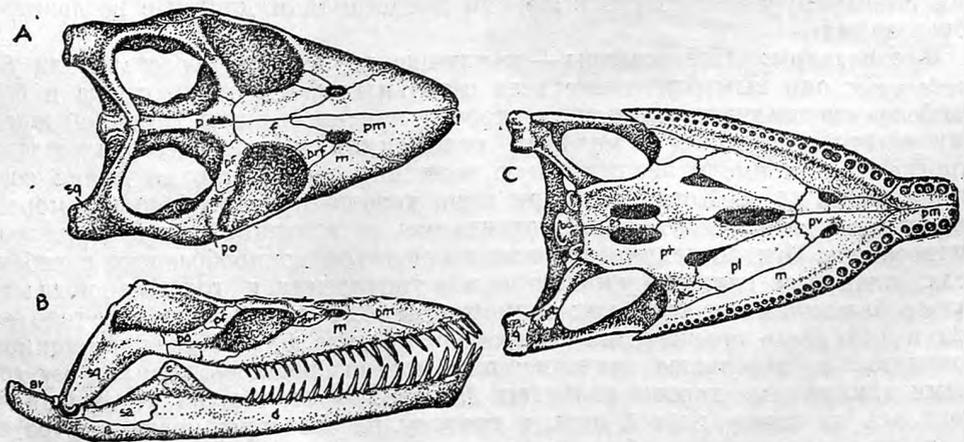


Рис. 131. Черепа плезиозавров. А — череп *Muraenosaurus*, сверху. В — то же, сбоку; длина черепа — около 35,5 см. С — череп *Thaumatosaurus*, вид со стороны неба; длина черепа — около 35,5 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А, В — по Эндрьюсу, С — по Фраасу.)

рылом. Наружные носовые отверстия были отодвинуты назад, и их по положению можно сравнить с наружными носовыми отверстиями ихтиозавров. Небо было сильно видоизменено; оба птеригоида встречались друг с другом под базисфеноидом, расходились, оставляя небольшую интерптеригоидную впадину, а затем снова сходились. Заостренные зубы, сидевшие в ячейках, помещались лишь вдоль края челюстей. Как у большинства водных форм, присутствовали хорошо развитые склеротические пластинки.

Лопатка (рис. 132 А) имела лишь небольшую дорзальную лопасть, но вентрально она и коракоид расширялись в огромную вентральную пластинку, служившую для прикрепления сильных мускулов, которые производили мощный удар лапа вниз и назад. В тазовом поясе (рис. 132 В) подвздошная кость была очень короткая и рыхло прикреплялась к концам крестцовых ребер. Однако лобковая и седалищная кости были развиты настолько, что представляли очень большую пластину с небольшой впадиной.

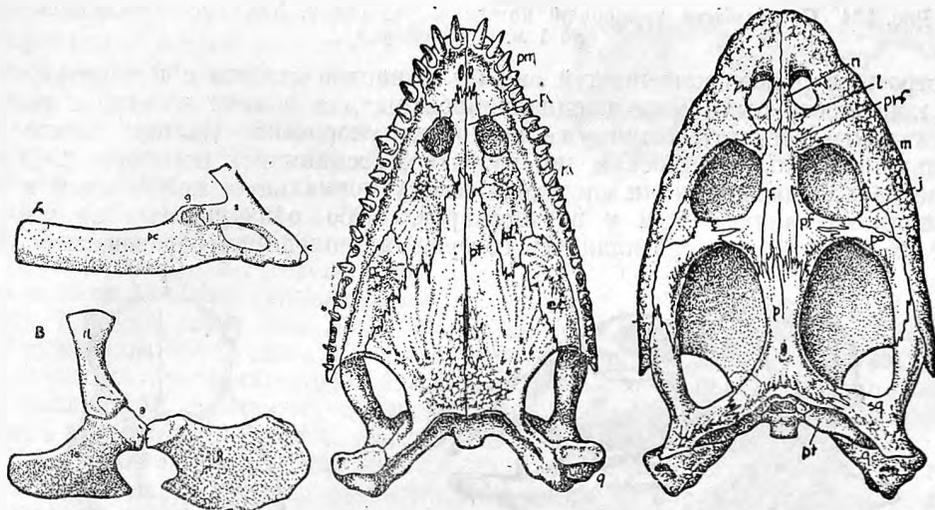


Рис. 132.

Рис. 133.

Рис. 132. Вверху — плечевой пояс плезиозавра *Microcleidus*. Лопатка разрослась книзу и кзади до вентрального контакта с коракоидом. Внизу — тазовый пояс *Muraenosaurus*. *a* — acetabulum; *c* — ключица; *g* — гленоидная впадина; *il* — ilium; *is* — ischium; *pc* — прокоракоид; *s* — лопатка. (А — по Уотсону, В — по Эндрыусу.)

Рис. 133. Череп нотозавра *Simosaurus* с дорзальной и вентральной стороны. Длина оригинала — около 30 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Йекелю.)

Плечевая и бедренная кости были длинные, а кости дистального сегмента конечности были значительно укорочены. Ласты (рис. 124 С) были очень длинные, но менее специализированные, чем плавники ихтиозавров, так как при значительной гиперфалангии у плезиозавров никогда не бывало гипердактилии, и фаланги сохраняли вид нормальных элементов пальцев.

Впервые плезиозавры появляются в ретических слоях, отложившихся во время переходное от триаса к юре. В морских лейасовых отложениях европейской юры многочисленны такие формы, как *Plesiosaurus* и *Muraenosaurus*, длиннейший *Thaumatosaurus* и *Pliosaurus* с короткой шейной областью и длинным рылом. В верхнемеловую эпоху группа эта была все еще в расцвете, и она хорошо представлена в мелу меловой системы Канзаса. В это время плезиозавры значительно варьировали по длине шеи и существовал разительный контраст между такими формами, как *Elasmosaurus* с хлыстовидной шеей из семидесяти шести позвонков и *Brachachaenius*, шея которого содержала лишь тринадцать позвонков. Однако, формы, найденные в мелу, относятся к числу последних, по времени, представителей плезиозавров, которые, насколько это нам известно, совершенно вымирают к концу мезозоя.

Нотозавры. Гораздо более примитивные *Sauropterygia* содержатся в триасовых пластах, особенно в морских отложениях европейского среднего триаса. *Nothosaurus*, *Simosaurus* (рис. 133), *Ceresiosaurus* (рис. 134) и ряд других родов этого времени были формами гораздо менее крупными, еще не вполне приспособленными к водной жизни. По общим пропорциям тела

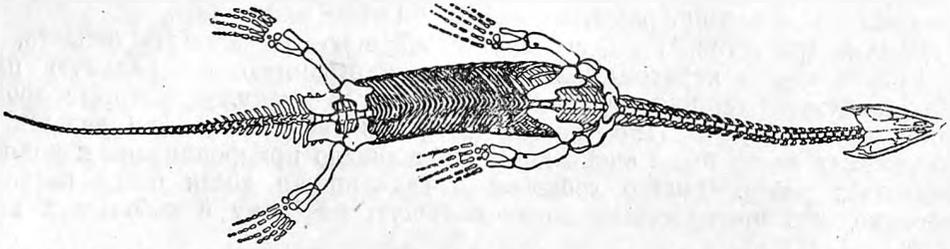


Рис. 134. *Ceresiosaurus*, триасовый нотозавр. Вид снизу. Длина оригинала — около 1 м. (Из Пейера.)

и строению поясов конечностей они были вполне сходны с плезиозаврами, но конечности были мало специализированы для водной жизни, и только дистальные сегменты были уже несколько укорочены. Пальцы имели довольно нормальное строение, но, вероятно, соединялись перепонкой. В черепе нездри представляли «переход» между нормальным положением и положением, наблюдаемым у плезиозавров. Небо обнаруживает во многом тот же тип строения, но являлось совершенно сплошным образованием, так

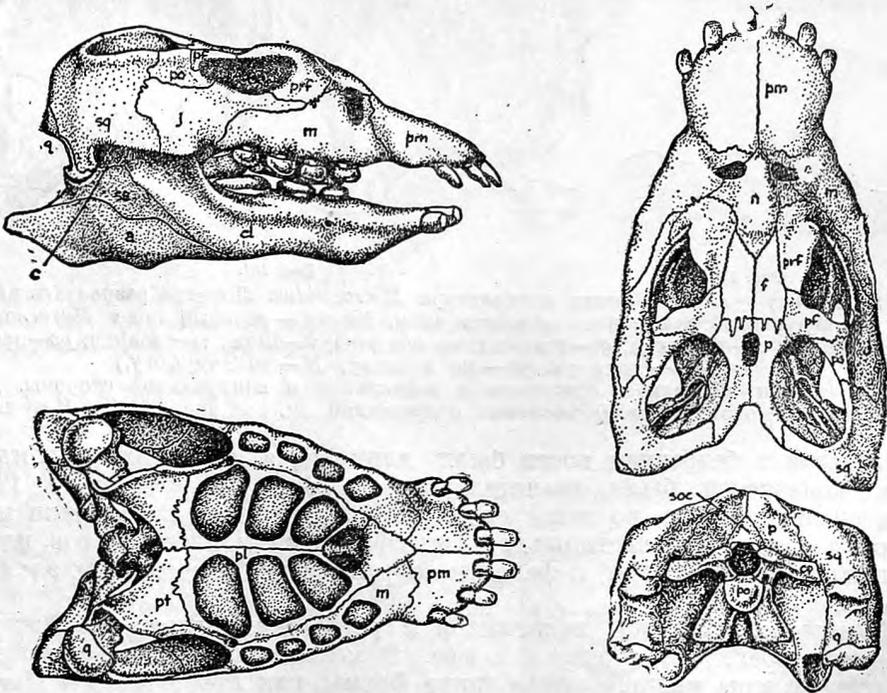


Рис. 135. Череп плакодонтного пресмыкающегося *Placodus*. Длина оригинала — около 25 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Бройли.)

как оба птеригоида на всем своем протяжении сходятся друг с другом по срединной линии, представляя непрерывающуюся пластинку. В этом отношении нотозавры были уже более специализированными, чем плезиозавры, а потому ни одна из описанных до сих пор форм нотозавров не могла быть предком этих геологически более юных форм. Однако такой нотозавр, у которого это смыкание птеригоидов еще не вполне завершилось, мог бы быть настоящим предком плезиозавров.

Плакодонты. *Placodus* есть наилучше известный представитель небольшой боковой ветви своеобразных триасовых завроптеригий, которые приспособились к питанию моллюсками. С этим связана замечательнейшая специализация *Placodus* (рис. 135) — развитие на нёбе и на нижней челюсти огромных плоских зубов, способных к раздавливанию раковин моллюсков. Эти зубы имеют сходство с напоминающим «мостовую» зубами некоторых акул и в действительности долго принимались за остатки рыб. Для такой тяжелой работы имелись, надо полагать, весьма мощные челюстные мускулы, так как венечная кость нижней челюсти образует длинный, направленный кверху, отросток для прикрепления мускулов. Это замечательное строение напоминает строение, наблюдаемое у млекопитающих, а у обычных форм рептилий ничего подобного почти никогда не наблюдалось. Передние зубы представляли собою у *Placodus* массивные выступающие вперед долотца, идущие поперек широкого рыла; возможно, что они служили для отдиранья двухстворчатых раковин; у другой формы — *Placochelys* (рис. 136) — передних зубов вовсе не было, и острый «клюв», быть может, функционировал как щипцы.



Рис. 136. Череп плакодонтного пресмыкающегося *Placochelys*. Длина оригинала — около 15 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Иекелю и Хюне.)

Если оставить в стороне приспособления к этой своеобразной

пище, *Placodus* более или менее похож на нотозавров; большое сходство обнаруживают обе группы по широкому туловищу и лишь слабо видоизмененным конечностям; черепа тех и других также очень сходны по таким признакам, как положение ноздрей и сплошное нёбо; однако у *Placodus* нёбные кости, несущие зубы, расширились кзади за счет птеригойдов.

Была, впрочем, еще одна особенность плакодонтов: скопления их костей были много раз находимы совместно с некоторыми скелетами, которые, по видимому, указывают на развитие панцыря как на верхней, так и на нижней стороне тела, несколько аналогично черепахам. Высказывалась мысль, что плакодонты были родственны черепахам, хотя, конечно, первые не

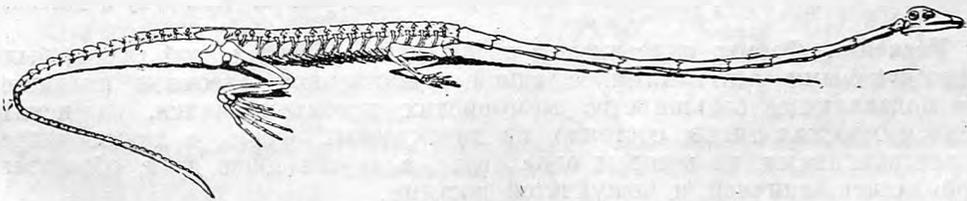


Рис. 137. *Tanystropheus*, длинношейный триасовый представитель *Sauropterygia*. Длина — около 75 см. (Из Пейера.)

были прямыми предками вторых. Эта гипотеза, однако, предполагает значительные изменения в строении крыши черепа, а для такого допущения у нас мало оснований.

Причитивные завроптеригии. *Trachelosaurus* из нижнего триаса Европы, по видимому, представляет собою наземного предка завроптеригий. Это небольшое пресмыкающееся изучено неполно, но оно имеет ряд характерных для завроптеригий черт; шея была значительно удлинена, содержала около двадцати позвонков. Конечности, насколько известно, указывают на то, что это было чисто наземное животное.

Tanystropheus (рис. 137) из европейского среднего триаса был небольшой формой, похожей на предыдущую по своему строению, но имевшей

чрезвычайно удлиненные шейные позвонки. Контраст между шейной областью, с одной стороны, и коротким туловищем и довольно нормальными конечностями, с другой, — настолько резок, что когда недавно был впервые найден полный скелет, то оказалось, что прежние авторы описали передний отдел животного как часть летающего пресмыкающегося, а туловище — как туловище примитивного динозавра!

Изучение завроптеригий позволило установить существование с начала триаса ряда стадий, ведущих от наземных рептилий к чисто морским формам, а также различные боковые ветви.

Здесь специализация в сторону водной жизни началась, повидимому, гораздо позже, чем у ихтиозавров; предков завроптеригий следует искать, вероятно, среди наземных животных пермского периода. Мы уже видели, что пермский *Araeoscelis* был наземной формой, которая вполне могла бы быть родоначальным их типом. Хотя такой вывод должен, конечно, считаться лишь предварительным, мы, пожалуй, вправе соединить *Protosauria* с *Sauropterygia* в общий подкласс *Synaptosauria*.

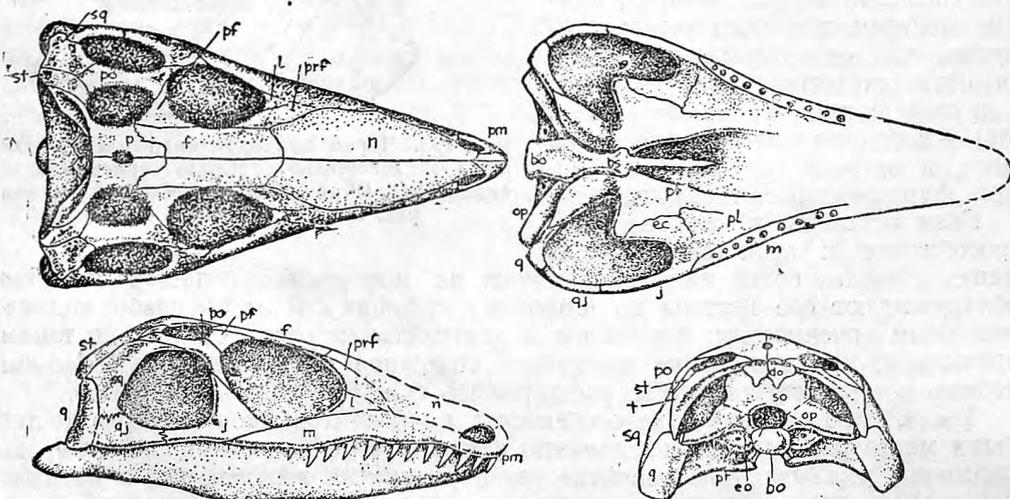


Рис. 138. Череп *Youngina*, примитивного диапсидного пресмыкающегося из верхней перми Южной Америки: вид сверху, со стороны нёба и сбоку, со стороны затылка. Длина оригинала — около 6 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Бруму и Уотсону.)

Eosuchia. Формы, описанные в предыдущих разделах этой главы, были односкуловыми рептилиями, с одной единственной височной впадиной. Но подавляющее большинство мезозойских пресмыкающихся, за исключением морских типов, состояло из двускуловых форм, с двумя височными впадинами, из которых одна выше, а другая ниже дуги, образованной заднеглазничной и чешуйчатой костями.

Это — диапсидный тип (ср. рис. 109), и все формы с этими двумя впадинами нередко объединялись в единый подкласс (*Diapsida*). Однако многие из диапсидных форм представляли собою прогрессивные типы, с признаками тесных взаимоотношений, но не столь близкие к более примитивным двускуловым типам. Мы объединяем прогрессивные формы — крокодилов, динозавров и птерозавров — в подкласс *Archosauria*, который будет рассмотрен в дальнейших разделах. В этой же главе мы познакомимся лишь с некоторыми примитивными двускуловыми формами, а также с происходящими, быть может, от этих последних типами; этих рептилий мы можем условно объединить в подкласс *Lepidosauria*.

Из нижнепермских отложений мы не знаем никаких двускуловых пресмыкающихся. Первыми по времени появления двускуловыми формами оказываются некоторые мелкие рептилии из верхней перми и нижнего триаса Южной Африки; из них наилучше изучена *Youngina* (рис. 138). Эта форма имела, повидимому, сравнительно примитивный посткраниальный

скелет с умеренно тонкими конечностями, с нормальным для рептилий строением стопы и с пропорциями тела, близкими (насколько об этом можно судить по изученному материалу) к таковым типичных ящериц.

В черепе сохранились многие примитивные черты, резко отличающие эту форму от архозавров, которые будут описаны в следующей главе. Небо было весьма примитивного типа с птеригоидами, подвижно соединенными с мозговой коробкой, и с зубами на небных костях в дополнение к ряду зубов, сидевших в ямках вдоль края челюстей. Небольшие кожные *supra-occipitalia* и *tabularia* продолжали существовать в задней части черепа, со-

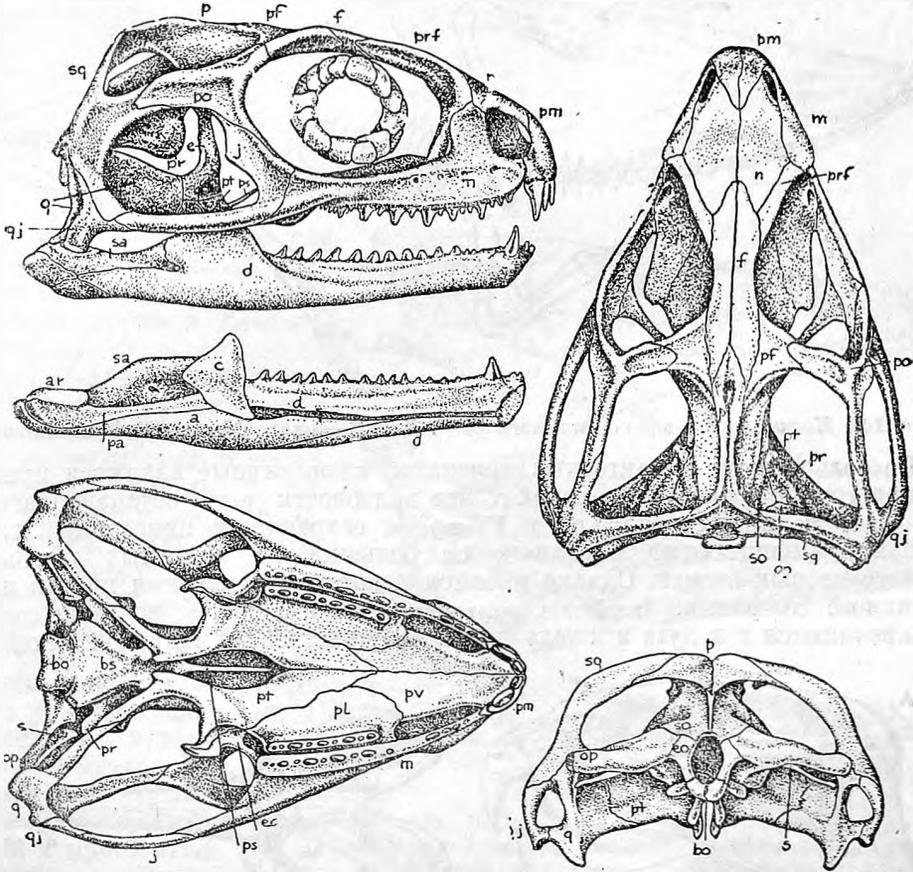


Рис. 139. Череп ныне живущего клювоголового *Sphenodon*. Объяснение сокращений см. под рис. 36.

хранялся пинеальный глаз, а между костями боковых сторон тонкого рыла не было (в противоположность многим архозаврам) никакого отверстия.

Youngina имела, однако, две височные впадины: боковую, весьма низко расположенную на боковой стороне височной области, и верхнюю — на широкой верхней стороне черепа. Здесь мы имеем перед собою диалсидное пресмыкающееся, но весьма примитивное, и кажется целесообразным выделить *Youngina* и его малочисленных небольших и недостаточно изученных родичей в отдельный отряд *Eosuchia*.

Rhynchocephalia. *Rhynchocephalia* являются примитивными во многих отношениях формами, имеющими, однако, некоторые характерные черты своеобразной специализации. Впервые появились они в триасе; небольшой представитель их — гаттерия, или *Sphenodon* — сохраняется до настоящего времени, живя на некоторых островах у побережья Новой Зеландии. *Sphenodon* (рис. 139) очень напоминает ящерицу по облику и по многим морфологическим признакам; в то же время, сохраняя многие примитивные при-

знаки, он, по видимому, мало отклонился от строения *Eosuchia*. Присутствием двух височных впадин он резко отличается от ящериц, у которых височная область ниже верхней впадины и дуги является обнаженной. От *Eosuchia* она легко отличается двумя чертами специализации: зубы прирастают к краям челюстей, а не сидят в ямках, а на верхней челюсти есть небольшой свисающий клюв, — особенность, отмеченная названием группы.

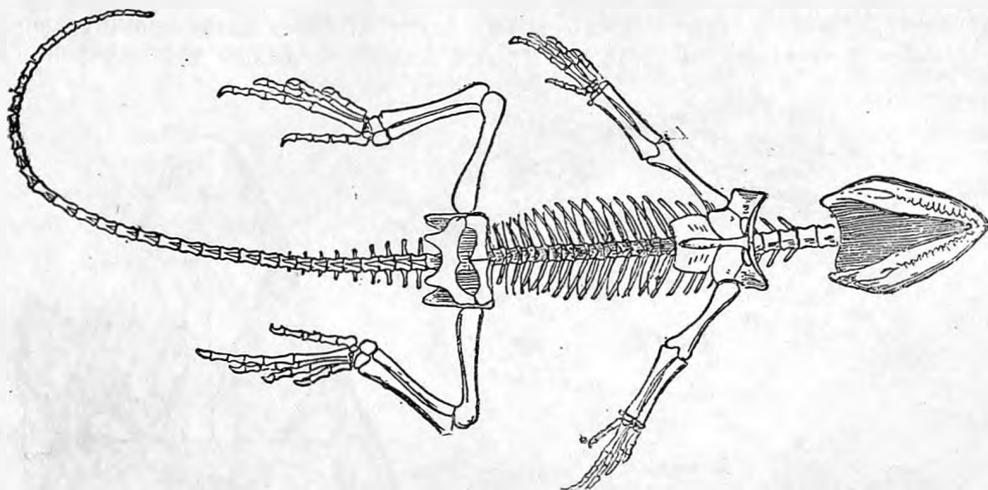


Рис. 140. *Homaeosaurus*, морское клювоголовое. Длина — около 19 см. (Из Уиллистона.)

По большинству характерных признаков клювовидные являются примитивной группой; на этих признаках нет надобности долго останавливаться. Небо так же примитивно, как у *Youngina*; сохраняется пинеальный глаз; позвонки амфицельные, в отличие от большинства наземных рептилий послетриасовых времен. Однако имеются некоторые изменения против примитивного состояния: *lacrimale*, *supratemporale* и *tabulare* исчезли; ребра прикрепляются и к дуге и к телу позвонка единственной широкой головкой,

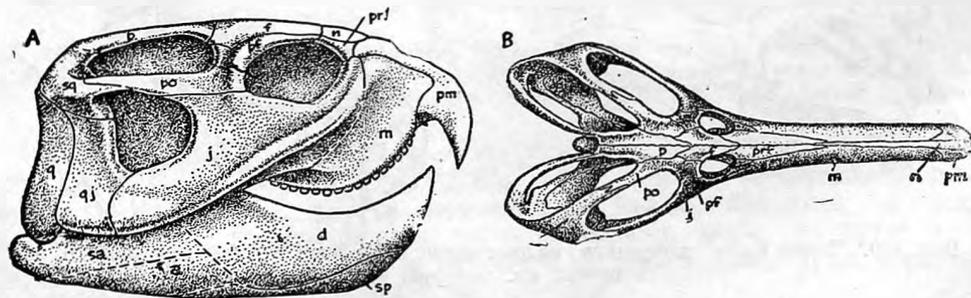


Рис. 141. Черепа вымерших клювоголовок. А — *Sphenodon*, триасовая форма с клювом. Длина черепа — около 19 см. В — дорзальный вид черепа *Champsosaurus*, верхнемеловой и верхнетретичной формы земноводного образа жизни. Длина — около 34 см. А — по Гексли и Хьюне, В — по Брауну.)

а не двойной головкой; в первоначально пластинковидной вентральной части таза развилось (как у многих других типов) большое отверстие.

Sphenodon является, по видимому, пережившим до нашего времени представителем древней группы, так как юрский *Homaeosaurus* (рис. 140), по видимому, почти тождествен с ним по своему строению; родословную этого типа можно без сомнения вести через некоторые неполно изученные триасовые рода назад к таким формам, как *Youngina*. Для превращения эозухий в клювоголовок нужны лишь очень немногие изменения.

Ранними, древними отпрысками этой ветви были ринхозавры триаса (рис. 141 А). Они достигали значительной величины, но посткраниальный

скелет и большая часть черепа были в основном сходны с таковыми *Sphenodon*. Однако пинеальное отверстие уже исчезло, а клюв был очень вытянутый и беззубый, причем носовые отверстия слились в одно отверстие, расположенное выше него. *Rhynchosaurus*, *Hyperodapedon* и их родичи были, повидимому, прибрежными формами, которые питались моллюсками; они были найдены на всех почти материках, кроме Северной Америки.

Champsosaurus (верхний мел — нижний эоцен) является представителем изолированной, но довольно интересной группы (рис. 141 В). Ноздри помещались у него на кончике длинного тонкого черепа; внутренние носовые отверстия были отодвинуты далеко назад, хотя настоящего вторичного неба не было. Пинеальное отверстие отсутствовало. Конечности были мало изменены; существовал длинный плоский хвост. Особенности строения и характер отложений, в которых встречаются остатки этих форм, показывают, что эти последние жили в пресной воде, питались рыбой и не были в тесном родстве с другими формами клювоголовых.

С весьма большим сомнением причисляется сюда группа таллатозавров, — довольно небольших и плохо изученных водных рептилий из морских верхнетриасовых отложений Калифорнии. Конечности у *Thalattosaurus* были весловидные, но в остальных отношениях посткраниальный скелет известен недостаточно. Череп был довольно длинный. В глазницах присутствовали склеротические пластинки. В височной области, несомненно, имелась нижняя впадина, а присутствие или отсутствие верхней впадины установить не удалось вследствие обломочного характера образцов.

Squamata. Отряд *Squamata* содержит ящериц и змей, — наиболее распространенных из нынешних рептилий. Ящерицы могут быть прослежены до юры, а в мелу они были представлены интересными морскими формами. Змеи — группа, развившаяся позже всех остальных групп рептилий, появилась лишь в мелу и произошла, несомненно, от ствола *Lacertilia* (ящериц). Характерной чертой группы является присутствие лишь одной, верхней височной впадины, лежащей над дугой, образованной *postorbitale* и *squamosum* (рис. 142). Вместо нижней впадины мы видим, что височная область сбоку позади глаза обнажена; квадратноскуловая кость исчезла, а чешуйчатая сильно редуцирована. В результате такого исчезновения костного покрова височной области квадратная кость стала свободно подвижной, обуславливая большую раскрываемость челюстей. У большинства ящериц продолжает существовать пинеальный глаз. Слезная кость мала

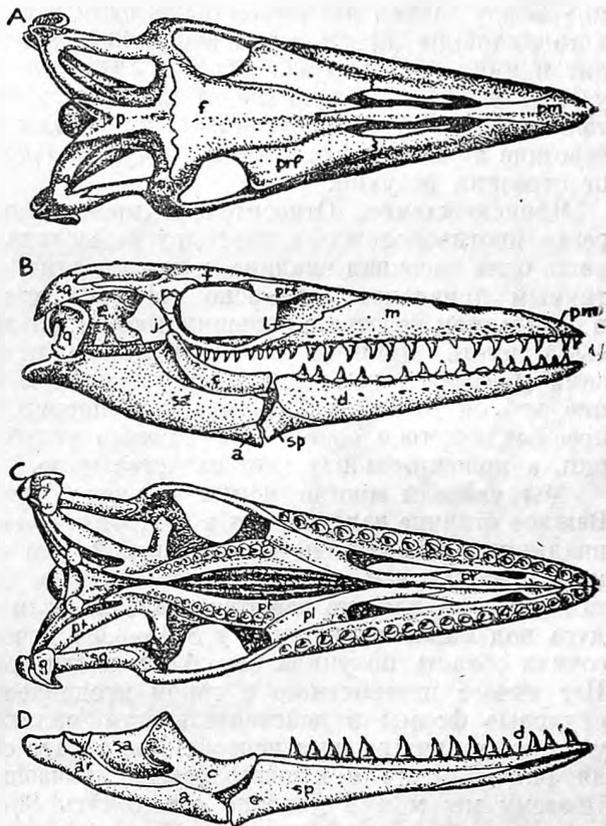


Рис. 142. Черепа мозазавров. А — *Tulosaurus*, вид с дорзальной стороны. Длина оригинала — около 56 см. В — *Clidastes*, вид сбоку. Длина оригинала — около 51 см. С — *Platecarpus*, вид с вентральной стороны. Длина оригинала — около 56 см. D — нижняя челюсть *Clidastes* с внутренней стороны. (По Уиллисту.)

или отсутствует, кожное *supraorbitale* исчезло так же, как *tabulare supratemporale* (есть одна единственная кость вместо только что названных двух). Но у некоторых ящериц развился целый ряд новых кожных костей, которые иногда покрывают всю крышу черепа.

Небо — того примитивного типа, который наблюдается у многих пермских рептилий и у *Sphenodon*. Зубы не находятся в ячейках, а прирастают к краю или ко внутренней стороне челюстей, и таким образом имеют специализированный характер.

Примитивный амфицельный тип позвонков удержался у немногих ныне живущих ящериц, а у большинства *Squamata* более совершенное сочленение между телами позвонков было достигнуто вследствие развития процельного состояния, при котором выпуклый задний конец одного позвонка входит в ямку другого (рис. 123 G). Ребра имеют только одну головку, как у *Sphenodon*, но, в отличие от последнего, здесь она узка и сочленяется только с телом. По остальным признакам общее строение напоминает строение только что описанных *Rhynchocephalia* и, быть может, не далеко от строения эозухий.

Происхождение. Относительно происхождения ящериц существует два резко противоположных друг другу взгляда. У этих животных имеется лишь одна височная впадина, и это многими авторитетами считалось примитивным признаком. Согласно этой гипотезе, ящерицы находятся лишь в отдаленном родстве с большинством остальных групп рептилий и должны были иметь длинную самостоятельную историю. Мы сказали, что пермский *Araucoscelis* имел лишь одну височную впадину; высказывалось мнение, что он то и мог быть предком ящериц. Но в виске этого небольшого пресмыкающегося совсем нет бокового углубления, характерного для ящериц, а положительных черт сходства мало.

Мы указали многие черты сходства между ящерицами и *Sphenodon*. Важное отличие заключается в том, что *Sphenodon* имеет нижнюю височную впадину, а ящерица не имеет таковой. Это может показаться непреодолимым препятствием для признания родства. Однако оно, быть может, и не так серьезно, как это кажется сначала. Если бы мы допустили, что тонкая дуга под нижней впадиной у *Sphenodon* исчезла, то в результате этого височная область получила бы облик, почти тождественный таковой ящериц. Нет ничего невероятного в таком предположении и в том, что эти односкуловые формы в действительности являются потомками двускуловых, у которых нижняя дуга исчезла. Мы вправе считать вполне возможным, что ящерицы вместе с клювоголовыми произошли от примитивных эозухий. Поэтому мы можем условно объединить *Squamata* с только что упомянутыми отрядами в подклассе *Lepidosauria*.

Ящерицы. *Squamata* делятся на два подотряда: *Lacertilia* — ящерицы и *Ophidia* — змеи. Первые, конечно, более примитивны, чем вторые, и раньше появляются в палеонтологической летописи. Однако ящерицы появились сравнительно поздно, так как в породах древнее юрских нет несомненных ископаемых ящериц; расцвета же эта группа достигла лишь в конце мезозоя и в третичное время.

Существует большое число семейств ящериц, но из них лишь немногие нам следует разобрать подробно. Мы лишь кратко упомянем некоторые надсемейства, в которые могут быть соединены эти семейства, пользуясь простой системой классификации.

Крупнейшая из этих — группа есть *Kionocrania*, многие члены которой являются довольно примитивными ящерицами, как гекконы, агамиды и настоящие ящерицы Старого Света и игуаны Нового Света. К более уклоняющимся формам относятся ядозубы, желтопузики и сцинки. Эта группа, по видимому, была представлена уже в юре.

Надсемейство *Amphisbaenia* охватывает некоторое число червеобразных роющих форм, которые часто лишены конечностей, — с тупым хвостом и маленькими глазами. Височные дуги у них исчезли, но остальной череп представляет собою соединение плотно сросшихся между собою

костей, образуя роющий орган. В ископаемом состоянии мало известны.

Хамелеоны, относящиеся к надсемейству *Rhoptoglossa*, являются высокоспециализированной древесной группой, живущей в тропических областях Старого Света; в ископаемом состоянии известны с эоцена на северных материках. Из признаков специализации наиболее бросаются в глаза длинный язык, служащий для ловли насекомых, хватательный хвост и сжимающая стопа, в которой два пальца противопоставляются остальным трем. Череп имеет довольно своеобразное строение; многие кости срослись или стали рудиментарными.

Четвертую главную группу ящериц представляет надсемейство *Platynota*, все современные формы которого относятся к семейству *Varanidae*. Эти формы, так называемые мониторы тропиков Старого Света, интересны в том отношении, что они близки к предкам как морских ящериц (мозазавров), так и змей. Сюда относятся крупнейшие из современных и иско-

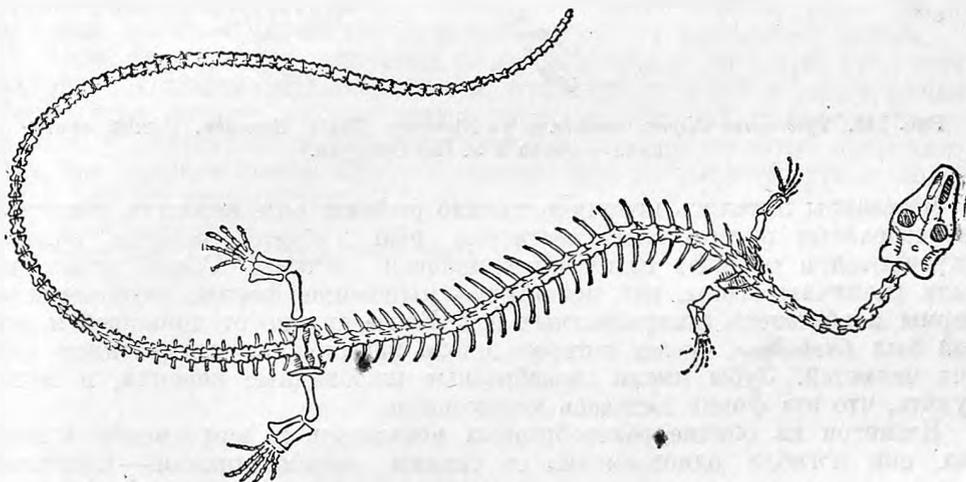


Рис. 143. *Adriosaurus*, нижнемеловая полуводная ящерица. Длина оригинала — около 40 см. (Из Уиллистона.)

паемых наземных ящериц: одна из них, живущая в Ост-Индии, имеет в длину метра три с половиной, а *Megalania*, ископаемая форма (из плейстоцена Австралии), была, возможно, вдвое больше. На родство со змеями указывает тот факт, что посредине челюстей развивается сочленение и что, в отличие от большинства рептилий, передняя часть мозговой коробки почти сплошь окружена костью.

Морские ящерицы. Некоторое количество интересных меловых морских ящериц относится к тому надсемейству, что и *Varanidae*, и, повидимому, происходит от них (*Varanidae*, к сожалению, мало известны в ископаемом состоянии, хотя, надо думать, имеют древнее происхождение).

В нижнем мелу появляются две группы водных ящериц. Долихозавры, к которым относится *Adriosaurus* (рис. 143) и несколько позже появившийся *Dolichosaurus*, были небольшими формами с весьма длинной шеей и с конечностями почти нормального строения, которые показывают, что эти ящерицы не были вполне приспособлены к морской жизни. Эти удлиненные формы не могли быть предками других водных ящериц. Айгнилозавры, представлявшие вторую нижнемеловую группу, были тоже довольно небольшими формами и вели, вероятно, также лишь полуводный образ жизни. Шея у них была короткая, хвост был мощным органом плавания.

От этих последних произошли, повидимому, мозазавры (рис. 142 и 144), — верхнемеловые морские ящерицы, имевшие всемирное распространение, но особенно обычные в мелу Канзаса; к числу наилучше изученных типов отно-

ются *Platecarpus* и *Tylosaurus*. Это были крупные животные, имевшие в среднем около 4,5—6 м в длину. Голова у них была длинная, шея короткая, туловище и хвост длинные, тонкие. Главным органом плавания был хвост, а конечности функционировали как органы управления. Проксимальные кости веслообразных конечностей были значительно укороченные, как это обычно бывает у водных форм; но пальцы были хорошо развитые, раздвинутые и, как полагают, соединенные между собою перепонкой. Число пальцев было нормальное, но число фаланг было немного увеличенное. Череп очень похож на череп ящериц из семейства *Varanidae*: как и у этих последних, существовало хорошо развитое подвижное соединение посредине нижней челюсти, между *angulare* и *spleniale*. Зубы довольно мало похожи на зубы большинства ящериц в том отношении, что они сидели в ямках, а не прирастали к челюстям.

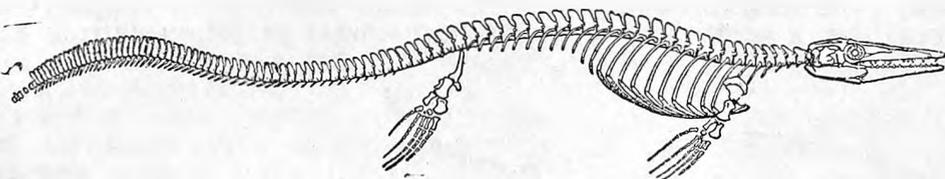


Рис. 144. *Tylosaurus dispar*, мозазавр из Niobrara Chalk Канзаса. Длина оригинала — около 8 м. (Из Осборна.)

Мозазавры питались преимущественно рыбами; они, вероятно, пожирали разнообразных примитивных костистых рыб *Teleostei*, остатки которых встречаются в меловых отложениях меловой системы. Среди мозазавров были различные типы, как полагают, — ныряющие формы, глубоководные формы и обитатели поверхностных вод. Более сильно отклонившейся формой был *Globidens*, скелет которого плохо известен, за исключением нижних челюстей. Зубы имели своеобразные шаровидные коронки, и можно думать, что эта форма питалась моллюсками.

Несмотря на обилие разнообразных мозазавров в верхнемеловых породах, они погибли одновременно со своими современниками — плезиозаврами, которые тоже питались рыбой.

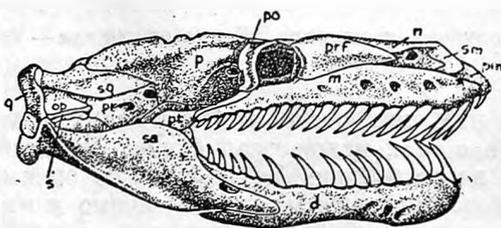


Рис. 145. Череп современной примитивной змеи — питона. (По Уиллестону.)

Змеи. *Ophidia* — змеи — являются самой молодой из групп рептилий. Произойдя, несомненно, от варанид, они появляются впервые в мелу, но мало известны в ископаемом состоянии.

Змеи утратили почти все следы конечностей, как это наблюдается, впрочем, и у некоторых настоящих ящериц. Отсутствие конечностей, повидимому, связано с тем фактом, что у всех рептилий с тонким телом передвижение, даже при наличии конечностей, совершалось до некоторой степени посредством волнообразного изгибания тела (способность к этому изгибанию сохранилась еще с рыбьей стадии эволюции), ноги же просто упирались в землю. С появлением роговых чешуй, которые могли препятствовать скольжению назад, стала возможной утрата ног; таким образом возник новый способ передвижения.

У змей число позвонков может возрастать до нескольких сотен; дифференцировка их по областям позвоночника была, конечно, незначительна; между позвонками имеются дополнительные сочленения (рис. 123 G—I). Череп (рис. 145) значительно видоизменился в направлении большей подвижности его составных частей в связи с приспособлением к проглатыванию крупной добычи. Отсутствует даже верхняя скуловая дуга, причем квадратная кость весьма свободно соединена с черепом. Квадратная кость имеет подвижное

соединение также и с нёбом, а нёбо и передняя часть черепа могут свободно двигаться по мозговой коробке. Зубная кость в значительной степени освобождается от расположенных позади ее элементов челюстей, а обе ветви нижней челюсти соединяются друг с другом лишь посредством связок. Все эти особенности обуславливают возможность широкого разевания челюстей. Зубы обычно наклонены назад, так что последовательные движения челюстей проталкивают добычу в глотку. Пинеальное отверстие исчезло. Теменная и лобная кости разрослись книзу так, что вместе с одним новым окостенением они совершенно окружают переднюю часть мозговой коробки; эта особенность нужна для защиты мозга при проглатывании больших объектов.

Древнейшие известные нам змеи верхнего мела¹ и эоцена, как *Palaeophis*, были, повидимому, довольно примитивными формами с более или менее коротким и толстым телом; удавы и питоны являются, очевидно, их сравнительно мало изменившимися потомками. Безобидные, менее крупные змеи впервые появляются лишь в третичных отложениях. Сравнительно поздно появились, повидимому, ядовитые формы с полыми ядовитыми зубами.

У более примитивных ядовитых форм, как кобры, ядовитые зубы прикреплены неподвижно. Эволюция змей, повидимому, ведет в конце концов к гадюковым, американскими представителями которых являются гремучие змеи, у которых кости нёба расположены так, что ядовитые зубы автоматически поворачиваются книзу и внутрь при закрывании рта и поднимаются при его открывании.

¹ Древнейшие из известных змей найдены в нижнем мелу (неокоме) Западной Европы. Л. Д.

АРХОЗАВРЫ

Мы уже видели, что взаимоотношения между многими типами рептилий далеко не ясны; надотряды и подклассы устанавливаются условно, и значение этих групп, как единиц естественной классификации, остается сомнительным. Теперь мы приступаем к изучению группы отрядов, которые охватывают крокодилов, динозавров, летающих рептилий и родственные им примитивные формы; все эти рептилии могут быть объединены в подкласс *Archosauria*, или «господствующих рептилий» (рис. 162).

Характерных признаков, которыми обладают все эти формы, — мало. Все они имеют две височные впадины, т. е. являются диапсидными, но две впадины имеются также у *Rhynchocephalia* и у других пресмыкающихся, которые, повидимому, имеют мало общего с архозаврами. [Но все группы, относимые к архозаврам, произошли, повидимому, от общего предка, а потому мы вправе рассматривать этот подкласс как одну из единиц естественной классификации пресмыкающихся.]

Хождение на двух ногах. Наиболее характерные эволюционные тенденции архозавров наблюдаются в строении конечностей и поясов конечностей и связаны с замечательными изменениями в способе передвижения большинства членов этой группы.

Неуклюжее хождение примитивных котилозавров было усовершенствовано у различных более новых рептилий различными способами. У большинства отрядов рептилий имело место просто улучшение хождения на четырех ногах; только среди архозавров были формы, характеризующиеся «двуногиестью», при которой животное бежит в наполовину выпрямленном положении на своих задних ногах. У некоторых из более примитивных архозавров мы видим лишь начальные стадии двуногости (бипедализма). В других группах двуногиесть совсем не развивается. Иные, однажды перешедши к бипедализму, потом вернулись назад к четвероногой позе, но и у таких форм история группы оставила следы в строении животного.

При бипедальной позе архозавра передняя часть тела от таза наклоняется кпереди под значительным углом. Такую позу нельзя было бы соблюсти, если бы хвост не функционировал как балансирующий орган; в связи с этим хвост почти всегда является длинным и мощным. В дополнение к своей функции балансирования он вмещает в себе мощные мускулы, приводящие в движение задние конечности.

Такое изменение положения обусловило многие изменения в строении костей конечностей. У двуногих архозавров всю тяжесть тела несут бедра, и крестец у них мощный; к первоначальным двум ребрам в его состав обычно включается еще некоторое количество ребер. *Pilum* — удлиненное, а *acetabulum* лежит высоко близ спинного хребта. У ходящего на двух задних ногах животного тело не может, конечно, поддерживаться растопыренными в стороны ногами. В противоположность такой позе, задние ноги повернулись кпереди, приобрели передне-заднее движение и значительно выпрямились, так что они в сущности образуют теперь две высокие и мощные колонны, тянущиеся от таза книзу, к почве.

Головка бедренной кости лежит теперь под верхним краем ямки *acetabulum* и более не давит на нее, а дно ямки становится обычно открытым. На

бедренной кости (рис. 147), первоначально прямой, развивается головка в верхнем конце этой кости, сбоку; эта головка входит в acetabulum (вертлужную ямку), а несколько ниже на той же кости часто развивается дополнительный отросток, четвертый трохантер, к которому прикрепляются мускулы хвоста. Большая берцовая имеет склонность к удлинению, а значение малой берцовой уменьшается. Иногда путем удлинения

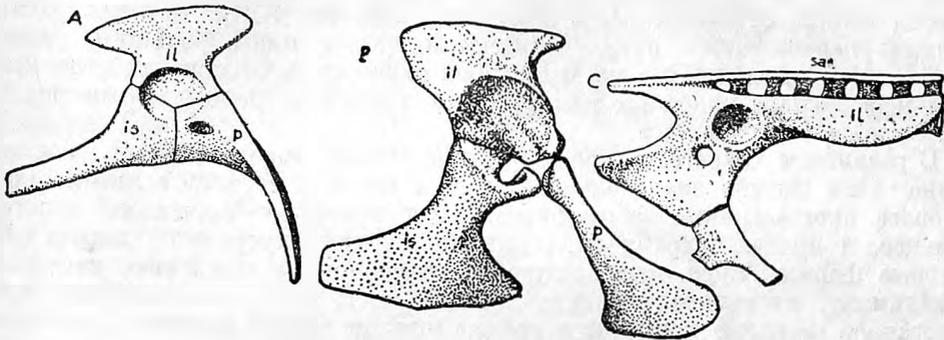


Рис. 146. Тазовый пояс архозавров. А — *Aetosaurus* (из *Thecodontia*). В — юрский крокодил *Stegosaurus*. С — меловой птерозавр *Pteranodon*. *il* — ilium; *is* — ischium; *p* — pubis; *sac* — sacrum (крестец). На С значение вентрального элемента не выяснено. (А — по Бруму, В — по Эндрыюсу, С — по Итону.)

метатарсальных элементов к голени присоединяется снизу дополнительный отдел конечности. Тарсальные кости, которые у этого нового типа конечности могли бы стать слабым местом, имеют склонность редуцироваться, причем проксимальные иногда срастаются с большой и малой берцовыми костями, а дистальные соединяются с головками метатарсальных костей,



Рис. 147. Правая бедренная кость спереди: А — крокодила, В — динозавра из *Trachodontidae*. *gt* — большой трохантер для прикрепления подвздошных мускулов; *h* — головка, входящая в вертлужную ямку; *t₄* — четвертый трохантер для прикрепления хвостовых мускулов.

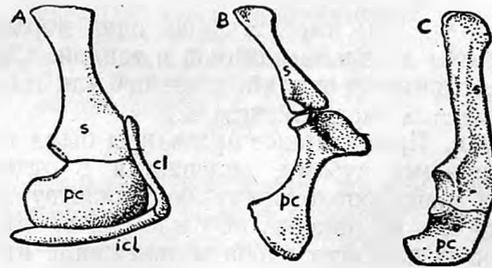


Рис. 148. Плечевой пояс архозавров. А — текодонт *Euparkeria*. В — юрский крокодил *Stegosaurus*. С — динозавр *Morosaurus* (из *Sauropoda*). *cl* — ключица; *icl* — interclavicle; *pc* — procoracoideum; *s* — лопатка (А — по Бруму, В — по Эндрыюсу, С — по Маршу.)

вследствие этого остается лишь одно подвижное сочленение в середине tarsus. Теперь лапа совсем не вывернута в отношении ближайшего кверху отдела ноги, а центральные пальцы могут получать усиленное развитие. Самым длинным часто становится третий палец; второй и четвертый немного короче. Остальные пальцы обычно имеют сравнительно мало значения; пятый нередко совершенно исчезает, а первый иногда поворачивается назад, служа, повидимому, опоркой. Хотя относительная длина пальцев может сильно изменяться, но число фаланг обычно остается постоянным: у стель

далеко друг от друга стоящих форм, как хищные динозавры и птицы, стопы тождественны по своему строению и по фаланговой формуле.

Характерный ряд изменений происходит в локтевой и седалищной костях (рис. 146 А). Утрачивая примитивное пластиновидное строение, обе кости становятся удлиненными и направленными книзу, образуя вместе с подвздошной костью трехлучевой тип таза. Эта особенность строения, вероятно, связана с тем фактом, что бедренная кость движется назад и вперед вблизи от туловища, и мускулы, идущие к ней от этих костей, должны переместиться вперед или назад, чтобы иметь больший размах. Даже самые примитивные из архозавров обнаруживают признаки, по меньшей мере, начала подобных изменений, а некоторые формы имеют еще более сложное строение таза.

С развитием двуногости передние ноги начали, конечно, терять свое значение. Они обычно значительно короче и много слабее, чем задние ноги. У более прогрессивных форм наблюдается некоторая тенденция к потере пальцев, и иногда сохраняется лишь по два-три внутренних пальца. Некоторые формы, вновь перешедшие к четвероногому хождению, испытали, повидимому, вторичное развитие передних ног, но у большинства таких архозавров передние конечности все же гораздо короче задних. В плечевом

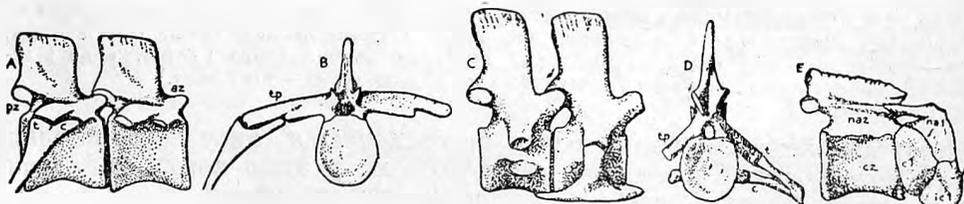


Рис. 149. Позвонки юрского крокодила *Stegosaurus*. А — спинные позвонки. В — то же, спереди. С — шейные позвонки. D — то же, сзади. E — atlas и axis. az — передняя зигалофиза; c — capitulum ребра; c1, c2 — тела первого и второго позвонков (atlas и axis); ic1 — intercentrum атланта; na1, na2 — невральные дуги atlas и axis; t — tuberculum ребра; tp — processus transversus невральной дуги. (По Эндрюсу.)

поясе (рис. 148) имеется лишь одна коракоидная кость, а лопатка обычно становится довольно длинной и тонкой. Cleithrum исчез, как у большинства прогрессивных рептилий; ключица или interclavicula, а иногда и ключица и interclavicula, могут исчезать.

Череп. Примитивные архозавры были плотоядные животные с простыми заостренными зубами, сидевшими в отдельных ячейках по краям челюстей; в противоположность большинству других пресмыкающихся, на небных костях их никогда не было зубов. Иногда мы наблюдаем исчезновение некоторых или всех зубов и замещение их роговым клювом, а в некоторых случаях щечные зубы видоизменялись в соответствии с приспособлением к питанию растениями. Пинеальное отверстие всегда отсутствовало. Между глазницей и носовым отверстием обычно присутствовала предглазничная впадина, что уменьшало вес черепа. Квадратные кости были велики и простирались далеко вверх на задней стороне черепа. Оба птеригоида нередко составляли срединную пластинку в крыше рта, с небными впадинами по обе стороны от этой пластинки.

Ребра почти всегда были двуглавые (примитивное состояние). Но в процессе эволюции архозавров обе головки в дорзальной области обычно тесно сближаются друг с другом и вместе прикрепляются к поперечному отростку (рис. 149).

Thecodontia. Только что рассмотренные нами признаки замечаются у различных прогрессивных типов архозавров: динозавров, птерозавров и крокодилов, а также и у примитивных птиц (строение которых, очевидно, может быть выведено из строения архозавров). Эти формы появляются в верхнем триасе и в юре. Мы могли бы рассчитывать найти и в первом из только что упомянутых периодов предков всех позже появившихся архо-

завров — родоначальную группу, в которой впервые развились формы с признаками архозавров.

Такой является обширная группа, которая охватывает отряд *Thecodontia* (или *Pseudosuchia*). Сюда относится ряд типов триасовых пресмыкающихся, которые представляют значительное разнообразие, но которые в общем характеризуются появлением у них характерных особенностей архозавров.

Двускуловой череп имели уже некоторые верхнепермские пептили. Вполне возможно, что древние диапсидные рептилии, которых мы объединили под названием *Eosuchia*, являются предками примитивных архозавров. *Youngina*, например, нередко относят к *Thecodontia*. Но такие пермские типы не имеют почти никаких признаков, характерных для настоящих архозавров.

Примитивные Thecodontia. Совершенно иную картину представляет ряд триасовых форм, как *Euparkeria* (рис. 150 А и В), *Ornithosuchus* (рис. 150 С) и *Saltoposuchus* (рис. 151). Подобные формы хорошо известны как из Европы, так и из Южной Африки и, повидимому, были распространены по всему земному шару. В большинстве своем это были небольшие рептилии, варьировавшие по величине примерно в тех же пределах, как и ныне живущие ящерицы, на которых они, вполне возможно, были несколько похожи и по общему своему облику. Но на этом сходство и заканчивается; не только уже развившаяся двуногость, но и многие признаки внутреннего строения этих триасовых форм определенно указывают на то, что эти последние были предками позднее появившихся отрядов архозавров.

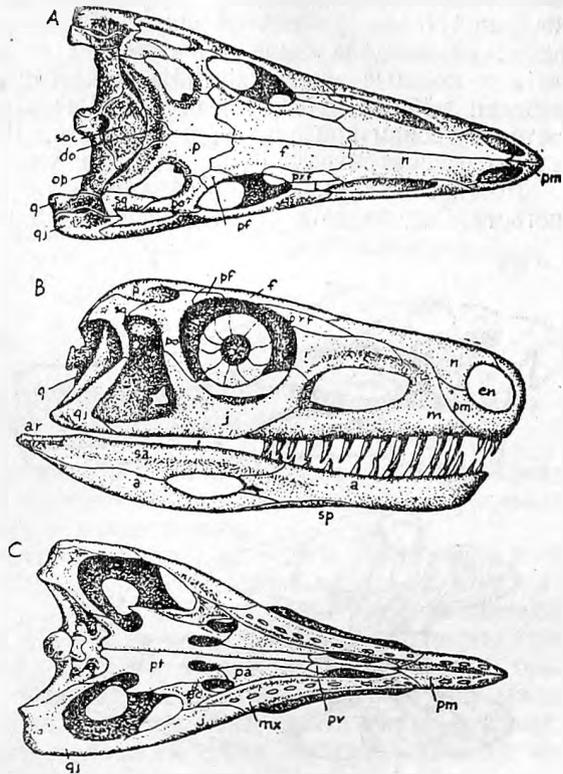


Рис. 150. Череп у примитивных *Thecodontia*. А — череп *Euparkeria* с дорзальной стороны, В — то же, сбоку. Длина черепа — около 15 см. С — нос *Ornithosuchus*. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А, В — по Бруму, С — по Ньютону и Хюне.)

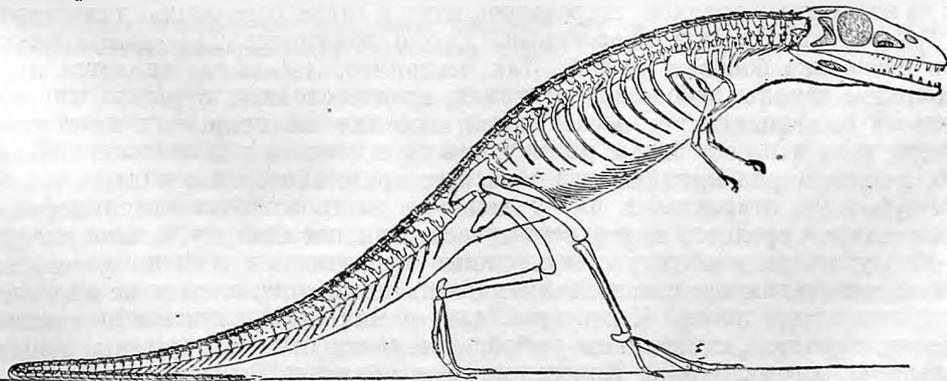


Рис. 151. *Saltoposuchus*, легко построенная триасовая форма из *Thecodontia*. Длина — около 114 см. (Из Хюне.)

Эти формы были маленькими подвижными плотоядными животными с острыми зубами, которые сидели в ячейках, представляя текодонтный тип, характерный для всего подкласса. Череп был длинный и тонкий, с носовыми отверстиями, находившимися близ переднего конца. В противоположность тем двускуловым рептилиям, которые были рассмотрены в предыдущей главе, у этих форм развилась предглазничная впадина; верхняя височная впадина была относительно мала, pineальная глаз исчез, tabularia и кожные supraoccipitalia отсутствуют. на нижней стороне черепа исчезли нёбные зубы, имеются нёбные впадины, а оба птеригоида находятся в тесном контакте друг с другом. По всем этим особенностям черепа члены рассматриваемой группы были типичными архозаврами.

Посткраниальный скелет обнаруживает начавшееся приспособление к двуногости. Задние ноги были гораздо длиннее, чем передние. Таз (рис. 146 А),

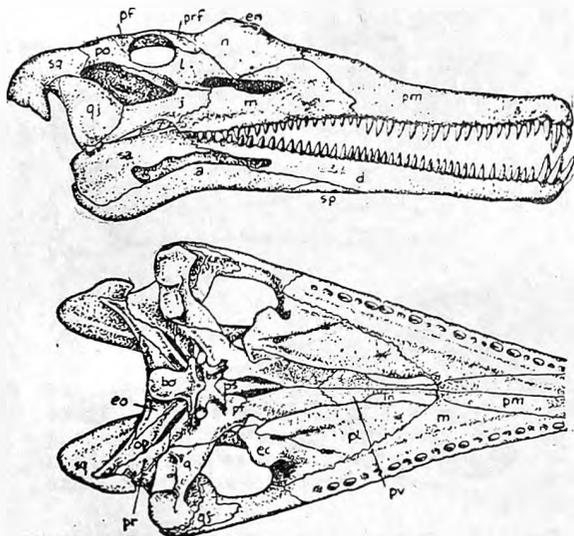


Рис. 152. Боковой вид черепа и задняя часть нёба питозавра *Machaeroprotopus*. Длина черепа — около 106 см. Объяснения сокращений см. под рис. 86. (По Кэмплу.)

все еще оставаясь несколько пластиновидным, обнаруживает некоторое удлинение и поворот книзу как лобковой, так и седельной кости; metatarsalia были несколько удлинены, третий палец имел склонность становиться длиннее остальных, а пятый был, повидимому, значительно редуцирован. Эти маленькие пресмыкающиеся, надо полагать, подвергались нападению со стороны более крупных врагов, так как почти все они имеют ряды небольших костных пластинок, идущих вдоль спины.

Подобные формы были, повидимому, многочисленны в нижнетриасовые времена и продолжали существовать до конца триаса. Они занимают явно центральное место в эволюции архозавров. Для того, чтобы некоторые из этих форм превратились в примитивных, плотоядных динозавров, не нужно было почти ника-

ких изменений в строении, а другие, близкие к ним рода, повидимому, обнаруживают начавшееся развитие вторичного нёба, которое характерно для крокодилов. Несколько дальше отстоят эти формы от других типов архозавров, но в их строении нет ничего такого, что не позволяло бы нам смотреть на них, как на возможных предков птерозавров, птиц и «птицеобразных» динозавров.

Другие типы отряда Thecodontia. Среди триасовых *Thecodontia* развилось несколько боковых ветвей. Так, например, *Aetosaurus* является представителем группы небольших рептилий, вполне сходных с только что описанными по большинству особенностей строения, но покрытых на верхней стороне тела и по его бокам расширенными костными пластинками. Кроме того, развился ряд крупных своеобразных представителей отряда.

Phytosauria относятся к числу наиболее часто встречающихся ископаемых рептилий среднего и верхнего триаса. Они, повидимому, вполне сходны по образу жизни и облику с нынешними крокодилами и были в экологическом отношении предшественниками этих последних, хотя и не являлись их прямыми предками. Череп (рис. 152) у них был значительно удлинен в связи, вероятно, с питанием рыбой, а челюсти были вооружены мощной «батареей» острых зубов. Положение ноздрей у них было такое же, как у некоторых других, знакомых уже нам водных типов, причем наружные отверстия были отодвинуты далеко назад, находясь почти между глазами.

Оба отверстия были тесно сближены друг с другом у верхушки черепа и в некоторых случаях располагались в некоторого рода «чашке», возвышавшейся над верхней стороной черепа; это, повидимому, было приспособлением для дыхания при погружении большей части тела в воду.

Тело (рис. 153) по общей форме было крокодилообразным. Конечности были короткие, а таз имел совершенно примитивное строение. Но задние ноги были значительно длиннее передних, хотя с переходом к водной жизни развитие двуногости должно было совершенно прекратиться.

В Европе и Северной Америке эти формы представляли значительное разнообразие (*Phytosaurus*, *Mystriosuchus*, *Machaeropsopus* и многие другие

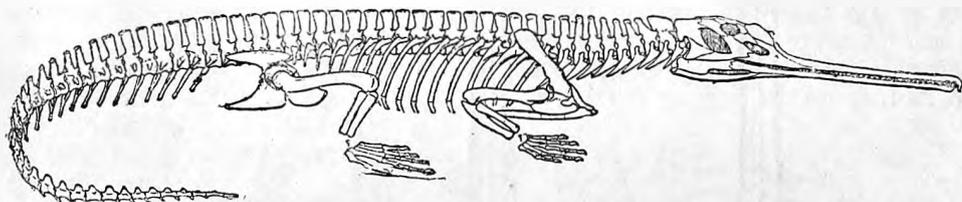


Рис. 153. *Mystriosuchus*, триасовый питсавр. Оригинал имеет в длину около 3,5 м. (Из Мак-Грегори.)

рода), хотя они, очевидно, отсутствовали в южном полушарии. В свое время фитозавры развивались довольно успешно, но они, очевидно, не выдержали конкуренции крокодилов и исчезли в конце триаса.

Desmatosuchus (рис. 154) был крупной формой из отряда *Thecodontia*, найденной в американском триасе. По некоторым особенностям он, повидимому, родствен фитозаврам, и подобно этим последним он вел в значительной степени водный образ жизни. Но у него были своеобразные черты специализации. Панцирь, в некоторой степени развитый у фитозавров, был сильно развит у *Desmatosuchus*. Широкие пластинки сплошь покрывали спину, а конечности были защищены рогообразными костными выростами, которые загибались вниз над ними и должны были служить защитой от

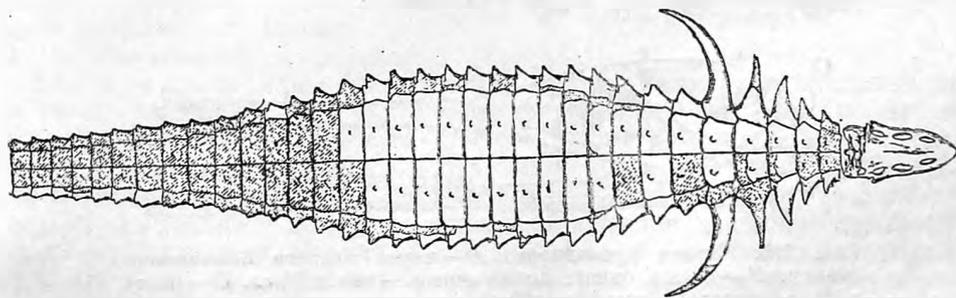


Рис. 154. *Desmatosuchus*, панцирный текодонт из североамериканского триаса, вид со спины. Изображенная часть тела имеет в длину около 3,6 м. (Из Кейза.)

хищников. Череп был короткий, и истолкование его строения встречает затруднения; он несколько не был похож на череп фитозавров.

Значительно увеличившимся отпрыском древнейшей группы отряда *Thecodontia* был *Erythrosuchus* — крупная южноафриканская нижнетриасовая форма, у которой наиболее бросающейся в глаза чертой строения была объемистость тела. Тело было толстое, хвост короткий, конечности — сравнительно массивные, а задние ноги лишь немного длиннее передних. Череп был сравнительно короткий, хотя и довольно высокий. Высказывалось предположение, что это животное было обитателем болот. Сильно заостренные зубы заставляют нас предположить, что это было плотоядное животное, но при его неуклюжести трудно представить, что могло служить ему пищей.

Thecodontia существовали исключительно в триасе, и история их коротка. Но развитие этих форм было событием величайшей важности для эволюции

животного мира мезозоя — необходимой прелюдией к последовавшей затем экспансии типов архозавров.

Из форм, происходящих от этой группы, динозавры и птицы будут рассмотрены в дальнейших главах; здесь же мы дадим описание других отрядов архозавров: крокодилов и летающих рептилий.

Крокодилы. Крокодилы, аллигаторы и их родичи, составляющие отряд *Crocodylia*, являются наименее прогрессивными из архозавров; тем не менее они представляют единственную группу архозавров, пережившую конец века

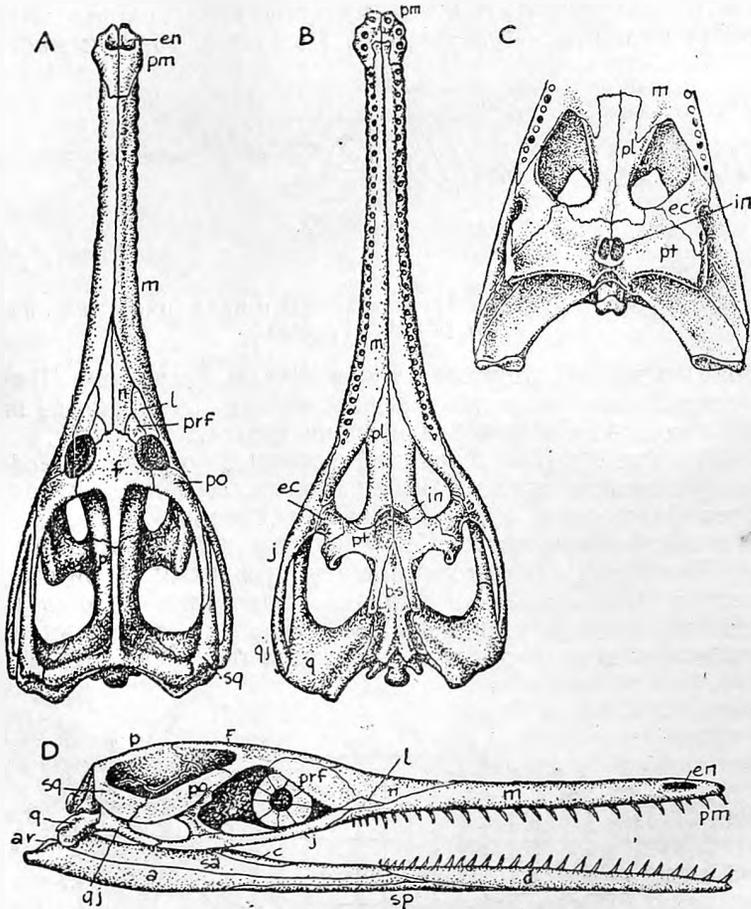


Рис. 155. Черепа крокодилов. А — череп юрского *Stegosaurus* сверху. В — то же, снизу. Длина черепа — около 75 см. С — часть неба эоценового *Crocodylus affinis*, изображенная для того, чтобы показать перемещение внутренних носовых отверстий назад. D — череп юрского морского крокодила *Geosaurus* длиной около 38 см. Объяснения сокращений см. под рис. 86. (А, В — по Эндриюсу, С — по Муку, D — по Фраасу.)

пресмыкающихся (мезозоя). Ответившись от одного из триасовых семейств *Thecodontia*, они появились в юре; в последующие времена они испытали сравнительно незначительные изменения. По общей форме тела и по многим особенностям строения они недалеко от примитивного типа архозавров, а по своему земноводному образу жизни они очень похожи на своих несколько отдаленно родственных предшественников — фитоавров.

Череп (рис. 155) имеет во многих отношениях примитивное для архозавров строение; он всегда имеет довольно удлиненную форму; чрезвычайно вытянут в длину череп у питающихся рыбой форм, например — у ныне живущего индийского гавиала. Но зато небо сильно изменено. У фитоавров, как мы видели, приспособление к дыханию, в связи с пребыванием в воде,

было осуществлено в значительной степени перемещением наружного носового отверстия назад, вследствие чего внутреннее отверстие помещалось в задней части рта. У крокодилов наружные носовые отверстия находятся на кончике рыла, так что дыхание может осуществляться даже тогда, когда над поверхностью воды выступает лишь этот кончик, а с внутренней стороны опасность проникновения воды в дыхательные пути предотвращается развитием вторичного нёба. Ниже первоначального внутреннего отверстия ноздрей *praemaxillae*, *maxillae* и *palatina* образовали вторичную крышу под первоначальным уровнем крыши рта, оставляя над собою трубку, через которую воздух проходит назад, к расположенным позади внутренним носовым отверстиям. У новейших форм даже птеригойды сомкнулись, образовав дальнейшее продолжение вторичного нёба. В результате таких изменений вдыхаемый воздух уже вовсе не поступает в рот, а прямо проходит назад в горло, которое иногда отгорожено особым кожистым язычком. Подобное вторичное нёбо образовалось и у млекопитающих, но у этих последних оно почти никогда не бывает развито в такой степени, как у крокодилов.

По общему виду тела крокодил несколько похож на ящерицу. Имеется длинный уплощенный хвост, являющийся главным плавательным органом. У новейших форм позвонки уже не амфицельные и не платицельные, а процельные. Всегда существует хорошо развитый набор кожно-панцирных пластинок, располагающихся вдоль спины под роговыми чешуями, а иногда и на брюшной стороне, — черта, унаследованная от примитивных *Thecodontia*.

Новейшие крокодилы — четвероногие, и при медленном хождении они, как это обычно наблюдается, широко растопыривают свои ноги; но при быстром передвижении, как у всех прогрессивных архозавров, тело высоко поднято над почвой, а конечности находятся прямо под телом. При этом следует отметить, что, хотя крокодилы ходят не на двух ногах, передние ноги у них всегда значительно короче задних. Контраст в длине передних и задних конечностей был весьма сильно выражен у древнейших лейасовых форм, и очень вероятно, что у архозавровых предков рассматриваемой группы, до того как они начали приспособляться к водной жизни, была в некоторой степени развита двуногость. В плечевом поясе (рис. 148 В) сохранилась межключица, но исчезли ключицы. Два наружных пальца передней ноги редуцированы обычным у архозавров образом, а *carpalia* сильно редуцированы, как у динозавров, причем сохраняются лишь два проксимальных элемента и один дистальный; проксимальные обычно сильно удлинены (рис. 156 А). Имеется лишь два крестцовых ребра, — признак примитивный. Таз (рис. 146 В) имеет трехлучевое строение. Лобковая и седалищная кости отдельно тянутся вниз, расходясь от вертлужной области, в значительной степени подобно динозаврам *Saurischia*. Таз у крокодилов, однако, своеобразен в том отношении, что лобковая кость оттесняется у них от *acetabulum* седалищной костью. Задние ноги имеют значительную длину; как у большинства архозавров, здесь наблюдается некоторое удлинение *metatarsalia*, а пятый палец редуцирован настолько, что от него сохраняется лишь укороченное *metatarsale*, но стопа (рис. 156 В) несколько отклоняется от стопы многих других архозавров в том отношении, что первый палец все

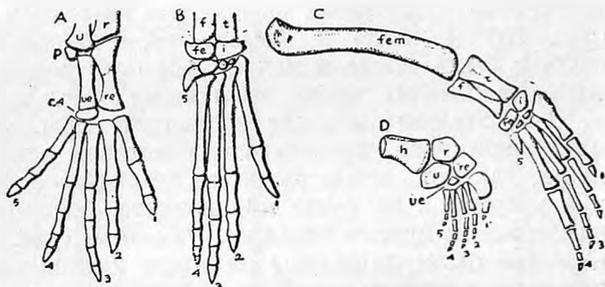


Рис. 156. Конечности крокодилов. А — manus, и В — pes юрского *Alligatorellus*. С, D — задняя и передняя нога юрского морского крокодила *Geosaurus*. Пальцы перенумерованы *ca* — четвертое дистальное *carpale*; *f* — fibula; *fe* — fibulare; *fem* — femur; *h* — humerus; *i* — intermedium; *p* — pisiforme; *r* — radius; *re* — radiale; *t* — tibia; *u* — ulna; *ue* — ulnare. (А, В — по Лорте; С, D — по Фраасу.)

еще развит наравне с другими, четвертый палец слабо редуцирован и tarsus имеет сочленение скорее у своего проксимального конца, чем посредине.

„Древние“ крокодилы. Впервые мы встречаем крокодилов в отложениях юрского периода, когда они уже представляли собою группу, достигшую своего расцвета. Юрские формы являются несомненными представителями этого отряда, но они были несколько примитивнее, чем третичные и нынешние крокодилы. Верхняя височная впадина у этих древних форм была не такая маленькая, как у ныне живущих; внутренние носовые отверстия находились все еще между небными костями, так как птеригоиды пока еще не образовали продолжения вторичного неба; позвонки сохраняли плоские или даже слегка вогнутые концы, и во многих случаях еще сохранялось предглазничное отверстие, наблюдаемое у многих других архозавров (оно отсутствует у всех крокодилов последующих времен).

В это время существовало уже несколько различных типов крокодилов. Среди них обращают на себя внимание многие довольно легко построенные крокодилы с длинным рылом и с тяжелым панцирем, как *Steneosaurus* (рис. 155 A и B) и *Teleosaurus*, — повидимому, подвижные рыбацкие формы; были также и мелкие формы с коротким рылом, как *Atoposaurus* и *Alligatorellus* (последний имел менее 30 см в длину).

Замечательны морские крокодилы юры. Это — единственная группа из всех архозавров, представители которой сделались чисто водными животными, так как, несмотря на то, что архозавры господствовали в продолжение мезозоя и на суше и в воздухе, большинство морских рептилий принадлежало к другим группам. *Geosaurus* (рис. 155 D и 156 C и D) и *Metricorynchus* были лишены панциря крокодилы, у которых конечности значительно видоизменялись и работали как весла. Главным органом плавания был хвост, который развился в рыбообразный хвостовой плавник, довольно похожий на хвостовой плавник древних ихтиозавров; задний конец позвоночника отклонялся в нижнюю лопасть этого плавника, верхняя лопасть которого поддерживалась, надо полагать, жесткой кожей. Эти водные крокодилы были нередки в верхнеюрских морях, но по какой-то причине они, в противоположность многим другим морским типам рептилий, скоро вымерли.

„Новые“ крокодилы. В юре имеются, кроме различных упоминавшихся уже типов, крокодилы, находящиеся в более прямых родственных отношениях к позднее появившимся формам. Подобные типы, представленные родом *Goniopholis* и другими, были обычны в мелу. Происходившая в течение этого периода эволюция значительно приблизила строение крокодилов к тому типу строения, который характерен для новейших крокодилов; в частности — завершилось образование вторичного неба (рис. 155 C) и развились прочельные позвонки. В начале третичного времени строение крокодилов и аллигаторов в основном достигло своего теперешнего состояния.

Крокодилы были наименее прогрессивными из архозавров, но они дожили до наших дней, в то время как их прогрессивные родичи вымерли.

Летающие рептилии. Если архозавры не завоевали моря, то в воздухе они имели больше успеха, так как, во-первых, они дали начало птицам, во-вторых, среди них были летающие животные иного типа, — летающие ящеры, составляющие отряд *Pterosauria*. Эти формы достигли большого расцвета в юре, а некоторые крупные типы дожили до верхнего мела. Хотя птерозавры могли бы существовать и на материках, тем не менее почти все известные находки их остатков были сделаны в отложениях соленых бассейнов, а это указывает на то, что птерозавры вели образ жизни рыболовов, несколько напоминая этим нынешних крачек.

Строение птерозавров, пожалуй, лучше всего уясняется на примере довольно характерной, но несколько примитивной юрской формы *Rhamphorynchus* (рис. 157 и 158). Это — небольшое пресмыкающееся (около 45 см в длину) с длинным черепом, коротким телом, длинным хвостом; но самой замечательной чертой его является развитие передних конечностей в удли-

ненные крылья. Тело было, повидимому, почти голым; некоторые образцы, находимые в осадках, где сохраняются многие хрупкие части, не обнаруживают никаких следов чешуи (или перьев), хотя имеются признаки мелких образований, несколько похожих на волосы. Крылья состояли из кожной перепонки (как у летучих мышей), но эта перепонка поддерживалась лишь единственным вытянутым пальцем, к которому она прикреплялась.

Скелет. Голова (рис. 158) была по своему строению типичной для архозавра, хотя, как у птиц кости имели склонность срастаться, а швы между ними — становиться неясными. Имелись две височные впадины, ниже которых квадратные кости шли наискось вперед, так что челюстное сочленение лежало под глазами. Глазницы были большие, а глаза были защищены (как у многих летающих или ныряющих форм) кольцом склеротических пластинок. Ноздри были отодвинуты значительно назад на длинном рыле. Зубы были острые и тонкие, так как эти формы были, повидимому, рыбающими; у *Rhamphorhynchus* зубы представляли ту особенность, что они были наклонены вперед, а не назад, как у большинства плотоядных рептилий. Шея была удлиненная, а шейные ребра были маленькие, что обуславливало значительную свободу движения головы. Туловище же было очень короткое, в нем было лишь около десяти дорзальных сегментов. Длинная крестцовая область содержала более половины позвонков; хвост был длинный. Это последнее образование упрочивалось сильными связками и заканчивалось, как это мы узнаем по отпечаткам, небольшим кожистым «рулем».

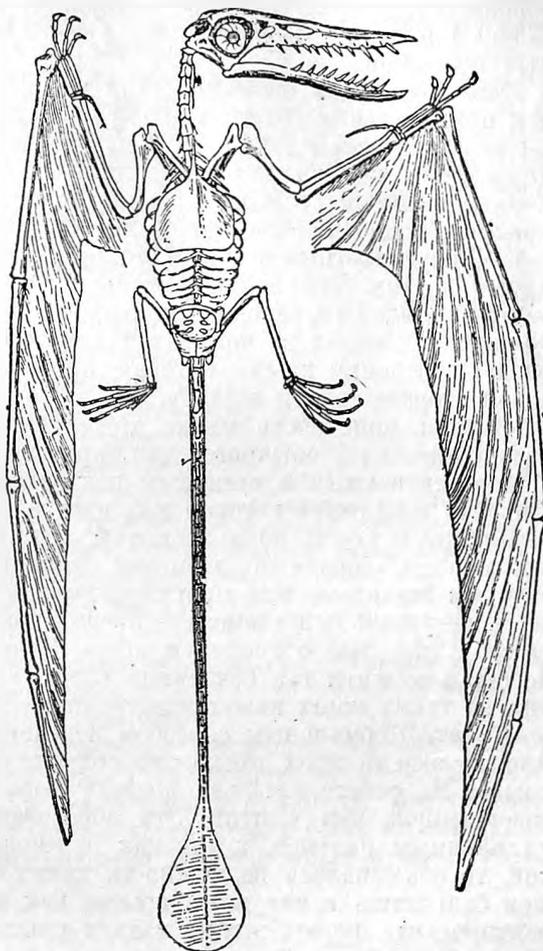


Рис. 157. *Rhamphorhynchus*, длиннохвостый юрский птерозавр. Около $\frac{1}{4}$ натуральной величины. (Из Уиллестона.)



Рис. 158. Череп птерозавра *Rhamphorhynchus*. Длина оригинала — около 13 см. Объяснения сокращений см. под рис. 36. (По Иекелю.)

Кожные элементы плечевого пояса отсутствовали, но лопатка и коракоид были хорошо развиты. Во время полета плечевой пояс испытывал, конечно,

значительное напряжение; в связи с этим он должен был более прочно прикрепляться к телу, чем это обычно наблюдается; коракоид упирался своим основанием в край грудины, а верхний край лопатки у некоторых птерозавров (ср. рис. 161) вставлялся в выемку на боку сросшегося ряда спинных позвонков.

Плечевая кость была короткая и мощная, обычно с большим отростком для прикрепления грудных мускулов; лучевая и локтевая были длинные и тесно сближенные друг с другом. Запястье было сильно укорочено и редуцировано; в нем значительные движения были, повидимому, невозможны. К его переднему краю прикреплялась маленькая тонкая косточка, которая, кажется, поддерживала полосу кожи, идущую к шее. Следов пятого пальца нет. Четыре пястные кости, идущие к основаниям пальцев, тесно сближены друг с другом. Три пальца, очень короткие, но с нормальным числом фаланг, имели когти на своих концах. Четвертый же палец был чрезвычайно удлинен и состоял из четырех длинных фаланг; только этот палец поддерживал перепонку крыла, которая, продолжаясь кзади, прикреплялась к боковой стороне тела и к бедру.

Задняя конечность имела тоже своеобразное строение. Длинная подвздошная кость, обычного для архозавров типа, плотно прикреплялась к многочисленным крестцовым позвонкам (ср. рис. 146 С). Ниже лежала широкая пластинка, которая, как иногда принимают, представляет не только седалищную кость, но и локбовую. Однако к этой пластинке спереди прикреплялся Т-образный элемент, который по срединной линии сходил с таким же элементом противоположной стороны. Некоторые считают его за дополнительный элемент — предлобковую кость (*praerubis*); другие же видят в нем самую локбовую кость. Задние ноги имели умеренную длину, но были тонки и так сочленялись, что какой-либо обычный способ хождения на таких ногах кажется затруднительным.

Полет. Нормальным способом передвижения был, несомненно, полет; на многих экземплярах прекрасно сохранилась, в виде отпечатка, перепонка крыла. Но работа крыльев должна была быть механически гораздо менее совершенной, чем у птиц. Эти образования поддерживались лишь одним удлиненным пальцем, а так как перепонка была, вероятно, довольно мягкой, то исключалась возможность каких-либо частичных движений: возможен был лишь взмах всего крыла, как целого. Представляется весьма вероятным, что формы эти не махали крыльями столько, сколько это обычно делают летающие птицы, а продвигались главным образом парящим полетом. Определенный недостаток строения заключается, очевидно, в том, что, в силу отсутствия внутренних опорных элементов в перепонке крыла, всякий разрыв или порез должен был повлечь за собою гибель всего крыла. В этом отношении птерозавры представляют контраст птицам, которые могут потерять несколько перьев без серьезных для себя последствий, а также и летучим мышам, у которых перепонка поддерживается несколькими пальцами.

Трудно представить себе, каким способом птерозавры могли передвигаться помимо полета. Прежние попытки реставрации изображали их ходящими на четвереньках, с отвернутыми назад крыльями и с упирающимися в почву первыми тремя маленькими пальцами передней конечности, но строение задних конечностей делает почти невозможной такую позу. Совершенно исключается возможность двуногого хождения. Представляется очевидным, что маленькие передние пальцы служили для хватания, и, возможно, что животное отдыхало, повиснув на ветке дерева или выступе скалы. Возможно, что тело могло подвешиваться на ветке, как это наблюдается у летучих мышей, вниз головой, а в таком случае задние ноги могли бы служить хорошими органами хватания. Но трудно думать, что никогда не бывало необходимости в «вынужденных посадках», и трудно представить себе, каким образом животное могло вновь подняться в воздух с ровного места.

Данные о головном мозге птерозавров удалось получить путем изучения

слепков. Он был чрезвычайно велик для пресмыкающихся; весьма развиты области, связанные со зрением; наоборот, части, связанные с обонянием, ничтожны, а это указывает на то, что у птерозавров, как и у птиц, зрение играло роль первостепенной важности, а обоняние было почти утрачено. Многие другие аналогии с птицами наводят на мысль о возможности и других «птичьих» признаков у птерозавров. Вполне вероятно, что эти последние были в некоторой степени теплокровными, так как для полета необходимо непрерывное снабжение энергией; вполне возможно, что у этих животных были уже признаки «усовершенствования» кровеносной системы, наблюдаемые у птиц (они намечаются у крокодилов — единственных ныне живущих архозавров).

Rhamphorhynchoidea. Птерозавры делятся на два подотряда: *Rhamphorhynchoidea* и *Pterodactyloidea*. Первый является более примитивной группой, существовавшей только в юре. Типичным представителем этого подотряда является *Rhamphorhynchus*. Члены подотряда имеют ряд общих примитивных черт. У них сохранялся длинный хвост; обычно хорошо были развиты зубы; пястные кости в крыле были сравнительно коротки (рис. 159 A); последний палец задней ноги не подвергся редукции; имелась малая берцовая кость, правда, маленькая.

Pterodactyloidea. Но в юре же появилась и вторая — более новая группа, *Pterodactyloidea*, *Pterodactylus* (рис. 160) был небольшой формой, некоторые экземпляры были не более воробья. Наиболее заметное отличие от примитивных типов заключается в том, что от первоначально длинного хвоста здесь сохранился лишь сильно укороченный рудимент. Пятый палец задней ноги подвергся редукции; пястные кости крыла были сильно удлинены (рис. 159 B). В этой группе наблюдается эволюционный процесс исчез-

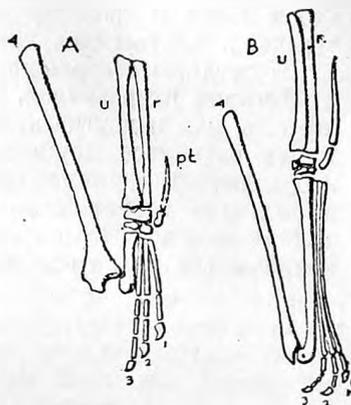


Рис. 159. Передняя конечность птерозавров. A — *Rhamphorhynchus*. B — *Pterodactylus*. Дистальные фаланги пальца крыла не изображены. *pt* — элементы, поддерживающие перепонку между рукой и шейей; *r* — radius; *u* — ulna; 1—4 — пальцы от первого до четвертого. (По Уиллистону.)

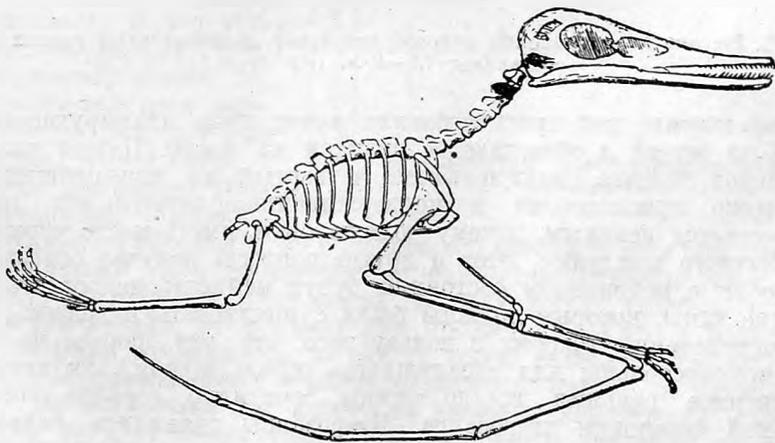


Рис. 160. *Pterodactylus*, небольшая короткохвостый юрский птерозавр. (Из Уиллистона.)

новения зубов, по крайней мере, в задней части рта; их, как полагают, заменял покрытый роговым слоем клюв. Маленькие птеродактили были, видимо, обычны у берегов юрских морей. В меловом периоде группа была представлена уже лишь немногими формами, но среди них были замечательные типы. У этих форм мы наблюдаем увеличение тела и удлинение

черепа; на этом последнем развивался гребень, тянувшийся назад от затылочной области. Зубы совершенно исчезли. Развитие этих признаков достигло высшей точки в роде *Pteranodon* (рис. 161) из верхнего мела Канзаса. Эта форма имела в размахе крыльев 7,5 м. У нее был длинный, лишенный зубов, клюв и гребень, имевший такую же длину, как и главная часть черепа, и тянувшийся назад от этой последней.

Птерозавры совершенно вымерли до окончания мелового периода.

История птерозавров. Строение этих форм с ясностью указывает на то, что они, как и другие архозавры, произошли от каких-то *Thecodontia*, у которых развилась двуногость. Передние конечности были освобождены от необходимости функционировать в качестве органов передвижения по земле, и возникла возможность приспособления их к выполнению другой функции. Возможно, что птерозавры были небольшие лазающие формы, а перепонка могла развиваться (как у ряда других позвоночных, ведущих древес-

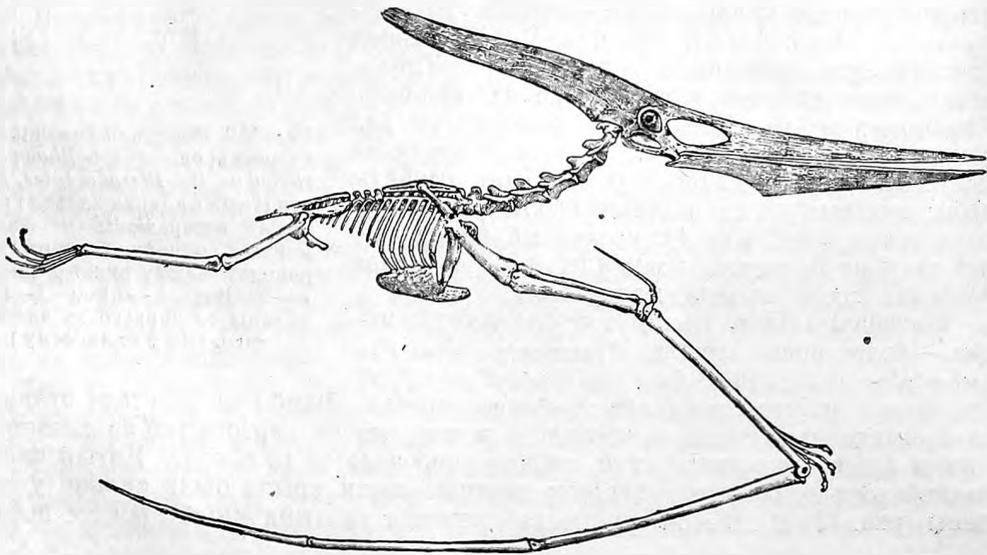


Рис. 161. *Pteranodon*, гигантский меловой птерозавр. Максимальный размах крыльев составляет 7,5—8 м. (Из Итона.)

ный образ жизни) как приспособление, помогающее планирующему полету с дерева на дерево и облегчающее прыжки на землю. Пятый палец кисти у архозавров нередко редуцировался; четвертый же, длиннейший из всех, был хорошо приспособлен к поддержанию летательной перепонки. Однако остается неясным, почему должна была иметь место утрата способности обычного хождения. Этот и другие вопросы получают освещение в том случае, если в ископаемом состоянии будут найдены недостающие теперь связующие тицы, которые должны были существовать в триасе.

Все определенно говорит в пользу того, что эти формы не были так хорошо приспособлены для «воздушного» образа жизни, как птицы.

Снабженное перьями крыло птицы, очевидно, гораздо совершеннее летательной перепонки птерозавра. Птерозавры появились раньше птиц: когда появились в юре первые примитивные птицы, эволюционное развитие летающих ящеров достигло уже высшей точки. Но к верхнему мелу появились высокоразвитые летающие птицы; возможно, что конкуренция со стороны этих последних была одной из причин исчезновения последних птерозавров.

ГЛАВА IX

ДИНОЗАВРЫ

Наиболее любопытными из архозавров и, пожалуй, из всех ископаемых животных вообще, были динозавры. Динозавры, обособившись от примитивного ствола *Thecodontia* в нижнем триасе, к концу этого периода были уже весьма многочисленны, а на протяжении всей остальной части мезозоя динозавры были господствующими наземными формами. Почти все крупные наземные позвоночные юры относятся к динозаврам.

В обычном представлении, динозавры — единая группа крупных рептилий. Но это неверно. В большинстве своем динозавры были крупные жи-

вотные — некоторые достигали веса в 40—50 т, но существовали также динозавры величинной не более петуха. Далее, динозавры не были единой группой: при самом своем появлении они были уже разделены на две различные группы, связь между которыми заключалась лишь в том, что в обоих случаях это были архозавры, происходящие от примитивных архозавров отряда *Thecodontia*. Таким образом, термин «динозавр» может употребляться лишь условно, в научной же классификации динозавры распределяются между двумя отрядами, которые мы рассмотрим в этой главе.

Некоторые динозавры были плотоядными, подобно своим предкам из *Thecodontia*, но большинство оставило этот образ жизни и стало травоядными. Все древнейшие и более примитивные члены обоих отрядов были животными, ходившими на двух ногах, подобно более прогрессивным текодонтам, от которых они произошли. Хотя у большинства двуногое хождение сохранилось до самого конца истории динозавров, многие травоядные формы обоих отрядов вернулись, однако, к четверногому хождению. Но если даже мы ничего не знаем о родословной этих форм, ходивших на четырех ногах, все же многие черты строения их конечностей указывают нам на их происхождение от ходивших на двух ногах предков.

Динозавры делятся на два отряда: *Saurischia* и *Ornithischia*. Оба эти отряда входят в подкласс *Archosauria*, но они не более близки друг к другу, чем к другим членам или потомкам группы архозавров, — к крокодилам, птерозаврам и даже, в некоторых отношениях, к птицам. Два отряда динозавров четко отличаются один от другого уже в самом начале их истории (рис. 162). Основное отличие (выражаемое самими названиями отрядов) за-

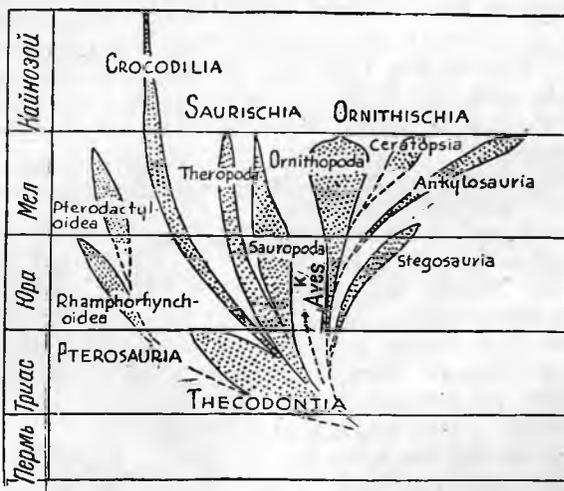


Рис. 162. Филогения пресмыкающихся подкласса *Archosauria*.

включается в том, что у *Saurischia* (ящеротазовые) таз имеет трехлучевую форму (рис. 163), наблюдаемую у многих текодонтов, а *Ornithischia* (птицетазовые) имеют двураздельную лобковую кость, что обуславливает четырехлучевое строение таза (рис. 164). Ящеротазовые были первоначально хищниками, и к этому отряду относятся все хищные динозавры. Однако некоторые ящеротазовые сделали «четвероногими» травоядными животными и развились в крупные земноводные формы, среди которых имеются крупнейшие из всех пресмыкающихся. Птицетазовые же были с самого начала травоядными. Многие из них остались «двуногими»; хорошо известные утконосые динозавры мела являются конечными формами этой

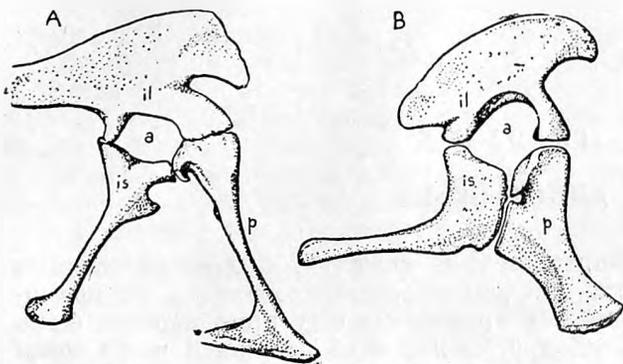


Рис. 163. Таз у ящеротазовых динозавров. А — *Allo-saurus* из *Theropoda*; В — *Morosaurus* из *Sauropoda*. а — acetabulum (прободенное); il — ilium; is — ischium; p — pubis. (А — по Джилльмору, В — по Маршу.)

линии. Но и в этом отряде имел место возврат к четвероногому хождению у различных панцирных форм и у рогатых динозавров мела.

Saurischia. Сначала, пожалуй, следует рассмотреть отряд *Saurischia*, так как многие члены его были все еще чрезвычайно близки по строению к маленьким двуногим текодонтам, от которых, как думают, произошли все динозавры. У представителей этого отряда имеется типичный трехлучевый таз. Большинство форм этой группы, в том числе все более примитивные, ходили на двух ногах и были хищниками. Почти все они (в противоположность птицетазовым) имели зубы на всем протяжении челюстей. Зубы были обычно простые, — примитивные острые конические образования, — но у некоторых хищных сжаты с боков ножевидные, а у травоядных — притупленные. В связи с обычно хищным образом жизни конечные фаланги обычно были сжаты с боков и изогнуты, что указывает на присутствие сильных когтей.

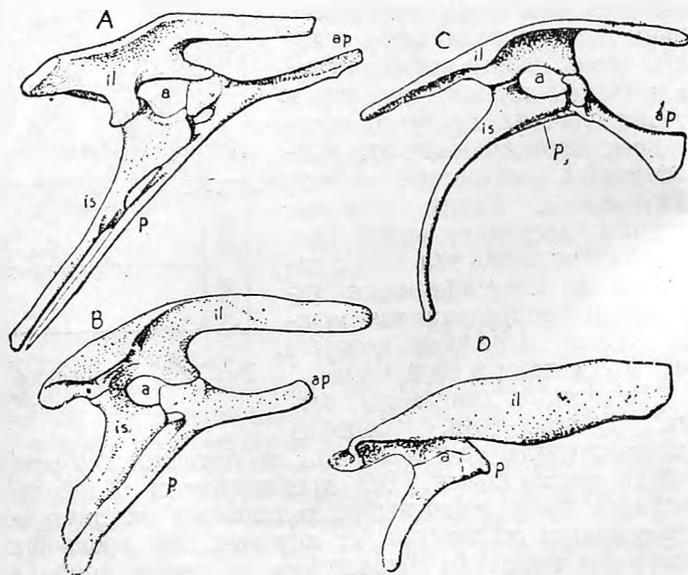


Рис. 164. Таз у птицетазовых динозавров. А — *Thescelosaurus*, примитивный птицетазовый динозавр. В — *Stegosaurus*. С — *Monoclonius*, рогатый динозавр. D — *Ankylosaurus*, меловая панцирная форма. а — acetabulum; ap — передний отросток лобковой кости; il — ilium; is — ischium; p — основная часть лобковой кости. (В, С — по Джилльмору, D — по Брауну.)

Предлагались различные схемы классификации этого отряда. Мы будем здесь пользоваться более или менее укоренившейся классификацией, подразделяющей ящеротазовых на два подотряда: *Theropoda*, включающий все формы, ходившие на двух ногах и ведущие плотоядный образ жизни, и

подотряд *Sauropoda*, являющийся боковой ветвью, представленной крупными «четвероногими» земноводными формами.

Примитивные Theropoda. *Theropoda* (в широком смысле) включают всех характерных наземных хищных рептилий верхнего триаса, юры и мела. Эти рептилии были плотоядными приемниками хищных *Synapsida* перми и нижнего триаса (этих последних мы опишем в одной из дальнейших глав) и экологическими предшественниками плотоядных млекопитающих.

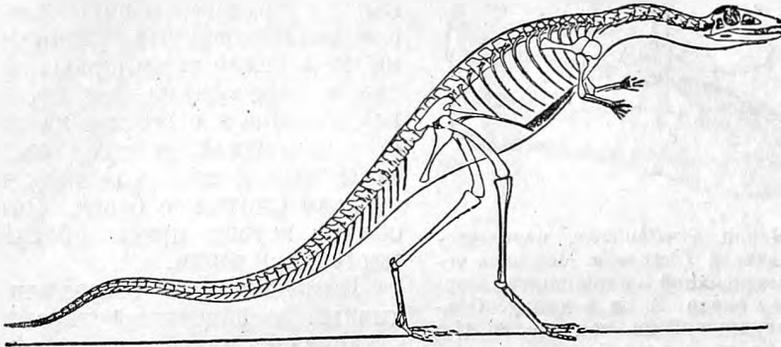


Рис. 164'. *Procompsognathus*, небольшой ящеротазовый динозавр из верхнего триаса. $\frac{1}{8}$ нат. вел. (Из Вуля и Пивето.)

щих кайнозоя. Все они ходили на двух ногах, причем задние ноги были длинные и по своему строению приближались к птичьим, а передние конечности были короткие, и наружные пальцы у них обычно были сильно редуцированы.

Самыми примитивными из ящеротазовых были некоторые формы из верхнего триаса и юры. Типичными родами являются *Procompsognathus*

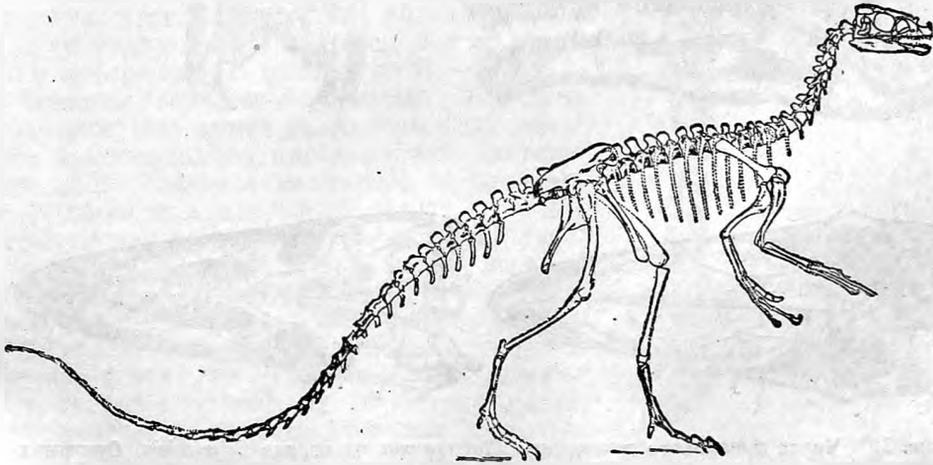


Рис. 165. *Ornitholestes*, небольшой верхнеюрский динозавр (целурозавр). Длина — около 1,8 м. (Из Осборна.)

(рис. 164') из верхнего триаса Европы, американский *Podokesaurus*, живший в ту же эпоху, *Compsognathus* из верхней юры Европы и *Ornitholestes* (рис. 165 и 166) из верхней юры Америки. Все эти формы были небольшие: длина *Podokesaurus*, даже вместе с длинным хвостом, составляла около метра, а *Compsognathus* был еще меньше. Эти небольшие формы были, несомненно, активными, быстро бегающими «двуногими» животными. Легкость их строения подчеркивается тем фактом, что многие из позвонков и из костей конечностей были у них полые и были, надо полагать, запол-

нены воздухом (как у птиц). В связи с этим рассматриваемые здесь формы нередко называются целурозаврами (это слово означает: «ящеры с полым хвостом»).

У древних *Theropoda* череп (рис. 166 и 167) был обычно невелик по сравнению с величиной тела и легко

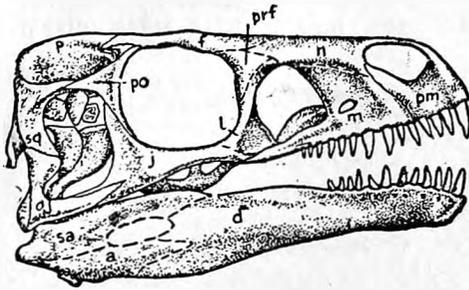


Рис. 166. Череп *Ornitholestes*, небольшого представителя *Theropoda*. Мозговая коробка несовершенной сохранности. Оригинал имеет около 13 см в длину. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Осборну, изменено.)

построен. Строение черепа во многих отношениях было очень похоже на строение черепа у таких *Thecodontia*, как *Ornithosuchus* и *Euparkeria*. Здесь, как и у позднее появившихся и более специализированных ящеротазовых, имелись такие характерные для архозавров образования, как предглазничная впадина и отверстие на наружной стороне нижней челюсти. Текодонтные зубы были длинные, острые, часто несколько сжатые с боков, согнутые и обычно хорошо приспособленные для плотоядной пищи.

Позвонки либо сохраняли примитивный амфицельный характер, либо становились платицельными (тела платицельных позвонков имеют плоские

концы), а у юрских и меловых ящеротазовых обычное явление представляли опистоцельные позвонки, особенно на переднем конце позвоночного столба. Позвоночник содержал около десяти довольно удлиненных шейных позво-

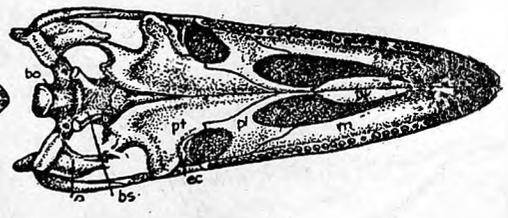
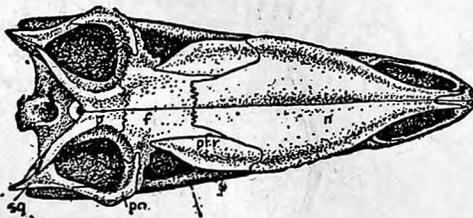
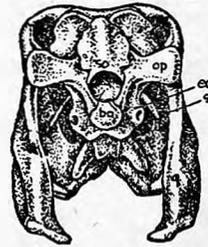
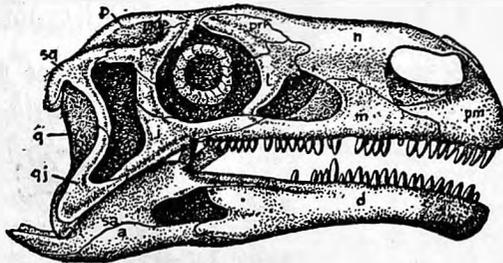


Рис. 167. Череп триасового динозавра *Plateosaurus* из отряда *Saurischia*. Оригинал имеет около 33 см в длину. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Хюне.)

ков, около тринадцати туловищных, обычно четыре крестцовых; соединенных с расширенной подвздошной костью, и длинный тонкий хвост. Шея держалась, повидимому, довольно вертикально, а голова причленялась к ней под прямым углом. Хвост служил для балансирования и (как на это указывают многие образцы хищных динозавров) не касался почвы. У многих *Theropoda* хвост приобретал жесткость благодаря длинным отросткам, тянувшимся вперед от каждого переднего сочленовного отростка (*praezugapophysis*) на соединение с позвонком, лежащим впереди. У многих экземпляров в брюшной области были находимы тонкие брюшные ребра.

Тазовый пояс теропод (рис. 163 А) имел простое трехлучевое строение. У большинства примитивных предков теропод лобковая кость была, надо думать, довольно широкой, но обычно она имела удлиненную форму, несколько расширяясь на дистальном конце; седалищная кость была удли-

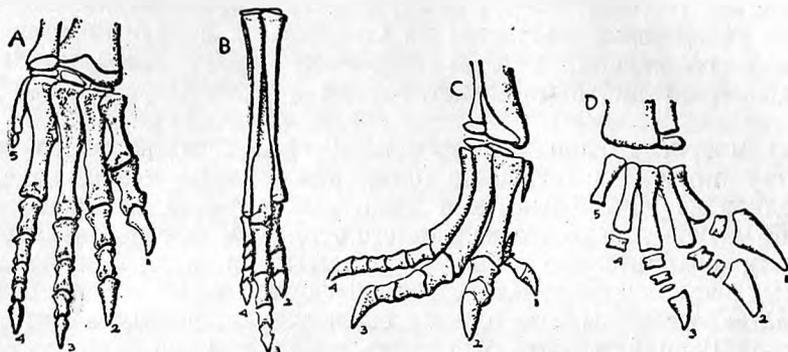


Рис. 168. Задние конечности (pes) динозавров из отряда *Saurischia*. А — *Anchisaurus*. В — *Struthiomimus*. С — *Allosaurus*. D — *Camarasaurus*. (А — по Маршу, В — по Осборну, С, D — по Джилльмору.)

нена подобно лобковой. Задние ноги были длинные и тонкие и, как полагают, могли двигаться лишь прямо вперед и назад, обнаруживая высоко развитые приспособления к двуногому хождению, о котором мы говорили в предыдущей главе. У примитивных теропод бедренная кость была несколько короче большой берцовой; это должно было обусловить значительную быстроту передвижения, причем короткое быстрое движение мышц бедра сопровождалось длинным размахом большой берцовой (у медленнодвигающихся и тяжеловесных четвероногих бедренная кость — длинная, а большая берцовая — короткая). В задней ноге (рис. 168) пятый палец (как у большинства архозавров) редуцировался так, что осталось лишь короткое *metatarsale*, к которому присоединялись, в крайнем случае, одна-две рудиментарных косточки — остатки фаланг. Первый палец задней ноги у многих теропод был тоже значительно укорочен и имел склонность противопоставляться остальным трем под углом. *Metatarsalia* пальцев второго, третьего и четвертого нередко сильно удлинялись и тесно сближались, а средний палец был несколько длиннее соседних, что обуславливало весьма птицеобразное строение ноги. Задние ноги теропод так похожи на птичьи, что, когда столетие тому назад были открыты в триасовых породах долины Коннектикут многочисленные отпечатки ног динозавров, они были приняты за отпечатки древнейших птиц.



Рис. 168'. Плечевой пояс у динозавров. А — *Deinodon* (из ящертазовых), $\frac{1}{12}$ нат. вел. В — *Triceratops* (из птицетазовых). Вверху — *scoracoidium*; внизу — *scapula*, $\frac{1}{24}$ нат. вел. (А — по Ламбу, В — по Маршу, из С. Суинтона.)

Плечевой пояс у этих и у других динозавров (рис. 148 С и 168') состоит лишь из удлиненной лопатки и одиночного округленного коракоида. Ни у одного динозавра не сохранилось никаких следов первоначальных кожных элементов плечевого пояса; это — один из немногих характерных признаков, по которым древнейших плотоядных динозавров можно отличать от их более примитивных текодонтных родичей. Передняя конечность была

много короче задней. Пятый палец был сильно редуцирован у всех изученных форм (рис. 169). Все остальные четыре были еще хорошо развиты у *Procompsognathus*, но у *Podokesaurus* и у юрских родов четвертый был тоже редуцирован, так что функционирующими оставались лишь три внутренних пальца (первый, второй и третий). Как полагают, передние конечности мало участвовали или вовсе не участвовали в поддержании тела (за исключением положения, которое животное, может быть, принимало во время отдыха), но они, быть может, играли некоторую роль во время процесса еды.

В верхнем триасе было некоторое количество теропод такого типа. По большинству признаков строения они, повидимому, были недалеко от своих предков из *Thecodontia*, а в некоторых случаях их едва ли можно отличить от членов только что названного отряда. В юре небольшие «целурозавры» были сравнительно редки и испытывали процесс специализации в различных направлениях. Единственной формой из юры Европы является *Compsognathus*, известный по одному скелету, найденному в литографском камне южной Германии. Это был очень небольшой и стройного сложения

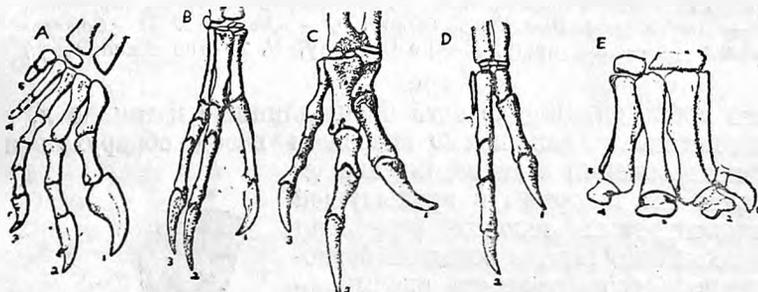


Рис. 169. Передние конечности (manus) динозавров из отряда Saurischia. A — *Anchisaurus*. B — *Struthiomimus*. C — *Allosaurus*. D — *Deinodon*. E — *Diplodocus*. (A — по Маршу, B — по Осборну, C — по Джилльмору, D — по Ламбу.)

динозавр, величиною с курицу. На передней конечности он имел три хорошо развитых пальца почти одинаковой длины и рудименты двух наружных пальцев. *Ornitholestes* из верхнеюрских слоев Моррисон (Morrison) был гораздо более крупной формой, несколько более грузного сложения; общая длина его составляла около 1,8 м. У него сохранялись лишь три внутренних пальца передней конечности: самый внутренний был короче других и несколько отклонялся от остальных; у этой формы была, повидимому, развита «рука» хватательного типа. Подвижность этого небольшого динозавра и «хватательная» способность руки привели к предположению, что эта форма могла охотиться на современных ей примитивных птиц (это выражается в родовом названии данной формы). Такое предположение, однако, невероятно: это животное и другие небольшие динозавры питались, надо думать, преимущественно мелкими трескыкающимися, например ящерицами, а также, быть может, маленькими первобытными млекопитающими.

Страусообразные динозавры. В меловых отложениях такие мелкие тероподы почти не встречаются, но потомков целурозавров следует видеть в *Ornithomimus* и *Struthiomimus* (рис. 170) из североамериканского мела и в их родичах, живших в то же время в Старом Свете. *Struthiomimus* был величиною со страуса; на эту птицу он похож по общим пропорциям тела с весьма длинными тонкими задними ногами, длинной шеей и маленькой головой. Задние ноги (рис. 168 B) были трехпалы и очень птицеобразны. Три metatarsalia были очень длинные и тесно сжатые; среднее из них было сильно редуцировано в проксимальной части, а соседние metatarsalia взяли на себя его функцию несения тяжести тела. Несмотря на то, что эти формы, несомненно, ходили лишь на двух ногах, передние ноги были у них довольно длинные. Все три пальца были хорошо развиты, причем первый,

повидимому, противопоставлялся остальным двум, и таким образом получался эффективный орган зажимания (рис. 169, В). Череп недостаточно изучен, но он был совсем небольшой величины и очень легко построен; обращает на себя внимание поверхностное сходство с птичьим черепом. Это сходство усиливается благодаря тому обстоятельству, что *Struthiomimus* и его родичи относятся к числу очень немногих динозавров, совершенно утративших зубы, которые, как полагают, были у них функционально замещены роговым клювом. Нижние челюсти у них были короткие и слабые.

Странная комбинация признаков специализации, наблюдаемая у этих страусоподобных форм, — большая быстрота, хватательная способность хо-

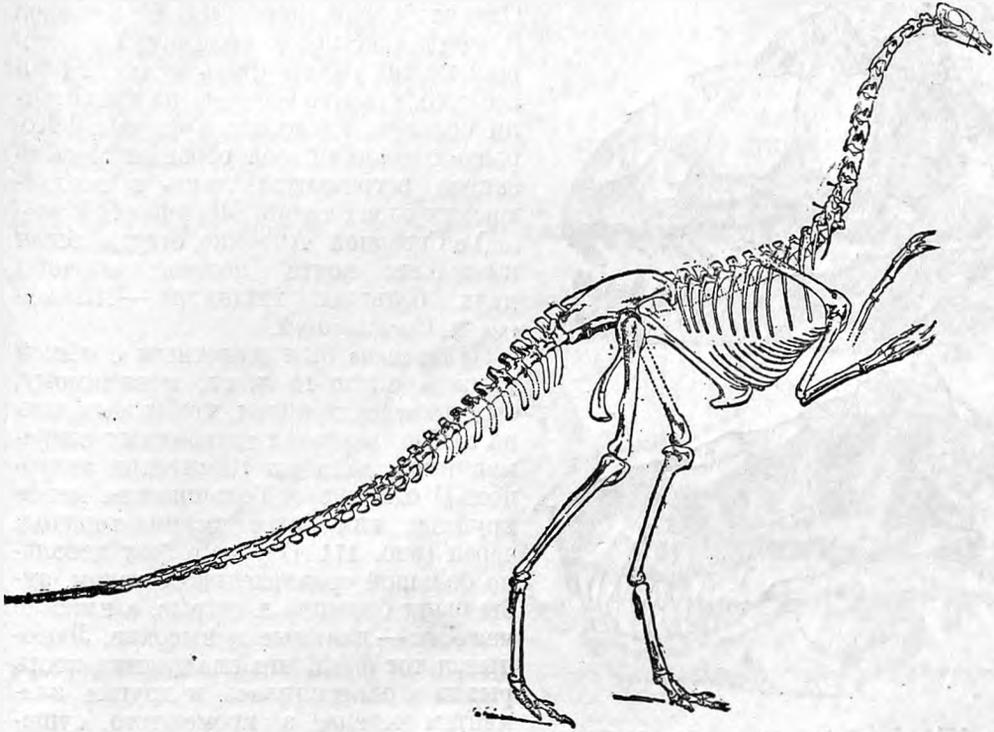


Рис. 170. *Struthiomimus*, меловой, похожий на страуса, динозавр из отряда *Saurischia*. Высота — около 1,5 м. (По Осборну.)

рошо развитых рук и слабые и беззубые челюсти — является причиной значительных разногласий относительно их образа жизни. Согласно наиболее удачному из высказанных по этому поводу предположений, эти формы питались яйцами, которые они таскали из гнезд других динозавров. Для пожирания яиц зубы не нужны, а скорлупа может быть с успехом разбита роговым клювом; «руки» должны были быть очень полезны при захватывании яиц, а быстрота бега необходима для того, чтобы похититель мог убежать от разгневанных родителей. Как бы в подтверждение этого предположения, в Монголии был впоследствии найден раздавленный череп страусообразного динозавра в гнезде с ископаемыми яйцами, принадлежащими динозавру другой группы. Все это дает, пожалуй, право полагать, что это пресмыкающееся было поймано при совершении кражи яиц из гнезда.

Более крупные плотоядные типы. Родоначальные тероподы были, надо полагать, маленькими формами вроде описанных выше; более мощные хищные формы начали появляться позже, но тоже очень давно. Так, ряд хищников, гораздо более крупных и более тяжело построенных, был описан из верхнего триаса Южной Америки, а в Европе и в Северной Америке в слоях того же возраста были находимы многочисленные отпечатки ног (но удо-

влетворительно сохранившихся скелетных остатков встречалось, к сожалению, мало). Многие из этих типов были, вероятно, предками завропод. Однако *Zanclodon* — недостаточно изученная крупная форма из европейского триаса — отличался от большинства своих современников своим черепом, который был очень велик в сравнении с его телом, а также большими, сжатыми с боков, согнутыми зубами. От какой-то из подобных форм произошли большие плотоядные юрские динозавры, так называемые мегалозавры.

В многочисленных пунктах Европы, в отложениях почти всех ярусов юры были находимы отдельные ископаемые, которые обычно объединяются

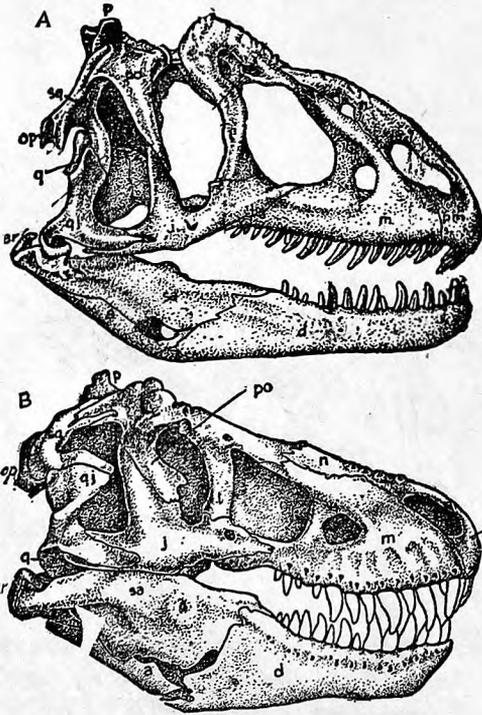


Рис. 171. А — череп крупного верхнеюрского динозавра *Allosaurus*. Оригинал имеет около 70 см в длину. В — *Tyrannosaurus*, верхнемеловая форма. Длина черепа — около 1,75 м. Объяснения сокращений см. под рис. 86. (А — по Джайлмору, В — по Осборну.)

видели, доведен до своего крайнего выражения у змей и который в известной степени наблюдается и у птиц.

Тело имело довольно массивное строение. Шейные позвонки были опистоцельные; добавочные оочленения, развитые в дополнение к нормальным зигапофизам, увеличивали прочность позвоночника. В соответствии с величиной животного, задние ноги были массивные и имели лишь умеренную длину, а бедренная кость была несколько длиннее большой берцовой. *Metatarsalia* были довольно короткие, но в остальном задняя нога (рис. 168 С) была вполне похожа на птичью с тремя хорошо развитыми пальцами (вторым, третьим и четвертым) и маленьким первым пальцем, отвернутым назад и служившим подпоркою, как у многих птиц. Передняя конечность была коротка, но довольно массивного строения, имела три расходящихся пальца, оканчивавшихся когтями (рис. 169 С); она, конечно, не служила опорой, но могла иметь значительную роль в процессе принятия пищи.

Ceratosaurus был несколько менее крупным родичем только что рассмотренной формы; самой заметной чертой *Ceratosaurus* является развитие не-

под родовым названием *Megalosaurus*. Однако большинство этих остатков представляет собою обломки, по которым можно узнать лишь немногим более того, что в те времена на суше жили большие плотоядные формы. Хорошо сохранившиеся образцы мегалозавров встречаются лишь в верхнеюрских слоях толщи Моррисон (Morrison) в Северной Америке, отсюда были извлечены почти полные скелеты двух больших хищников — *Allosaurus* и *Ceratosaurus*.

Allosaurus был животным с общей длиной около 10 м; он, повидимому, был достаточно силен, чтобы нападать на любого из своих травоядных современников, даже на гигантских завропод. В отличие от большинства менее крупных или более древних теропод, череп (рис. 171 А) у него был довольно большой сравнительно с телом, зубы были большие и острые, а нижние челюсти — длинные и высокие. Любопытен тот факт, что квадратная кость рыхло прикреплялась к другим элементам черепа, а кроме того, существовала, повидимому, некоторая возможность движения между лобными и теменными костями. Это было, повидимому, приспособлением к заглатыванию больших кусков мяса, — тип изменения строения, который, как мы

Большого срединного рога на носовых костях. Задние ноги этой формы представляли несколько более прогрессивное состояние, так как все три *metatarsalia* частично срослись, образовав одну сплошную кость. Эта особенность представляет параллель тому развитию, которое наблюдается у птиц, где эти элементы совсем срастаются; но ни у одного из изученных до сих пор динозавров этот процесс сращения не идет дальше. Передняя нога у *Ceratosauros* была, наоборот, сравнительно примитивной, так как наружные два пальца у него мало редуцированы.

Мы мало знаем о хищниках нижней части мела; происхождение типичных крупных плотоядных верхнего мела от юрских мегалозавров представляется сомнительным. От этих последних, впрочем, произошел, может быть, *Spinosaurus*, найденный в меловых отложениях Египта. Эта крупная плотоядная форма плохо изучена, но она замечательна тем, что у нее невральные остистые отростки были сильно удлинены, напоминая этим некоторых пермских пеликозавров, которые будут описаны в одной из последующих глав; некоторые из этих отростков достигали около 1,8 м в длину.

Меловые хищники. В верхней части мела преемниками мегалозавров были еще более крупные и сильные хищники группы дейнодонтов, из ко-

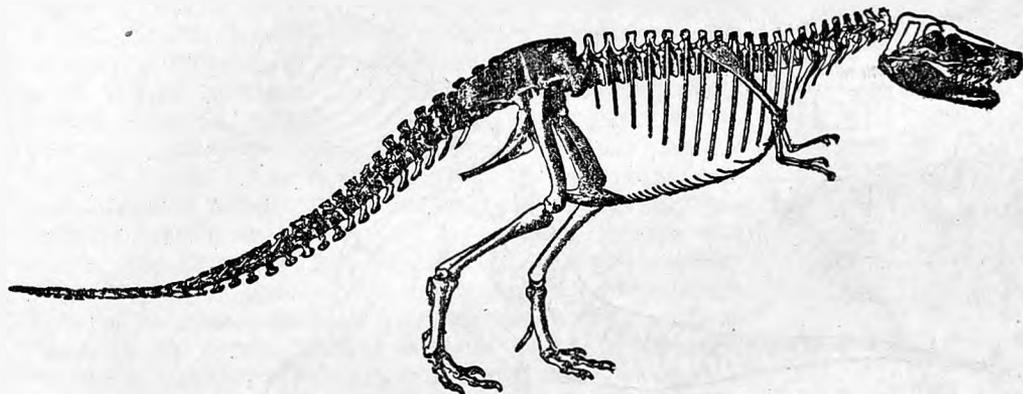


Рис. 172. *Deinodon* (*Gorgosaurus*), гигантский меловой динозавр из подотряда *Theropoda*. Длина — около 10 м. (По Ламбу.)

торых наилучше изучены *Tyrannosaurus* (рис. 171 В) и *Deinodon* (*Gorgosaurus*) (рис. 172) запада Северной Америки. *Tyrannosaurus* достигал в длину около 14 м, а в высоту, в позе спокойного хождения, около 5,75 м; почти таким же крупным животным был и *Deinodon*. Эти пресмыкающиеся были крупнейшими из всех известных наземных плотоядных животных, когда-либо существовавших на земном шаре. Тело их было тяжело построено; задние ноги были массивные, *metatarsalia* имели умеренную длину, и (как у современных им *Ornithomimidae*) величина среднего *metatarsale* была сильно уменьшена. Передние ноги были изумительно малы и слабы и, видимо, почти бесполезны; они были слишком коротки для того, чтобы дотянуться до рта и, повидимому, были слишком слабы, чтобы сколько-нибудь участвовать в схватывании и раздирании добычи. У *Deinodon* на передней ноге было лишь два маленьких пальца (рис. 169 D); то же самое можно, вероятно, сказать и о *Tyrannosaurus*.

Череп был очень большой и массивного строения, с небольшими впадинами. Челюсти были вооружены мощными саблевидными зубами, длиной около 15 см, согнутыми и зазубренными по краям. Шейные позвонки, несшие тяжесть массивной головы, были короткие и широкие.

Хотя эти формы сходны с мегалозаврами по многим адаптивным чертам строения, тем не менее некоторые исследователи отказываются считать их потомками мегалозавров. Некоторые черты строения, как, например, упомянутое выше строение метатарсалий, указывает на то, что эти формы представляют пример аналогичного развития из примитивной группы

небольших, ходивших на двух ногах, форм. Некоторые сравнительно небольшие верхнемеловые дейнодонты (у одного из них череп имеет только 20 см в длину) представляются довольно примитивными и, быть может, являются переходными формами.

Господство дейнодонтов было кратковременное, так как они исчезли в конце мелового периода. Их вымирание, несомненно, последовало за истреблением травоядных динозавров, которые, надо полагать, служили им пищей.

Предки завропод. Мы должны проследить историю завропод, юрских и меловых ящеротазовых, которые сделались травоядными, вернулись к четырехногому хождению и достигли гигантских размеров. Предков этих форм следует искать среди сравнительно крупных триасовых теропод.

Первый шаг эволюционного развития завропод иллюстрируется, быть может, родом *Anchisaurus* из верхнего триаса Северной Америки. Это был небольшой динозавр (крупнейший образец имеет лишь около 2—2,4 м

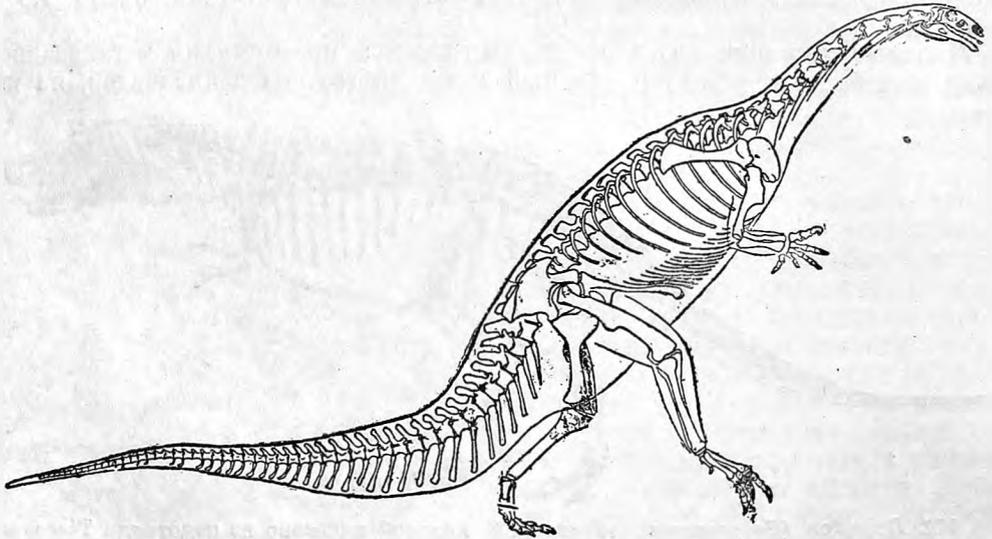


Рис. 173. *Plateosaurus*, триасовый предок динозавров *Sauropoda*. Длина — около 6 м.
(По Хюне.)

в длину); многие кости его были все еще полые, как у целурозавров. Многие, однако, указывает на родственные связи с завроподами. Зубы были относительно тупые и прямые; нижняя челюсть была короткая, квадратная кость спускалась косо вперед к челюстному сочленению; это — признаки завропод. Весьма показательно постоянно примитивное строение конечностей. Несмотря на малую величину этого животного, задние ноги были сравнительно коротки и неуклюжи, а метаподии не были сильно удлинены (рис. 168 А). Пятый палец был редуцирован, но все остальные четыре были хорошо развиты; первый палец (*hallux*) не был, как у большинства хищников, повернут назад и не был отделен от трех средних пальцев. Передние ноги были сравнительно мало укорочены; длина их составляла около двух третей длины задних конечностей, и они имели массивное строение. Пятый палец передней конечности (рис. 169 А) был значительно редуцирован, до некоторой степени был редуцирован и четвертый. Эти формы были, вероятно, не вполне «двуногими» по своему образу жизни, и возможно, что они немало ходили на четырех ногах.

Ближе к завроподам стоит *Plateosaurus* (рис. 167 и 173) из верхнего триаса Германии, гораздо более крупная форма, некоторые полные скелеты которой имеют в длину 6 м. Строение тела его было неуклюжее и тяжеловесное, по многим чертам близкое к строению *Anchisaurus*. В сравнении с объемистым телом, голова была очень мала, как это наблюдается у настоящих завропод.

Sauropoda. От таких форм, повидимому, произошли завроподы юры и мела, — ряд форм, включающий не только крупнейших из всех рептилий, но и крупнейших из всех вообще четвероногих животнох всех времен. К наилучше изученным завроподам относятся *Brontosaurus*, *Diplodocus* (рис. 174 и 176) и *Camarasaurus* (рис. 175 и 177), — формы, остатки которых принадлежат к числу наиболее эффектных экспонатов многих музеев.

Наиболее заметное отличие завропод от их плетоядных родичей заключается в «четвероногом» положении тела и в пропорциях частей этого последнего. Завроподы имели массивное тело, мощные конечности (передние почти всегда значительно короче задних), длинный хвост и длинную шею, заканчивающуюся маленькой головой.

Череп (рис. 176 и 177) завропод кажется до нелепости малым, по сравнению с величиной животного. Он обычно совсем легко построен, имеет большие височные «окна» и большую предглазничную впадину (у *Diplodocus* была и вторая, меньшая). Глазницы были довольно большие и находились высоко на боковой стороне головы. У *Camarasaurus* наружные носовые отверстия были очень велики и были расположены высоко на коротком черепе; у *Diplodocus* оба отверстия слились и располагались на верхушке черепа между глазами. Такое положение этих органов, аналогичное их положению у заведомо водных четвероногих, указывает на земноводный образ жизни завропод; животное могло дышать и смотреть, выставляя над поверхностью воды лишь верхушку черепа. Челюсти были короткие и слабые, квадратная кость шла наклонно вниз и вперед к нижнечелюстному сочленению. Зубы были маленькие и тонкие, похожие на долотца или ложковидные; в каждой половине челюсти их редко бывало больше дюжины. Чрезвычайно трудно представить себе, что такой зубной и челюстной аппарат мог быть в состоянии захватить корма в количестве, достаточном для питания столь огромного тела, хотя пища могла состоять из какой-то мягкой водной растительности, которую животное могло пожирать без больших усилий.

Мозг был мал у всех динозавров, но он был особенно мал, в сравнении с телом, у завропод, эндокранияльная полость которых была лишь небольшой впадиной в задней части маленького черепа. Надо думать, что функции мозга мало выходили за пределы приведения в движение челюстей, восприятия впечатлений через органы чувств и передачи импульсов назад по спинному мозгу к тазовой области, где начинались нервы, управлявшие задними ногами. Здесь находилось расширение спинного мозга, несколько раз превосходившее по величине весь головной мозг.

Для несения тяжести огромного тела и передачи ее ногам необходима монументальная конструкция позвоночника. Передние позвонки, которым приходилось поддерживать лишь крошечную голову, были малы, но в области туловища тела позвонков становятся все массивнее и массивнее, по мере того, как мы переходим через свод спины к области таза. Верхние остистые отростки, короткие впереди, быстро становятся выше и достигают максимальной высоты у вершины свода перед самым тазом. Между этими остистыми отростками проходили, как полагают, переплетающиеся ряды связок и сухожилий, способствовавшие упрочению спины. У многих завро-

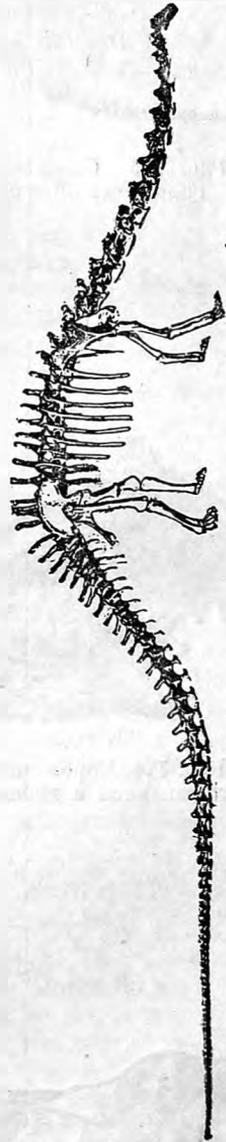


Рис. 174. *Diplodocus*, самый длинный из верхнеюрских динозавров подотряда *Sauropoda*. Длина — около 26,5 м. (По Голенду.)

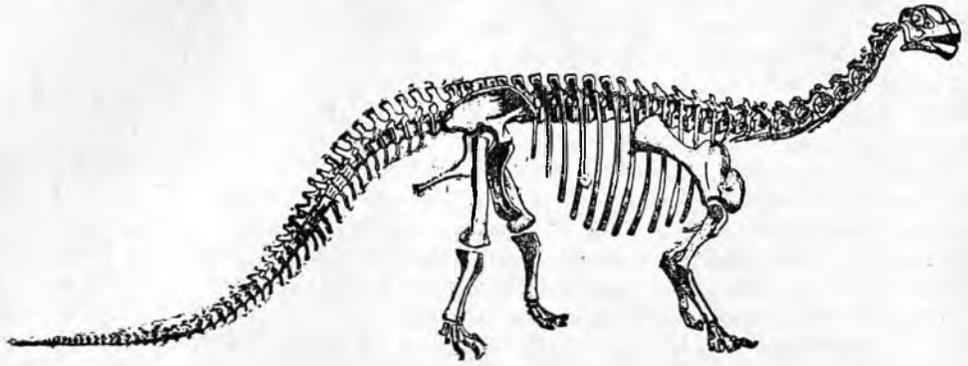


Рис. 175. *Camarasaurus*, сравнительно небольшой верхнеюрский динозавр подотряда *Sauropoda*. Длина оригинала — около 5,5 м. (По Джильмору.)

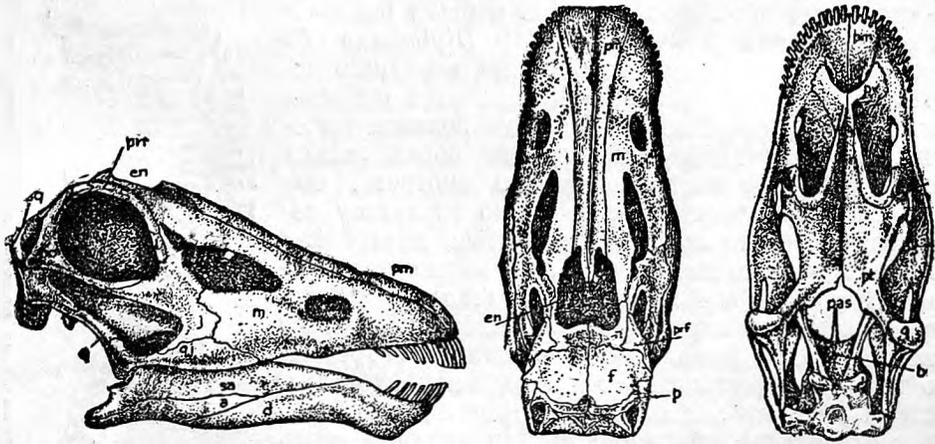


Рис. 176. Череп динозавра *Diplodocus* из подотряда *Sauropoda*. Вид с боковой, дорзальной и небной стороны. Длина — более 0,5 м. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Голэнду.)

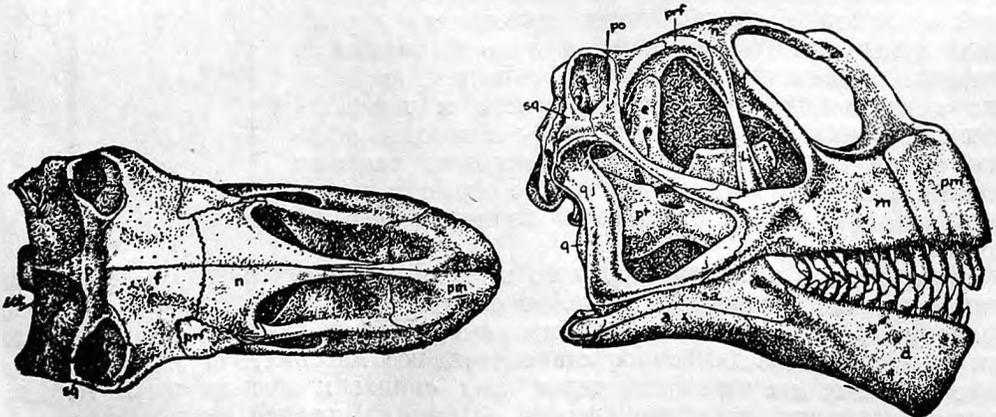


Рис. 177. Череп *Camarasaurus*, динозавра из подотряда *Sauropoda*. Вид с дорзальной и боковой стороны. Длина — около 30 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Джильмору.)

под верхние остистые отростки передних позвонков были раздвоены на своих верхних концах, и между двумя зубцами, вероятно, проходила толстая продольная связка.

Но «мертвый вес» самого позвоночника был большим бременем; в соответствии с этим развились приспособления, которые значительно уменьшали вес увеличивавшихся позвонков (рис. 178). Эти образования обычно бывали пещеристые; по бокам тел и дуг образовались обширные углубления; эти углубления, как полагают, были заняты воздухоносными мешками, сообщавшимися, как у птиц, с легкими. Это сильно уменьшало вес, а весь остов позвоночника оставался в основном ненарушенным.

Элементы тазового пояса (рис. 163 В) были короткие, но они были массивно построены; вентральные элементы сохранили примитивный пластиновидный облик в большей степени, чем у большинства теропод. Кости задних конечностей были массивные; бедренная кость была значительно длиннее большой берцовой. Конечности, как полагают, спускались от тела прямо вниз, как у слонов. Передние ноги были обычно много короче задних, — особенность, указывающая на вероятное происхождение зарпопод от «двуногих» предков. Они несли меньше тяжести, чем задние конечности и могли быть менее выпрямленными, с несколько выступающими локтями. Как в передней, так и в задней стопе (рис. 168 D и 169 E) метаподии и фаланги были короткие, массивные и расходящиеся. Конечности, вероятно, оканчивались, как у слонов, широкой подушкой, в которой помещались пальцы. Подробности строения стопы в большинстве случаев плохо известны, но от одного до трех пальцев каждой ноги были снабжены большим когтем, который, как полагают, служил для противодействия скольжению.

Положение конечностей зарпопод вызывало много споров. Высказывалось мнение, что так как у большинства рептилий бедренная кость выступает в сторону от тела, то и зарпопод следует монтировать в таком же положении. Однако это невозможно сделать без повреждения сочленовных поверхностей костей. Но более того, животное было бы не в состоянии поддерживать огромную тяжесть туловища на ногах иного типа, чем тип прямой колонны. При раздвинутых в стороны конечностях никакие мускулы не могли бы выдерживать прямого давления груза в двадцать или более тонн, который должны нести задние ноги крупного динозавра из *Sauropoda*; животное было бы прижато к земле.

Но если даже принять столбовидное положение ног, трудно представить себе, как эти динозавры могли вообще ходить.

Слон не может иметь тонкие ноги газели; *Deinodon* и *Tyrannosaurus* не могли иметь стройных задних ног маленьких целурозавров. Вес животного изменяется пропорционально кубу линейного измерения. Но сила ноги, как и всякого опорного элемента строения, пропорциональна ее поперечному сечению, которое увеличивается лишь пропорционально квадрату диаметра этого сечения. Если пресмыкающееся становится вдвое длиннее, то вес его увеличивается приблизительно в восемь раз, а ноги усиливаются лишь в четыре раза. Отсюда у больших животных объем ног должен возрастать больше, чем объем всего остального тела.

Ноги зарпопод были велики, по все-таки вряд ли могли поддерживать столько тонн груза. По этой причине, а также в силу уже отмеченных особенностей строения черепа, представляется вероятным, что зарпоподы были земноводными формами, проводившими большую часть своей жизни в низменных болотах и лагунах, где задачи несения тела и передвижения сильно упрощались вследствие потери веса тела в воде.

В триасовых отложениях зарпоподы не были встречены, хотя мы отметили некоторые, повидимому, предковые типы и некоторые формы из верх-



Рис. 178. Грудной позвонок динозавра *Diplodocus* из подотряда *Sauropoda*. (По Гэтчеру.)

ней части южноафриканского триаса, которые кажутся еще более близкими к завроподам. В средней юре встречаются, преимущественно в Европе, обломочные остатки, которые в большинстве случаев фигурируют под названием *Cetiosaurus*. Значительное количество хорошо сохранившихся образцов различных завропод было найдено в толще Моррисон (Morrison) Северной Америки и в слоях соответствующего возраста в Восточной Африке. Североамериканский *Camarasaurus* был сравнительно небольшой и неспециализированной формой. *Brontosaurus* был более крупным родичем этой последней; один экземпляр достигал в длину около 20 м и имел, по подсчетам, вес, быть может, в 30 т. *Diplodocus* был легко построенной формой, которая была, возможно, менее тяжелой, но его длина, измеренная до кончика хвоста, достигала рекордной величины — 26,5 м. Настоящим гигантом в расматриваемой группе был *Brachiosaurus*, известный и из Северной Америки, и из Восточной Африки. Он имел сравнительно короткий хвост, но, несмотря на это, тело достигало, быть может, почти 24 м в длину. Тело было чрезвычайно массивное и, в противоположность почти всем прочим завроподам, передние ноги были длинные. Над плечами тянулась длинная шея, которая могла бы поднять голову выше уровня крыши трехэтажного дома; такое сложение было, как полагают, приспособлением к жизни в глубокой воде. По грубому подсчету вес этого крупного животного должен был быть довольно близок к 50 т.

В меловых отложениях завроподы сравнительно редки. Во всей Северной Америке отмечаются лишь очень немногие находки обломков меловых завропод. Однако в Южном полушарии завроподы были более многочисленны, и возможно, что они были там обычными элементами наземной фауны на всем протяжении мела. Большинство их, включая и род *Titanosaurus*, было формами сравнительно небольшими, хотя один гигант найден в Южной Африке.

Упадок и затем полное исчезновение этих крупных пресмыкающихся были, может быть, связаны с геологическими событиями. Жили они, видимо, в определенных условиях среды, и если, как это представляется вероятным, поднятие материков к концу мезозоя сильно сократило площадь низменных болотистых областей, где жили завроподы, их вымирание было почти неизбежным; большую роль могли сыграть также и изменения растительности, которые происходили в то время.

Ornithischia. Члены второго отряда динозавров — *Ornithischia* — никогда не достигали величины некоторых своих родичей из *Saurischia*; но все же птицетазовые динозавры представляют, может быть, более значительный интерес, так как среди них были различные причудливые формы. Самой характерной чертой отряда, по которой скелеты этих форм узнаются при первом же взгляде, является четырехлучевое строение таза (рис. 164). Подвздошная и седалищная кости по форме и по положению в общем сравнимы с теми же элементами ящеротазовых, но лобковая кость построена своеобразно. Основная, главная часть ее отогнулась не только вниз, но и назад, так что она приняла положение, параллельное седалищной кости, в тесном соседстве с этой последней; в то же время образовался, вероятно, в связи с необходимостью поддержания брюха, новый широкий отросток лобковой кости, который выступал вперед и наружу вдоль края живота.

Конечности у птицетазовых никогда не были так эффективно приспособлены к двуногому хождению, как у теропод, а передние ноги никогда не были так сильно редуцированы, как у этих последних. Вероятно, лишь немногие птицетазовые были вполне «двуногими» по способу передвижения: даже наиболее легко построенные формы, по всей вероятности, временно пользовались передними ногами для передвижения. Очень многие птицетазовые, представляющие, видимо, несколько самостоятельных филогенетических линий, полностью вернулись к четверногому хождению.

Уже в самый ранний момент своей истории птицетазовые были травоядными формами. Зубы их были всегда листовидные, тонкие, с тонко зазубренными краями. В передней части рта зубы имелись лишь у немногих из

известных нам родов; у подавляющего большинства эта область была беззубой и, как полагают, была покрыта клювовидным роговым образованием. В нижней челюсти клювовидное образование покрывало срединную предзубную кость — *praedentale*, — элемент, не найденный ни в одной из других групп рептилий.

Птицетазовые могут быть подразделены на следующие подотряды: 1) *Ornithopoda* — «двуногие» формы; 2) *Stegosauria* — «четвероногие» формы с двойным рядом защитных пластинок и шипов вдоль спины и хвоста; 3) *Ankylosauria* — несколько черепаховидные с тяжелым панцирем «четвероногие» и 4) *Ceratopsia* — рогатые динозавры.

Примитивные орнитоноды. *Camptosaurus* (рис. 179 и 180). Для ознакомления с *Ornithopoda* — самым примитивным подотрядом птицетазовых —

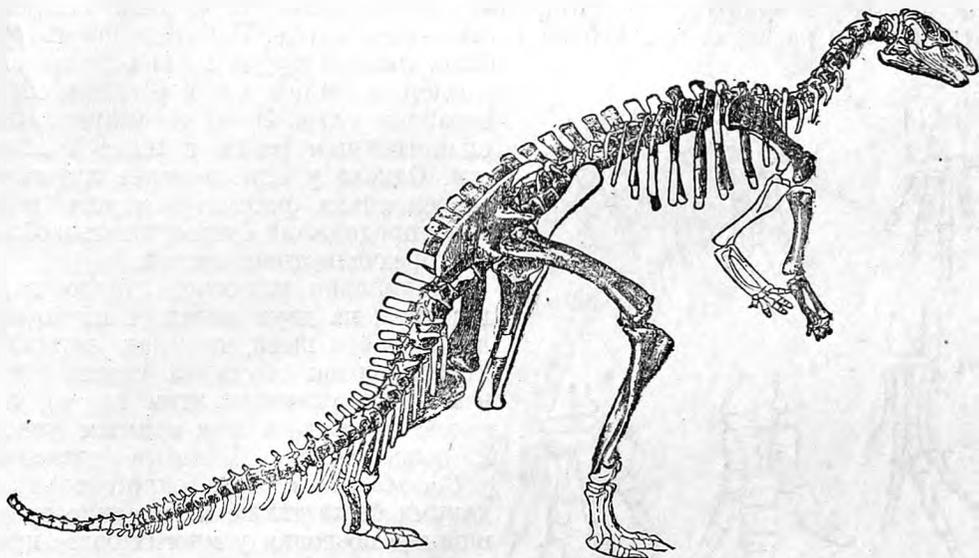


Рис. 179. *Camptosaurus*, юрский динозавр (ходивший на двух ногах) из отряда *Ornithischia*. (По Джильмору.)

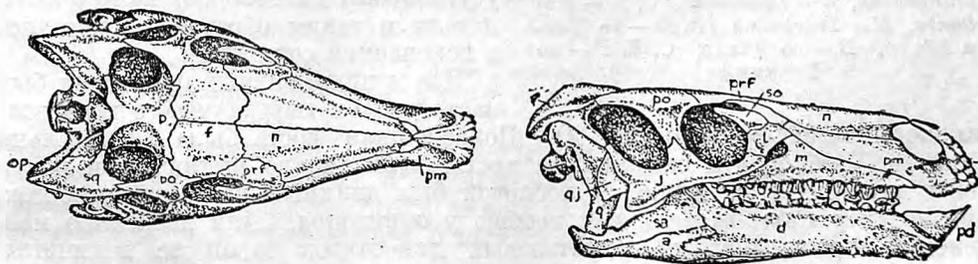


Рис. 180. Доразальная и боковая стороны черепа динозавра *Camptosaurus* из подотряда *Ornithopoda*. Длина черепа — свыше 40 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Джильмору.)

мы рассмотрим представителя этого подотряда — *Camptosaurus* (рис. 179 и 180), остатки которого обычны в верхах юры и в низах мела Европы и Северной Америки; некоторые из его современников были меньше и несколько примитивнее по своему строению, но они изучены менее удовлетворительно. Различные образцы этого рода имеют длину от 2 до 5 м.

Череп был длинный и низкий; по сравнению с черепами ящеротазовых соответствующей величины, он был довольно тяжело построен. Существовала предглазничная впадина, но она была маленькая. Наружные носовые отверстия представляли собою овальные дыры гораздо больших размеров,

чем носовые отверстия большинства рептилий: они были почти полностью окружены расширенными *praemaxillae*; носовые кости, которые ограничивали их сверху, были тоже удлинены и тянулись назад вдоль верхней стороны черепа до уровня орбит. У верхнего переднего края орбиты находился добавочный элемент, *supraorbitale* (надглазничная кость).

Как у завропод (но в противоположность хищным динозаврам), челюсти были довольно короткие и не достигали полной длины черепа. Нижняя челюсть была тяжело построена: на мощную мускулатуру указывает тот факт, что под краем щечной области черепа кверху протягивался венечный отросток (который среди рептилий имеют еще только *Placodontia* и звероподобные формы) для прикрепления височных мускулов, а кроме того, развился отросток, выступающий назад от сочленовной области, служивший для прикрепления мускулов, открывавших челюсти. В нижней челюсти была хорошо развитая предзубная кость — *praedentale*. Передняя часть рта

была лишена зубов и, как полагают, представляла покрытый роговым образованием клев. Зубы ограничивались единственным рядом в щечной области. Однако у одного менее крупного современника рассматриваемого рода зубы продолжали существовать в области предчелюстных костей.

Нормально животное стояло, надо полагать, на двух ногах, с круто подымавшейся шеей, так как затылочный мышцелок выступал скорее вниз, чем назад, указывая этим на то, что голова держалась под прямым углом к позвоночнику. Шейные позвонки у *Camptosaurus* были опистоцельные, какими были также и передние туловищные позвонки у многих более прогрессивных форм. Спинной свод у орнитопод упрочивался сплетением сухожилий, которые (в особенности у утконосных динозавров) часто окостеневали и таким образом сохранялись в ископаемом состоянии.

Таз у примитивных орнитопод был настоящего четырехлучевого типа, уже

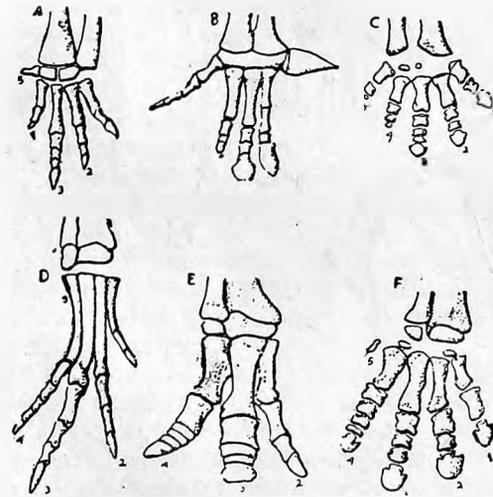


Рис. 181. А, В, С — manus и D, E, F — pes динозавров из отряда *Ornithischia*. А, D — *Hypsilophodon*, В — *Iguanodon*. С, F — *Monoclonius*. Е — *Trachodon*. (А, D — по Холку и Абелью; В — по Долло; С, Е, F — по Брауну.)

знакомого читателю (рис. 164 А). Подвздошная кость была значительно удлинена. Лобковая и седалищная кости были сильно вытянуты и почти равны друг другу по длине; у лобковой был длинный передний отросток. Конечности у *Camptosaurus*, как вообще у орнитопод, были несколько массивнее и короче, чем у ящеротазовых динозавров такой же величины: можно думать, что у этих травоядных форм потребность в быстроте передвижения была не так велика, как у хищных¹. Большая берцовая никогда не превосходила по длине бедренную кость, и хотя орнитоподы были пальцеходящие формы, ходившие на пальцах, а не на стопе, все же метоподии были у них лишь слабо удлинены. У примитивных птицетазовых пятый палец задней ноги был рудиментарный, а первый — укорочен (рис. 181 D). Когти, повидимому, существовали, но были обычно довольно тупыми.

Передние ноги были не так коротки, как у большинства «двуногих» ящеротазовых: у *Camptosaurus* их длина составляла около двух третей

¹ Это соображение автора едва ли, однако, убедительно. Вообще говоря, травоядное так же нуждается в быстром беге для спасения от врагов, как хищник для налета на жертву и т. д. По данным экспедиций Американского музея в Центральную Азию, дикая лошадь пустыни — *kiang* — достигает максимума скорости в беге до 50—65 км в час, а газель пустыни (*Gazella subgutturosa*) достигает скорости бега до 95 км в час. Л. Д.

длины задних конечностей. Присутствовали все пять пальцев, но даже у самых примитивных из известных нам птицетазовых два наружных пальца были редуцированы (рис. 181 А), представляя значительную аналогию древним тероподам. Конечные фаланги кисти у *Camptosaurus* и более прогрессивных форм были расширены и, можно думать, были покрыты скорее небольшими копытовидными образованиями, чем когтями. Передними ногами животные пользовались, по всей вероятности, в качестве опоры во время еды или при медленном хождении.

В начале истории динозавров птицетазовые были, в противоположность ящеротазовым, редки. Мы не знаем никаких промежуточных форм, которые связывали бы их с какими бы то ни было из сравнительно хорошо изучен-

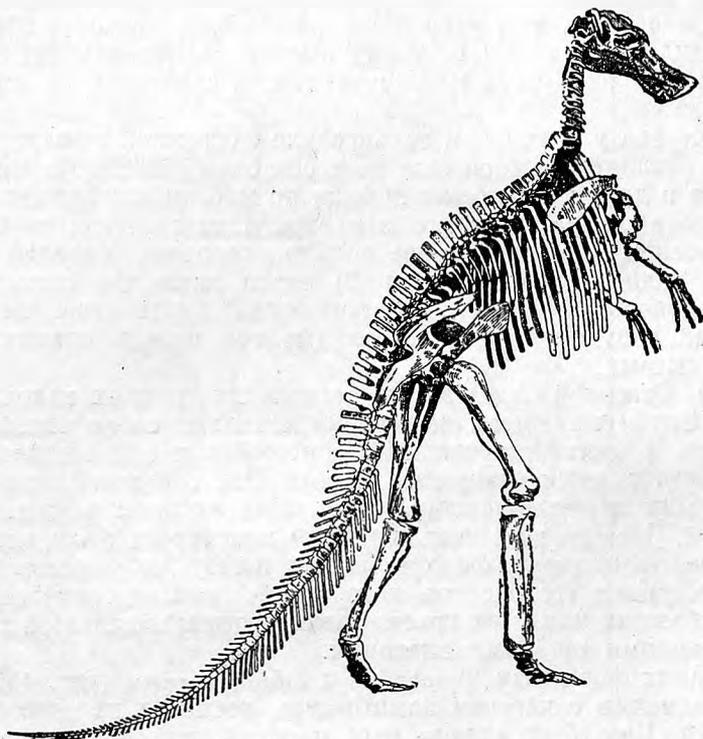


Рис. 181'. *Mandschurosaurus*, верхнемеловой „утконосый“ динозавр, найденный в СССР на р. Амуре. (По Рябинину.)

ных семейств *Thecodontia*. Из триасовых отложений имеется только два обломка, которые кажутся принадлежащими к рассмотренному отряду; о юрских птицетазовых мы почти ничего не знаем. Некоторые формы, впрочем, появляются в верхнеюрских и нижнемеловых отложениях как в Европе, так и в Америке.

К наиболее примитивным из известных нам орнитопод надо отнести *Hypsilophodon* из нижнемеловых вельдских слоев Европы. Это животное имело в длину меньше 1 м; некоторые черты строения указывают на древесный образ жизни, аналогичный образу жизни древесного кенгуру Австралии. У *Hypsilophodon* в праеmaxilla еще имеются зубы; интересно то обстоятельство, что вдоль средней линии спины, повидимому, располагались два ряда небольших костных пластинок, вполне аналогично тому, что наблюдается у многих *Thecodontia*. Имеется еще несколько других недостаточно изученных маленьких форм такого же в общем типа строения, найденных в толще Моррисон (Morrison) Северной Америки и даже в верхнем мелу. Описанный уже нами *Camptosaurus* был несколько более крупной и более прогрессивной формой.

Наилучше изученным европейским представителем орнитопод является

Iguanodon, из вельдских отложений, — форма, вдвое крупнее *Campylosaurus*. Многочисленные остатки этой формы были найдены в Англии и на материке. Самой замечательной находкой динозавров в Европе было открытие свыше двух десятков особей этого рода при проходке одной каменноугольной шахты в Бельгии. Повидимому, стадо этих крупных пресмыкающихся провалилось в трещину, рассекавшую более древние каменноугольные породы, и было там засыпано осадками. У *Iguanodon* была одна своеобразная черта специализации, заключавшаяся в том, что конечная фаланга его короткого большого пальца передней ноги была толста, но имела заостренный конец, который мог служить прекрасным оборонительным оружием (рис. 181 В).

Утконосые динозавры. Самыми замечательными орнитоподами верхнего мела были траходонты, или утконосые динозавры, которые были распространены, повидимому, почти по всему земному шару и которые представлены в современных музеях многочисленными скелетами с востока Северной Америки.

Строение черепа у этих форм варьировало в огромной степени, но остальной скелет у различных типов был построен одинаково. Тело имело в среднем около 9 м в длину. Они были похожи по многим морфологическим признакам на *Campylosaurus*, жившего в предыдущем периоде, но были более тяжело построены. В тазовом поясе сильно укорочена основная часть локтевой кости. Задняя нога (рис. 181 Е) имела лишь три пальца, которые оканчивались скорее копытами, чем когтями. В кисти исчез пятый палец, а первый был редуцированный; остальные три пальца оканчивались маленькими копытами.

На западе Северной Америки в нескольких случаях находили мумии траходонтов. Эти мумии, повидимому, представляют собою экземпляры, которые высохли и мумифицировались до погребения под осадками, так что сохранился слепок кожи (наружное ядро). Эти образцы показывают, что траходонты были лишены панциря, хотя кожа их была покрыта мозаикой мелких чешуй. Между пальцами передней конечности была кожная перепонка и то же, повидимому, было на задних ногах. Это указывает на земноводный образ жизни траходонтов, которые, по всей вероятности, находили себе пищу в болотах или у их краев. Задние ноги и массивный хвост были, вероятно, хорошими органами плавания.

Череп у таких форм, как *Trachodon* и *Edmontosaurus* (рис. 182 А), легко поддается сравнению с черепом камптозавра, несмотря на некоторые черты специализации. Беззубый «клюв» был плоский, но сильно расширенный; как полагают, он был покрыт роговым веществом и представлял подобие «утиного» клюва. В области морды ноздри были отодвинуты далеко назад; они были полностью окружены праеmaxillae и носовыми костями.

Зубы сохраняли характер простых листовидных образований, но число их увеличилось в огромной степени, так что образовался хороший, повидимому, аппарат для пережевывания жесткой растительной пищи. В каждой половине челюсти траходонт имел не один, а несколько параллельных продольных рядов зубов, тесно прижатых друг к другу, а под каждым зубом каждого ряда был уже сформирован его преемник, готовый к работе. Было подсчитано, что в некоторых случаях в одной ветви челюсти было пять сотен тесно усаженных зубов, так что у каждого животного было в общей сложности около двух тысяч зубов.

[К траходонтам относится *Mandschurosaurus* (рис. 181'), остатки которого встречаются в верхнемеловых отложениях на р. Амуре, а также в Монголии.]

Своеобразную черту истории траходонтов представляет появление многочисленных форм, снабженных гребнем. У некоторых, например у *Gryposaurus*, над наружными носовыми отверстиями развилось своеобразное вздутие — горбинка, в данном случае расположенная на лбу. У *Corythosaurus* мы видим тонкую полую куполовидную структуру, покрывающую череп. Она напоминает по виду петушиный гребень, но образована костями,

а именно праемахиллае и носовыми. Такой же гребень, но только меньшей величины, был у *Lambeosaurus* (рис. 182 В); кроме того, те же кости образовали продолжение, направленное назад. У *Parasaurolophus* гребня не было, но направленный назад выступ был очень длинным трубчатым образованием, составленным целиком праемахиллае и носовыми костями, которые, таким образом, вытянулись во всю длину черепа.

Подробности строения этих своеобразных гребней и выступов изучены недостаточно, но они, по видимому, входили в состав какого-то необычного

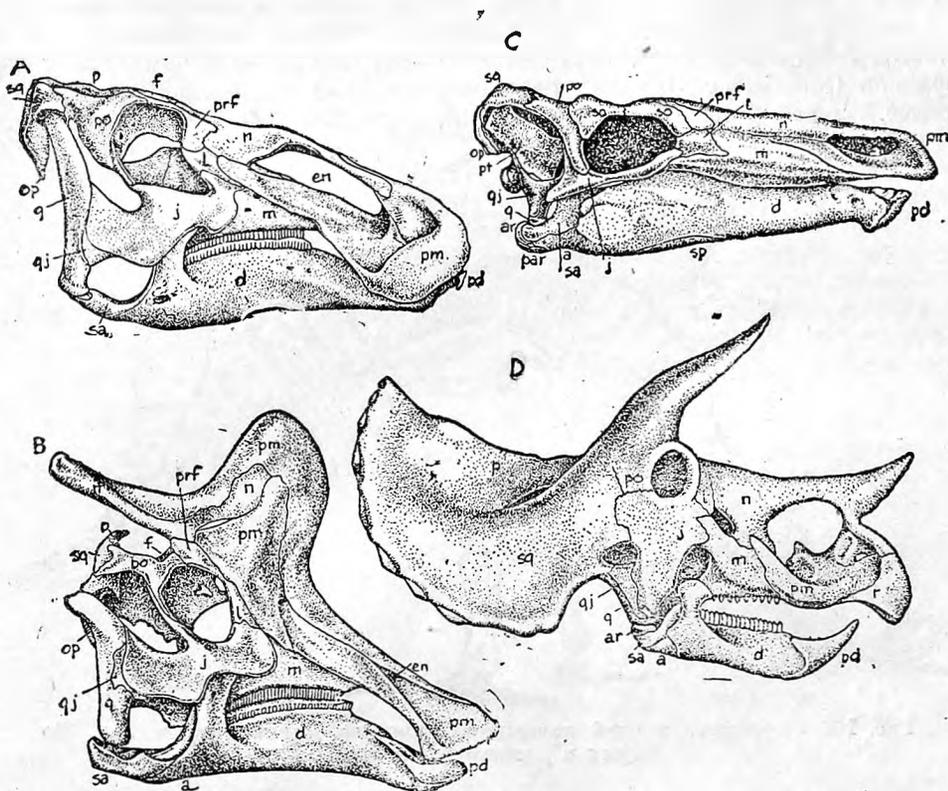


Рис. 182. Черепа различных динозавров из отряда *Ornithischia*. А — *Edmontosaurus*, верхнемеловой утконосый динозавр из подотряда *Ornithopoda*; длина черепа — около 1 м. В — *Lambeosaurus*, тогда же живший, снабженный гребнем, утконосый динозавр; длина черепа — свыше 80 см. С — *Stegosaurus*; длина черепа — более 40 см. D — *Triceratops*, верхнемеловой рогатый динозавр; длина черепа (включая воротник) — около 1,75 м. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А, В — по Ламбу, С — по Джильмору, D — по Маршу и Гэтчеру.)

дыхательного аппарата: мы видим, что они состоят исключительно из костей, первоначально окружавших ноздри. Вполне возможно, что гребни служили камерами для запасов воздуха, которые позволяли этим земноводным формам погружать голову в воду на некоторое время, когда животное принимало пищу. Направленный назад «рог» некоторых из этих форм содержал пару трубок, и нет ничего невозможного в том, что эти последние открывались на своих дистальных концах, давая животному возможность дышать в то время, когда голова была целиком погружена в воду.

Траходонты были чрезвычайно многочисленны в верхней части мела, но они совершенно вымерли в конце этого периода. Возможно, что их исчезновение, как и исчезновение завропод, частично зависело от поднятия материков и от вызванного этим высыхания болотистых местообитаний этих животных. Но не лишено вероятности предположение, что главной причиной вымирания было происходившее тогда вытеснение растений мезозойских

типов новейшими типами растительности, к которым они не были достаточно приспособлены.

Стегозавры. Большинство орнитопод, вероятно, в известной степени пользовалось при передвижении передними ногами; поэтому возврат к «четвероногому» положению тела представляется вполне возможным. Это мы видим у многих птицетазовых форм. Эти медленно двигавшиеся четвероногие, на которых легко могли нападать хищники, всегда приобретали какие-нибудь защитительные приспособления вроде панцыря или рогов.

Прежде всех других четвероногих птицетазовых появились представители подотряда *Stegosauria*, из которых наиболее широко известным является *Stegosaurus* (рис. 182 С и 183) — верхнеюрская форма из толщи Моррисон (Morrison). Это был довольно крупный динозавр длиной в 6 м и более. Череп у него был маленький, передние ноги короткие, а спина

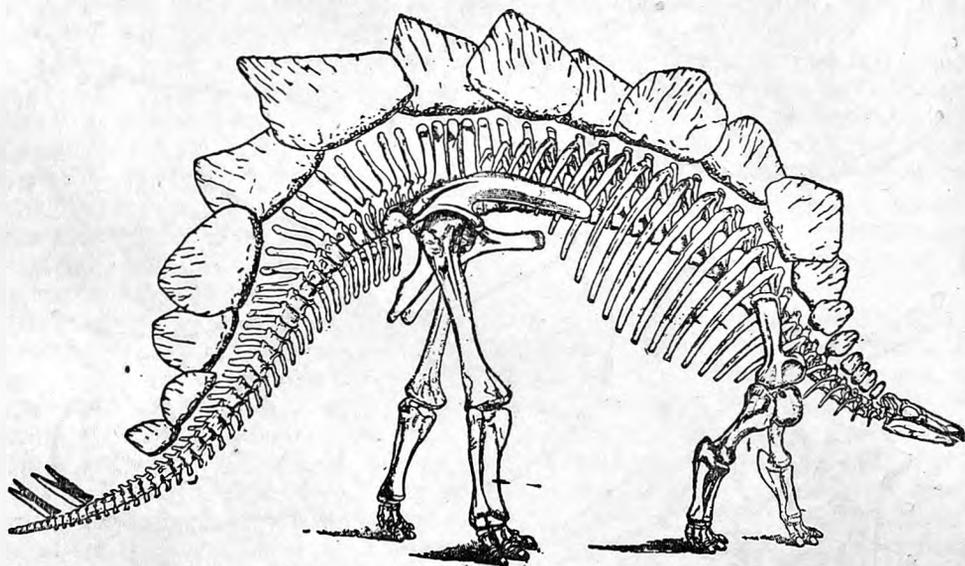


Рис. 183. *Stegosaurus*, юрский панцирный динозавр. Длина — около 5,5 м. (По Маршу и Джильмору, изменено.)

выгибалась высоко кверху над длинными задними конечностями. Наиболее заметная особенность этого «четвероногого» динозавра заключалась в существовании двух рядов пластин и шипов, которые, чередуясь друг с другом, располагались на всем протяжении шеи, туловища и хвоста. Кончик хвоста нес две пары длинных остроконечий, которые, вполне возможно, были хорошим оружием против врагов. Остальная часть тела защищена двойным рядом уплощенных пластин, которые почти вертикально выступали над спиной. Эти пластины имели приблизительно треугольные очертания, у них были утолщенные основания [которыми они, повидимому, углублялись в необыкновенно толстую кожу спины; самые большие пластины лежали непосредственно выше основания хвоста, а кпереди и кзади от этого места пластинки уменьшались]. Эти образования, повидимому, защищали животное против нападения сверху. Но относительно какого-либо панцыря на остальной поверхности указаний имеется мало, и можно полагать, что при нападении сбоку стегозавра было нетрудно изувечить.

Позвонки были все еще несколько амфицельные или, в крайнем случае, с плоскими концами тел. В тазовом поясе (рис. 164 В) согнутая подвздошная кость тянулась далеко вперед; лобковая и седалищная были совсем плоские и широкие. Задние ноги были чрезвычайно длинные; поэтому в области бедра высота животного была весьма значительной; кости задних конечностей были прямые, колонновидного строения. Передние ноги были, наоборот, очень короткие, что, повидимому, указывает на вероятное

происхождение стегозавров от «двуногих» предков. В передней конечности было пять пальцев, но два наружных были уменьшены; задняя нога была трехпалая. Пальцы оканчивались уплощенными копытовидными образованиями.

Череп был очень маленький, длинный и низкий; здесь, как у завропод, головной мозг был совсем крошечный, и он был совершенно незначителен в сравнении со вздутым спинным мозгом в области крестца. В каждой половине челюсти было около двух дюжин зубов, расположенных в один единственный ряд.

Несколько менее крупным и более примитивным родичем стегозавра был *Kentrurosaurus* из верхней юры Восточной Африки. У этой формы пластины были лишь на средней части спины; они были сравнительно небольшие, шипы же присутствовали не только на хвосте, но и на передней части тела. Думают, что это животное было, может быть, все еще несколько «двуногим» по способу передвижения. Еще более древним родичем (и в сущности одним из древнейших птицетазовых вообще) был *Scelidosaurus* из лейаса (нижней юры) Англии — пресмыкающееся, имевшее в длину около 4 м. [Панцырь, по Суинтону, сильно отличается от панцыря стегозавра: вместо двойного ряда пластин, идущих у стегозавра вдоль позвоночника, у *Scelidosaurus* вдоль спины тянулось много рядов маленьких бугорков и снабженных киями щитков. Вообще говоря, у птицетазовых развитие такого типа панцыря, какой мы видим у стегозавра, не представляет редкого явления.]

Анкилозавры. В мелу стегозавров заменила совершенно другая группа панцырных форм — *Ankylosauria*. Эти динозавры имели панцырь совер-

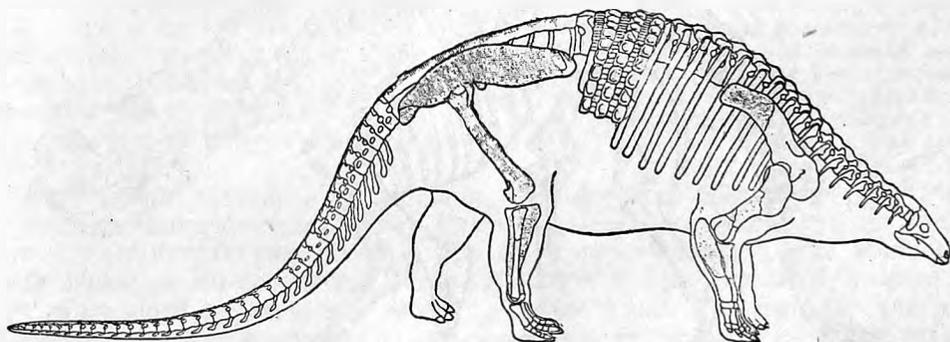


Рис. 184. *Nodosaurus*, меловой панцырный динозавр. Длина — 5,3 м. Показано несколько сегментов панцыря. (по Долгу.)

шенно иного характера и произошли они, вероятно, в значительно более позднее время от примитивных орнитопод. Верхнемеловые *Ankylosaurus*, *Palaeoscincus* и *Nodosaurus* (рис. 184) относятся к числу наилучше изученных представителей этой группы. Эти формы были названы, не без основания, «пресмыкающимися-танками», так как из всех рептилий, исключая черепах, они были наиболее полно защищены панцырем; по многим признакам своего строения они представляют аналогию панцырным млекопитающим — глиптодонтам — кайнозойской эры.

Тело было широкое и уплощенное. Вся спина была покрыта прочной мозаикой более крупных и сравнительно маленьких костных пластинок, которые составляли надежную, повидимому, броню. Несколько выступавшие вбок передние ноги были защищены длинными, вытянутыми наружу, шипами, отходившими от плечевой области. Хвост был заключен в костные кольца, а иногда он был вооружен длинными костными остроконечиями.

Череп был сравнительно большой и широкий, но довольно короткий. Височные впадины закрылись, и образовавшаяся таким образом плоская крыша черепа была еще более укреплена добавочным слоем многоугольных костных пластин. Озубление было слабое, а в некоторых случаях зубов не

было вовсе. Конечности были короткие, но массивные. В тазовой области (рис. 164 D) подвздошная кость была сильно расширена над область бедер и, будучи укреплена лежащими на ее верхней поверхности костными пластинками, хорошо защищала находившуюся под ней часть тела. Лобковая кость была редуцирована до размеров лишь некоторой части acetabulum.

Как в нижнем, так и в верхнем мелу Европы были найдены несколько менее крупные панцирные формы, как *Acanthopolis*, *Struthiosaurus* и *Polarcanthus*, которые, кажется, были более примитивными членами той же самой группы. Вместе с остатками этих форм были встречены многочисленные пластинки и шипы, указывающие на панцирь, подобный панцирю описанных нами крупных форм. В черепе существовали еще височные впадины, которые, однако, были совсем малы.

Troodon, из верхнего мела Северной Америки, был небольшой формой с широким, но своеобразно вздутым черепом, который обнаруживает сходство с черепом анкилозавров. Вместе с таким черепом был однажды найден довольно легко построенный скелет «двуногого» типа.

Принадлежность черепа и скелета одной и той же форме оспаривалась; если череп и скелет, действительно, принадлежали одной форме, то возможно, что *Troodon* был намного пережившим своих родичей отпрыском «двуной» группы, от которой произошли анкилозавры.

Рогатые динозавры. Последней по времени появления группой птицетазовых был подотряд *Ceratopsia* (рогатых динозавров). История этой группы целиком ограничивается, насколько это нам известно, верхним мелом. Почти

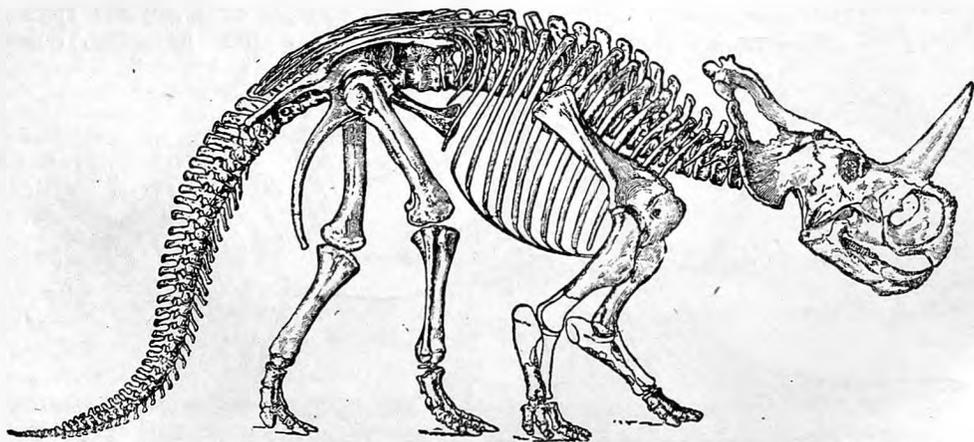


Рис. 185. *Monoclonius*, динозавр из подотряда *Ceratopsia*. Длина — около 5 м. (По Брауну.)

все известные нам формы найдены в Северной Америке. *Triceratops* (рис. 182 D) и *Monoclonius* (рис. 185) являются характерными представителями подотряда. Это были «четвероногие» динозавры средней величины. У *Triceratops*, например, длина колебалась приблизительно от 5 до 6 м.

У этих форм наиболее интересно строение черепа. Голова кажется чрезвычайно большой; длина ее составляет приблизительно треть длины всего тела. Однако половина этой «головы» в действительности не входит в состав настоящей головы, а представляет собою костный «воротник», образованный продолжением теменных и чешуйчатых костей и тянувшийся назад над шеей почти до плеч. Этот «воротник» должен был, конечно, в значительной степени защищать область шеи, — то место, на которое особенно охотно набрасываются хищники. Иногда этот «воротник» представляет собою сплошную костную пластинку, как, например, у *Triceratops*. В других случаях эта пластинка имеет широкие отверстия, симметрично расположенные по одну и по другую сторону от сагиттальной плоскости.

Второй любопытной особенностью черепа является развитие рогов. Костные рога по облику несколько похожи на рога современного бизона; когда

в первый раз были найдены рога цератопсий, они были приняты за рога бизона. У *Triceratops* была пара больших рогов на лобных костях над глазами и один срединный рог над носовой областью. Степень развития этих рогов значительно варьировала. Например, у *Monoclonius* носовой рог был очень велик, а лобные не были развиты; у одного из представителей подотряда имело место как раз обратное отношение.

В связи с развитием этих органов сильно изменилась остальная часть черепа. Височные впадины редуцировались почти до исчезновения. Носовая область черепа сильно расширилась, а вновь развившаяся роstralная кость (rostrale) вместе с соответствующей ей предзубной костью нижней челюсти образовала мощный «клюв». В щечной области существовал лишь один ряд зубов.

Позвонки были платицельные. Шея была короткая. В тазовом поясе (рис. 164 С) основная часть лобковой кости редуцировалась до состояния короткого остроконечия, хотя передний ее конец был хорошо развит. Задние ноги были, как во всех группах птицетазовых, значительно длиннее передних и оканчивались четырьмя короткими пальцами, которые были покрыты копытами (рис. 181 F); внутренний палец в некоторых случаях, по видимому, испытал редукцию. В передней конечности присутствовали все пальцы, но наружные два были редуцированные (рис. 181 С).

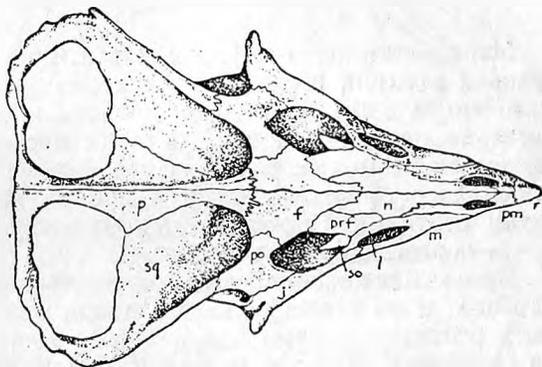


Рис. 186. Вид черепа *Protoceratops* с дорзальной стороны (примитивный представитель подотряда *Ceratopsia* из Монголии). Молодой экземпляр. Оригинал имеет в длину вместе с «воротником» около 35 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Грегори и Муку.)

Еще совсем недавно о родословной этих форм не было известно ничего. Однако недавние исследования в Монголии открыли небольшого примитивного представителя рассматриваемого подотряда, — *Protoceratops* (рис. 186); были найдены многочисленные образцы этой формы от невылупившихся еще зародышей до взрослых особей и даже несколько «гнезд» с яйцами. *Protoceratops* не оправдывает своего названия, так как он не имеет ни малейших признаков рогов, но зато у него был хорошо развитый «воротник», правда, с окнами. Строение «воротника» у этой формы показывает, что он возник первоначально вследствие втягивания задней части височной области, связанного с усилением челюстных мышц; защитная же функция «воротника» была вторичной. Весьма примитивной чертой *Protoceratops* является присутствие зубов на praemaxilla.

О более ранних стадиях истории *Ceratopsia* мы не знаем ничего определенного. Однако найденный в более древних меловых слоях Монголии *Psittacosaurus* — маленький двуногий динозавр, — не обнаруживающий никаких признаков рогов или «воротника», имел большой клюв (самое название указывает на сходство с попугаями) и другие признаки, которые говорят в пользу родства с *Ceratopsia*.

Как ни многочисленны были рогатые динозавры в верхнемеловую эпоху, они совершенно исчезли к концу периода, подобно всем другим группам динозавров.

Все крупные группы динозавров, за исключением стегозавров, продолжали существовать в конце мезозоя, но к началу кайнозоя все они исчезли. Закончилось господство динозавров; век пресмыкающихся пришел к своему концу.

ЗВЕРОПОДОБНЫЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

Млекопитающие отвоевали у рептилий господство над землей в сравнительно поздний геологический момент; это может привести к предположению, что та ветвь, от которой произошли млекопитающие, развилась в относительно недавний момент истории пресмыкающихся. В действительности же имело место как раз обратное. Звероподобные рептилии, объединяемые в подклассе *Synapsida*, были одной из древнейших по времени появления групп рептилий и прошли высшую точку своего развития до появления на земле первого динозавра.

Примитивные синапсиды существовали уже в верхней части верхнего карбона и им принадлежала главная роль в адаптивной радиации архаических рептилий в пермском периоде. Центральные типы были плотоядные, но развились также и травоядные и формы, питавшиеся бес позвоночными животными. К этой группе принадлежало большинство всех известных нам пермских рептилий; в это время все ветви пресмыкающихся, за исключением котилозавров, были представлены лишь небольшими и, повидимому, редкими формами.

В триасе, однако, условия изменились. Быстро исчезли травоядные типы, а плотоядные формы были замещены развивавшейся группой динозавров. В течение этого периода количество *Synapsida* быстро сокращалось, а к концу его они исчезли. Много миллионов лет прошло до того момента, когда происшедшие от *Synapsida* млекопитающие заняли господствующее положение.

Разнообразные синапсиды покрывают весь тот огромный, в морфологическом смысле, пробел, который существует между родоначальными пресмыкающимися, с одной стороны, и формами, крайне похожими на млекопитающих, с другой; поэтому едва ли можно ожидать, что у всех членов подкласса окажется много общих характерных признаков. Центральную часть группы, как мы уже сказали, представляли плотоядные формы. Замечается развитие озубления в сторону дифференциации зубного ряда, — развитие различных типов зубов, соответствующих различным функциям; этот процесс достиг наивысшего выражения у млекопитающих. Кроме того, у *Synapsida* наблюдается развитие в сторону совершенствования примитивного неуклюжего строения конечностей, наблюдаемого у котилозавров. Здесь, однако, развитие шло исключительно в сторону улучшения четвероногой локомоции; развитие в сторону двуногости или бипедализма, т. е. двуногого хождения, здесь (в противоположность архозаврам) не наблюдается.

Характерным признаком группы является присутствие единственной боковой впадины в височной области — черта, которая не наблюдается ни в одной из остальных групп рептилий. Первоначально эта впадина занимала низкое положение на черепе и была мала; над ней смыкались заднеглазничная и чешуйчатая кости; у более прогрессивных форм, однако, она увеличилась и распространилась наверх, до теменной кости. Пинеальное отверстие сохранилось почти у всех *Synapsidae*. Какой бы то ни было ушной вырезки не было, а стремечко выступало наружу и сочленялось с квадратной костью, как у калторинид (см. стр. 121). Барабанная перепонка, повидимому, переместилась значительно книзу по боковой стороне головы и

у многих синапсид помещалась в вырезке угловой кости (angulare) близ задней стороны нижней челюсти. Редукция черепных элементов была сравнительно незначительная, но кожные supraoccipitalia (в большинстве случаев сросшиеся в одну кость) были вместе с tabularia оттеснены вниз к задней стороне черепа, а у прогрессивных форм сократилось число элементов, окружающих глазницу. Позвонки были первоначально амфицельные. На всем протяжении туловища ребра были двуглавые (имели двойное соединение с позвоночником). В плечевом поясе обычно было два каракоидных элемента (рис. 187); появился новый, задний элемент в дополнение к переднему, который у большинства прочих рептилий является единственным.

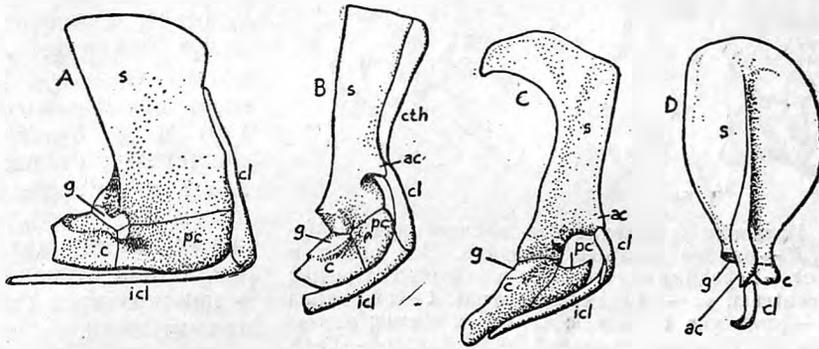


Рис. 187. Плечевые пояса *Synapsida* и *Mammalia*. А — *Ophiacodon* из отряда *Pelycosauria*. В — *Kannemeyeria* из отряда *Therapsida*. С — *Ornithorhynchus* из отряда *Monotremata*. D — *Didelphys* из отряда *Marsupialia*. ac — акромия; c — coracoideum; cl — clavica; cth — cleithrum; g — гленовидная ямка; pr — проcoracoideum; s — scapula. (А — по Уиллистону, В — по Пирсону.)

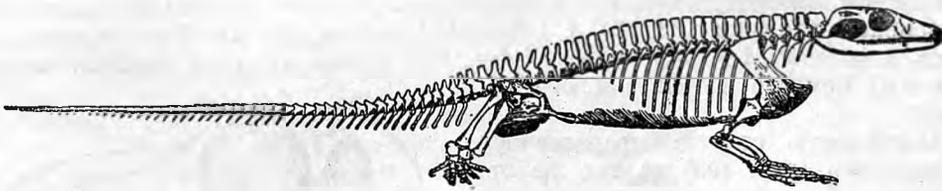


Рис. 188. *Varanops*, маленький нижнепермский пеликозавр. Длина — около 0,5 м. (По Уиллистону.)

Всегда сохранялся кожный плечевой пояс, у более древних форм обычно содержащий cleithrum.

Всю эту группу, быть может, следовало бы разделить на значительное число равноценных групп. Однако примитивные нижнепермские формы в обилии встречаются лишь в красноцветных толщах штата Техас Северной Америки (реже в Европе), а более поздние пермские и триасовые типы были находимы почти исключительно в южноафриканской толще Карру (Karoo) и в СССР. Такое распределение может быть положено в основу не совсем правильного, но практически довольно удобного подразделения на два отряда: *Pelycosauria* (или *Theromorpha*) — примитивные формы и *Therapsida* — прогрессивные южноафриканские формы.

Пеликозавры. Примитивные синапсиды относятся к числу самых обыкновенных ископаемых животных красноцветной толщи Техаса, относящейся к верхнему карбону и нижней перми. Одним из наиболее примитивных представителей группы был *Varanops* (рис. 188) — небольшая форма длиной менее 1 м вместе с хорошо развитым хвостом. По пропорциям тела эта форма напоминает многих ящериц. По внутреннему же своему строению она во многом сходна с котилозаврами, от которых она произошла. Конечности, правда, были длиннее и тоньше, чем у котилозавров, но все же

они были похожи на конечности этих последних по большинству своих признаков. Второй коракоидный элемент плечевого пояса у примитивных пеликозавров варьировал по своему строению; у *Varanops* он был еще неокостеневающим. Невральные дуги у пеликозавров (рис. 189) были (как у большинства рептилий) уже, чем у котилозавров, а верхние остистые отростки несколько выше. Intercentra продолжали еще существовать на всем протяжении позвоночного столба. У большинства пеликозавров из чешуй,

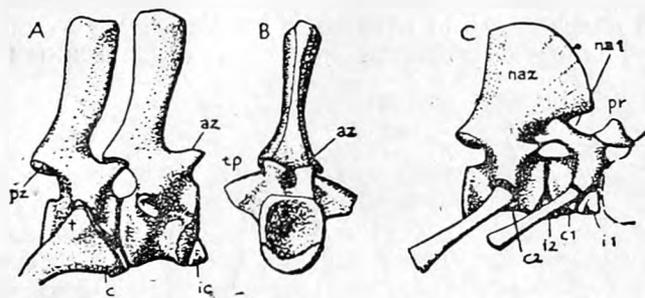


Рис. 189. Позвонки примитивного пеликозавра *Ophiacodon*. A, B — задние шейные позвонки. Вид сбоку и спереди. az — передняя зигапофиза; c — capitulum ребра; ic — intercentrum; pz — задняя зигапофиза; t — tuberculum ребра; tp — processus transversus; C — atlas и axis; мышелок черепа обозначен прерывистой линией. c1, c2 — тела atlas и axis; i1, i2 — intercentra atlas и axis; na1, naz — невральные дуги; pr — proatlas, — невральная дуга, тело которой, повидимому, вошло в состав основной затылочной кости. (По Кэйзу и Уиллистону.)

Ophiacodon из красноцветной толщи Новой Мексики немного крупнее только что рассмотренных форм, представляет собою несколько более прогрессивный тип (рис. 192, 187 A, 189, 203 A, 204 A, 205 A). Череп у него был очень высокий и узкий; зубы у переднего конца верхнечелюстной кости (maxilla) немного крупнее своих соседей.

Следующую стадию представляет *Sphenacodon* (рис. 193) из тех же отложений. У этой формы, так же как у описанной ниже, в зубном ряду произошла значительная дифференциация. В верхней челюсти впереди располагались умеренной величины «захватывающие» зубы, а далее, позади свободного от зубов промежутка, в который входил большой зуб нижней челюсти, помещались у переднего конца верхнечелюстной кости один-два увеличенных колющих клыка и ряд более мелких пещных зубов. Такая дифференциация зубов напоминает развитие зубов, наблюдаемое у родственных, но геологически более молодых южноафриканских типов и их потомков — млекопитающих.

Dimetrodon (рис. 191, 194, 200 A, 201 A и 202 A) был животным, по большинству признаков вполне схожим с только что рассмотренной формой, хотя он достигал несколько большей величины; у некоторых экземпляров череп имел почти 0,5 м длины. Он является одним из наиболее обычных ископаемых животных пермских отложений Тексаса, где он в свое время был самым крупным и самым сильным плотоядным. Мы видим у него замечательную специализацию, которая показывает, что диметродон отклонился от главной линии эволюции синапсид: невральные шипы получили у него огромное развитие, возвышаясь над позвоночным хребтом почти на 1 м. При жизни эти шипы были, несомненно, соединены кожей,

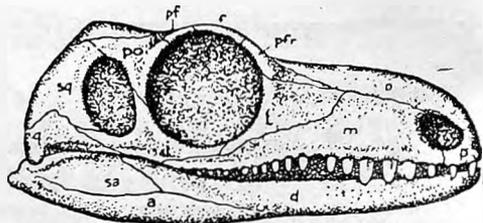


Рис. 190. Череп небольшого пеликозавра *Mycterosaurus*. Длина — около 8 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Уиллистону.)

образуя парусовидную структуру; функция этого образования остается пока неизвестной.

Кроме этих плотоядных, в красноцветной толще были и другие пеликозавры. *Edaphosaurus* (рис. 195 и 196) имел, как и диметродон, длинные

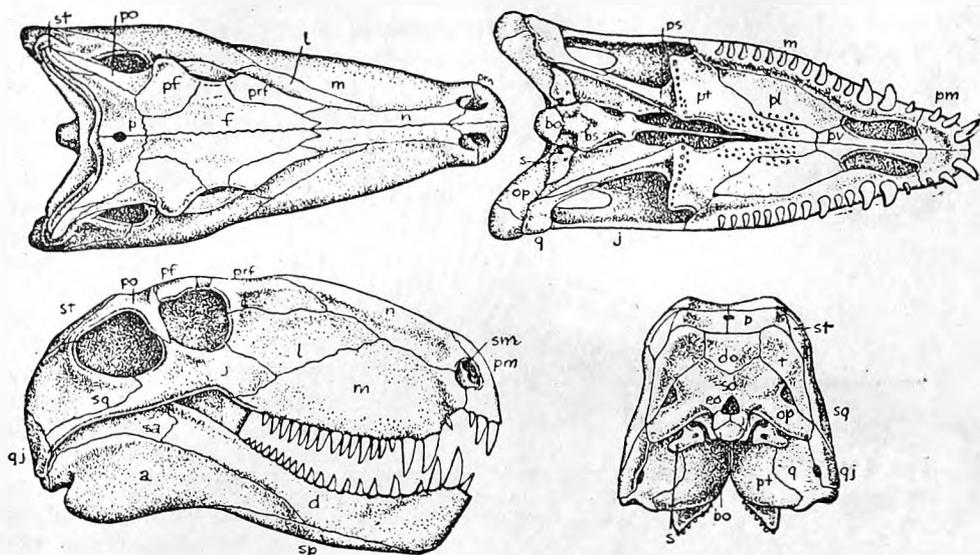


Рис. 191. Череп нижнепермского пеликозавра *Dimetrodon* (композиция). Объяснение сокращений см. под рис. 86.

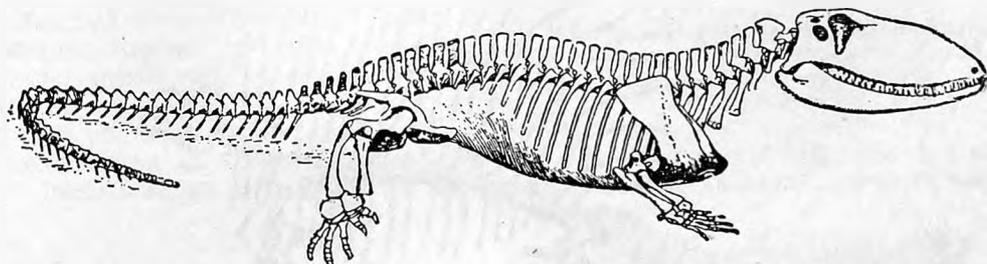


Рис. 192. *Orinocoosaurus*, пеликозавр из пермо-карбона Северной Америки. Длина — почти 2 м. (По Кэйзу и Уиллестону.)

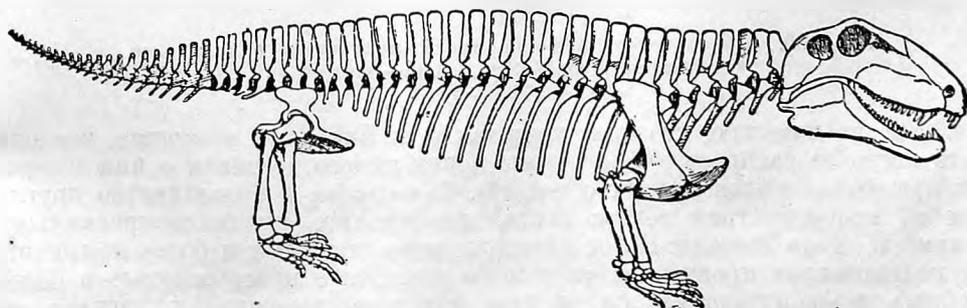


Рис. 193. *Sphecoosaurus*, крупный нижнепермский пеликозавр. Длина оригинала — почти 2 м. (По Уиллестону.)

спицы, но на них были и поперечные отростки. У этого животного спицы развились независимо от диметродона, от которого оно заметно отличалось во многих отношениях, в особенности своим озублением. Небо и внутренняя сторона нижней челюсти покрыты многочисленными мелкими зубами; пища

его состояла быть может из каких-то беспозвоночных. *Casa* (рис. 197) была небольшая форма, которая имела мало общего с остальными пеликозавами, за исключением характера височной впадины. Тело было толстое и бочкообразное; череп был очень короткий и широкий, с большим pineальным глазом. Небо было покрыто мозаикой мелких зубов, что говорит за травоядность этого животного.

Эти разнообразные пеликозавы существовали только в верхней части верхнего карбона и в нижней перми; в обилии они встречаются только

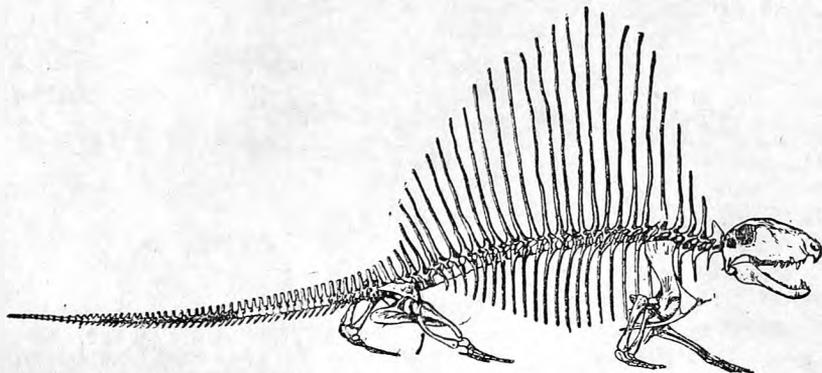


Рис. 194. *Dimetrodon*, нижнепермский пеликозавр с длинными остистыми отростками. Длина оригинала — почти 2 м

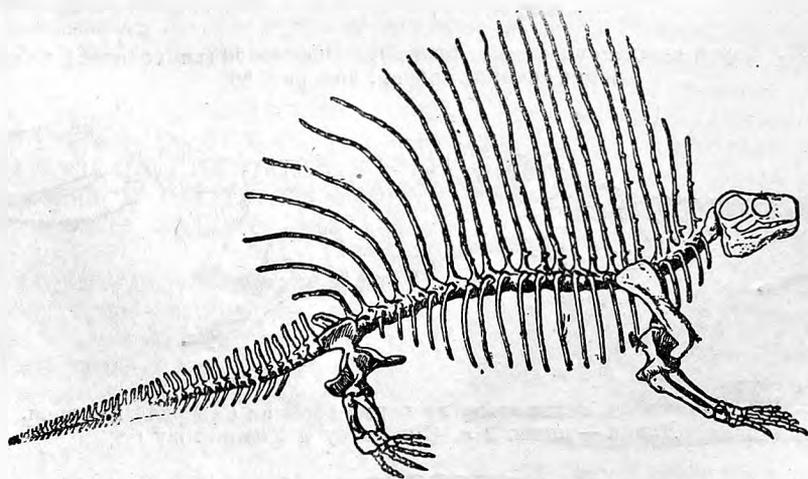


Рис. 195. *Edaphosaurus*, нижнепермский пеликозавр с длинными остистыми отростками. Длина — почти 2 м.

в Тексасе, но известно, что они жили также в Европе, и возможно, что они имели широкое распространение ¹ (мы почти ничего не знаем о нижнепермских пресмыкающихся других областей). *Dimetrodon* и большинство других форм из красноцветной толщи были, несомненно, специализированными формами и скоро исчезли. Но от каких-то менее крупных и более примитивных пеликозавров произошли, надо полагать, более прогрессивные и более подобные млекопитающим синансиды, которые переживали расцвет на всем протяжении следующего периода.

Therapsida. В этот отряд могут быть объединены многочисленные звереобразные формы, которые лучше всего известны из богатых окаменелостями пластов Карру (Karroo); эти формы переживали расцвет от средней перми

¹ Следует отметить находку пеликозавров (*Mesenosaurus*) в пермских отложениях Северного края. Л. Д.

до нижнего триаса, ограниченное число их дожило до конца триаса. К этой группе принадлежат все плотоядные пресмыкающиеся нижней перми, а также множество травоядных форм. Эти формы настолько разнообразны, что их нередко группируют в несколько самостоятельных (хотя и тесно связанных) отрядов.

Абсолютных отличительных признаков всей группы — мало, так как эта последняя испытала значительную радиацию. Эволюция главной линии терапсид хорошо иллюстрируется строением одной из позднейших появившихся и более прогрессивных форм.

Строение *Cynognathus* (рис. 198 и 199). *Cynognathus* — нижнетриасовый представитель терапсид, который, как мы заметим в дальнейшем, является членом группы весьма подобных млекопитающим цинодонтотам. Это пресмыкающееся было довольно легко построенным и, по видимому, активным четвероногим плотоядным длиной до 1,5 м.

В черепе еще присутствует маленькое пинеальное отверстие. Многие терапсиды имеют небольшой срединный костный элемент, предтеменную кость, которая связана с этим отверстием; у цинодонтоты, однако, эта кость отсутствует. Височная впадина сильно расширена и поднимается до теменной кости, заднеглазничная и чешуйчатая кости уже не соприкасаются друг с другом над этой впадиной. Окологлазничный ряд

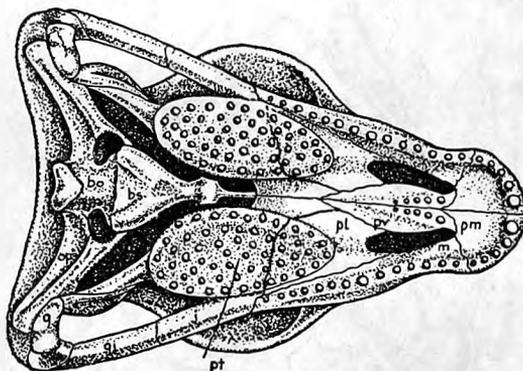
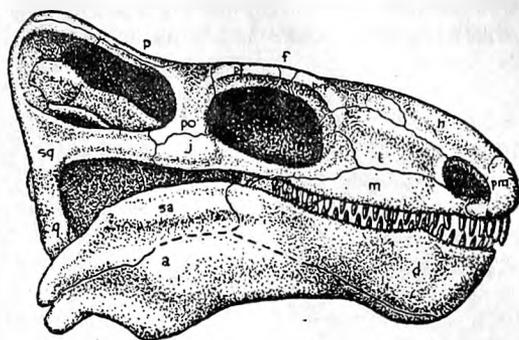


Рис. 196. Череп пеликозавра *Edaphosaurus*. Длина оригинала (черепа) около 15 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Уиллистону.)

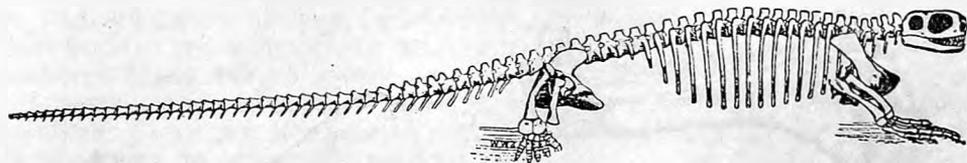


Рис. 197. *Casea*, небольшой своеобразный нижнепермский пеликозавр. Длина — около 1 м. (По Уиллистону.)

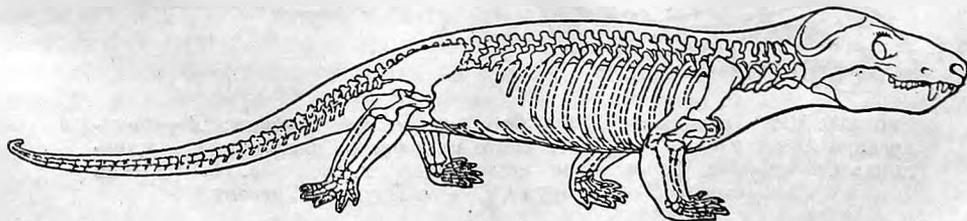


Рис. 198. Скелет нижнетриасового *Cynognathus* (из *Cynodontia*). $\frac{1}{18}$ натуральной величины. (По Грегори и Кэмпу.)

костей редуцировался; предлобная и слезная кости малы, а заднелобная исчезла. Квадратноскуловая кость мала и тесно прирастает ко столь же редуцированной квадратной; обе эти кости довольно слабо соединены

с остальным черепом. На нижней стороне черепа прежде всего бросается в глаза развитие вторичного нёба. Оба предсошника срастаются в единое образование, от которого по срединной линии отходит отросток. Продолжениями предчелюстных, верхнечелюстных и нёбных костей образована пла-

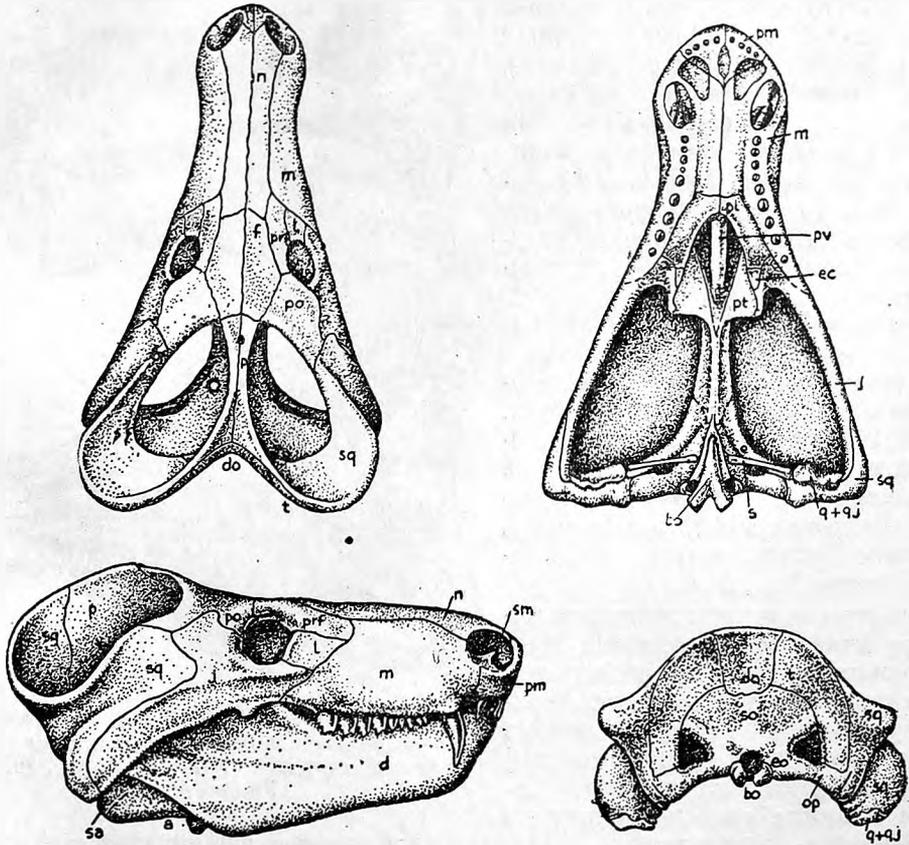


Рис. 199. Череп *Synognathus* (из *Cynodontia*). Длина оригинала — около 45 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Силею, Бруму и Уотсону.)

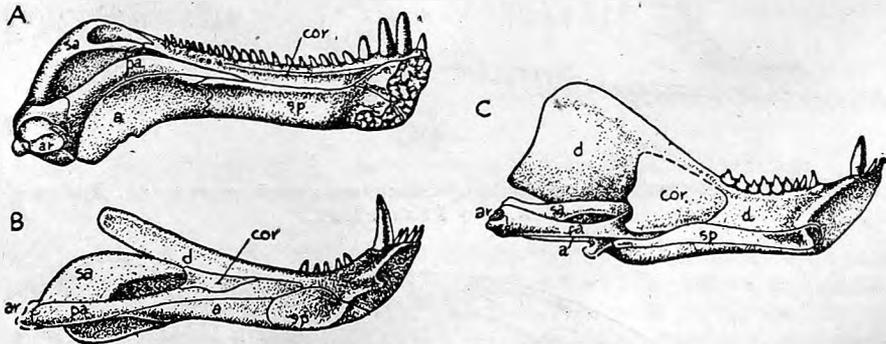


Рис. 200. Нижние челюсти *Synapsida* с внутренней стороны; А — пеликозавра *Dimetrodon*; В — примитивного цинодонта *Synargioides*; С — цинодонта *Synognathus*. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (А — по Уиллистону, В — по Бруму, С — по Бруму и Уотсону.)

стинка, которая лежит горизонтально ниже прежнего уровня крыши рта, так что образуется твердое вторичное нёбо, а хоаны (внутренние ноздри) перемещаются назад через пространство, находящееся над этим вторым нёбом. Интерптеригойдных впадин уже нет, так как оба птеригоида срослись друг с другом в одно сплошное образование под передним концом черепной коробки; парасфеноид сохраняется в своем старом положении выше них и

между ними. Птеригоиды укоротились и больше уже не протягиваются назад к квадратным костям, хотя расположенные выше них эпиптеригоиды могут продолжаться назад до этих последних.

Затылочный мышцелок разделился и представляет двойное образование, в противоположность примитивному одиночному мышцелку. Затылочная поверхность черепа является почти сплошной пластинкой, состоящей из соединенных затылочных костей и *opisthotica* вместе с лежащими выше кожным *supraoccipitale* и *tabularia*. В дополнение к обычным костям черепной коробки эпиптеригоид образует плоскую пластинку, примыкающую к черепной коробке впереди *prooticum*, а в более передней части имеется, повидимому, пара костей, соответствующая орбитосфеноидам млекопитающих. Стремечко тянется в виде тонкой палочки от отверстия внутреннего уха к квадратной кости.

Присутствуют все кости примитивной нижней челюсти (рис. 200 C); но зубная кость сильно увеличилась за счет других элементов, и от нее отходит большой отросток назад и вверх, почти касающийся чешуйчатой кости. Зубная система дифференцированная: она состоит из небольшого числа захватывающих зубов, — которые можно сравнить с человеческими резцами, — в предчелюстной кости и в передней части зубной кости, очень большого клыка и ряда щечных зубов, большинство которых имеет по несколько бугорков. Зубы, находившиеся на внутренней части челюсти и на небе, исчезли. Изучение образцов некоторых других терапсид указывает, что зубы у них не замещались неограниченное число раз, как это бывает у обыкновенных рептилий, и что у этих форм зубы сменялись только один раз; условия смены зубов у *Cynognathus* еще не изучены. Подобной сменой зубов формы эти напоминают млекопитающих, у которых молочные зубы сменяются одной только серией постоянных зубов.

В позвоночнике исчезли *intercentra*, хотя тела позвонков остаются амфицельными. Свободно подвижные двуглавые ребра имеются на всем протяжении от шеи до основания хвоста.

Примитивная растопыренная постановка ног (рис. 201) сильно изменилась у прогрессивных терапсид. Локоть переместился назад, а колено вперед, так что ноги начали занимать положение под туловищем, — при таком положении им легче поддерживать это последнее. С этим связаны многие изменения в мускулатуре и в форме отдельных костей. Плечевой пояс (рис. 187 B) продолжает состоять из кожного пояса, в который входят межключица и ключицы (клейтрум исчез), и первичного пояса из лопатки и двух коракоидных элементов. Передний край лопатки отвернут кнаружи (начало возникновения гребня, свойственного млекопитающим), и ключица прикрепляется к отростку, выступающему у нижнего конца гребня. В тазовом поясе (рис. 202 C) подвздошная кость вытягивается скорее вперед, чем назад (последнее положение является примитивным), в связи с изменением положения мускулов, и прикрепляется к возросшему числу крестцовых ребер. Лобковая и седалищная кости передвинулись назад (что также связано с изменением в положении мускулов); между ними появилось отверстие, которое частично разделяет их. На бедренной кости (рис. 203 B) головка развивается скорее сбоку, чем на конце этой кости, в связи с тем, что она по-

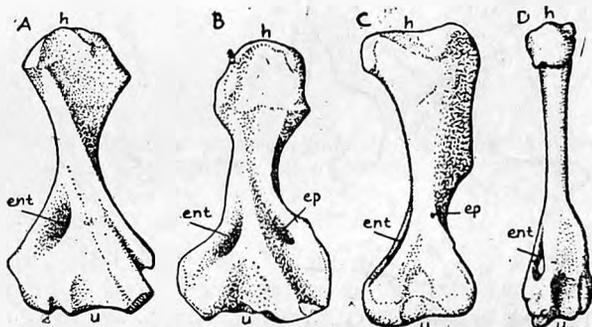


Рис. 201. Плечевая кость у *Synapsida* и у *Mammalia*. Вид с дорзальной стороны. А — пеликозавр *Dimetrodon*. В — пеликозавр *Edaphosaurus*. С — цинодонт (? *Diadomedon*). D — олигоценовый *Daphoenus* из *Canidae*. *ent* — foramen entepicondylare; *h* — головка; *u* — суставная (сочленованная) поверхность для локтевой кости (*ulna*). (С — по Уотсону, D — по Гэтчеру.)

вернута кпереди; а на наружной стороне имеется большой трохантер для мускулов, которые идут от подвздошной кости. Пальцы, за исключением первого, имеют почти одинаковую длину в связи с тем, что конечностям

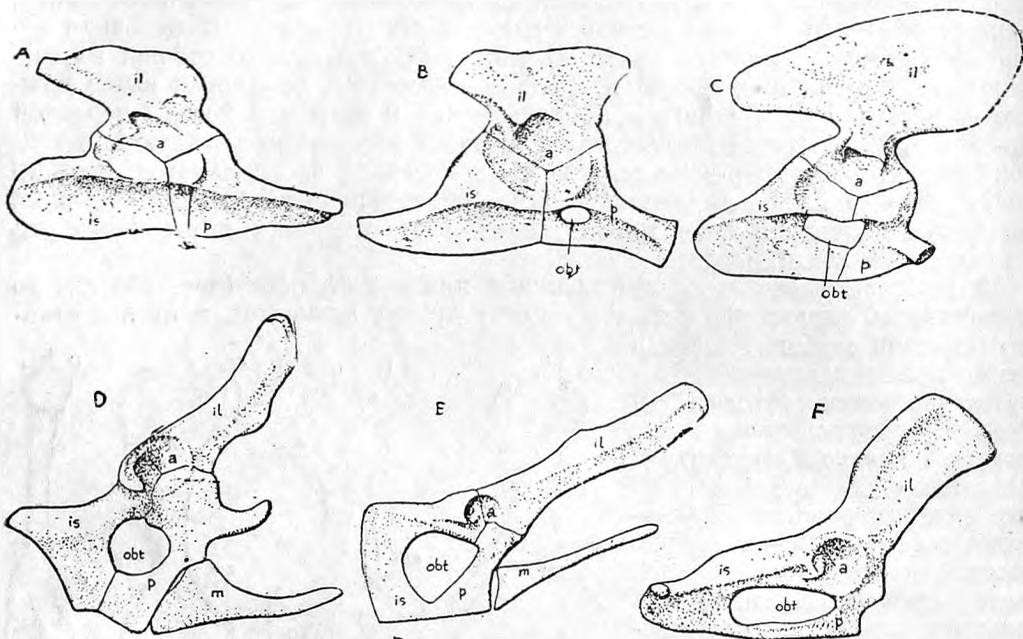


Рис. 202. Тазовый пояс у *Synapsida* и у *Mammalia*. А — пеликозавр *Dimetrodon*. В — *Lyscaenops* из *Gorgonopsia*. С — *Synognathus* из *Cynodontia*. D — *Ornithorhynchus*, из млекопитающих отряда *Monotremata*. E — *Didelphys* из *Marsupialia*. F — миоценовый *Daphoenodon* из *Canidae*. a — acetabulum; il — ilium; m — сумчатая кость; obt — foramen obturatum, увеличивающийся до размеров окна у *Therapsida* и *Mammalia*; p — pubis. (B — по Бруму, C — по Грегори и Кэмпбу, F — по Петерсону.)

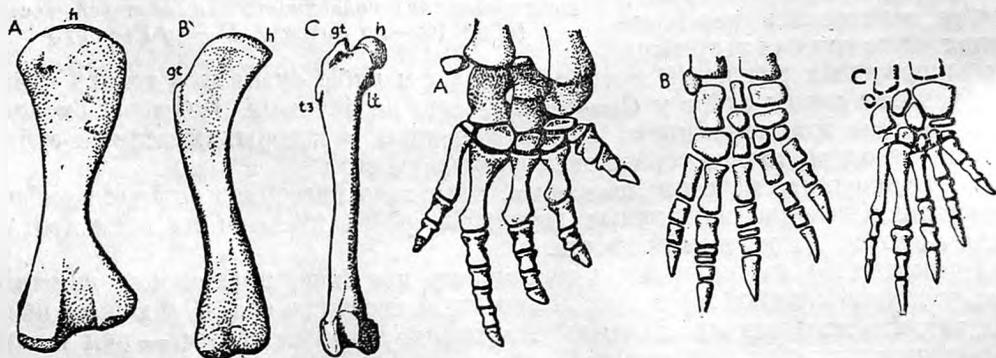


Рис. 203. Бедренная кость (femur) у звероподобных рептилий и млекопитающих. А — пеликозавр *Ophiacodon*; В — цинодонт; С — олигоценый *Daphoenus* из *Canidae*. gt — большой трохантер; h — головка бедренной кости; lt — меньший трохантер, t3 — третий трохантер. (А — по Кэйзу и Уиллистону, В — по Бруму, С — по Гэгчеру.)

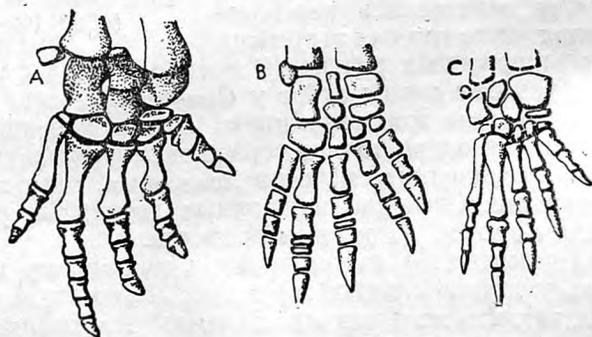


Рис. 204. Manus у звероподобных рептилий. А — пеликозавр *Ophiacodon*. В — *Lyscaenops* из *Gorgonopsia*. С — *Eriacerta* из *Vauriiformes*. (А — по Кэйзу и Уиллистону, В — по Бруму, С — по Уотсону.)

свойственно передне-заднее движение; каждый имеет лишь по три функционально-самостоятельных фаланги. В этом нельзя не видеть сходства с млекопитающими, но у *Synognathus* и родственных ему форм

сохраняется прежняя, характерная для рептилий, фаланговая формула 2—3—4—5—3, так как в третьем и в четвертом пальце сохраняются рудименты лишних фаланг (рис. 204 В и 205 В).

Скелет такого пресмыкающегося во многих отношениях приближается к скелету млекопитающих. Было бы интересно выяснить, не похожи ли эти формы на млекопитающих в такой же степени и по другим признакам; но мы почти ничего не знаем о других системах органов этих животных, за исключением лишь того, что головной мозг у них продолжал быть маленьким и, повидимому, имел строение, характерное для рептилий. Теплокровность млекопитающих связана, повидимому, с их активным образом жизни. Активность была, кажется, основным моментом в эволюционном развитии этих плотоядных терапсид, и возможно, что это физиологическое изменение уже началось.

Холоднокровное пресмыкающееся может без вреда для себя на время прекратить дыхание, но млекопитающее не может делать этого. Вторичное нёбо млекопитающих, повидимому, является приспособлением, устраняющим возможность задержки дыхания во время процесса жевания; с этой точки зрения заслуживает внимания присутствие вторичного нёба и у прогрессивных терапсид. Мы, конечно, не знаем, не начали ли у них чешуи заменяться волосами. Не знаем мы также ничего и о процессах размножения, существовавших у этих ископаемых форм, но поскольку наиболее примитивные из современных млекопитающих остаются еще яйцекладущими формами, это последний способ размножения был, повидимому,

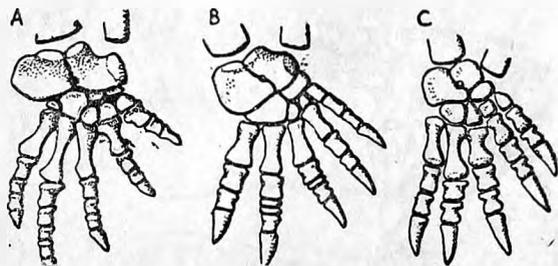


Рис. 205. Рес у звероподобных рептилий. А — пеликозавр *Ophiacodon*. В — *Lyscaenops* из *Gorgonopsis*. С — *Whaitsia* из *Therocephalia*. (А — по Кэйзу и Уиллистоу; В, С — по Бруму.)

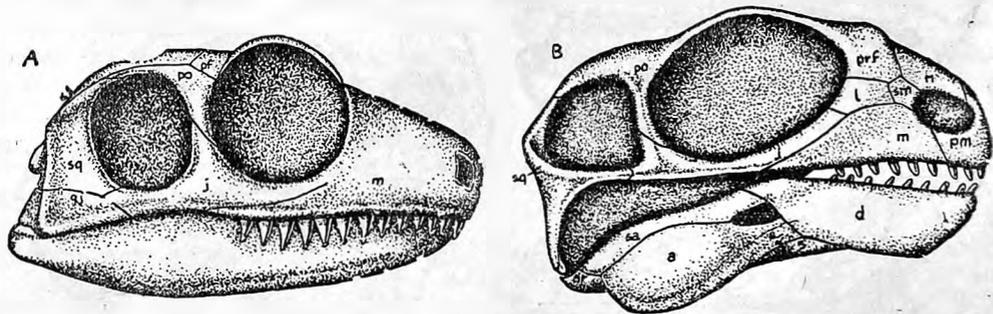


Рис. 206. Череп у некоторых примитивных *Therapsida*. А — *Anningia*. Длина черепа около 7,5 см. В — дромазавр *Galepus*. Длина черепа — около 4 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Бруму.)

свойствен также и *Cynognathus*. Забота о потомстве представляется приспособлением более древнего происхождения, но мы не знаем, была ли она уже у прогрессивных терапсид.

Примитивные терапсиды. Рассмотренный нами диногнатус является одной из прогрессивных форм звероподобных рептилий; теперь мы можем обозреть ранние стадии истории этих последних, а также познакомиться с разными боковыми ветвями, отходящими от основной ветви терапсид.

Anningia (рис. 206 А) — маленькая форма, которая, к сожалению, известна лишь по одному неполному черепу. Она была найдена в среднепермских отложениях Южной Африки; это — один из древнейших и, повидимому, самый примитивный из терапсид. Форма эта во многих отношениях напоминает мелких пеликозавров. Все зубы были почти одной и той же длины, зубная кость была не очень велика, квадратноскуловая и квадратная кости были еще хорошо развиты, присутствовала заднелобная кость; заднеглазничная и чешуйчатая кости еще сходились над височной впади-

ной, а затылочный мышелок был одиночный. Присутствие отдельной предтеменной кости в области пинеального отверстия указывает на то, что мы имеем перед собою настоящего, хотя и примитивного, представителя терапсид.

В Южной Африке найдено несколько маленьких пермских форм, объединяемых под названием *Dromasauria*; это были, повидимому, представители очень древней боковой ветви терапсид. Череп такого дромазавра, как *Galepus* (рис. 206 В), имеет многие из примитивных признаков аннингии, напри-

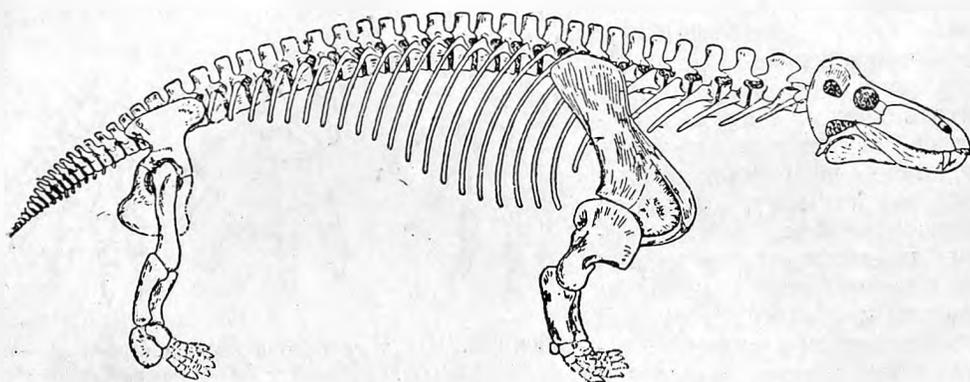


Рис. 207. Скелет диноцефала *Jonkeria*. Оригинал имеет длину около 4 м. (По Вруму.)

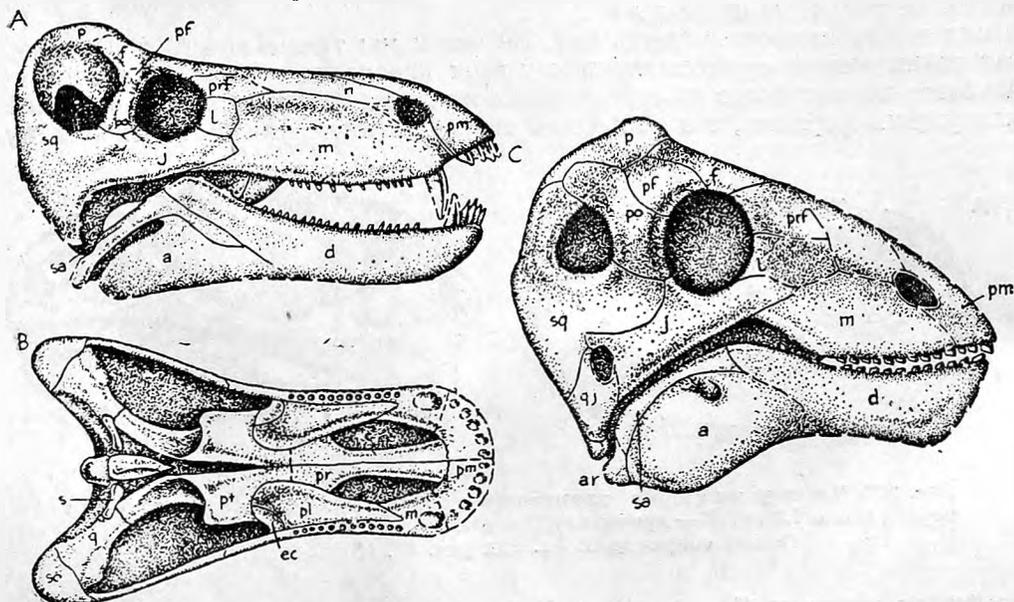


Рис. 208. Черепа диноцефалов. А — *Jonkeria*. Вид сбоку. Длина черепа — около 73 см. В — *Dinorhonus*. Вид со стороны неба. Длина черепа — около 71 см. С — *Delphinognathus*. Вид черепа с боковой стороны. Длина — около 38 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Вруму.)

мер — маленькую височную впадину. Зубы не обнаруживают никаких признаков дифференциации, а у одного рода они даже исчезли. Посткраниальный скелет (у аннингии он не известен) у этих маленьких рептилий был совсем примитивный и в некоторых отношениях похожий на скелет пеликозавров. Была, однако, одна прогрессивная особенность, которая заключается в следующей редуцированной фаланговой формуле: 2—3—3—3—3.

Диноцефалы. Подотряд *Dinoscerhabia* является древнейшей из групп терапсид, занявших выдающееся положение. Это были крупные формы, известные главным образом из средней перми Южной Африки, но найденные также на востоке Европейской части СССР. Название подотряда указывает

на характерное куполовидное костное утолщение крыши головы. Если оставить в стороне эту своеобразную особенность, то в остальном череп был довольно примитивным и похожим на череп пеликозавров; такими примитивными чертами являются: одиночный затылочный мыщелок, отсутствие вторичного неба, примитивные парные предсошники и довольно маленькая зубная кость. Произойдет, однако, ряд изменений, характерных для терапсид, например — сращение птеригоидов и редукция квадратноскуловой кости. Конечности были заметно повернуты кнутри, под туловище, но пояса конечностей были еще совсем примитивными. Фаланговая формула неизвестна, но, по всей вероятности, была примитивной.

Известны два основных типа диноцефалов. К первому типу, представителями которого являются *Titanosuchus*, *Dinophoneus* (рис. 208 B) и *Jonkeria* (рис. 207 и 208 A), относятся плотоядные формы с дифференцированной зубной системой, включающей большие клыки; ко второму типу, представленному такими формами, как *Tapinocephalus*, *Moschops*, *Delphinognathus* (рис. 208 C), принадлежат травоядные животные с маленькими зубами. Обе группы довольно обычны в среднепермских пластах Карру. Почти все были крупными формами; диноцефалы — крупнейшие звероподобные рептилии. Они являются самыми крупными из известных нам пермских животных; из их современников только парейазавры соперничали с ними по величине. Парейазавры являлись, по всей вероятности, главным источником питания плотоядных диноцефалов, травоядные же диноцефалы, вероятно, соперничали с парейазаврами в добывании растительной пищи. Большинство диноцефалов было в стороне от филогенетической линии, ведущей к более новым группам терапсид, но некоторые из менее крупных плотоядных диноцефалов, кажется, лишь незначительно отклонились от главной ветви.

[Диноцефалами богаты некоторые местонахождения верхнепермской фауны Восточнорусской впадины. Из найденных здесь диноцефалов упомянем *Denterosaurus* и *Titanophoneus*. Из травоядных же здесь был найден *Clemosaurus*.]

Динонодоты. Наиболее отклоняющимися, aberrantными из терапсид были «двухклыковые» подотряда *Dicynodontia*; из всех терапсид они достигли наибольшего распространения, правда, на короткое время. Они появились в средней перми, а в верхней перми и в самом нижнем триасе они были гораздо более обыкновенными животными, чем все остальные рептилии. Они встречаются не только в Южной Африке, но и в верхней перми СССР и Шотландии; кроме того, обломки таких форм были найдены в триасовых отложениях как Азии, так и Северной Америки.

Своеобразна зубная система этих форм. У немногих из более примитивных их представителей были небольшие коренные зубы; но в большинстве

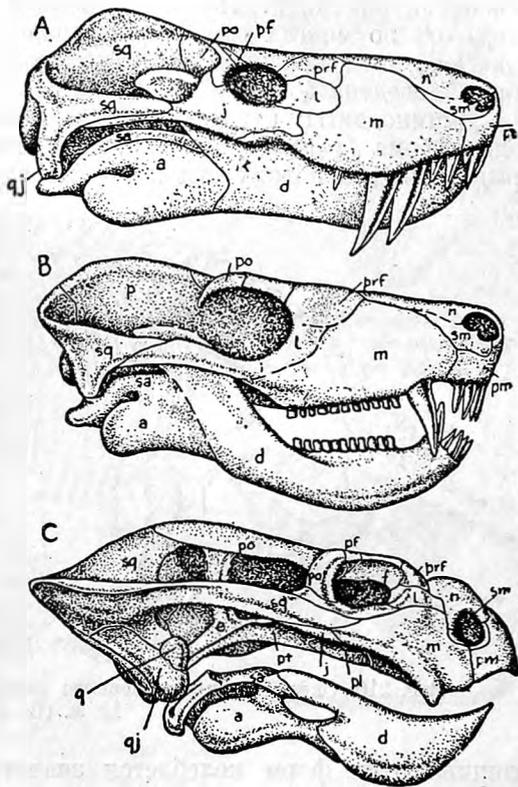


Рис. 209. Черепа *Therapsida*. A — *Lycosuchus* из *Therocephalia*. Длина черепа — около 28 см. B — *Vauria* из *Vauriamorpha*. Длина черепа — около 15 см. C — *Dicynodon kolbei* из *Dicynodontia*. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Бруму.)

случаев у них сохранялись только очень большие верхние клыки, и даже эти последние у большинства родов существовали. Повидимому, только у самцов. Челюсти, несомненно, были покрыты роговым слоем, образуя «клюв», как у черепаха.

Череп обнаруживает значительную специализацию. Он был широкий и плоский со своеобразной выпуклостью в щечной области. Наблюдается зачаточное вторичное нёбо, а также имеются и другие «прогрессивные» признаки. Однако заднеглазничная и чешуйчатая кости все еще сходились над височной впадиной. Посткраниальный скелет был «прогрессивного» характера; он во многих отношениях похож на скелет такой формы, как *Cynognathus*, хотя конечности были довольно коротки. Фаланговая формула была доведена до характерной для млекопитающих: 2—3—3—3—3.

Диксинодонты были, вероятно, болотными травоядными животными; одна форма *Lystrosaurus* была, повидимому, несколько водной по своему образу жизни, а потому она и была названа «пресмыкающимся тюленем». Ве-

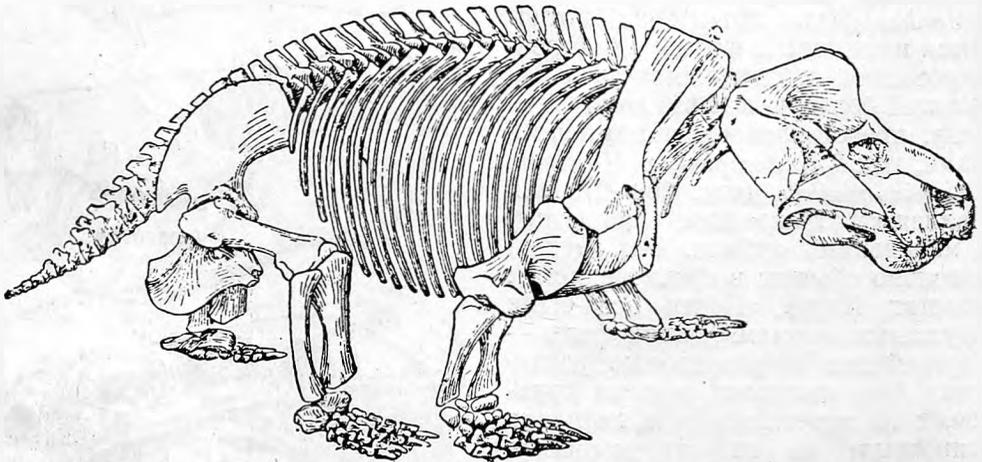


Рис. 210. Скелет нижнетриасового диксинодонта *Kannemeyria*. Длина — около 1,8 м. (По Пирсону.)

личина этих форм колеблется значительно: от видов с черепом не более 2,5—5 см в длину до форм, имевших череп длиной около 60 см.

Многие из разнообразных пермских форм относятся к роду *Dicynodon* (рис. 209 С), содержащему свыше пятидесяти описанных форм. *Kannemeyria* (рис. 210) была крупной триасовой формой. Эти безобидные травоядные, повидимому, хорошо держались против своих плотоядных родичей, но исчезли с появлением крупных хищных архозавров еще в триасовом периоде.

Theriodontia. Типичными терапсидами являются формы, образующие подотряд *Theriodontia*; *Cynognathus* был одним из более «прогрессивных» представителей этой группы. Подобно этой форме, все териодонты были активными плотоядными животными средней или небольшой величины с дифференцированной зубной системой; по строению конечностей они довольно схожи с млекопитающими. Все описанные формы этой группы происходят, за исключением немногих видов, из верхней перми СССР, — из пластов Карру Африки, где они впервые появились в средней перми и продолжали во множестве существовать до нижнего триаса.

На протяжении своей истории формы эти испытали много прогрессивных изменений и значительную дивергенцию. Среди териодонтов можно различать около четырех групп, составляющих два эволюционных ряда: *Gorgonopsia* ведут к *Cynodontia*, а *Therocephalia* — к *Bauriamorpha*.

Самыми примитивными из териодонтов были, возможно, *Gorgonopsia*, представителем которых может служить *Scymnognathus* (рис. 211); они были обычными животными в средней и верхней перми. Группа эта обнаружи-

вае много примитивных признаков. Заднеглазничная и чешуйчатая кости все еще сходятся друг с другом над височной впадиной; продолжает существовать заднелобная кость; вторичного неба нет, хотя предшосники срослись в одно образование; затылочный мышцелок остается одиночным; зубная кость не намного больше других элементов нижней челюсти, хотя велика и имеет восходящую ветвь; посткраниальный скелет несколько примитивнее и тяжелее построен, чем у цинодонтос; фаланговая формула все еще прежняя: 2—3—4—5—3, хотя «лишние» фаланги малы.

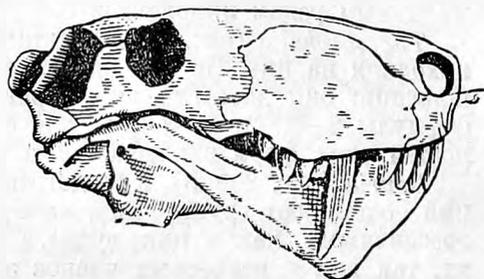
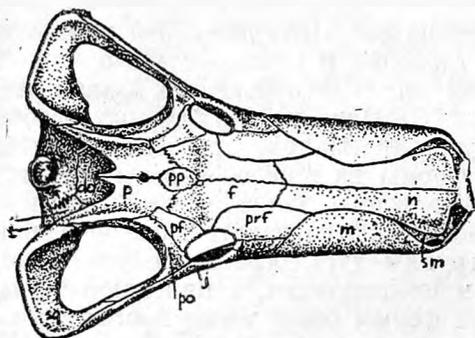


Рис. 211'. Череп *Inostrancevia*, представителя *Gorgonopsia* из верхней перми СССР. (Река Северная Двина.)

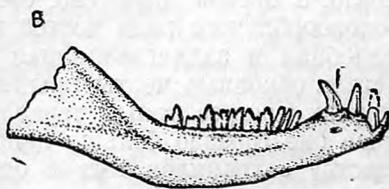
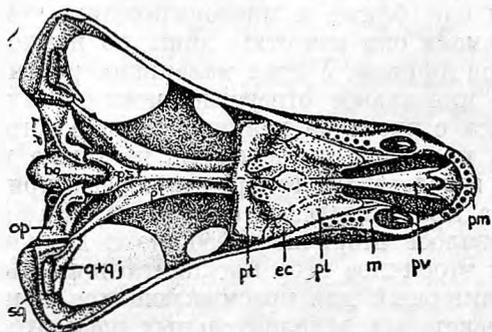
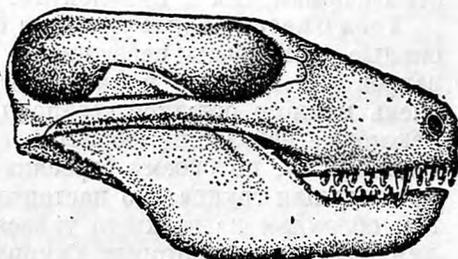
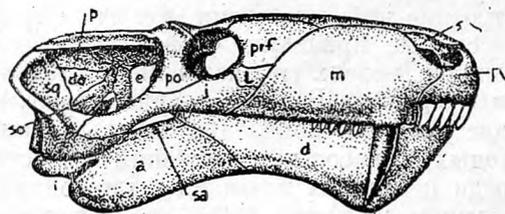


Рис. 211. Череп *Scymnognathus* из *Gorgonopsia*. Вид со стороны дорзальной, боковой и вентральной. Оригинал имеет длину около 30 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Уотсону и Вруму.)

Рис. 212. Прогрессивные представители *Therapsida*. А — череп верхнетриасового иктидозавра из Южной Африки. В — челюсть *Dromatherium* из верхнего триаса Северной Королины. Оригинал имеет длину около 4 см. (А — по Вруму, В — по Симпсону.)

[В верхнепермских отложениях Северной Двины найдены остатки горгонопсий рода *Inostrancevia* (рис. 211') — формы, достигавшей 3 м в длину. Это были хищники, которые имели весьма крупные клыки в верхней челюсти; на задних зубах обособилось по несколько зубцов].

Эти формы вели непосредственно к цинодонтам; описанный выше *Cynognathus* — типичный цинодонт. Он иллюстрирует прогресс, достигнутый в этой группе, в противоположность ее более примитивным родичам в отношении строения неба, челюстей и других признаков. Формы эти существовали только в триасе, — в начале этого периода они были господствующими плотоядными. Они сильно варьировали по величине: самый малень-

кий цинодонт был лишь немного более крысы, а самый большой был величиною с волка. Сильно варьировали задние, или щечные, зубы цинодонтов. В противоположность большинству других терапсид, зубы у них обычно имели несколько бугорков; в некоторых случаях жевательная поверхность по своему развитию очень напоминает жевательную поверхность зубов млекопитающих.

[Из верхнепермских отложений СССР (р. Северная Двина) были описаны *Dwinia* и *Permosynodon*. Эти формы принадлежат к самым древним и примитивным родам цинодонтов].

Therocerphalia (рис. 209 А) были современниками *Gorgonopsia* и во многом походили на них. Но они опередили *Gorgonopsia* и цинодонтов в одном отношении: они достигли уже характерной для млекопитающих фаланговой формулы 2—3—3—3—3 (рис. 204 С и 205 С). Одна из характерных особенностей этих форм заключается в присутствии впадин, прободающих небо.

Bauria (рис. 209 В) и родственные формы из нижнетриасовых отложений составляют группу *Bauriamorpha*; эти формы являются столь же прогрессивными, как и цинодонты, а в некоторых отношениях даже опередили их, так как у некоторых членов этой группы дуга, ограничивавшая сзади орбиту, прорвана, как у примитивных млекопитающих, а пинеальный глаз исчез. Однако в других отношениях эти формы были менее прогрессивны, чем цинодонты; так, например, некоторые кости задней части нижней челюсти у них сравнительно велики. Строение неба указывает, что эти формы развились из тероцефалов, а прогрессивные признаки, свойственные как этим формам, так и цинодонтам, развились в обеих группах самостоятельно.

Геологически более молодые формы терапсид. В нижнем триасе прогрессивные териодонты переживали расцвет, но при появлении хищных динозавров они исчезли, и из более молодых триасовых отложений известно очень немного остатков терапсид. Среди последних терапсид были, однако, некоторые небольшие формы, составляющие подотряд *Ictidosauria*, которые, повидимому, по своему строению были еще ближе к млекопитающим, чем предыдущая группа. До настоящего времени они известны лишь по немногим обломкам из верхнего триаса Южной Африки. У этих маленьких рептилий, как и у некоторых бауриаморф, пинеальное отверстие, повидимому, исчезло, а орбита, вероятно, соединялась с височной впадиной; кроме того, из околоорбитного ряда костей исчезли не только заднелобная, но также и предлобная и заднеглазничная кости, вследствие чего крыша черепа приобретала основные черты крыши черепа млекопитающих (рис. 212 А). Как и у других прогрессивных терапсид, развилось вторичное небо, но в данном случае оно гораздо больше напоминает вторичное небо млекопитающих. По существу сохранился только один характерный для пресмыкающихся признак, заключающийся в присутствии некоторых дополнительных элементов нижней челюсти, которые, однако, здесь чрезвычайно малы (*angulare*, *supraangulare*, *articulare*, *praearticulare*). Хотя посткраниальный скелет слабо изучен, но он, повидимому, был очень похож на посткраниальный скелет млекопитающих. Весьма возможно, что эти формы были очень близки к настоящим предкам млекопитающих; в этих отложениях, весьма древнего возраста, из млекопитающих встречаются только *Multituberculata*.

Близки к млекопитающим, повидимому, также *Dromatherium* (рис. 212 В) и *Microconodon*, известные только по двум челюстям из триаса Северной Каролины. Челюсти эти имели длину около 2,5 см и сохранились в виде одной лишь зубной кости. В челюсти было три резца, клык и около десяти щечных зубов. Коренные зубы имели длинные узкие коронки с большим центральным бугорком и с добавочными бугорками на склонах главного. Эти формы долго считались настоящими млекопитающими, с нижней челюстью, состоящей из единственной кости, вместо семи костей нижней челюсти у рептилий; это предположение, казалось, подтверждалось присутствием якобы двух корней на каждый коренной зуб. Однако недавно было установлено, что корни зубов еще не обнаруживают настоящего раздвоения и что хотя зубная кость была велика, тем не менее весьма вероятно, что в челю-

сти этих животных имелись и другие элементы. Эти малоизвестные формы были, возможно, терапсидами весьма прогрессивного типа строения.

История синапсид. Только что описанные разнообразные формы синапсид почти заполняют весь эволюционный пробел между примитивными рептилиями и млекопитающими. В черепе более примитивных пеликозавров было мало признаков (помимо маленькой боковой височной впадины), отсутствующих у котилозавров, но почти каждый характерный признак млекопитающих можно найти у той или иной группы прогрессивных терапсид. Исчезло значительное количество костных элементов, исчез пинеальный глаз, сильно редуцировались квадратная и квадратноскуловая кости, расширилась височная впадина, а у некоторых форм исчезла дуга, ограничивавшая сзади орбиту. У более высоких форм затылочный мышцелок был двойным, как у млекопитающих, а небо по своему строению значительно приближалось к небу млекопитающих. Элементы нижней челюсти ни в одном случае не были сокращены до одной лишь зубной кости, как это имеет место у млекопитающих; но остальные элементы стали совсем маленькими. Зубы дифференцировались на резцы, клыки и коренные весьма сходны с млекопитающими, а по некоторым признакам у этих форм мог быть характерный для млекопитающих тип смены зубов.

Формы эти приближались к млекопитающим и по скелету конечностей. У пеликозавров конечности сохраняли примитивный характер, проксимальные их элементы отходили от тела в горизонтальном направлении. У более высоко стоящих терапсид конечности по существу были уже приведены к передне-заднему положению, свойственному млекопитающим, и испытывали ряд морфологических изменений, которые являлись следствием этого изменения в положении конечностей; к этим морфологическим изменениям относятся: развитие гребня и акромиона на лопатке, увеличение подвздошной кости в переднем направлении, развитие отверстия между локтовой и седалищной костями и редукция фаланг у некоторых представителей до формулы 2—3—3—3—3. У прогрессивных терапсид скелет был почти столь же «звероподобный», как у такого примитивного млекопитающего, каким является австралийский утконос.

Мы не можем категорически ответить на вопрос, какие именно терапсиды были предками млекопитающих. Мы отметили, что такие характерные для млекопитающих признаки, как редукция фаланг и образование вторичного неба, развились самостоятельно в нескольких группах терапсид. Иногда предполагают, что цинодонты были предками млекопитающих, но некоторые второстепенные черты их, повидимому, исключают эту возможность. По всей вероятности, еще ближе стоят к млекопитающим некоторые малоизвестные формы из более молодых триасовых отложений. Возможно, что и эти формы окажутся несколько в стороне от родословной линии млекопитающих. Но если нам и не удастся пока точно выяснить детали филогенетической истории, то можно, повидимому, считать установленным, что предками млекопитающих были терапсиды.

ГЛАВА XI

ПТИЦЫ

Птицы представляют собой самостоятельный класс позвоночных — *Aves*, но если оставить в стороне их способность летать и черты, связанные с этой способностью, то по своему строению они похожи на пресмыкающихся. Птицы близки к архозаврам.

Перья. Один старый автор называет птиц «возвеличенными рептилиями». В действительности наличие перьев является почти единственной отличительной чертой класса, так как почти для каждого другого признака можно найти соответствующий в какой-нибудь группе архозавров. Большие перья определяют контуры крыла, начинаясь с тыльной стороны предплечья и со сросшихся пальцев, которые представляют собою дистальную часть опоры крыла. На хвосте (который, как костное образование, очень короток) имеется развертывающийся веер мощных перьев, работающий как руль. Все остальное тело покрыто толстым слоем меньших, более мягких, перекрывающих друг друга, перьев, обуславливающим хорошую изоляцию для удержания тепла тела.

Состоящий из перьев покров птиц кажется резко отличающимся от роговых чешуй, которые нормально покрывают тело у рептилий. В действительности, однако, разница не так велика: перья представляют собою лишь видоизмененные чешуи, у которых края расщепились на множество тонких, сцепляющихся друг с другом бородок.

Приспособления к полету. В противоположность обычным пресмыкающимся, птицы теплокровны; поддержание высокой температуры тела необходимо потому, что полет требует большого расхода энергии в течение продолжительного периода. С теплокровностью, которая требует большого расхода кислорода и эффективной кровеносной системы, связан тот факт, что сердце у птиц вполне разделено на четыре камеры, причем камеры, получающие артериальную кровь из легких и отправляющие ее к телу, совершенно отделены от камер, принимающих венозную кровь от тела и переводящих ее к легким. То же самое наблюдается и у млекопитающих, но у птиц большая дуга аорты, которая несет кровь от сердца к телу, проходит вверх и вниз в правой стороне грудной клетки, а не в левой, как у млекопитающих и у человека.

Гнездование, представляющее противоположность обычному у рептилий отсутствию заботы о яйцах, повидимому, развилось тоже в связи с полетом. Яйца должны сохраняться теплыми для поддержания температуры тела у зародыша. Далее, в то время как молодое пресмыкающееся после вылупления само заботится о себе, необходимость воспитания птенцов для освоения сложных движений полета обусловила, повидимому, развитие заботы о птенцах и кормления их в гнезде. Из органов чувств для птиц наиболее важным является орган зрения, а не обоняния (последний для пресмыкающихся и для большинства млекопитающих играет весьма значительную роль). Глаза у птиц велики, и в глазном яблоке обычно развиты склеротические пластинки. Головной мозг у птиц чрезвычайно увеличился по сравнению с головным мозгом рептилий; однако это увеличение обуславливает, повидимому, не столько усиление интеллекта, сколько развитие цент-

ров, связанных со зрением, равновесием и тонких мускульных координаций, необходимых для полета.

Скелет. В скелете (рис. 213) имеется много изменений, связанных с полетом. Уменьшение удельного веса зависит не только от присутствия внутри тела воздушных мешков, соединяющихся с легкими, но и от того, что многие скелетные элементы, включая части черепа и шейные позвонки, плечевую и бедренные кости, являются полыми костями, которые заполнены газом.

Крылья. Сильно изменились передние конечности, представляющие подлинную опору органов летания. У птиц есть длинная, тонкая, наклоненная назад, лопатка и единственный коракоид, прикрепленный к краю грудной (sternum). Имеются тонкие ключицы, срастающиеся по срединной линии и образующие «дужку» («вилочку»). Грудина представляет собою большую пластину, посредине которой обычно проходит большой киль. К ней прикрепляются сильные грудные мускулы, которые приводят в движение плечевую кость во время полета и являются главными летательными мускулами (эти мускулы образуют так называемое белое мясо).

Плечевая кость у типичной современной летающей птицы толстая; у проксимального конца ее близ головки имеется массивный отросток для прикрепления грудных мускулов. Кости предплечья хорошо развиты и довольно длинные, но локтевая, которая на своей тыльной стороне несет важные перья крыла, мощнее, чем лучевая. Имеется четыре carpalia, два дистальных carpalia срослись с metacarpalia. В кисти мы видим редукцию, аналогичную той, какую мы наблюдаем у динозавров: здесь представлены лишь три внутренних пальца (первый, второй и третий), а четвертый и пятый совершенно исчезли, но и оставшиеся три пальца развиты неполно. Первый палец короток и обычно имеет лишь одну фалангу. Второе и третье metacarpalia — длинные и сросшиеся друг с другом; второй палец обычно имеет две свободные фаланги, а третий — лишь одну. Эти пальцы почти никогда не имеют когтей, будучи скрыты под мясом и функционируя лишь как опора для перьев.

Позвоночник. Тело современной птицы при стоянии на ногах имеет наклонное («полувыпрямленное») положение; так ходили, надо думать, и их предки из архозавров. Свободные позвонки обычно имеют, в дополнение к сочленовным отросткам (зигапофизам), сложный, но легкоподвижный комплекс седловидных сочленений. Шейный отдел позвоночника обычно содержит около пятнадцати удлиненных позвонков. Но спинной, или грудной, отдел очень короток и содержит всего лишь от шести до десяти позвонков; из этих последних несколько передних срастаются друг с другом, как у некоторых птерозавров, что упрочивает опору для мускулов, идущих к крыльям. Некоторое число задних спинных позвонков, а также проксимальные хвостовые позвонки соединяются с первоначальными крестцовыми позвонками, образуя длинное *synsacrum* (сложный крестец). Хвост

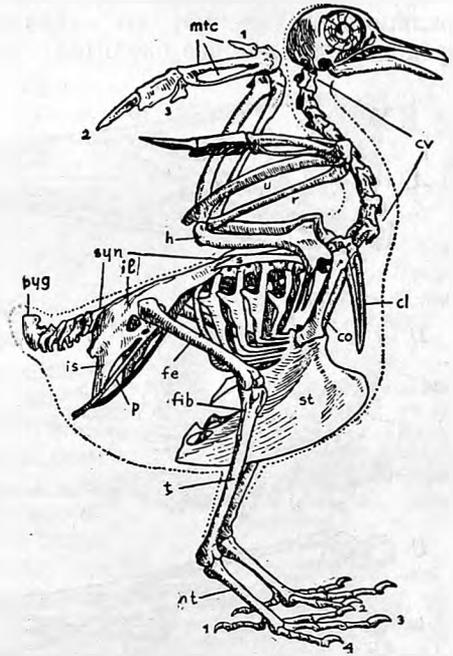


Рис. 213. Скелет современной птицы. *cl* — clavicula; *co* — coracoideum; *cv* — шейные позвонки; *fe* — femur; *fib* — fibula; *h* — humerus; *il* — ilium; *is* — ischium; *mt* — metatarsus (включает дистальную часть tarsus); *mtc* — metacarpalia; *p* — pubis; *pyg* — пигостиль (копчик); *r* — radius; *s* — scapula; *st* — sternum; *syn* — *synsacrum* (сложный крестец); *t* — tibia. Пальцы manus и pes перенумерованы. (По Гейльману, изменено.)

короток, так как за полдюжиной маленьких свободных хвостовых позвонков располагается несколько остальных позвонков, срастающихся в пигостиль или когчик, к которому прикрепляются веерообразно расходящиеся хвостовые перья.

Ноги. Задние конечности птиц напоминают по своему строению задние ноги динозавров. Подвздошная кость весьма сильно удлинена и прочно срастается со сложным крестцом. Вертлужная яма, как у динозавров, прободена. Лобковая кость идет вниз и назад, как у птицеподобных динозавров, но она не имеет идущей вперед ветви, хотя последняя иногда может быть представлена маленьким отростком. Узкая седалищная кость идет вниз и назад параллельно лобковой. Между костями обеих сторон обычно нет ventрального соединения, но седалищная кость обычно имеет идущее вверх продолжение, которое сходится с задним концом подвздошной кости, а лоб-

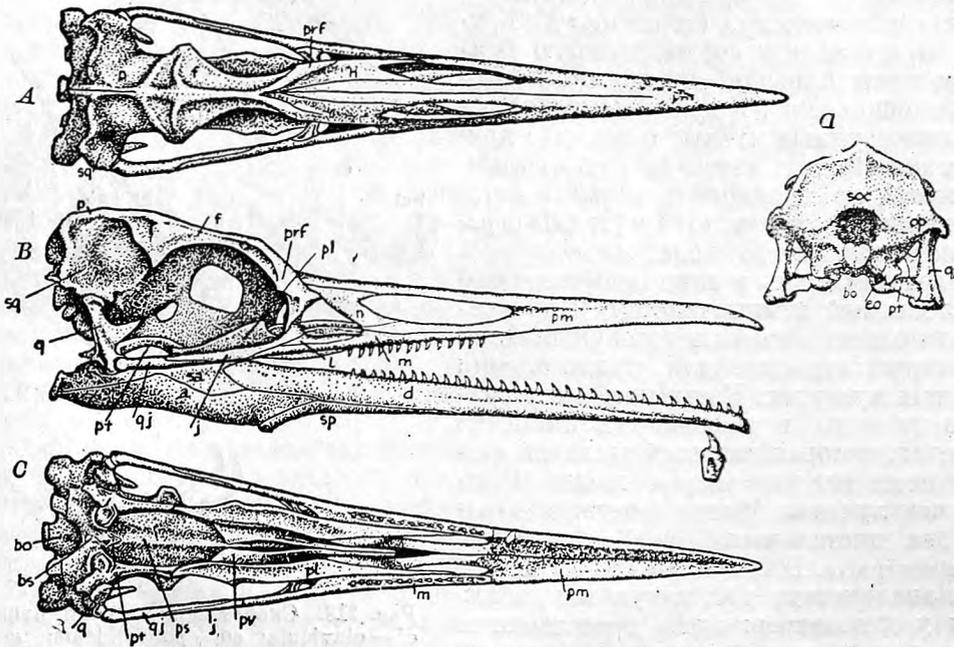


Рис. 214. Реставрация черепа зубастой птицы *Hesperornis*. А — с дорсальной стороны; В — с боковой; С — с вентральной и D — со стороны затылка. Оригинал имеет в длину около 10 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Гейльману.)

ковая и седалищная кости могут дистально соединяться друг с другом. Бедренная кость — короткая и толстая; большая берцовая — вытянутая, а малая берцовая всегда редуцирована и прирастает к большой берцовой; иногда она совершенно исчезает. Главное сочленение со стопой лежит посредине предплюсны; проксимальные элементы tarsus срастаются с большой берцовой, а дистальные — с метатарсальными элементами. Стопа в основном сходна со стопой многих динозавров. Три средних пальца хорошо развиты, пятый бесследно исчез, а первый, нередко редуцированный или отсутствующий, имеет лишь неполное (редуцированное) metatarsale и обычно повернут назад, имея в таком положении возможность обхватывать насест. Три главных metatarsalia прочно срастаются в единый элемент с отдельными дистальными концами для пальцев, которые сохраняют, как у динозавров, первоначальный счет фаланг: 3, 4 и 5, хотя средний палец является самым длинным. [Таким образом, проксимальные элементы tarsus прирастают к большой берцовой, а дистальные элементы срастаются с metatarsalia в один длинный цельный элемент, называемый tarsometatarsus, по-русски — цевка].

Череп. Птичий череп (рис. 214) по своему облику резко отличается от черепа пресмыкающегося; это зависит главным образом от больших орбит и

большой мозговой коробки птичьего черепа; однако строение этого последнего нетрудно вывести из строения, типичного для архозавров. Уже в раннем возрасте швы между костями большей частью перестают быть заметными, что затрудняет определение элементов. У птиц, как у пресмыкающихся, имеется один затылочный мыщелок; пинального отверстия нет. Орбиты очень велики и не вполне окружены костями. Впереди орбит есть предглазничная впадина (опять-таки — аналогично динозаврам); слезной, заднелобной и заднеглазничной костей у птиц нет. Позади орбит имеется единственная видимая височная впадина, которая, однако, соответствует, как полагают, двум впадинам диалксидного типа, слившимся в одну из-за исчезновения разделявшей их дуги. Вследствие незамкнутости окологлазничного кольца височная впадина обычно сообщается свободно с орбитой. Jugale и quadrotjugale идут в виде тонкой палочки вперед от квадратной кости. Этот последний элемент может свободно двигаться, будучи подвижно сочленен со squamosum, pterygoideum и quadrotjugale.

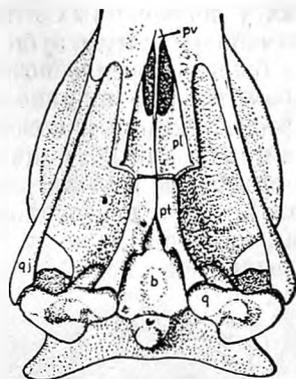


Рис. 215. Строение нёба птицы из надотряда *Neognathae* (в основу взят череп *Phororhacos*); *b* — базикариальная область; *qj* — quadrotjugale (квадратноскуловая кость); *pl* — palatinum (нёбная кость); *pt* — pterygoideum (крыловидная кость); *pv* — праевомер (предшонник); *q* — quadratum (квадратная кость). (По Эндрьосу.)

Строение нёба (рис. 214 и 215) легко может быть выведено из типа строения, свойственного архозаврам. Вторичного нёба никогда не бывает, а внутренние носовые отверстия (так же, как и наружные) обычно значительно отодвинуты от переднего конца черепа. Имеются предшонники, нёбные кости и парасфеноид, но нет эктоптеригоидов. У высших птиц предшонники малы, а птеригоиды короткие, нёбные кости тянутся назад до шва с основанием мозговой коробки и имеют подвижные сочленения с птеригоидами. Этот тип черепа, называемый неогнатическим, значительно отличается от типа строения, свойственного рептилиям. Однако у некоторых, повидимому,

примитивных форм, например у страусовых и у *Hesperornis*, мы видим промежуточное строение — палеогнатический тип черепа. Этот тип значительно ближе к строению нёба у рептилий, характеризуясь тем, что предшонники здесь гораздо крупнее, нёбные кости не приходят в соприкосновение с мозговой коробкой, а птеригоиды длиннее и имеют неподвижное соединение с нёбными костями. В нижней челюсти присутствуют все шесть костных элементов, типичных для рептилий. Как у большинства архозавров, имеется наружное отверстие между угловой (*angulare*) и надугловой (*supraangulare*) костями. Новейшие птицы, конечно, беззубы и имеют роговой клюв.

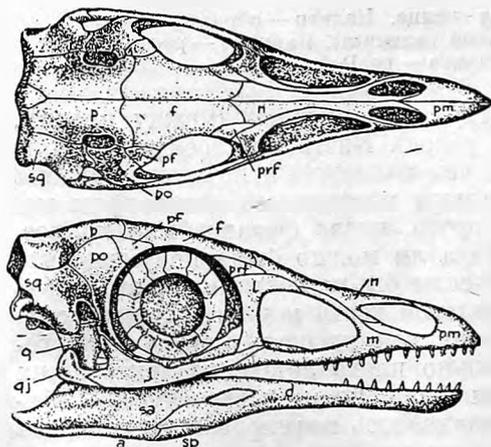


Рис. 216. Опыт реставрации черепа юрской птицы *Archaeornis*. Оригинал имеет в длину около 5 см. Объяснение сокращений см. под рис. 86. (По Гейльмаву.)

для рептилий, но еще ближе к архозаврам были древнейшие птицы, которые известны нам лишь по двум скелетам из юрского литографского камня Германии. Эти скелеты принадлежали животным величиною с ворону. Они относятся к двум близким друг к другу родам *Archaeopteryx* и *Archaeornis* (рис. 216 и 217). Формы эти настолько похожи на некоторых маленьких

Юрские птицы. Новейшие птицы имеют много признаков, характерных

двуногих динозавров, что их свободно можно было бы принять за рептилий, если бы не отпечатки перьев, которые окружают костные остатки на плитах литографского камня, в котором они сохранились. Череп, насколько это позволяет видеть сохранность ископаемого, был уже довольно «птицеподобным», с расширенной мозговой коробкой; швы между костями черепа, как у современных птиц, большей частью срослись. Но в челюстях имелись хорошо развитые зубы, помещавшиеся в ячейках. Пневматических костей не было. Строение позвоночника было весьма простое: тела позвонков были примитивного амфицельного типа, и все позвонки были свободные до крестца, который содержал лишь пять или шесть позвонков. Хвост был длинный, как у типичных динозавров; перья же не прикреплялись пучком у его конца, а были расположены в два ряда по бокам хвоста. Задние ноги, как этого и следовало ожидать, были похожи на задние ноги архозавров, так как они даже у современных птиц лишь незначительно изменены. Крылья еще не закончили свою трансформацию. Грудина была мала и ли-

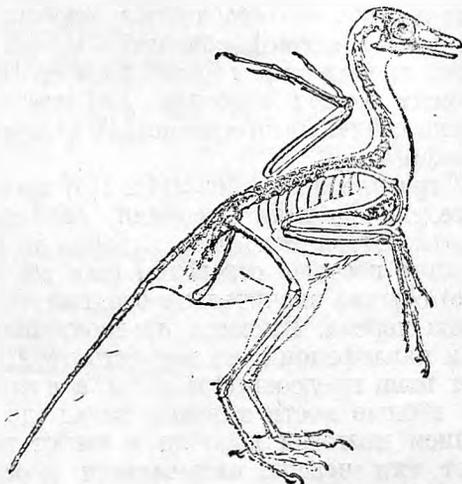
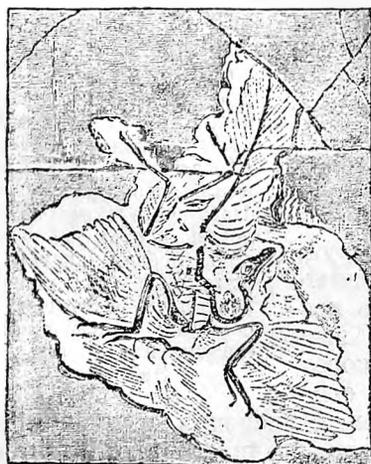


Рис. 217. *Archaeornis*, архаическая юрская птица. Налево — образец, хранящийся в Берлинском музее в $\frac{1}{8}$ натуральной величины. Направо — реставрация. (Налево — по Эвансу, направо — по Гейльману.)

шена кия, что указывает на слабость грудных мускулов (между прочим, продолжали еще существовать брюшные ребра). Кисть по своему строению была похожа скорее на manus архозавра, чем на крыло птицы, так как она имела три пальца, очень похожих на пальцы плотоядных динозавров: метакарпалии были обособлены друг от друга, число фаланг было полное, а каждый палец был снабжен когтем. Едва ли можно было подумать, что такие конечности служили для летания, если бы не сохранился отпечаток перьев крыла, расположенный позади локтевой кости и кисти. Однако способность летать была, вероятно, слабой, так как площадь крыла была гораздо меньше, чем даже у таких довольно плохо летающих теперешних птиц, как фазан. Эти древнейшие формы были, по всей вероятности, обитателями лесов, и летание их почти ограничивалось планированием с дерева на дерево или на землю.

Archaeopteryx и *Archaeornis* были определенно птицами, но по своему строению они были еще очень близки к архозаврам, от которых они, несомненно, произошли. Мы не можем точно указать предков птиц из числа небольших *Thecodontia*, к которым относятся и предки всех позднее развившихся архозавров. Строение таза говорит в пользу того, что они произошли от ветви, которая была близка к группе, давшей начало птицеподобным динозаврам, но в строении конечностей птиц много черт, которые указывают, если не на действительное родство, то на аналогию с ящеротазовыми динозаврами.

Много говорилось относительно происхождения полета птиц. Согласно наиболее распространенной теории, родоначальная первоптица — гипотетический предок всех птиц — жила на деревьях, а полет первоначально возник как незначительный парашютирующий эффект, имевший место во время прыганья «предка птиц» с ветки на ветку; развивавшиеся крылья замедляли падение при прыгании вниз. По другой теории — предки птиц были бегущими по земле формами, а оперенные передние конечности и хвост, производя хлопающие движения, помогали ускорять бег.

Древнейшие, юрские птицы, несомненно, резко отличаются от всех позднейших форм целым рядом особенностей, которые уже не встречаются у птиц последующих геологических периодов. Сюда относятся: отсутствие пневматичности костей, примитивное, характерное для рептилий, строение костей крыла и в особенности длинный хвост типа хвоста рептилий. Эти



Рис. 218. *Ichthyornis*, небольшая меловая зубастая птица с хорошо развитыми крыльями. Высота — около 20 см. (По Маршу.)



Рис. 219. *Hesperornis*, меловая нелетающая (ныряющая) птица. $\frac{1}{12}$ натуральной величины (лапки должны быть направлены в стороны). (По Маршу.)

формы являются единственными известными нам представителями подкласса *Palaeornithes*.

Меловые зубастые птицы. Все остальные птицы могут быть отнесены к подклассу *Neornithes*, который характеризуется такими признаками, как редуцированный хвост с веером перьев, прикрепленных обычно к пигостиллю, хорошо развитая грудина, обыкновенно имеющая большой киль, и редукция и сращение пальцев кисти до состояния, типичного для птиц.

Дальнейшие сведения из истории птиц дают нам пласты мелового периода, причем хорошо сохранившиеся остатки найдены лишь из морской толщи Ниобрара (*Niobrara*) в Канзасе (верхний мел). Эти сведения касаются лишь морских птиц: примитивные, менее специализированные наземные формы остаются почти неизвестными. Две формы мы знаем по хорошо сохранившимся скелетам. Первая, *Ichthyornis* (рис. 218) была небольшой птицей — величиной с крачку. Она, повидимому, была довольно близка к этой последней и по образу жизни, а кроме того, имела с нею некоторое сходство и по многим чертам строения. Позвонки *Ichthyornis* все еще остаются амфицельными. Крылья достигли высокого развития и вполне похожи на крылья птиц последующих времен. Грудина была большая и имела киль. Однако у этой формы, как у археоптерикса, еще существовали зубы, сидевшие в отдельных ячейках; следовательно, здесь мы имеем дело

с типом, переходным от юрских форм к новейшим птицам. Вторая птица, найденная в тех же отложениях, — *Hesperornis* (рис. 214 и 219), — гораздо более крупная форма. Эта замечательная птица по своему образу жизни была, вероятно, очень похожа на гагару, так как это была ныряющая форма с сильными ногами, которые растопыривались в стороны под углом, что обуславливало возможность сильных плавательных движений. Но эта форма испытала весьма своеобразную редукцию в связи с водной жизнью: она почти полностью утратила крылья, и из костей передней конечности у нее оставалась лишь тонкая плечевая кость. Грудина была лишена киля. Эта птица представляет первый из многих известных нам среди птиц типов, приспособившихся к водной жизни. У нее, как и у ихтиорниса, были зубы, но они помещались скорее в бороздке, чем в ячейках. Как и у ихтиорниса, *ptera-maxilla* была лишена зубов: здесь, по всей вероятности, уже совершался процесс образования рогового клюва.

Обе эти формы можно выделить в особый надотряд зубастых птиц — *Odontognathae*, противопоставляя его всем остальным послепермским птицам. В то же время рассмотренные нами два меловых рода, без сомнения, вполне достаточно отличаются друг от друга, чтобы их отнести к двум различным отрядам класса птиц. То неполное представление, которое эти формы дают нам о меловых птицах, во всяком случае показывает нам, что адаптивная радиация всего класса продвинулась к этому времени достаточно далеко и уже успела привести к появлению столь отличных друг от друга форм.

Третичные птицы. Все позднее появившиеся птицы отличаются от уже рассмотренных несколькими признаками: отсутствием зубов; срастанием обеих половин нижней челюсти, ранее бывших отдельными; соединением заднего конца седалищной кости с подвздошной. Нам известно, что такие птицы появились к концу мела, но имеющиеся у нас остатки их весьма скудны; более же обстоятельные сведения о таких птицах мы имеем лишь с начала третичного времени. Но и тут надо признаться, наши сведения далеко не полны. Птицы — обычно небольшие животные, а кости и черепа их весьма хрупки. Поэтому мы редко встречаем остатки птиц в ископаемом состоянии, и обычно это — остатки водных птиц. Из млекопитающих и пресмыкающихся мы знаем больше ископаемых форм, чем ныне живущих. С птицами дело обстоит совершенно иначе: здесь нам известно приблизительно 10 000 ныне живущих видов и только четыре или пять сотен ископаемых форм. Эти последние к тому же известны большею частью по одному или немногим обломкам костей. Вот почему попытка разработать палеонтологическую историю этой группы встречает большие затруднения. Эти затруднения увеличиваются вследствие того, что современные нам формы, сильно отличаясь друг от друга по своему оперению, весьма сходны по своему анатомическому строению. Птицы эти делятся на много отрядов; но колибри гораздо меньше отличается от страуса или от альбатроса, чем тюлень от кошки или стегозавр от утконосного динозавра, а эти формы (млекопитающих и пресмыкающихся) обычно относят к одному отряду. Вообще различные отряды птиц отличаются друг от друга не больше, чем семейства в других классах позвоночных, а анатомические отличительные признаки родов так незначительны, что родовое определение ископаемых представляет большие трудности.

Палеогнатические (древнеобитные) птицы. Из всех постмезозойских птиц с палеонтологической точки зрения наиболее интересны нелетающие птицы, ныне представленные страусом, нанду, эму и киви: сюда относится большое число интересных ископаемых форм. Эти формы, объединяемые здесь вместе с тинамами в один надотряд *Palaeognathae*, имеют ряд общих признаков. Впрочем, большинство этих признаков связано с утратой способности летать. У нелетающих форм скелет крыла, естественно, редуцирован; при слабой грудной мускулатуре грудина лишена киля; задние же ноги являются сильными органами бегания. Птицы эти не пользуются хвостом для летания; соответственно этому, у них обычно нет пигостыля. Повидимому, в связи с утратой способности летать перья у них обычно мягкие и

кудрявые. Но, кроме того, имеются некоторые, как полагают, примитивные признаки: отсутствие дистального сращения локтовой и седальной костей, имеющегося у большинства новейших птиц, и описанное уже нами палеогнатическое строение неба.

Центральную группу, от которой произошли страусообразные птицы, представляют, быть может, тинамы (*Crypturiformes*), ныне живущие в Южной Америке и почти неизвестные в ископаемом состоянии. Эти формы напоминают по внешнему виду перепелов или тетеревов, но резко отличаются от этих охотничьих птиц по своему строению. Это — по существу бегающие птицы, которые пользуются крыльями лишь в случае опасности; летают они чрезвычайно плохо, могут перелетать лишь на короткое расстояние, редко более чем на 100—200 м. Хвостовые перья у них редуцированы или отсутствуют, но, в отличие от других страусообразных птиц, они имеют грудину с килем.

Бескилевые. От только что рассмотренной группы могли произойти остальные, нелетающие представители надотряда, нередко объединяемые в особую группу бескилевых или плоскогрудых (*Ratitae*). Наиболее широко известными из них являются страусы (отряд *Struthioniformes*), крупнейшие из современных птиц. Теперь они живут только в Африке и в Аравии, но в плиоцене они существовали в Евразии; кроме того, яйца огромной страусообразной птицы были найдены в плейстоцене той же области. В нижнетретичных отложениях Египта были найдены остатки возможного предка этих птиц. Отличительной чертой страуса является то обстоятельство, что он имеет, в противоположность другим нелетающим формам, лишь по два пальца на каждой ноге — третий и четвертый.

В пампасах Южной Америки место страуса занимает нанду (отряд *Rheiformes*), имеющий несколько иное строение (в частности — трехпалую ногу) и менее крупный. Нанду были найдены в плейстоцене, но вся более древняя их история остается совершенно неизвестной.

В Австралии и на Новой Гвинее живут эму и казуары (отряд *Casuariiformes*). К числу их характерных признаков относится более значительная редукция крыла, чем у обоих только что рассмотренных отрядов: сохраняется лишь один палец, да и тот лишь немного выступает над поверхностью тела. Эти формы встречаются в плейстоцене Австралии; один представитель этой группы существовал, кажется, в Индии в плейстоценовое время.

Еще более интересны ископаемые формы, встречающиеся в плейстоцене двух островных областей. На Мадагаскаре жило несколько видов «птицы-слона» (*Aepyornis*, отряд *Aepyornithiformes*); некоторые из них были величиной со страуса. Крылья у них были сильно редуцированы, а ноги — массивны. Было найдено большое количество яичных скорлуп емкостью в 7,5 л. Возможно, что эти крупные птицы жили до совсем недавних времен и были истреблены человеком.

Новая Зеландия замечательна по населяющим ее в настоящее время нелетающим птицам; там живут не только киви, но также и многочисленные другие нелетающие птицы. В прежние времена там существовали гораздо более крупные птицы, так называемые моа (отряд *Dinornithiformes*, рис. 220), которые варьировали по величине от видов не больше индейки до форм, имевших 3—3,3 м в высоту. Были найдены многочисленные остатки этих птиц; сохранились даже перья. Судя по остаткам стоянок туземцев, эти формы продолжали существовать и тогда, когда человек поселился на острове; человек употреблял их в пищу.

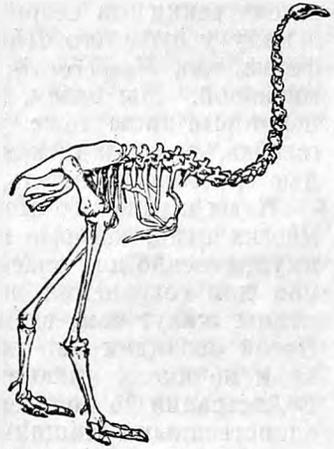


Рис. 220. *Dinornis maximus* новозеландская птица моа. Высота — около 2 м. (По Эндрьосу.)

От страусообразных группы сильно отличаются и по величине и по общему виду новозеландские киви (отряд *Apterygiformes*). Эти небольшие птицы также являются бескрылыми бегающими формами; они имеют очень длинный клюв и маленькие глаза. В ископаемом состоянии они известны из плейстоцена Новой Зеландии, а также, повидимому, и из Австралии.

[Остатки страусовых были находимы также и на территории СССР. В частности целое яйцо большого страуса (*Struthio*) было найдено на Украине, близ Херсона. Обломки костей крупной формы того же рода были обнаружены близ г. Павлодара, на р. Иртыше (Казахская ССР) в плиоценовых отложениях, содержащих остатки многочисленных млекопитающих так называемой гиппарионовой фауны. Кроме того, скорлупа яиц страусовых, живших, быть может, в тот же геологический момент, была найдена в Забайкалье (в Бурят-Монгольской АССР).]

Происхождение нелетающих типов. Высказывалось мнение, что все эти разнообразные группы нелетающих птиц в действительности являются примитивными формами, происшедшими от каких-то примитивных типов, у которых никогда не была развита способность летать. Однако при ближайшем рассмотрении эта теория оказывается в высшей степени невероятной. Уже в мелу у зубастого *Ichthyornis* были развиты сильные крылья, и такая форма, как *Hesperornis*, была, несомненно, специализированной, а не примитивной. Мы знаем, далее, что во многих других высших группах птиц некоторые типы тоже утрачивали способность летать; додо, исполинская гагарка, новозеландская нелетающая пастушка, — все эти формы — лишённые способности летать, но они произошли, несомненно, от летающих.

Ключ к решению этого вопроса заключается, повидимому, в том, что для многих птиц, которые находят себе пищу на земле, полет необходим преимущественно для спасения от врагов. Если хищники отсутствуют, нет причин для сохранения летательной способности. Почти все эти нелетающие птицы живут там, где практически нет опасных для них хищников. На Новой Зеландии нет хищных млекопитающих; до прихода человека моа и киви не имели никаких врагов, обитавших на открытых пространствах. В Австралии до появления там человека и, вместе с этим последним, собаки единственными хищниками были сравнительно неопасные примитивные млекопитающие (сумчатые). Остров Мадагаскар почти свободен от хищников. Страус и нанду оказываются в худшем положении, но они живут на открытых пространствах, где хищники не могут приблизиться, оставаясь незамеченными, и быстрота бега этих птиц позволяет им спастись от своих врагов. Таким образом, птицы могут, повидимому, возвращаться к «наземной» жизни всюду, где нет условий, не препятствующих этому. Когда, таким образом, птицы перестают летать, то, естественно, развивается большинство обычных изменений, наблюдаемых у этих форм: редукция крыльев и хвоста и усиление ног. Поэтому сходство между различными страусообразными типами не есть еще указание на действительное родство. В аналогичных направлениях эволюировали и другие крупные птицы, ныне вымершие, которых мы упомянем далее.

Однако некоторые анатомические черты, например нёба, говорят в пользу того, что эти формы, действительно, родственны друг другу. Согласно вполне вероятному предположению, в нижнетретичное время существовала группа птиц, у которых зубы исчезли, но нёбо сохраняло примитивный характер, и которые имели вполне развитые крылья и грудину с килем; но они летали все же сравнительно плохо. Ныне живущие тинамы являются, быть может, относительно неизмененными реликтами этого примитивного типа. Эти формы, может быть, приспособились к пребыванию на земле в тех областях, где существовали благоприятные для этого условия, утрачивали летательную способность и развивались в страусообразные типы; в других областях они, надо полагать, оказывались побежденными в соревновании с лучше летающими формами и исчезли.

Ископаемых, подтверждающих такую историю, — мало; но мы уже отметили, что наши сведения о древних ископаемых птицах весьма скудны.

Неогнатические птицы. Все остальные птицы могут быть объединены в надотряд *Neognathae*. У этих форм развитие в направлении потери способности летать наблюдается редко; крылья и хвост почти всегда хорошо развиты. Для этих птиц характерным является знакомый уже нам неогнатический тип нёба. Как мы уже сказали, представители разнообразных нынешних групп в сущности близки друг другу по своему внутреннему строению, и таксономическое положение многих ископаемых форм, известных по обломкам, сомнительно. Тем не менее представляется вероятным, что в древнетретичные времена уже существовало большинство отрядов (если не все отряды) птиц; некоторые недостаточно изученные меловые формы были, кажется, предками новейших групп птиц.

Мы приведем здесь список наиболее широко принятых у зоологов отрядов и дадим сведения относительно некоторых из наиболее интересных ископаемых форм.

1. Отряд *Colymbiformes*. Сюда относятся гагары и поганки, — ныряющие птицы, которые, в противоположность пингвинам, пользуются при плавании скорее задними ногами, чем крыльями (сохраняющими способность нормального летания). Распространение гагар ограничивается северным полушарием; это — птицы средней величины или крупнее. Перепончатые лапки необыкновенны в том отношении, что первый палец, который у птиц обычно располагается сзади, здесь повернут вперед вместе с остальными тремя пальцами. Поганки — менее крупные птицы с космополитическим распространением; пальцы у них не соединены перепонкой, но каждый палец снабжен отдельной лопастной оторочкой.

2. Отряд *Sphenisciformes*. Этот отряд составляют пингвины. Во многих отношениях пингвины — примитивные птицы, но в других они оказываются весьма высокоспециализированными. Крылья у них совершенно лишены способности функционировать в качестве органов летания и служат сильными плавниками при плавании. Кости крыла уплощены и срослись в один компактный мощный плавник. Нога также изменилась в связи с приспособлением к плаванию: она у них перепончатая, а метатарсалии, которые у птиц обычно срастаются, сделались вторично более или менее обособленными.

Пингвины распространены только в южном полушарии. На южных островах этого полушария были находимы весьма многочисленные ископаемые остатки, в том числе и некоторые формы, достигавшие величины человеческого возраста. Относительно происхождения этих форм было выдвинуто одно интересное предположение, сводящееся к следующему. К концу мезозоя большая часть мировой фауны рептилий вымерла. На большей части земного шара быстро развились млекопитающие, которые и заняли место рептилий; но возможно, что представители класса млекопитающих не достигли территорий антарктической суши. Но мы видели, что многие птицы возвращаются к жизни на земле при условии отсутствия врагов; прекрасный случай для этого представлял незаселенный, повидимому, Антарктический материк. Но если эта область первоначально имела, надо полагать, умеренный климат, то в начале третичного времени здесь, как в других областях, должно было начаться постепенное установление холодного климата в полярных районах. Птицы, утратившие способность летать, не могли улететь оттуда в более теплые страны, когда эта полярная суша становилась все более и более негостеприимной и изолированной. Но зато оставалось возможным отступление к морю, которым они и воспользовались. Такой, по мнению некоторых ученых, могла быть история пингвинов.

3. Отряд *Procellariiformes*. Альбатросы и буревестники. Хорошо летающие океанические птицы с узкими крыльями и с соединенными перепонкой пальцами.

4. Отряд *Pelicaniformes*. Пеликаны, бакланы и другие водные, часто океанические птицы, питающиеся рыбой. Одна древнетретичная форма (*Odontopteryx*) интересна в том отношении, что исчезнувшие зубы были

у нее функционально замещены пилообразно зазубренным краем челюсти.

5. Отряд *Falconiformes*. Дневные хищные птицы: соколы, орлы, грифы. Этот отряд, а также отряд, включающий сов (см. дальше), содержит настоящих плотоядных птиц. К числу приспособлений для захвата и раздиранья добычи относятся короткий, толстый клюв, а также сильные, снабженные острыми когтями, ноги. *Teratornis* — гриф из плейстоцена Калифорнии — есть крупнейшая из всех известных нам летающих птиц.

8. Отряд *Galliformes* включает кур, много общеизвестных охотничьих птиц, как фазаны, перепела, глухари, а кроме того, индеек. Большинство представителей этой группы — птицы, передвигающиеся большей частью по земле и способные летать лишь на короткие расстояния. Интересным представителем отряда является гоадин (*Opisthocomus*), живущий в Южной Америке; первые два пальца крыла у птенца гоадина снабжены когтями. Это приспособление, позволяющее юной птице карабкаться по дереву, есть, может быть, возврат к положению, которое существовало во взрослом состоянии лишь у древнейших ископаемых птиц.

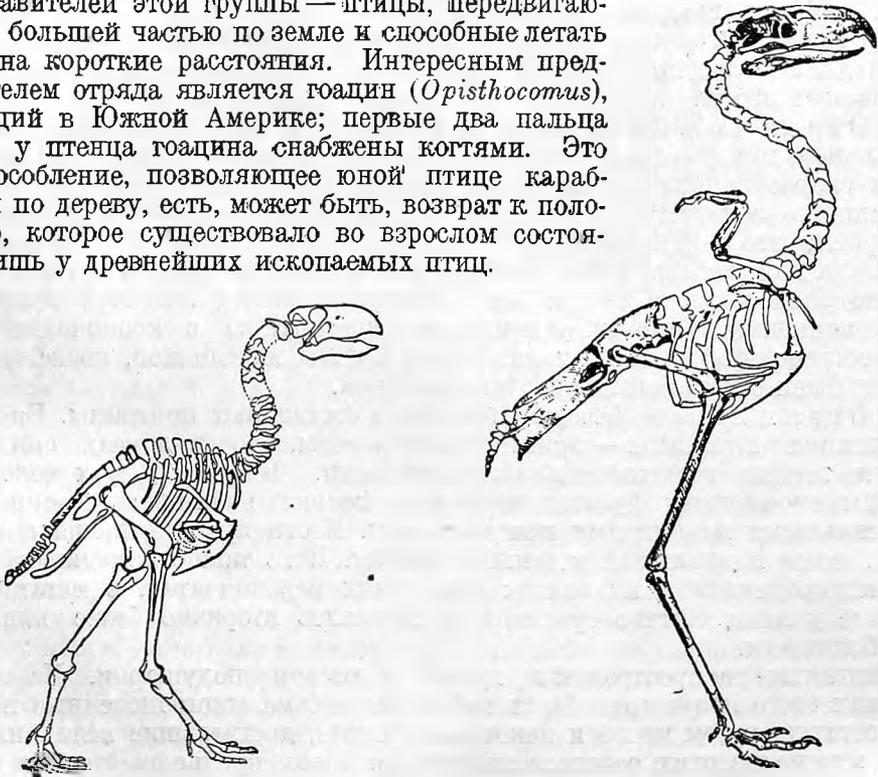


Рис. 221. Налево, *Diatryma*, нелетающая эоценовая птица. Высота — около 2 м. (По Мэтью и Грэнджеру.) Направо — *Phororhacos*, гигантская нелетающая птица из миоцена Южной Америки. Оригинал имеет около 1,5 м высоты. (По Эндрьюсу.)

9. Отряд *Gruiformes*. К этому отряду относятся пастушки, лысухи, журавли, дрофы и многие другие формы, главным образом тропические. Многие из них — длинноногие ходячие птицы, и полет у них в лучшем случае тяжелый. Известный интерес представляют кариамы — ныне живущие южноамериканские бегающие птицы, — так как возможно, что они имеют связь с некоторыми крупными нелетающими формами, которые будут упомянуты ниже. Это длинноногие формы, высотой около 0,6 м, с короткими крыльями, летают они плохо.

Возможно, что дальним родичем кариам является *Diatryma* (рис. 221) из нижнего эоцена Северной Америки. Это была гигантская бегающая форма высотой более 2 м, с сильно редуцированными крыльями и сильными четырехпальными ногами. Хотя по способу передвижения она напоминает страусов, но строение ее говорит в пользу вероятной близости ее к рассматриваемому отряду. Шея была коротка, голова — велика, клюв был массивный, большой.

Появление этой крупной птицы в то время, когда млекопитающие были большей частью небольшими животными (лошадь того времени была вели-

чиной с фокстерьера), говорит о некоторых любопытных эволюционных возможностях, которые, однако, не осуществились. Крупные рептилии вымерли, и поверхность земли была открыта для новых завоевателей¹. Возможными преемниками пресмыкающихся были млекопитающие и птицы. Завоевание удалось осуществить млекопитающим, но появление такой формы, как *Diatryma*, показывает, что первоначально птицы были соперниками млекопитающих.

Несколько позже (в олигоцене и миоцене) в Южной Америке жили *Phororhacos* (рис. 221 и 215) и его родичи, — крупные птицы, повидимому, тоже родственные кариамам. *Phororhacos* был тоже нелетающей птицей с черепом не меньше лошадиного и с большим клювом. Существование такой нелетающей, передвигавшейся лишь по земле, птицы было возможно потому, что в Южной Америке тогда не было хищников, кроме сравнительно неопасных сумчатых, близких к опоссуму.

10. Отряд *Charadriiformes*. Кулики, дупеля, песочники, чайки, крачки и др. Более примитивные из них были, повидимому, обитателями побережий; другие же члены группы сделали океаническими птицами, хорошо летали и ныряли и часто были хорошими пловцами. Интересной формой является так называемая исполинская гагарка², ныне истребленная человеком. Эта крупная птица потеряла способность летать, но могла пользоваться своими крыльями при плавании, представляя, таким образом, в северном полушарии, параллель пингвинам Антарктики.

11. Отряд *Columbiformes*. Голуби. Родственны предыдущему отряду. В большинстве хорошо летающие; однако некоторые крупные формы, жившие на острове Маврикия и на других островах Индийского океана, утратили, за отсутствием врагов, способность летать. Эти формы, из которых лучше всех известна додо, вымерли после колонизации островов.

12. Отряд *Cuculiformes*. Кукушки и другие формы, — родственны попугаям.

13. Отряд *Psittaciformes*. Попугаи, отчетливо обособленная группа птиц, которые, как полагают, были тропическими на протяжении всей своей истории; поэтому в ископаемом состоянии они мало известны.

14. Отряд *Coraciiformes*. Большая и разнородная группа, нередко разделяемая на подгруппы отдельных групп. Сюда относятся ночные хищные птицы (совы и другие), стрижи, колибри, зимородки, дятлы и многие другие.

15. Отряд *Passeriformes*. Это отряд воробьиных птиц, включающий множество маленьких и средней величины форм и охватывающий около половины птичьего населения земного шара. Почти все они хорошо поют (птицы предыдущих отрядов, наоборот, издают лишь простой крик), а летательная способность у них обычно вполне хорошо развита. Характерной особенностью является древесный тип ноги с направленным прямо назад очень большим первым пальцем, который противопоставляется остальным трем, обуславливая этим хороший обхват ветки.

Заключение. Историю птиц можно резюмировать следующим образом: 1) появление в юре примитивных лесных оперенных форм с низкоразвитой способностью летания и со скелетом, построенным в основном по типу ске-

¹ Это положение едва ли можно считать доказанным. Многие данные говорят в пользу того, что к концу мелового периода, еще до окончательного исчезновения „мезозойских“ рептилий, существовало большое количество разнообразных форм млекопитающих. Распространение этих форм могло быть одним из важнейших факторов вымирания динозавров и других мезозойских групп пресмыкающихся. Л. Д.

² Исполинская или бескрылая гагарка (*Plautus impennis*), принадлежащая к семейству чистиковых (*Aleidae*), существовала еще в прошлом столетии. Это была птица величиной с большого гуся. Крылья у нее были очень маленькие (несколько похожие на крылья пингвинов), поэтому она была лишена способности летать. Исполинская гагарка была распространена в северной части Атлантического океана — от берегов Гренландии до Немедкого моря и до побережья штата Массачусетс (в Северной Америке). В 1844 г. были убиты, как полагают, последние два экземпляра. Шкурки и скелеты этой вымершей птицы хранятся в различных музеях Западной Европы и Америки. Л. Д.

лета пресмыкающихся; 2) развитие меловых птиц, сохранивших еще зубы, но имевших скелет, построенный в основном по типу скелета новейших птиц, и обладавших хорошо развитой способностью летания; 3) первоначальное распространение птиц, утративших уже зубы, но имевших еще сравнительно слабую способность летания; эти птицы в настоящее время представлены лишь немногими страусообразными нелетающими формами и тинамами; 4) появление и адаптивная радиация, с начала третичного времени, более новых отрядов, ныне составляющих огромное большинство птичьего населения земного шара.

СТРОЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Теперь мы переходим к рассмотрению млекопитающих, наиболее высокоорганизованных из всех наземных позвоночных. Произойдя в триасе от звероподобных пресмыкающихся, группа эта оставалась сравнительно маловажной до вымирания крупных рептилий мезозоя. Но с этого времени млекопитающие становятся все более и более многочисленными и разнообразными, так что теперь к ним относится большинство общеизвестных четвероногих животных. Они не только населяют поверхность суши, некоторые из них летают в воздухе (летучие мыши), а другие вернулись в моря (киты, тюлени, сирены). По величине тела млекопитающие варьируют от крошечных землероек и мышей до огромных китов, которые являются самыми большими из всех известных до ныне животных, превосходя по величине даже крупнейших динозавров. Млекопитающие представляют особый интерес для человека не только потому, что эта группа содержит многих полезных и вредных для человека животных и доставляет ему значительную часть его пищи, но и потому, что он сам — член этой группы.

Характерные особенности. Многие из характерных черт млекопитающих относятся к анатомии их мягких частей, и потому не могут быть использованы палеонтологией. Из всех позвоночных лишь млекопитающие кормят своих детенышей, после их рождения, молоком, на что указывает самое название этих животных. Таким образом, существует период заботы о детенышах и «воспитания» их, который, повидимому, дает млекопитающим возможность лучше использовать свое более совершенное физическое и психическое «снаряжение». Детеныши рождаются у млекопитающих, за исключением наиболее примитивных форм, — живыми; лишнее скорлупы яйцо задерживается внутри матки. Желток яйца редуцируется, в большинстве случаев образуется послед (placenta), посредством которого детеныш получает питание благодаря сообщению между потоками крови матери и плода. Млекопитающие теплокровны, т. е. у них поддерживается высокая температура тела, следствием чего является способность непрерывно сохранять активность; присутствие волосяного покрова (волосы первоначально развились, повидимому, между чешуями) помогает сохранению теплоты тела. Лишь в редких случаях имеются роговые чешуи; поверхностные кожные окостенения представляют у млекопитающих необычное явление. Сердце, как и у птиц, — четырехкамерное, с совершенным отделением чистой артериальной крови от венозной; имеется лишь одна дуга аорты; но в то время, как у птиц эта дуга — правая, у млекопитающих она — левая.

Головной мозг сравнительно очень велик (рис. 222); самым характерным изменением является развитие высших центров в мозговых полушариях. Полушария разрастаются вверх и назад, покрывают средний мозг и часто ложатся на мозжечок; площадь, занимаемая их поверхностно лежащим серым веществом, обычно еще более увеличивается вследствие образования складок. В головном мозгу высших млекопитающих вся дорзальная поверхность cerebrum представляет собою результат нового разрастания и складкообразования нервной ткани, так называемый neopallium, «новую мантию». Эта «новая мантия» — «новый мозг» — покрывает «старый мозг», образуя систему «высшего контроля», которая господствует над лежащим под нею

«старым мозгом» позвоночных. Вследствие развития этого «нового мозга» значительно усиливаются ассоциационные способности и вообще психические функции животного. Здесь мы должны уделить внимание

главным образом, конечно, скелету, но нельзя забывать, что процесс, осуществившийся в этой последней системе, является лишь частью значительного прогресса, достигнутого эволюцией млекопитающих. Активность, управляемая интеллектом, лежит в основе успеха млекопитающих; эти качества представляют контраст малоподвижности и низкому уровню психических способностей пресмыкающихся. Теплокровность сделала возможной активность, без которой были бы бесполезными многие адап-

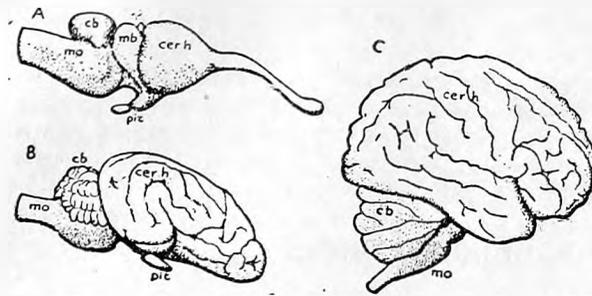


Рис. 222. Головной мозг (вид сбоку): А — пресмыкающегося, В — типичного млекопитающего (собаки) и С — человека. Рисунок показывает увеличение размера мозговых полушарий. *cb* — мозжечок (cerebellum); *cer.h* — мозговые полушария; *mb* — средний мозг; *mo* — продолговатый мозг (medulla oblongata); *p* — пинеальный орган; *pit* — гипофизарная железа.

тации в скелете млекопитающих; свойственный млекопитающим характер индивидуального развития сделал возможным выработку сложного строения головного мозга.

Из остеологических признаков, считающихся обычно характерными для млекопитающих, следует отметить: двойной затылочный мышцелок черепа; присутствие эпифизов, по крайней мере, на некоторых костях; присутствие лишь одного элемента (*dentale*) с каждой стороны нижней челюсти, причем этот элемент сочленяется со *squamosum*; барабанная перепонка, поддерживаемая барабанной костью (*tympanicum*); присутствие трех слуховых косточек; присутствие лишь маргинальных, т. е. краевых зубов в челюстях; две определенных смены зубов; наличие двух или более корней щечных зубов; единственное носовое отверстие. Впрочем, некоторые из этих признаков уже имелись или были намечены у *The-rapsida*.

Скелет. Проблема изучения скелета млекопитающих коренным образом отличается от проблемы изучения скелета пресмыкающихся. В пределах этого последнего класса скелет весьма сильно варьирует по своему характеру и по входящим в его состав элементам. Скелет млекопитающего развился из типа, который мы видим у звероподобных пресмыкающихся, и таким образом является, прежде всего, в некотором смысле высокоспециализированным. Однако после того, как он выработался, скелет этот в своем морфологическом составе изменялся мало. Почти никогда не возникали новые скелетные элементы, а существующие элементы редко утрачивались, за исключением дистальных частей конечностей, которые изменялись в связи с локомоторными адаптациями. Но в то же время строение зубов, как мы увидим, чрезвычайно изменчиво. Зубы, в силу своего состава, являются самыми твердыми скелетными частями, чаще всего сохраняющимися в ископаемом состоянии. Поэтому при рассмотрении различных групп мы будем уделять большое внимание строению зубов и конечностей, этих наиболее изменчивых и наиболее характерных, с точки зрения систематики, элементов.

В противоположность пресмыкающимся, млекопитающие имеют вполне окостеневалый скелет; у взрослых остается чрезвычайно мало хрящевых частей. В этом отношении заслуживают особого внимания так называемые эпифизы (рис. 223). У пресмыкающихся сочленовные концы костей часто бывают покрыты хрящем; рост костей в длину происходит постепенным



Рис. 223. Большая берцовая кость (*tibia*) не достигшего зрелости тулени. Видны верхушечные эпифизы (e), отделенные от срединной части, или диафизы (s), хрящевой прослойкой, в которой продолжается рост кости.

замещением этого хряща костью. Однако этот процесс препятствует развитию прочного сочленения одного элемента с другим. У млекопитающих это затруднение, так сказать, разрешено: сочленовная поверхность образуется из кости, и формирование этой поверхности заканчивается на ранней стадии индивидуального развития. Но между концами и основным телом кости имеется слой хряща, в котором происходит дополнительное отложение кости. Таким образом, удлинение кости может совершаться, не затрагивая сочленений этой кости. Когда данный элемент достигает своей максимальной величины, упомянутая только что полоса хряща исчезает, и концевые части, известные под названием эпифизов, срастаются с основным телом элемента. После этого сращения прекращается рост. В этом отношении млекопитающие представляют контраст пресмыкающимся, у которых нет предельной величины взрослого животного, и рост, повидимому, может продолжаться всю жизнь.

Череп. Чтобы лучше понять морфологию черепа млекопитающего (рис. 224), следует помнить основной план черепа пресмыкающегося, лежащий в основе строения черепа млекопитающего. Это — весьма сложное образование, отличающееся от черепа *Therapsida* главным образом теми особенностями, которые связаны с сильным разрастанием головного мозга и с изменениями в носовом аппарате и в слуховом.

Как это видно на дорзальной стороне, наибольшее изменение против черепа пресмыкающегося вызвано разрастанием головного мозга и связанного с этим увеличения мозговой коробки; височные дуги выступают по бокам черепа так, как если бы они были придатками к нему, а не частью первоначальной крыши. Пинеального глаза нет, а костные наружные носовые отверстия сливаются в одно общее переднее отверстие. Имеется нормальный, для четвероногих, ряд из теменных, лобных, носовых и предчелюстных костей (*praemaxillae*). Теменные кости продолжают к низу на бока мозговой коробки. Если головной мозг мал, то челюстные мускулы сходятся вверху, обуславливая развитие между ними срединного сагиттального гребня. Это образование особенно часто бывает у больших форм, так как увеличение головного мозга более или менее отстает от увеличения всего остального тела. У примитивных млекопитающих позади глазницы (орбиты) нет дуги, а имевшаяся у пресмыкающихся заднеглазничная кость исчезла. Дуга может вновь возникнуть у прогрессивных членов многих групп, но эта заднеглазничная кость уже не возникает вновь. *Praefrontale* и *postfrontale* также отсутствуют; *lacrimal* — маленькое и ограничивается областью глазницы и слезного протока. Носовые кости свободно выступают над носовыми отверстиями, но *praemaxillae* поднимаются и примыкают к ним по их латеральным краям. Верхнечелюстные кости (*maxillae*) большие и высокие, как у звероподобных пресмыкающихся. Скуловая кость (*jugale*) лежит под орбитой и принимает участие в образовании височной дуги. *Squamosum* образует задний конец этой дуги, а также образует новое сочленение с нижней челюстью, — гленоидную впадину, и в то же время подымается на боковую стенку мозговой коробки. В противоположность пресмыкающимся, у млекопитающих нет *quadrato-jugale* и *quadratum* на прежнем месте этих костей в заднем углу черепа.

Как у пресмыкающихся, элементы, образующие затылочную пластинку, в значительной степени срастаются между собою. *Basioscipitale*, лежащее ниже *foramen magnum*, срастается с *exoccipitalia*. Эти последние образуют значительную часть парных мышечков, вытягиваются латерально в парные *processus paroccipitales* и могут в свою очередь сливаться с *supraoccipitale*. Эмбриология нередко обнаруживает отдельную межтеменную кость (*interparietale*, кожное *supraoccipitale*), которая обычно срастается с *supraoccipitale*. Обычно имеется поперечный (лямбдовидный) гребень, идущий поперек верхнего края затылка и служащий для прикрепления шейных мускулов.

На нижней стороне черепной коробки *basisphenoidium* лежит впереди *basioscipitale*, ограничиваясь сбоку слуховой областью. Впереди базисфе-

ноида, находится praesphenoideum — кость, которая, вероятно, является лишь обособившейся частью того же первоначального элемента (у рептилий нет ее гомолога). Сбоку от базисфеноида находится alisphenoideum, который

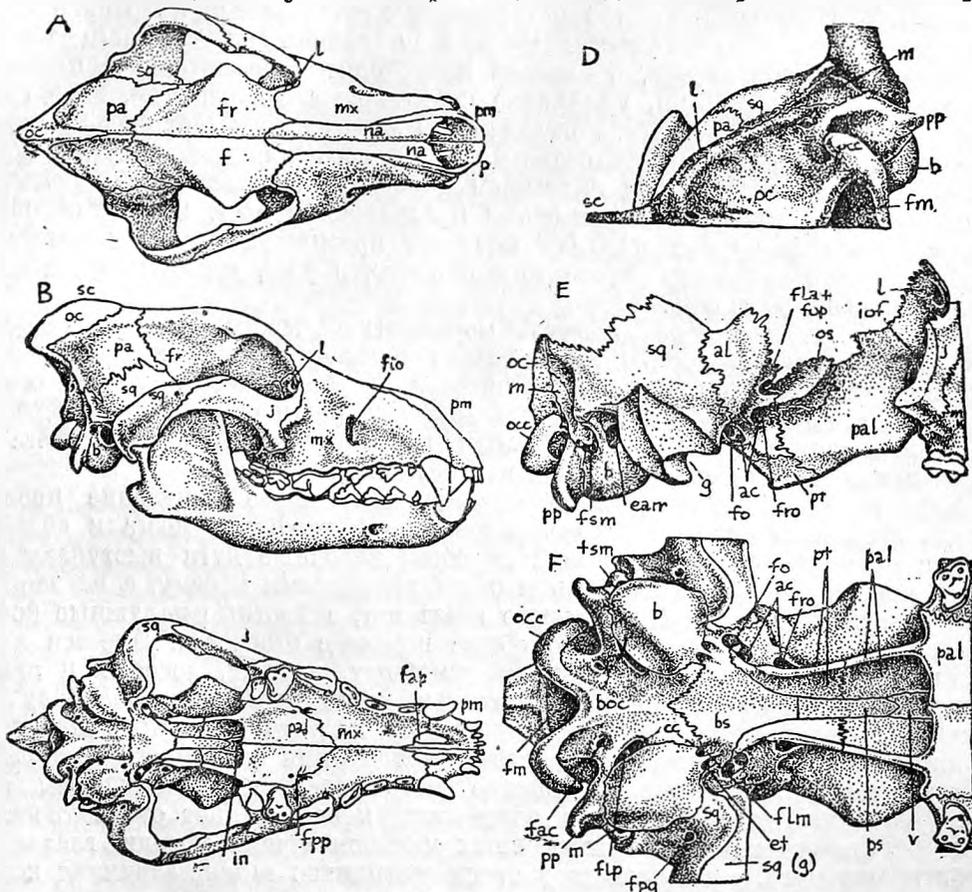


Рис. 224. Череп волка *Canis dirus* из плейстоцена: *A* — вид сверху, *B* — вид сбоку, *C* — вид снизу, *D* — вид со стороны затылка правой половины черепа (верх — с левой стороны рисунка), *E* — задняя часть черепа, вид сбоку; скуловая дуга и кости крыши черепа удалены. *F* — то же, вид снизу. *ac* — алисфеноидный (крыло-клиновидный) канал; *al* — алисфеноидеум (крыло-клиновидная кость); *b* — bulla tympani (слуховой пузырь); *boc* — basioccipitale; *bs* — basisphenoideum; *cc* — canalus caroticus; *eam* — meatus auditorius (acusticus) externus; *et* — tuba Eustachii; *fac* — foramen condyloideum anterius; *fap* — foramen palatinum anterius (переднее нёбное отверстие); *fio* — foramen infraorbitale (подглазничное отверстие); *fla* — foramen lacerum anterius (sphenorbitale — переднее рваное отверстие); *flm* — foramen lacerum medium (среднее рваное отверстие); *flp* — foramen lacerum posterius (заднее рваное отверстие); *fm* — foramen magnum; *fo* — foramen ovale (овальное окошечко); *for* — foramen opticum (зрительное отверстие; здесь оно сливается с *fla*); *fpa* — foramen palatinum anterius; *fpg* — foramen postglenoideum (через которое проходит нерв); *fpp* — foramen palatinum posterius (заднее нёбное отверстие); *fr* — frontale (лобная кость); *fro* — foramen rotundum (круглое отверстие); *fsm* — foramen stylo-mastoideum; *g* — fossa glenoidea (челюстное сочленение); *in* — внутренние носовые отверстия; *j* — jugale; *l* — lacrimale со слезным протоком (каналом), а также лямбдовидный (поперечный затылочный) гребень; *m* — мастоидная часть petioticum; *mx* — maxilla (верхняя челюсть); *na* — nasale; *oc* — occipitale (включая basi-, ex- и supraoccipitale); *occ* — condylus occipitalis (затылочный мыщелок); *os* — orbitosphenoidium; *pa* — parietale; *pal* — palatinum; *per* — petioticum (каменно-сосцевидная кость); *pm* — praemaxilla; *pp* — processus paroccipitalis боковой затылочной кости (exoccipitalia); *ps* — praesphenoidium; *pt* — pte. ugoideum; *sc* — сагиттальный гребень; *sq* — squamosum; *v* — vomer.

продолжается кверху в виде крыла, отбывая сбоку мозговую коробку, и наверху встречается с кроющими костями. Этот элемент, очевидно, тождествен с эпиптеригоидом рептилий. Первоначально это была пластинка,

подымавшаяся с птеригоида сбоку от базисфеноида, но лежащая вне мозговой коробки (ср. рис. 86 В). С разрастанием головного мозга она слилась с черепной коробкой, но все еще соединяется с птеригоидами. Впереди алисфеноида на боку мозговой коробки стенка образована орбитосфеноидом, окостенением сравнительно недавнего происхождения, повидимому, существовавшим у некоторых звероподобных форм.

В передней части рта костные образования не лишены сходства с высшими *Therapsida*. Вторичное небо образовано продолжениями *praemaxilla*, *maxilla* и *palatinum*, лежащими позади внутренних носовых отверстий. Позади небной кости находится птеригоид, плотно примыкающий к области основания черепа. Он уже не доходит своим задним краем до области *quadratum* и заканчивается назад крыловидным образованием (эктоптеригонд исчез).

Ниже переднего конца мозговой коробки впереди пресфеноида находится закрытая с вентральной стороны вторичным небом длинная тонкая срединная кость кожного происхождения — *vomere*, сошник, который, как предполагают, представляет собою парасфеноид пресмыкающихся. Выше него, у переднего конца мозговой коробки, находится *ethmoideum* (решетчатая кость). От этого элемента в носовую полость направляются костные завитки, раковины (*turbinalia*), которые при жизни покрыты слизистыми оболочками, подобно таким же раковинам, образованным из *nasalia* и *maxillae*. Предсошники — важные составные части неба у пресмыкающихся — у млекопитающих встречаются лишь иногда, в виде рудиментов.

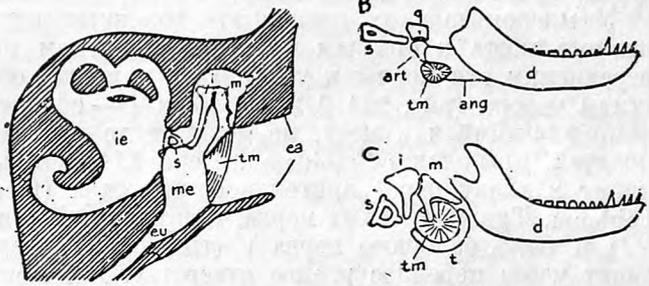


Рис. 225. А — Схематический разрез области уха человека (по Веберу, упрощено), В — схема челюстной области звероподобной рептилии и С — млекопитающего, иллюстрирующая происхождение костных элементов области уха у млекопитающих. *ang* — *angulare* (= *tympanicum*); *art* — *articulare* (= *malleus*); *d* — *dentale*; *ea* — наружное отверстие уха; *cu* — евстахиева труба, ведущая в горло; *i* — *incus* (наковальня); *ie* — внутреннее ухо; *m* — среднее ухо; *q* — *quadratum* (= *incus*); *s* — *stapes* (стремечко); *t* — *tympanicum*; *tm* — *membrana tympani* (барабанная перепонка).

Область уха. Строение области внутреннего уха сложно. У пресмыкающихся и примитивных земноводных (ср. рис. 86) существуют две слуховые кости — переднеслуховая (*prooticum*) и заднеслуховая (*opisthoticum*), которые лежат в боковой стенке мозговой коробки. Они замыкают полость внутреннего уха, а между ними снаружи имеется отверстие, или «окно» (*fenestra ovale*), от которого выступает стремечко (*stapes*). Заднеслуховая кость сзади соединяется с *exoccipitale*, а сверху — с *tabulare*. Эти две кости продолжают еще существовать у млекопитающих. *Prooticum* называется у них каменной костью (*petrosum*). Она гораздо больше *opisthoticum* и лежит на боковой стороне мозговой коробки, выше *basioccipitale* и *basisphenoidum*, совершенно так же, как и ее предшественник у пресмыкающихся, и покрывает внутреннее ухо.

Заднеслуховая кость сделалась у млекопитающих сосцевидной костью (*mastoideum*), которая иногда является самостоятельной костью, выступающей на поверхности у заднего угла черепа. *Mastoideum* часто срастается с *petrosum*; получающееся в результате этого костное образование, которое называется *petrosum*, может далее соединяться с чешуйчатой костью (*squamosum*), давая в результате так называемую височную кость (*temporale*).

Мы уже сказали, что у звероподобных пресмыкающихся барабанная перепонка помещалась, повидимому, в выемке угловой кости (*angulare*) на нижнем краю задней части нижней челюсти (рис. 225). У млекопитающих эта угловая кость превратилась в барабанную кость (*tympanicum*), которая

первоначально является простым кольцом, окружающим барабанную перепонку, но может разрастаться в трубку. Внутри от этой последней находится полость среднего уха с тремя крошечными косточками (о которых речь будет дальше), вместо единственного стремечка (stapes) пресмыкающихся. Эта полость и ее хрупкое содержимое первоначально не были защищены костью. Но почти у всех млекопитающих от окружающих костей отходят отростки, закрывающие полость, у большинства же эта последняя вполне замкнута, — образуется костный барабанный пузырь (bulla tympani), защищающий среднее ухо. Нередко это пузыревидное вздутие образуется целиком или частично за счет разрастания барабанной кости внутрь, но во многих группах большая часть его образована особым, повидимому, новым окостенением — *os entotympanicum*.

Отверстия в черепе. В черепе много различных сложно устроенных и важных отверстий (*foramina*, или отверстий, и *fenestrae*, или «окон»). Они могут быть подразделены на: 1) отверстия для выхода головных нервов из мозговой коробки и 2) другие отверстия для кровеносных сосудов и других путей, проводящих жидкости.

У млекопитающих двенадцать головных нервов, идущих прямо от головного мозга к органам чувств и мускулам головы и горла. Мы кратко перечислим эти нервы и укажем их наиболее обычные отношения к отверстиям черепа (рис. 224 *D* и *E*). Нерв *I* — обонятельный (*nervus olfactorius*), направляющийся к носу, не доходит до поверхности черепа, но достигает ноздрей, прободая *ethmoideum*. Нерв *II* — зрительный (*nervus opticus*) проходит к глазу через зрительное отверстие (*foramen opticum*) в *orbitosphenoidum*. Три маленьких нерва, направляющихся к мускулам глаз (*III*, *IV*, *VI*), и часть большого нерва *V* (тройничный нерв — *nervus trigeminus*) проходят через переднее рваное отверстие, *foramen lacerum anterius* (или *foramen sphenorbitale*) между *orbitosphenoidum* и *alisphenoidum* внутри полости орбиты. Две другие ветви нерва *V* выходят через круглое отверстие — *foramen ovale* в *alisphenoidum*. Нерв *VII* (лицевой — *nervus facialis*) проходит через каменистую кость, *petrosum*, и выходит у края черепа из *foramen stylomastoideum*. Нерв *VIII* — слуховой (*nervus acusticus*) — идет в *petrosum* ко внутреннему уху и, конечно, не достигает поверхности черепа. Нервы *IX*, *X* и *XI* (*glossopharyngeus*, *vagus* и *accessorius*) выходят через заднее рваное или яремное отверстие между *basioecipitale* и слуховой капсулой, а *XII* (*nervus hypoglossus*) иногда сопровождает их, но первоначально он выходил через переднее мышечковое отверстие — *foramen condyloideum anterius* — в *exoccipitale*. Слезный проток обычно прободает слезную кость и идет внутрь, доходя до носа. От орбиты через верхнечелюстную кость вперед к лицу проходит нижнеглазничный канал, содержащий кровеносные сосуды и нервы. В нёбе имеется резцовое отверстие, которое помещается между предчелюстной и верхнечелюстной костью, а в этой последней — нёбное отверстие (*foramen palatinum*); через эти два отверстия проходят кровеносные сосуды. Часто имеется крылоклиновидный канал, несущий вперед артерию через основание крылоклиновидной кости. Внутренняя сонная артерия, снабжающая кровью головной мозг, обычно направляется от заднего конца черепа вперед через канал сонной артерии (*canalis caroticus*), который начинается близ заднего рваного отверстия и идет вперед под прикрытием каменистой кости (*os petrosum*), а у переднего конца этой кости артерия подымается в мозговую коробку через среднее рваное отверстие, помещающееся между каменистой костью и крылоклиновидной. В этой области имеется отверстие для евстахиевой трубы, которая соединяет среднее ухо с глоткой. В нижней челюсти имеется отверстие (нижнее зубное) на внутренней стороне близ заднего конца, через которое входят нервы и кровеносные сосуды, а в передней части наружной стороны — подбородочное отверстие, через которое проходят кровеносные сосуды и нервы к подбородку и к области нижней губы.

Нижняя челюсть и слуховые косточки. В нижней челюсти с каждой стороны имеется лишь один элемент — зубная кость. Эта кость имеет вос-

ходящую ветвь с вечным отростком (для височного мускула, который закрывает челюсть) и сочленовным отростком. В нижнем заднем углу нижней челюсти часто имеется угловой отросток, к которому прикрепляются мускулы.

Из прочих элементов нижней челюсти рептилий (ср. рис. 200 и 225) крышечная (*spleniale*), вечная (*coronare*) и надугловая (*supraangulare*) кости у млекопитающих, повидимому, исчезли. Угловая кость, как мы уже отметили, сделалась барабанной костью (*os tympanicum*). Вследствие этого сохраняются сочленовная кость, *articulare* (с которой срастается предсочленовная кость — *praearticulare*), а в верхней челюсти — квадратная кость (с которой у звероподобных рептилий срослась квадратноскуловая кость). Любопытна судьба этих двух костей.

У звероподобных рептилий была лишь одна слуховая косточка — стремечко, которое соприкасалось с квадратной костью; этот последний элемент в свою очередь был в контакте с сочленовной костью нижней челюсти. В слуховой области млекопитающего это стремечко есть внутреннее звено цепи, состоящей из трех косточек; наружное звено, или молоточек, получает колебания от барабанной перепонки и передает их стремечку

через посредство наковальни. Происхождение этих двух «новых» элементов долго было предметом спора, но изучение их эмбриологии подтверждает тот вывод, к которому приводит нас рассмотренные изменения челюсти, совершавшихся в процессе эволюции млекопитающих. Молоточек есть прежняя сочленовная кость (его передний отросток представляет прежнюю предсочленовную кость); наковальня же — есть квадратная кость пресмыкающегося. Эти некогда важные кости стали бесполезными в смысле их первоначальной функции; находясь в непосредственной близости к слуховой области, они были использованы для несения новой функции. Этому изменению, как полагают, благоприятствовал тот факт, что у звероподобных рептилий барабанная перепонка находилась в соседстве с областью челюсти. Вполне вероятно, что квадратная и сочленовная кости начали нести функцию передачи звука еще до того момента, когда они перестали функционировать в качестве челюстных элементов.

История слуховых косточек есть один из лучших примеров смены функций у позвоночных. Эти элементы, как мы уже знаем, были некогда составными частями челюстного аппарата у акул, а этот последний первоначально развился из жаберных дуг. Дополнительные дыхательные органы преобразовались в кусающие органы, а эти последние в конце концов вошли в состав слухового аппарата.

Некоторые части жаберного аппарата рептилий, в особенности гиоидная дуга, сохранились в области языка и глотки млекопитающего, но с палеонтологической точки зрения части эти не имеют большого значения.

Зубы. У млекопитающих зубы имеются лишь по краям челюстей. Они делятся (рис. 226) на резцы, клыки, предкоренные и коренные. Всем постоянным зубам, за исключением коренных, нормально предшествуют зубы молочные, или выпадающие. В верхней челюсти резцы сидят в предчелюстной кости, а остальные зубы — в верхнечелюстной.

У примитивных плацентарных млекопитающих было по три резца в каждой половине каждой челюсти. Клыков у млекопитающих бывает не более

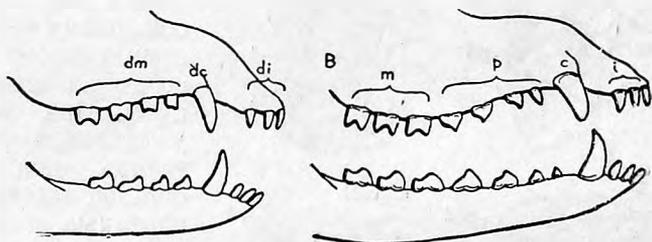


Рис. 226. Схема, иллюстрирующая типы и количество зубов у примитивных плацентарных млекопитающих. А — молочные зубы: *di* — молочные резцы (*incisivi*); *dc* — молочные клыки (*canini*); *dm* — молочные предкоренные (*praemolares*). В — постоянные зубы: *i* — резцы; *c* — клыки; *p* — предкоренные; *m* — коренные (*molares*).

одной пары в верхней челюсти и одной пары в нижней. Примитивные плацентарные имеют четыре предкоренных зуба и три коренных в каждой половине челюсти. Такую зубную систему можно выразить следующей зубной формулой:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} \times 2 = 44.$$

Формулой можно выразить любой комплект зубов. У примитивных млекопитающих зубы иногда были многочисленнее; для плацентарных приведенная формула обычно представляет максимум, и часто наблюдается значительная редукция; например зубная система человека соответствует следующей формуле:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} \times 2 = 32.$$

Резцы обычно представляют собою откусывающие зубы умеренной величины. В некоторых случаях (например у грызунов) одна пара резцов может

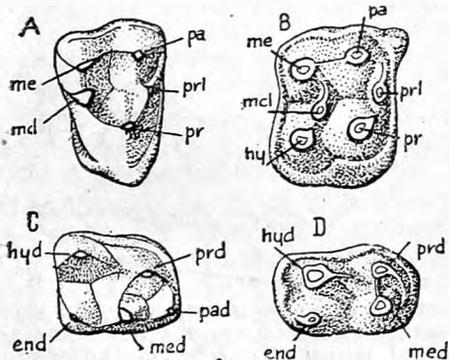


Рис. 227. Коренные зубы примитивных плацентарных. Верхний ряд — правые верхние коренные, нижний ряд — левые нижние коренные. А — *Otomys*, нижнеэоценовый представитель *Tarsioidea*, с трехбугорчатым (трибугорчатым) рисунком зуба. В — *Hyracotherium* — нижнеэоценовая лошадь, с развитым четырехбугорчатым (квадрибугорчатым) рисунком зуба. Сокращения для верхних коренных: *hu* — гипокон; *me* — метагон; *mcl* — метагонюль, *pa* — паракон; *prl* — протоконюль; *pr* — протоков. Сокращения для нижних коренных: *end* — энтоконид; *hnd* — гипоконид; *med* — метаконид; *pad* — параконид; *prd* — протоконид.

быть развита наподобие больших долотьев или она может представлять собой бивни — у слонов. Клыки в своем примитивном развитии представляют собою длинные колющие конусовидные зубы. Они сильно развиты у хищных; у травоядных они могут исчезать, но иногда они сохраняются в качестве органов защиты. Щечные зубы — предкоренные и коренные — у млекопитающих имеют обычно не менее чем по два корня. Четыре предкоренных зуба в примитивном развитии имеют более простое строение, чем коренные. Однако у многих травоядных строение предкоренных зубов усложняется, и эти последние могут походить на коренные. У травоядных млекопитающих наблюдается усложнение морфологического строения коренных, а у хищных, наоборот, — редукция.

У примитивных млекопитающих зубы тесно примыкают друг к другу, не оставляя между собою заметных промежутков, но у травоядных развивается диастема, или «пробел», между передними зубами, захватывающими пищу, с одной стороны, и щечными зубами, пережевывающими ее, с другой.

Первоначально щечные зубы имели низкие коронки (были брахиодонтными), но некоторые формы, у которых зубы сильно снашиваются, например у форм грызущих или питающихся травой, зубы эти становятся высококоронковыми (гипсодонтными). Зубы первоначально имели замкнутые корни, что ограничивает количество материала, идущего на образование коронки, но бывают формы, у которых часть зубов или все зубы растут непрерывно.

Строение коренных зубов. У рептилий зубы обычно имеют форму простого конуса. У млекопитающих коренные зубы обычно имеют широкую коронку, несущую несколько бугорков или гребней, расположенных в сложный узор, который значительно варьирует у различных групп. Вполне естественно, что для объяснения происхождения «узоров» коренных зубов и для установления гомологии различных бугорков и гребней, встречающихся у разных форм, было предложено несколько различных теорий.

Предлагались фантастические теории, исходящие из той идеи, что каждый бугорок первоначально представлял собою отдельный зуб, но в настоящее время общепринятыми являются основные положения так называемой три-туберкулярной теории, к изложению которой мы и приступаем.

За исходную форму эта теория принимает тип коренного зуба, свойственный многим примитивным плацентарным, особенно эоценовым (рис. 227). В верхних челюстях коренные зубы имеют треугольную форму с тремя бугорками. У внутренней вершины находится только один бугорок; прежде думали, что этот бугорок представляет собою первоначальный конус зуба пресмыкающегося, поэтому он и называется протокон. Кнаружи от него находится паракон; позади паракона расположен третий бугорок — метакон. Между протоконом и параконом часто бывает меньший бугорок — протоконюль, а внутри от метакона — тоже меньший бугорок — метаконюль.

Аналогичный треугольник был и на коренном зубе нижней челюсти, но он обращен основанием кнутри, а вершиной кнаружи. Эти бугорки получили те же названия, но с окончанием «ид»: протоконид, параконид, метаконид. Позади этого треугольника, или тригонид, находится низкое продолжение жевательной поверхности — пятка или талонид. На пятке часто бывают два бугорка, из них наружный называется гипоконид, а внутренний — энтоконид.

Коренной зуб такого примитивного типа, часто имеющий довольно острые бугорки, обычно называется «бугорчато-режущим» (туберкуло-секториальным). Верхние треугольники асимметричны, причем передний край верхнего зуба и задний край нижнего тригонид перпендикулярны к краю челюсти. Каждый верхний зуб оказывается позади соответствующего ему зуба (рис. 228), и если бы на нижнем зубе не было пятки, в углубление которой попадает протокон, то один из этих зубов проходил бы мимо другого. Разрезающее действие достигается этим частичным чередованием (непопаданием), в то время как частичное противопоставление бугорков обуславливает размельчение пищи.

У плотоядных млекопитающих происходят сравнительно незначительные изменения. У форм травоядных или питающихся смешанной пищей с развитием перемалывающей поверхности узор усложняется (рис. 227 В). Верхние коренные зубы принимают четырехугольную форму обычно вследствие прибавления четвертого бугорка — гипокона — у нижнего заднего угла; промежуточные бугорки сохраняются или исчезают. Нижние коренные зубы тоже принимают четырехугольную форму, но более сложным путем, — пятка подымается до уровня остальной части зуба, а на переднем конце исчезает параконид, так что в конечном счете остается четыре бугорка: протоконид,

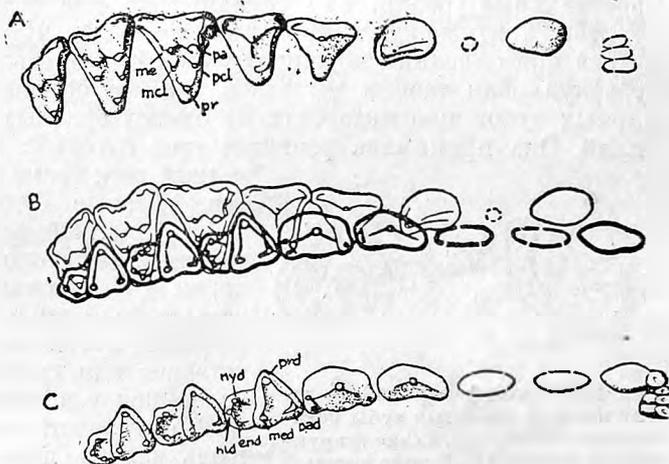


Рис. 228. Щечные зубы и клыки эоценового насекомоядного *Didelphodus*; показано их взаимное расположение при замыкании челюстей. А — правый верхний ряд зубов, С — левый нижний ряд зубов, В — наложение А на С; видно их взаимное расположение при замыкании челюстей. Каждый верхний зуб лежит кзади и кнаружи от гомологичного (соответствующего) ему зуба нижней челюсти. Оба ряда частично заходят один за другой, производя разрезающее действие вдоль диагональной линии между каждым верхним зубом и лежащим за ним нижним. Прохождение верхнего зуба задерживается пяткой (талонидом) на соответствующем нижнем коренном; протокон входит во впадину талонид; hld — гипоконюль. Объяснение остальных сокращений см. под рис. 227. (По Грегорю.)

метаконид, энтоконид и гипоконид (кроме того, в пятке может появляться так же гипоконюлид).

Имеющиеся бугорки могут составлять узоры различных типов. Они могут оставаться самостоятельными, но низкими и округленными; такой тип зубов, называемый бунодонтным, характерен для питающихся смешанной пищей, например для человека, для свиней (рис. 354, 355, 305 А и В и др.). Каждый бугорок может вытянуться, принимая форму полулуния (селенодонтный тип, рис. 305 С, Н и др.). Бугорки могут сливаться, образуя гребни (лофодонтный тип); например, два наружных бугорка верхнего коренного зуба могут, сливаясь друг с другом, образовать гребень, называемый эктолоф, передний ряд бугорков может образовать протолоф, а задние могут образовать металоф (рис. 229). На краю зубов иногда образуются вертикальные гребни, или «стили», что еще больше усложняет рисунок.

Этой тритуберкулярной терминологией чрезвычайно удобно пользоваться при описании коренных зубов плацентарных. Но первоначально тритуберкулярная теория пыталась так же объяснить эволюцию тритуберкулярных зубов плацентарных из однобугорковых зубов, обычных для рептилий. Она принимала развитие трех бугорков, расположенных в переднезадний ряд; такие зубы бывают у триконодонтов, которые будут описаны в следующей главе (рис. 238 и 239). Затем, согласно этой теории, произошло перемещение бугорков, которые расположились в виде треугольника, что наблюдается у юрских симметродонтов, и из таких зубов развился, через юрских пантотериев или тритуберкулят, тип зубов, встречающийся у примитивных плацентарных.

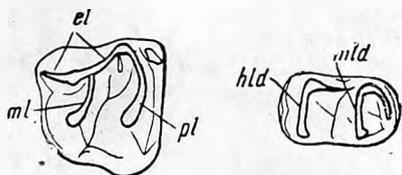


Рис. 229. Правый верхний и левый нижний коренные зубы ископаемого *Rhinoceros*, иллюстрирующие обыкновенный лофодонтный тип зубов. *ml* — металоф; *el* — эктолоф; *pl* — протолоф; *hld* — гипоконид; *mld* — металофид.

Но эту часть тритуберкулярной теории отнюдь нельзя признать приемлемой. Прежде всего триконодонты и симметродонты, по всей вероятности, не имели никакого отношения к эволюции остальных млекопитающих, и нет никакого доказательства предполагаемого перемещения (вращения) бугорков. Затем теория эта принимала, что, при допуске ею вращения бугорков, первоначальный, унаследованный от рептилий, конус оставался у вершины треугольника на внутренней стороне верхнего зуба и на наружной стороне нижнего зуба; поэтому-то эти верхушечные бугорки и были названы «протоконом» и «протоконидом». Если бы это соответствовало действительности, то следовало ожидать, что этот верхушечный, аликальный бугорок, как древнейший по своему происхождению, появляется первым при эмбриологическом развитии зубов и что этот бугорок гомологичен главному бугорку предкоренных зубов. Это справедливо относительно нижних зубов: протоконид, повидимому, соответствует первоначальному бугорку пресмыкающихся. Но при онтогенетическом развитии верхних коренных зубов первым появляется паракон, а не протокон, и на одной линии с главным бугорком предкоренных зубов лежат паракон и метакон (рис. 228). Поэтому первоначальному бугорку зуба рептилий соответствует, по всей вероятности, паракон; протокон же является более новым образованием у внутреннего края зуба, а метакон образовался путем отщепления от протокона.

Но отрицая филогенетическое значение терминов, употребляемых тритуберкулярной теорией, мы должны в то же время признать, что тритуберкулярная номенклатура весьма облегчает описание и сравнение коренных зубов плацентарных млекопитающих, начиная от примитивных представителей этих последних.

Постграниальный скелет. Особенности скелета такого примитивного млекопитающего, как опоссум, или некоторых насекомоядных являются результатом развития в сторону тех приспособлений к быстрому передвижению на четырех ногах, которые мы видели у тералсид. Опоссум — это

«живое ископаемое», скелет у него лишь немного изменился относительно скелета предковых млекопитающих мезозойской эры. Пресмыкающиеся предки млекопитающих жили, вероятно, на земле. Но гибкость скелета у более примитивных млекопитающих и тот факт, что первый палец передней конечности, как и первый палец задней конечности, склонны противопоставляться до известной, незначительной степени другим пальцам, как бы указывая на некоторую хватательную способность у этих примитивных форм, — говорят в пользу первоначальной древесной стадии.

В осевом (аксиальном) скелете (рис. 230) заметна более значительная дифференциация областей, чем у рептилий. Лишенные ребер поясничные позвонки ясно отграничиваются от несущих ребра спинных (грудных). Позвонки шейной области также кажутся лишенными ребер, так как ребра здесь коротки и уже у зародыша срастаются с позвонками. Хвост часто бывает длинным, но он является лишь придатком, а не составной частью тела, как у большинства рептилий. Замечается некоторое увеличение числа крестцовых позвонков, а первоначально самостоятельные крестцовые ребра обычно исчезают, замещаясь поперечными отростками.

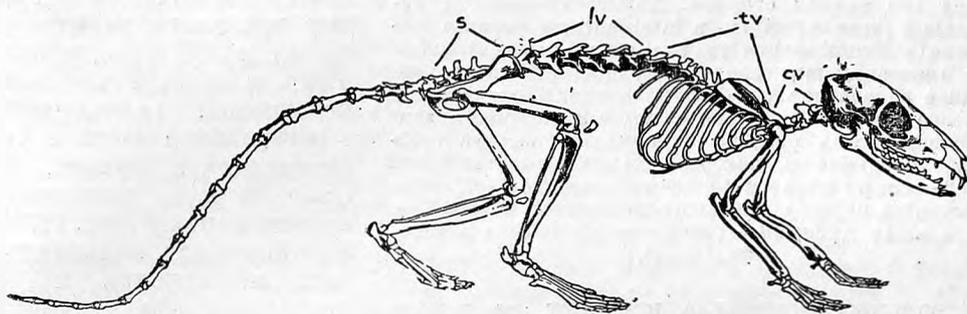


Рис. 230. Скелет ныне живущего древесного насекомоядного *Tupaia*. *cv* — шейные позвонки; *tv* — грудные позвонки; *lv* — поясничные позвонки; *s* — крестец (По Грегори.)

Число позвонков гораздо менее изменчиво, чем у рептилий. В среднем впереди крестца имеется около двадцати пяти-тридцати позвонков. Число шейных позвонков почти всегда равно семи: имеющая длинную шею жирафа и лишенный шеи кит отличаются друг от друга не по числу шейных позвонков, а по их размерам. Число несущих ребра спинных позвонков обычно колеблется от двенадцати до четырнадцати, число поясничных — от пяти до семи, крестцовых — от двух до пяти. Число хвостовых позвонков, конечно, довольно изменчиво; изредка оно доходит до двух-трех дюжин.

Главные отличия от тералсид заключаются: 1) в сращении шейных позвонков с поперечными отростками, 2) в исчезновении ребер в поясничной области, 3) в большей или меньшей редукции хвоста. Кроме того, грудина, которая была маловажным элементом скелета у рептилий, у млекопитающих приобретает большое значение. Все более длинные спинные ребра прочно прикрепляются к ней, а прочная перепонка (диафрагма) замыкает сзади бочковидную область грудной клетки. Для теплокровных животных необходимо непрерывное дыхание; оно осуществляется главным образом расширением и сокращением диафрагмы и грудной клетки.

По своему общему контуру позвоночный столб похож на позвоночный столб тералсид. Шейные позвонки идут от головы косо вниз. Выше плечевой области, приблизительно там, где начинаются спинные позвонки, кривая позвоночника подымается, а затем опускается через поясничную область к крестцу и хвосту.

Особенный интерес представляют атлант и аксис, или эпистрофей (рис. 231). Атлант представляет собой кольцо, состоящее из его собственной невральной дуги и из его же интерцентра. Аксис, в дополнение к своим

собственным элементам, увеличился еще за счет тела атланта, которое прирастает к его переднему концу, образуя зубовидный отросток аксиса.

Конечности. У млекопитающих мы наблюдаем продолжение того процесса вращения конечностей, которое мы заметили у терапсид, так что конечности занимают положение, параллельное телу, и находятся почти под

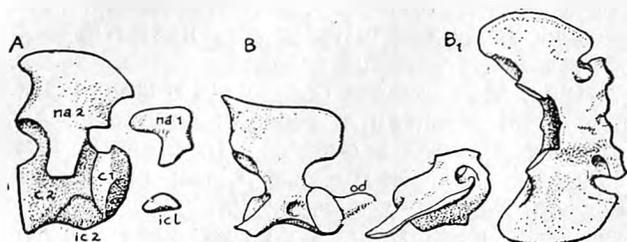


Рис. 231. Атлант (atlas) и эпистрофей (axis): А — у *Moschops* из *Therapsida*, В — у олигоценового *Daphoenus* из *Camidae*. Вид с правой стороны. В₁ — вид атланта млекопитающего с дорзальной стороны, слева находится его задняя сторона. Атлант состоит из невральная (верхней) дуги и *intercentrum* первого позвонка (у *Moschops* эти два элемента самостоятельны, а у млекопитающих соединены, представляя кольцевидное образование у В₁). У млекопитающих *centrum* первого позвонка срослось со вторым позвонком, эпистрофеем (axis), образуя зубовидный выступ (*processus odontoides*), который входит в ямку атланта. c1, c2 — centra первого и второго позвонков; ic1, ic2 — *intercentra* первого и второго позвонков; na1, na2 — невральные дуги; od — *processus odontoides* эпистрофея (= c1).

вентральных коракоида исчезают, за исключением маленького рудимента заднего (настоящего) коракоидного элемента под лопаткой. Гребень (ось) лопатки, с которым сочленяется ключица, в действительности представляет собою ее прежний передний край; область же, лежащая впереди от гребня, есть новообразование, — дополнение для прикрепления мускулов, работающих над коракоидом. В тазовом поясе (рис. 202 D—F) также

имело место вращение костей, связанное с вращением мускулов; тут подвздошная кость простирается далеко вперед и совсем не простирается назад, а лобковая и седалищная кости расположены в такой же степени кзади, как и книзу от вертлужной ямки. Плечо и бедро, вследствие своего вращения, должны были, конечно, значительно измениться против своего первоначального состояния. Плечо (рис. 201 D) у своего проксимального конца имеет большой и малый бугор

для прикрепления мускулов, связывающих его с телом; на дистальном конце часто присутствует характерное для рептилий *foramen entepicondylare*. Бедро (рис. 203 C) в своей проксимальной части имеет большой и малый трохантеры для прикрепления мускулов, а часто также и третий трохантер, расположенный несколько дистальнее (характерный признак во многих случаях). Для элементов запястья и предплюсны мы, к сожалению, уже не можем пользоваться простыми и легко запоминаемыми тер-

туловищем. Плечо и бедро двигаются в передне-задней плоскости (рис. 232), действуя как рычаг с точкой опоры (колени или локоть) на одном конце, с грузом близ другого конца у сочленения с поясом и с главной силой (мускулы), приложенной у самой верхушки (большой бугор — *tuberculum majus* — плеча и большой трохантер бедра). Поэтому главные мускулы являются по своему положению дорзальными, в связи с чем пояса конечностей редуцируются в вентральной части и увеличиваются в верхней. Это особенно резко выражено в плечевом поясе (рис. 187 D). У типичных млекопитающих межключица и два

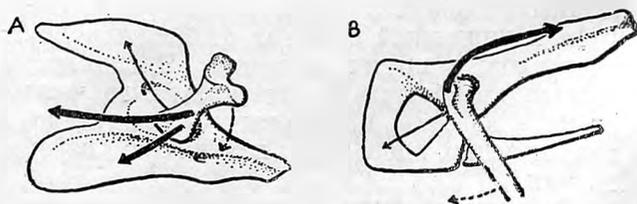


Рис. 232. Схема, показывающая разницу в мускулатуре области тазобедренного сочленения у пеликозавра (А) и млекопитающего (В). На А главные мускулы,двигающие бедренную кость вниз и назад (показаны жирными линиями), прикрепляются к хвосту и к вентральной части тазового пояса. На В эти мускулы редуцированы и в значительной степени заменены мускулами, прикрепленными к большому трохантеру (вертелу) и помещающимися на подвздошной кости.

минами, употребляемыми в отношении соответствующих элементов рептилий: здесь каждая кость млекопитающего имеет особое название. В запястье (рис. 233 *B*) вместо *radiale*, *intermedium* и *ulnare* мы различаем *scaphoideum*, *lunatum* и *cuneiforme*, а дополнительная косточка с наружной стороны называется *pisiforme*. *Centrale* сохраняет свое название, а четыре дистальных карпальных элемента называются *trapezium*, *trapezoideum*, *magnum* и *unciforme*. В предплюсне (рис. 233 *D*) *intermedium* и *fibulare* получают названия *astragalus* и *calcaneum*. *Astragalus* имеет блоковидную

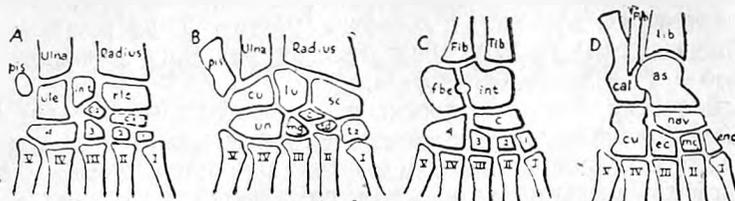


Рис. 233. Схема carpus и tarsus у млекопитающих и пресмыкающихся. *A* — carpus пресмыкающегося. *B* — carpus млекопитающего. *C* — tarsus пресмыкающегося. *D* — tarsus млекопитающего. Metacarpalia и metatarsalia обозначены римскими цифрами, дистальные carpalia и tarsalia рептилий — арабскими цифрами. *as* — astragalus; *c* — centrale; *cal* — calcaneum; *cu* — cuboideum; *ec* — ectocuneiforme; *enc* — entocuneiforme; *fib* — fibula; *fbc* — fibulare; *int* — intermedium; *lu* — lunatum; *mc* — mesocuneiforme; *mg* — magnum; *nav* — naviculare; *pis* — pisiforme; *rl* — radiale; *sc* — scaphoideum; *td* — trapezoideum; *tib* — tibia; *tz* — trapezium; *un* — unciforme; *ule* — ulnare.

суставную поверхность, по которой свободно движется большая берцовая кость; *calcaneum* — пяточная кость — имеет сзади большой выступ, к которому прикрепляются мускулы ипр. К *astragalus* с его передней (дистальной) стороны примыкает *naviculare*. Дистальные тарсальные элементы называются *entocuneiforme*, *mesocuneiforme*, *ectocuneiforme* и *cuboideum*. Прimitивной фаланговой формулой является та формула, которая, как мы знаем, характерна для некоторых звероподобных рептилий, а именно 2—3—3—3—3 (рис. 234). Первый палец — как на передней, так и на задней конечности — обычно несколько короче и толще остальных пальцев и несколько отклоняется от них, что указывает на хватательную способность, развитую у примитивных млекопитающих. Ноги примитивных форм были, надо полагать, вооружены острыми когтями.

Локомоторные приспособления. У различных млекопитающих наблюдаются значительные отклонения от только что описанного типа скелета. Локомоторные приспособления к различным условиям существования весьма разнообразны и часто поразительны. Среди живущих на земле форм во многих самостоятельных группах развились приспособления к быстрому бегу. Начало такого приспособления можно видеть у собаки; чрезвычайно сильно развито оно у лошади и антилопы. Первоначально гибкий скелет становится при-

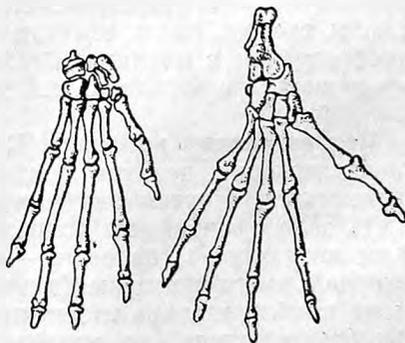


Рис. 234. Manus (кисть) и pes (стопа) эоценового лемура *Notharctus*. (По Грегори.)

способленным почти исключительно к передне-заднему движению ног, так что другие движения оказываются неловкими или даже невозможными. Стопа, которая первоначально лежала почти плоско на поверхности почвы, в полустопоходящем положении, начинает приподыматься, а метакарпальные и метатарсальные элементы удлиняются, образуя добавочный сегмент конечностей (подобно задним конечностям некоторых динозавров и птиц);

отклоняющиеся первые пальцы передних и задних конечностей начинают редуцироваться и исчезают. Животное теперь ходит на пальцах, является пальцеходящим. Ключица редуцируется или исчезает, и тем самым плечо освобождается от всякого костного соединения с туловищем, что ослабляет сотрясение тела при ударе передних ног о землю после прыжка.

Только что описанной стадии достигла собака. Но многие формы в своей эволюции пошли далее этой стадии, — у них развились копыта, пальцы претерпели дальнейшую редукцию, и животные стали копытными; таких животных мы рассмотрим в одной из последующих глав. У тяжелых же копытных животных, в связи с необходимостью поддержания тяжелого тела, развились толстые прямые ноги, похожие на ноги динозавров группы *Sauropoda*; это — тяжеловесные формы.

Другими формами, которые достигли значительного успеха в смысле быстрой локомоции по земле, являются кенгуру и прыгающие крысы, у которых тело занимает наклонное или вертикальное положение, а движение вперед достигается внезапным прыжком, совершаемым задними ногами.

В некоторых группах, особенно среди примитивных плацентарных насекомоядных, развились роющие «подземные» формы, у которых наиболее выдающимся приспособлением является развитие очень сильных роющих передних ног.

У древесных форм скелет остается гибким в связи с необходимостью быстрых проворных движений. У таких животных развились приспособления, связанные с необходимостью держаться за ветви деревьев; таким приспособлением нередко бывает противопоставленный первый палец, но иногда животные держатся острыми когтями, вонзающимися в кору. Хвост обычно бывает хорошо развит в качестве органа балансирования и часто бывает цепким. Некоторые формы перебираются с ветки на ветку, главным образом раскачиваясь на руках (брахиация); развитие этого способа передвижения приводит к интересным эволюционным результатам. Эти приспособления будут подробно рассмотрены в главе о приматах. В различных группах среди древесных форм имеются животные, способные к планирующему полету; у таких животных развивалась кожная перепонка между конечностями. Конечной стадией этого эволюционного процесса является развитие настоящего полета у летучих мышей.

Некоторые млекопитающие возвращаются к водной жизни, что мы наблюдали и среди рептилий. Развился целый ряд морских млекопитающих, каковы тюлени, киты, морские коровы, морские выдры. У них конечности преобразуются в плавникообразные органы; вновь развивается рыба, веретеновидная форма тела, иногда появляется хвостовой плавник и даже спинной.

Подразделения кайнозоя. Как было указано (стр. 9), кайнозой, или век млекопитающих, делится на три периода: третичный, плейстоценовый и современный¹. Изучая эволюцию млекопитающих, мы, однако, часто будем иметь дело с основными подразделениями третичного периода. Такими эпохами являются; 1) палеоцен — время прохладных климатов в современной северной умеренной зоне (длительность его определяется некоторыми учеными приблизительно в 8 миллионов лет); 2) эоцен, с более теплым климатом (длительность, по мнению некоторых ученых, — около 12 миллионов лет); 3) олигоцен, с умеренным и влажным климатом (длительность, по некоторым предположениям, — 16 миллионов лет); 4) миоцен, с несколько более прохладным климатом (длительность, по мнению некоторых ученых, — 12 миллионов лет); 5) плиоцен, с более холодным климатом перед наступлением ледникового периода. Это была последняя эпоха третичного периода, за которой последовал плейстоценовый ледниковый период.

¹ В СССР геологи делят кайнозой обычно на два периода: третичный и четвертичный, а этот последний — на плейстоцен и голоцен. Л. Д.

ПРИМИТИВНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Классификация. Все ныне живущие млекопитающие легко подразделяются на следующие группы: 1) однопроходные (утконос и ехидна в Австралии), которые являются яйцекладущими формами; 2) сумчатые, к которым относятся опоссумы и многочисленные австралийские формы, рождающие детенышей живыми, но недоразвитыми; 3) плацентарные, у которых детеныши дольше остаются в теле матери и у которых имеется высокоразвитая плацента (послед). Первая группа получила название подкласса *Prototheria*, или первобытных млекопитающих; вторая и третья группы вместе образуют подкласс *Eutheria*, или настоящих млекопитающих. По другой классификации сумчатые называются *Metatheria*, а термин *Eutheria* относится только к плацентарным. Иногда для этих трех подразделений употребляются названия *Ornithodelphia*, *Didelphia* и *Monodelphia*, основанные на строении женских органов воспроизведения. Такое разделение удовлетворительно для современных форм. Но однопроходные почти не известны в ископаемом состоянии, а сумчатые и немногие плацентарные появляются лишь в конце мелового периода. Большинство мезозойских ископаемых форм принадлежит отрядам, не очень близким к нынешним группам; и так как мы не знаем их способа размножения, то нам трудно их классифицировать (рис. 235).

Звероподобные пресмыкающиеся, которые переживали расцвет в перми и в нижнем триасе, исчезли к концу триаса. Млекопитающие появились, как полагают, в триасе, но мы имеем чрезвычайно скудные сведения из их истории на протяжении почти всего мезозоя. О триасовых формах мы знаем лишь по немногим обломочным остаткам вымершей архаической группы так называемых многобугорчатых (*Multituberculata*). Почти все известные нам юрские остатки млекопитающих происходят из двух английских местонахождений и одной небольшой костеносной линзы у Комо-Блеф, в Уайоминге. О млекопитающих, существовавших между верхней юрой и верхним мелом, когда появляются сумчатые и первые плацентарные, мы знаем лишь по двум-трем зубам. Следует далее заметить, что почти все более древние мезозойские ископаемые представляют собою лишь изолированные зубы или, в лучшем случае, нижние челюсти; из отложений древнее верхнего мела мы не имеем ни одного скелета, ни одного полного черепа. Вследствие этого значительная часть истории мезозойских млекопитающих остается еще покрытой мраком неизвестности. О дошедших до нас формах мы почти ничего не знаем, кроме анатомического строения их зубов. А то обстоя-

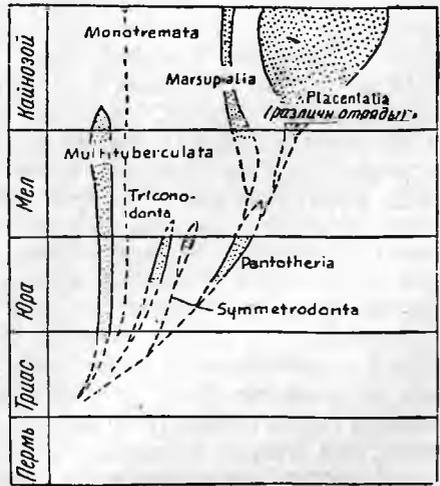


Рис. 235. Хронологическое распределение низших типов млекопитающих.

тельство, что такие находки представляют большую редкость, указывает на то, что многие некогда существовавшие группы пока не открыты.

Недостаточность палеонтологического материала зависит, вероятно, не от того, что в эти отдаленные периоды млекопитающих было очень мало, но и от малых размеров мезозойских млекопитающих. В среднем они были не крупнее крысы или мыши. Хрупкие кости таких форм могли сохраняться лишь в редких случаях, кроме того, из-за их незначительных размеров они легко могут оставаться незамеченными при сборе ископаемых.

Monotremata (однопроходные). До рассмотрения только что упомянутых нами древних ископаемых форм целесообразно познакомиться с нынешними представителями отряда однопроходных, — группы, которая почти не известна в ископаемом состоянии, но которая, несомненно, имела длинную самостоятельную историю. Этот отряд представлен только двумя ныне живущими родами: утконосом (*Ornithorhynchus*) и ехидной (*Echidna*); эти австралийские формы относятся к самым странным и парадоксальным из современных позвоночных. Они, несомненно, — млекопитающие, о чем свидетельствуют такие характерные признаки, как присутствие млечных желез (примитивного строения), волосяной покров и наличие лишь одного элемента нижней челюсти. Однако они чрезвычайно примитивны в том отношении, что, в противоположность всем другим млекопитающим, они продолжают быть яйцекладущими; кроме того, скелет и мягкие части тела имеют и другие признаки, характерные для рептилий. Они достигли высокой степени специализации в отношении образа жизни и связанных с последним приспособлений, каковы: утрата зубов, развитие клюва и своеобразное строение конечностей, приспособленное для рытья или плавания. По строению головного мозга они довольно близки к рептилиям; ехидна имеет сумку подобно сумчатым. Утконос имеет широкий клюв; у ехидны же клюв длинный и тонкий, удобный для питания муравьями. Во взрослом состоянии оба лишены зубов. У ехидны нет никаких следов зубов; у утконоса же в молодом состоянии имеются немногие, неправильной формы, рудименты коренных зубов, которые некоторыми исследователями до известной степени сравнивались с соответствующими зубами ископаемых многобугорчатых. Мозговая коробка умеренных размеров; лобные кости необыкновенно малы, носовые — велики. Слезной кости нет, скуловая же редуцирована или отсутствует. Большая небная кость покрывает длинное вторичное небо, хорошо развит сошник, который идет назад к базисфеноиду и легко сопоставляется с парасфеноидом рептилий, имеются даже признаки предсошников, свойственных рептилиям. Орбитосфеноид велик. Присутствуют птеригоид и алисфеноид, но они имеют здесь своеобразное развитие. Слуховой пузырь (*bulla tympani*) не образовался; барабанная кость представляет собою свободное открытое кольцо, и углубление для среднего уха лишь частично закрывается продолжениями каменной кости (*petrosum*) и алисфеноида. Челюсти — редуцированные.

Примитивным признаком является также присутствие (несрастающихся) шейных ребер. Плечевой пояс (рис. 187 *C*) построен определенно по типу плечевого пояса рептилий: продолжает существовать межключица, есть два больших вентральных коракоидных элемента, а на лопатке нет гребня и нет той области, которая у других млекопитающих лежит впереди гребня (супраспинальной части). В тазовом поясе (рис. 202 *D*) имеются длинные сумчатые кости, которые отходят от передней стороны лобковых костей, как у сумчатых. Конечности являются сильно специализированными роющими органами.

В плейстоцене Австралии встречается крупная *Echidna*; кроме этого, мы ничего больше не знаем относительно истории рассматриваемой группы. Возможно, что она связана с какими-нибудь описанными мезозойскими формами, но отсутствие зубов и другие признаки своеобразной специализации делают сопоставление почти невозможным. Несомненно, что формы эти являются и весьма примитивными и высокоспециализированными. Высказывалось мнение, что они произошли от звероподобных рептилий совер-

шенно независимо от других, ныне живущих форм. Тот факт, что они сохранились в Австралийской области, может быть объяснен отчасти их специализированным образом жизни, отчасти же — продолжительной изоляцией этой области от всех других материков.

Многобугорчатые. Из всех мезозойских форм наиболее изолированными являются те, которые составляют отряд *Multituberculata*. Они были вообще самыми крупными мезозойскими млекопитающими, некоторые из них были величиной с байбака; по многим адаптивным признакам, а также, быть может, и по образу жизни, животные эти близки к грызунам. Из всех отрядов млекопитающих самую длинную историю имеют именно многобугорчатые: они появились в триасе, являясь древнейшими из всех известных форм млекопитающих, и продолжали существовать до нижнего эоцена включительно. Уже при первом своем появлении они оказываются весьма высокоспециализированными, и на протяжении всей своей истории они испытывают сравнительно незначительные изменения.

Череп у этих животных был широкий и низкий, челюсти — мощные; носовые кости были необыкновенно велики и расширялись назад; скуловая кость в некоторых случаях была очень маленькая. Первоначально у них было три верхних резца, из которых один развивался в сторону удлинения, идя навстречу единственному нижнему резцу, похожему на соответствующий резец грызунов. Клыков не было, а предкоренные были изменчивы, один или несколько из них часто представляли собою длинные высокие исстрихованные разрезающие зубы. Коренные зубы были большие и имели многочисленные бугорки, расположенные правильными передне-задними рядами, которых было по два на нижних зубах и по два или по три на верхних. Эти весьма характерные зубы, совершенно не похожие на коренные зубы других млекопитающих, были хорошо развиты уже у триасовых форм. Многобугорчатые, несомненно, были травоядными животными, питавшимися, быть может, плодами и корой мезозойских цикадовых и хвойных. Строение скелета говорит в пользу древесного образа жизни.

Древнейшая известная форма *Tritylodon* (рис. 236 В) происходит, как предполагают, из верхней части триаса Южной Африки. Единственный образец этой формы, к сожалению, правда, неполный, представляет большой интерес, так как это — древнейший из всех имеющих ископаемых черепов млекопитающих. Он в некоторых отношениях примитивнее всех других форм; имеется несколько коренных зубов, которые не очень удлинены; разрезающего предкоренного зуба нет; присутствует хорошо развитая слезная кость. Эта форма, к которой примыкают другие, известные лишь по зубам, найденным в верхнетриасовых и юрских отложениях Европы, — гораздо более примитивна, чем геологически более молодые формы многобугорчатых, каковы: *Plagiaulax* из верхней юры и нижнего мела — форма, имеющая довольно простые коренные зубы с двумя рядами бугорков и ряд гребневидных режущих (разрезающих) нижних предкоренных зубов; *Ptilodus* (рис. 236 С и D) из верхнего мела и нижнего палеоцена, с огромным нижним разрезающим зубом и *Taeniolabis (Polymastodon)* (рис. 236 А) из палеоцена — гигант в этой группе (величиной с бобра), — без разрезающих зубов, но с тремя рядами бугорков на верхних коренных зубах. Формы, появившиеся позже, имели лишь по два коренных зуба, первый из которых сильно увеличился; слезная кость редуцирована или отсутствует.

Большой интерес представляют филогенетические отношения этих древних и своеобразных млекопитающих. По зубам они довольно схожи с некоторыми сумчатыми, их часто даже относят к сумчатым; а некоторые южноамериканские сумчатые иногда неправильно причислялись ко многобугорчатым. Но те сумчатые, с которыми сравниваются эти ископаемые формы, являются формами прогрессивного, а не примитивного строения; из отложений древнее верхнего мела мы не знаем сумчатых, даже примитивных. Высказывалось мнение, что однопроходные произошли от многобугорчатых; в пользу такого мнения говорят такие признаки однопроходных, как утрата слезной кости, редукция скуловой и своеобразно складчатые эмбриональные

зубы. Но это предположение не может быть проверено. Впрочем, судя по значительной древности многобугорчатых, весьма вероятно, что они были яйцекладущими животными.

Многобугорчатые представляли собою первую из ветвей травоядных животных, развившихся из основного ствола млекопитающих; их длительное существование, несмотря на жестокую конкуренцию со стороны рептилий, указывает на то, что они были хорошо приспособлены к своему образу жизни. Они во множестве существовали еще в мелу и палеоцене, но в эоцене они скоро исчезают в связи, повидимому, с развитием разных групп травоядных плацентарных млекопитающих и с изменением характера растительности.

Юрские млекопитающие. Теперь мы рассмотрим три отряда юрских млекопитающих, которые известны по остаткам, происходящим почти исклю-

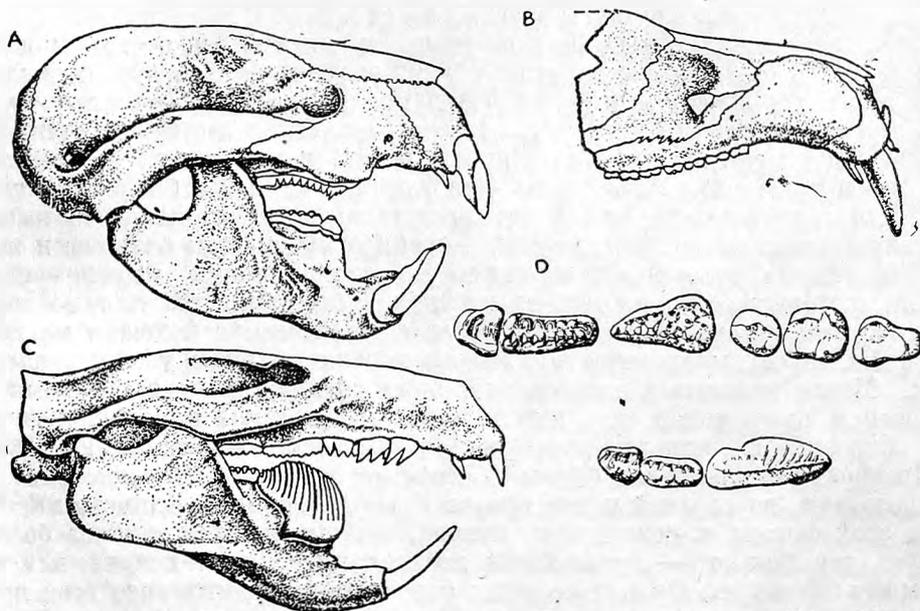


Рис. 236. Multituberculata. А — череп *Taeniolabis taoensis*. Оригинал имеет длину около 17 см. В — *Tritylodon longaevus*, передний конец (часть) черепа, $\frac{3}{2}$ натуральной величины. С — череп *Ptilodus*. Оригинал имеет длину около 7,5 см. D — его же верхние и нижние зубы. Увеличено приблизительно в $2\frac{2}{3}$. (А, D по Симпсону, В — по Бруму, С — по Джидлей.)

чительно из немногих английских и американских местонахождений. Все они были маленькими животными, а потому остатки их представляют почти всегда отдельные зубы, изредка челюсти, немногие кости конечностей и обломки черепа. Однако, несмотря на скудость ископаемых остатков, формы эти представляют большой интерес для эволюционной истории млекопитающих последующих времен.

Триконодонты. Отряд *Triconodonta* содержит ряд форм, из которых самой крупной был *Triconodon*, величиной с кошку. Эти животные были, по-видимому, скорее настоящими плотоядными, чем насекомоядными. Зубы нижней челюсти уже соответствовали формуле 4.1.4.5. Коренные зубы у таких форм, как *Triconodon* или *Priacodon* (рис. 237 А, 238 А, 239 А), имели по три острых конических бугорка почти одинаковой высоты, расположенных в один передне-задний ряд. У *Amphilestes* — более примитивного представителя группы — средний бугорок был самым высоким, и три бугорка были менее обособлены друг от друга; вполне очевидно, что такие зубы легко могли произойти от зубов такого типа, какой мы видели у дроматерия или у циногнатуса. Имеется одно внутреннее ядро мозговой коробки, которое показывает, что головной мозг был очень маленький и примитив-

ный. Прежде думали, что эта группа показывает некоторую стадию в развитии того типа коренных зубов, который характерен для более высокоорганизованных млекопитающих. Но более вероятно, что триконодонты представляют собою отклоняющуюся боковую ветвь и что среди них нет предков других форм.

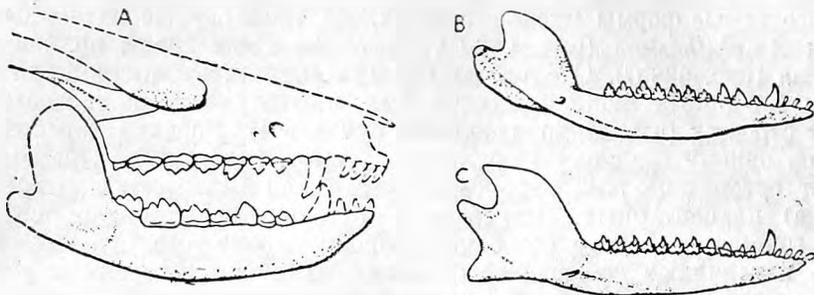


Рис. 237. Юрские млекопитающие. А — реставрация передней части черепа *Priacodon* из *Triconodonta* (увеличено приблизительно в 2 раза). В — внутренняя сторона челюсти *Spalacotherium* из *Symmetrodonta* (около $\frac{3}{2}$ натуральной величины). С — внутренняя сторона челюсти *Amphitherium* из *Pantotheria* (увеличено приблизительно в 2 раза). (По Симпсону.)

Симметродонты. К отряду *Symmetrodonta* относятся некоторые юрские формы, как *Spalacotherium* (рис. 237 В, 239 В) и *Eurylembda* (рис. 238 В), также довольно крупных размеров и более или менее хищного образа жизни. У этих форм каждый коренной зуб имел также три отдельных бугорка, а потому эти животные когда-то причислялись к триконодонтам, с которыми они сближаются по отсутствию углового отростка на нижней челюсти. Но у симметродонтов три бугорка были расположены в симметричный

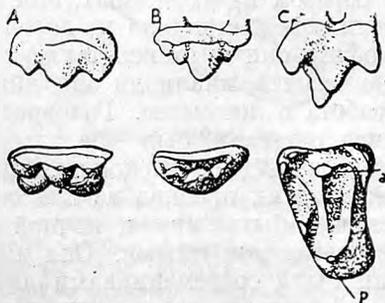


Рис. 238. Правые верхние коренные зубы юрских млекопитающих с наружной стороны и со стороны коронки. А — *Priacodon* из *Triconodonta* ($\times 4\frac{1}{2}$). В — *Eurylembda* из *Symmetrodonta* ($\times 6\frac{2}{3}$). С — *Melanodon* из *Pantotheria* ($\times 7\frac{1}{2}$). Обозначения на С: а — амфикон; р — вероятный гомолог протокона плацентарных млекопитающих. (По Симпсону.)

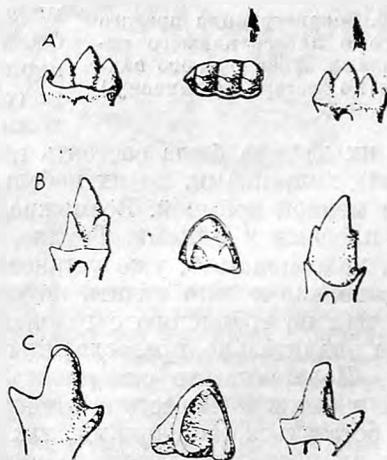


Рис. 239. Левые нижние коренные зубы юрских млекопитающих. Слева — вид с внутренней стороны; в центре — вид со стороны коронки (изображены наружной стороной кверху); справа — вид с внешней стороны. А — *Priacodon* из *Triconodonta* (приблизительно $\times \frac{1}{2}$). В — *Spalacotherium* из *Symmetrodonta* ($\times 5$). С — *Dryolestes* из *Pantotheria* ($\times 11$). (По Симпсону.)

треугольник, основание которого в верхних зубах было обращено кнаружи, а в нижних — кнутри. Сторонники тритуберкулярной теории прежде думали, что такие зубы произошли от зубов триконодонтов путем перемещения (вращения) бугорков, но мы не имеем никаких доказательств такого вращения, и рассматриваемая группа, по всей вероятности, не имела ни-

чего общего с триконодонтами. Симметродонты стояли, повидимому, несколько в стороне от главной эволюционной линии, хотя возможно, что они были связаны со следующим отрядом.

Пантотерии. В отряд *Pantotheria* (или *Trituberculata*) входят сравнительно многочисленные и важные формы маленьких юрских животных, повидимому, стоявших близко к той основной группе, от которой происходят более новые формы млекопитающих. Из числа лучше изученных форм назовем *Amphitherium* (рис. 237 C), *Dryolestes* (рис. 239 C; ср. рис. 240) и *Melanodon* (рис. 238 C). Следующая формула является типичной для нижней челюсти: 4·1·4·8. На нижней челюсти был хорошо развитый, но не отогнутый угловой отросток (в противоположность сумчатым). Верхние коренные зубы имели по одному главному наружному бугорку, который называется амфикон; этот бугорок, по всей вероятности, является гомологом паракона (плюс метакона) плацентарных. Внутренний бугорок представляет собою, вероятно, гомолог протокона более новых форм, кроме того, существовали несколько изменчивые добавочные бугорки. На нижних коренных зубах мы видим тригонид и низкую пятку, которые можно сравнивать с соответствующими образованиями плацентарных. Представляется весьма вероятным, что такое строение зубов есть тот основной тип строения, из которого развились зубы сумчатых и плацентарных, и вполне вероятно, что настоящий предок двух только что упомянутых групп был представителем рассматриваемого отряда.

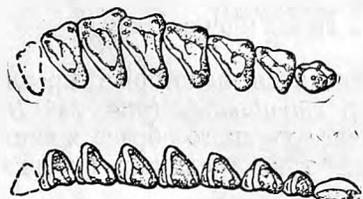


Рис. 240. Реконструкция правого верхнего и левого нижнего рядов щечных зубов юрского пантотерия (По Грегори и Симпсону.)

Ранние стадии эволюции млекопитающих. Несмотря на обломочный характер остатков пантотериев, по ним можно составить общее представление об этих примитивных предках млекопитающих последующих времен. Это были маленькие животные, величиною примерно с крысу или с мышь; по своему общему виду они, быть может, были несколько похожи на только что названных грызунов.

Пища их должна была состоять главным образом из насекомых, они могли бы быть хищниками, но их небольшая величина заставляла их довольствоваться мелкой добычей. Возможно, однако, что они питались также и птицами, плодами и яйцами. Трудно, конечно, решить, клали ли они яйца, но у них, надо полагать, уже установилась забота о потомстве. Головной мозг их, насколько можно судить по имеющимся остаткам, был еще слабо развит и мал по сравнению с головным мозгом новейших млекопитающих, но все же значительно превосходил головной мозг их предков из класса рептилий. Полагают, что они вели уединенный, быть может, ночной образ жизни и были до известной степени древесными животными. Они должны были оставаться маленькими, так как они были современниками динозавров, и им постоянно угрожала смертельная опасность со стороны крупных хищных рептилий.

Но этот длительный период «испытаний и трудностей» имел, быть может, и некоторую положительную сторону. Это был как бы период воспитания, в течение которого совершенствовались характерные особенности млекопитающих, психические способности становились острее, процессы развития улучшались, и вся организация испытывала постепенное эволюционное изменение: строение, унаследованное от рептилий, заменялось строением, характерным для настоящих млекопитающих. Поэтому, когда (в конце мела) крупные рептилии окончательно вымерли и мир оказался свободным для новых форм жизни, уже существовали высшие млекопитающие, подготовленные к тому, чтобы занять руководящее место в процессе эволюции животного мира.

Сумчатые. В верхнем мелу продолжается расцвет многобугорчатых, но нет уже трех типичных юрских отрядов. Триконоднты и симметродонты вымерли, не оставив, повидимому, никакого потомства; но из группы пан-

тотериев, повидимому, развились представители двух больших групп ныне живущих млекопитающих — сумчатых и плацентарных. Представители обеих этих групп были еще маленькими насекомоядными формами, — они тоже изучены недостаточно. Плацентарные, которые впоследствии, в кайнозой, стали господствующими формами, — были редки. Гораздо обильнее были представлены маленькие, похожие на опоссумов, формы, — древние сумчатые.

В настоящее время сумчатые составляют хорошо очерченную группу, включающую опоссумов и немногих других млекопитающих Нового Света

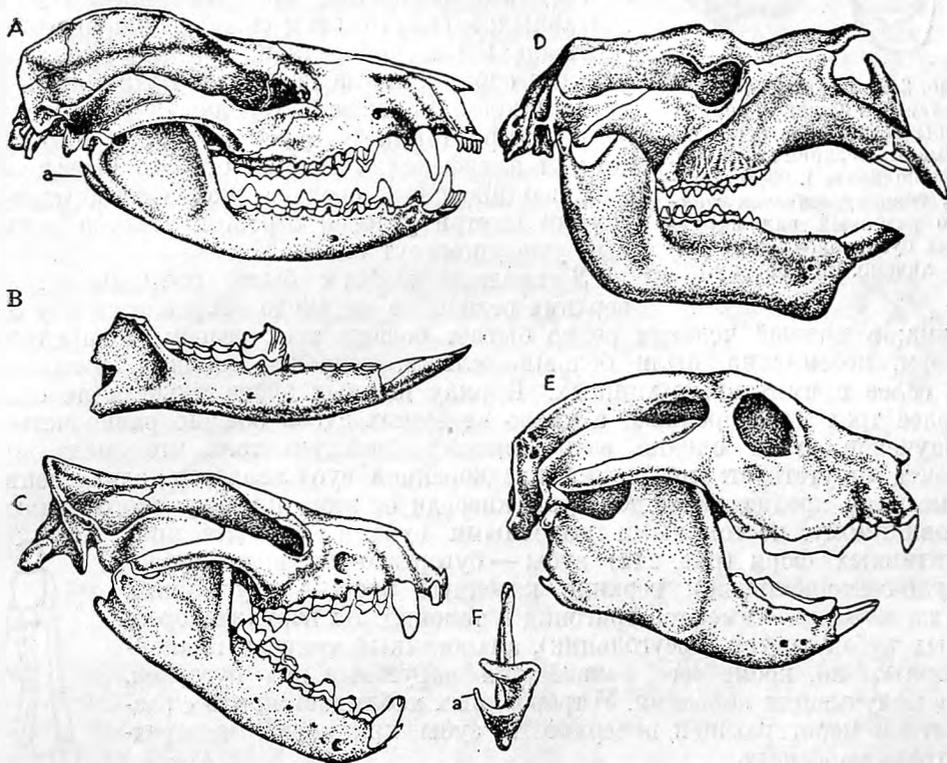


Рис. 241. Черепа сумчатых. А — ныне живущий опоссум (сумчатая крыса) *Didelphys*. В — челюсть *Abderites*, миоценовой формы из южноамериканских *Caenolestidae* ($\times 1/3$). С — *Borhyaena*, южноамериканское эоценовое плотоядное. Длина черепа — около 23 см. D — *Diprotodon*, гигантское австралийское плейстоценовое сумчатое из *Diprotodontia*. Длина черепа — около 1 м. E — *Thylacoleo*, крупная австралийская плейстоценовая форма с высокоразвитыми разрезающими зубами. Длина черепа — около 30 см. F — нижняя челюсть опоссума (правая) с задней стороны; виден отогнутый угол (а). (В — по Амегину и Симпсону, С — по Синклеру, D — по Оуэну, E — по Оуэну и Андерсену.)

вместе с разнообразными формами, составляющими большую часть фауны Австралийской области. Некоторые отличительные признаки группы выражаются ее названием. Почти у всех форм самки имеют находящуюся на брюхе сумку или мешок, где имеются соски. В ней самки носят детенышей после рождения. Эта сумка необходима потому, что детеныши рождаются очень маленькими и недоразвитыми, а это последнее обстоятельство в свою очередь зависит от того, что только у немногих членов этой группы уже имеется хорошо развитая плацента. Головной мозг развит лучше, чем у однопроходных, но тем не менее гораздо ниже, чем у плацентарных млекопитающих. К числу определенных остеологических признаков, которые отличают этих животных от однопроходных, следует отнести редукцию кораконд (как и у более высокоорганизованных форм) до состояния костного отростка на нижней стороне лопатки, развитие на этой последней гребня и

исчезновение межключицы. Среди наиболее заметных признаков, которые отличают все известные нам формы сумчатых от высших плацентарных млекопитающих, следует отметить загнутый кнутри угловой отросток нижней челюсти (рис. 241 F), обычное присутствие четырех коренных и только двух предкоренных и существование пары сумчатых костей, соединяющихся с передней стороной лобковых костей, как у однопроходных (рис. 202 E).



Рис. 242. Правый верхний и левый нижний коренные зубы верхнемелового опоссума. На верхнем коренном, в дополнение к нормальному тригону, имеется хорошо развитый ряд наружных бугорков. (Сильно увеличено. По Осборну.)

Мозговая коробка такого сумчатого, как опоссум (рис. 241 E), является маленькой по сравнению со средними размерами мозговой коробки у плацентарных; в связи с этим обычно сильно развиты сагиттальный и поперечный гребни. Позади маленьких орбит никогда не бывает заднеглазничной дуги, никогда не бывает хорошо развитого слухового пузыря (*bulla tympani*) плацентарного типа, хотя от алисфеноида обычно отходит назад отросток, защищающий среднее ухо. Своеобразно загнутый кнутри угловой отросток нижней челюсти был уже упомянут выше.

У предковых форм было, повидимому, пять верхних резцов, то же число сохраняется и у опоссума; в нижней челюсти редко бывает больше трех резцов. У предковых форм, несомненно, были большие клыки, подобные клыкам, имеющимся у более примитивных хищных. В ряду щечных зубов никогда не бывает более трех предкоренных, а число коренных зубов обычно равно четырем. Изучение зубов однако затрудняется вследствие того, что смена зубов почти отсутствует: последний предкоренной зуб является единственным, имеющим предшественника; зубы впереди от этого предкоренного являются, повидимому, постоянными молочными зубами. У более примитивных форм (рис. 242) зубы — бугорчато-режущие (туберкуло-секториальные); верхние коренные зубы — треугольные, а на нижних — имеются тригонид и талонид. На верхних коренных зубах тригон (треугольник), аналогичный тригону плацентарных, но, кроме того, развивается наружный ряд бугорков, не получивших названия. У травоядных наблюдается, что с развитием перетирающей поверхности зубы принимают четырехугольную форму.

У сумчатых почти всегда имеется ключица. В передней конечности такая бы то ни была редукция пальцев происходит редко. Первый палец задней конечности, повидимому, первоначально противопоставлялся прочим. Нередко наблюдается (особенно у травоядных) любопытное явление синдактилии¹ (рис. 243), при которой четвертый палец становится сильным и удлиненным, второй и третий соединяются и оба вместе соответствуют пятому пальцу, а первый палец иногда исчезает. Всегда имеются когти. Выказывалось мнение, что примитивные сумчатые были древесными животными, и многие черты строения говорят в пользу этого.

Сумчатых обычно делят на два подотряда: *Polyprotodonta* и *Diprotodonta*. Первая группа более примитивна, — к ней относятся насекомоядные, всеядные и плотоядные формы; типичным представителем является опоссум. К дипротодонтам относятся главным образом нынешние австралийские травоядные сумчатые.

Американские полипротодонты. Название подотряда *Polyprotodonta* указывает на то, что эти животные имеют много резцов, в соответствии с этим число верхних резцов может доходить до пяти. Коренные зубы обычно имеют треугольную форму; бугорки на этих зубах обыкновенно острые. Син-



Рис. 243. Стопа ныне живущего сумчатого из *Diprotodonta*, с синдактилическим строением.

¹ Синдактилия — соединение пальцев, при котором они одеваются общей кожей. Л. Д.

дактилии, как правило, не бывает. Эта группа состоит из нескольких семейств, среди которых филогенетически основным является семейство *Didelphidae*.

Опоссумы *Didelphys* и некоторые другие рода (рис. 241 А и 242), ныне живущие на обоих западных материках, по своему строению почти целиком соответствуют тем условиям, которым должны были бы удовлетворять предки всех сумчатых. У них имеется пять верхних резцов и четыре нижних; верхние коренные треугольной формы, с довольно острыми бугорками (животные всеядные, с тенденцией к плотоядности). Хвост обычно цепкий конечности имеют нормальное строение, не обнаруживая никакой редукции пальцев; при передвижении по деревьям опоссум пользуется для хватания хорошо развитым, лишенным когтя, противопоставляемым первым пальцем задней ноги. Формы, очень близкие к нынешним опоссумам, встречаются в верхнем мелу Соединенных Штатов и Канады, а в нижнетретичных отложениях такие формы были найдены не только в Северной и Южной Америке, но также в Европе и Азии; однако, начиная с миоцена, они, повидимому, существуют только в Западном полушарии. С этого времени опос-

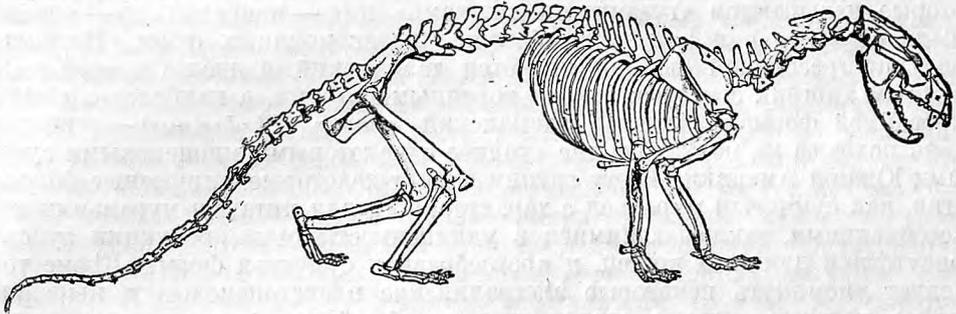


Рис. 244. *Prothylacinus*, миоценовое плотоядное сумчатое из Южной Америки. Длина — около 1,2 м. (По Синклеру.)

сумы непрерывно живут в Южной Америке; а в верхнетретичных отложениях Северной Америки ископаемых этой группы нет, и мы не можем решить вопрос, является ли североамериканский опоссум действительно древнейшим обитателем этого материка или он недавно вновь переселился с юга.

Как полагают, Южная Америка отделилась от других материков в начале эоцена. В то время, очевидно, там уже были сумчатые, а также и некоторые плацентарные. Но туда, повидимому, не проникли никакие хищные плацентарные, и таким образом возникли благоприятные условия для развития настоящих плотоядных сумчатых. Южноамериканские хищные составляют особое семейство *Borhyaenidae*. Это были наземные формы с довольно короткими ногами и с большим черепом. У них были сильные и сжатые с боков когти; первый палец задней ноги был редуцирован, как это обычно бывает у бегущих форм. Зубы развивались в направлении разрезающего типа, как у настоящих хищных. Эти хищные варьировали по своей величине от размеров опоссума до размеров медведя; их было особенно много в миоцене; типичными миоценовыми формами являются *Prothylacinus* (рис. 244) и *Borhyaena* (рис. 241 С), похожая на нынешнюю пуму. Однако после миоцена сюда пришли более высокоорганизованные копытные, которые вытеснили животных, служивших добычей этим сумчатым хищникам, и плацентарные хищники, вытеснившие этих последних; вскоре после этого сумчатые хищники здесь совершенно вымирают. Своеобразный последний их представитель, живший в плиоцене, был формой с большими вонзающимися клыками, похожими на клыки саблезубого тигра.

Несколько сходные формы встречаются в настоящее время в Австралии. Присутствие сумчатых хищников в Южной Америке приводилось некото-

рыми исследователями в качестве доказательства непосредственной связи, существовавшей якобы между этими материками. Но более правдоподобно предположение, что здесь мы имеем случай параллельного развития хищных групп из верхнемеловой основной группы сумчатых в двух обособленных областях.

Австралийские полипротодонты. Обычно предполагают, что Австралия отделилась от остальной суши земного шара в верхнем мелу, — в такой ранний момент эволюции млекопитающих, когда в эту область не могли проникнуть какие-либо плацентарные животные; после этого в Австралию не переселялись почти никакие животные, если не считать летучих мышей и некоторых грызунов, а также животных, завезенных человеком. Мы почти ничего не знаем относительно палеонтологической истории сумчатых в Австралии на протяжении третичного периода, но надо думать, что древнейшая фауна млекопитающих там состояла из примитивных, близких к опоссуму, сумчатых, от которых произошли различные группы нынешних сумчатых, составляющие подавляющее большинство плейстоценовых и современных млекопитающих этого материка. Наиболее прямыми потомками примитивной родоначальной группы являются, повидимому, хищные формы, которые называются «туземными кошками» или — неправильно — «опоссумами» (*Dasyurus*), и ряд мышеобразных насекомоядных форм. Несколько более прогрессивной формой является тасманский дьявол (*Sarcophilus*) — сильный хищник с разрезающими коренными зубами, а наиболее специализированной формой является тасманский «волк» (*Thylacinus*) — животное, очень похожее на волка, вполне сходное с некоторыми миоценовыми сумчатыми Южной Америки. В эту группу входят некоторые интересные боковые ветви, как сумчатый муравьед с характерными для питания муравьями приспособлениями, заключающимися в удлинении рыла, редукции зубов и присутствии длинных когтей, и кротообразная сумчатая форма. Кроме того, следует упомянуть некоторые австралийские плейстоценовые и нынешние формы, которые сильнее отклонились от общей ветви полипротодонтов — сумчатых барсуков, к которым относится род *Perameles*. Это — животные насекомоядные или всеядные, похожие по общему виду и по величине на кролика, но имеющие, впрочем, длинную заостренную морду. Коренные зубы развиваются у них в перегирающие зубы, принимают четырехугольную форму, с более тупыми буторками. Задние ноги у них длинные, ступни тонкие, с некоторой тенденцией в сторону синдактилии и с усилением четвертого пальца, чем они сильно напоминают кенгуру.

Дипротодонты. Вторую основную группу сумчатых представляют *Diprotodonta*, которые в настоящее время живут только в Австралии, а в ископаемом состоянии почти не известны в отложениях древнее плейстоцена, в котором представлено большинство ныне существующих типов. Хотя у нас нет сведений о более древних австралийских формах, но нет сомнения, что они были травоядными животными, развившимися из примитивной родоначальной группы опоссумов. Однако, много изменений произошло в озублении, а также и в строении скелета. Верхних резцов никогда не бывает больше трех, а иногда развиваются долотообразные зубы, похожие на соответствующие зубы грызунов. Коренные зубы имеют квадратную форму. В задней ноге обычно наблюдается синдактилия.

У подавляющего большинства дипротодонтов сохраняется три верхних резца. Ближе всего к общим предкам стоят, повидимому, лазающие сумчатые (*Phalanger* и другие), древесные формы, сумчатые «белки», среди которых имеются даже летающие сумчатые «белки». Несколько более прогрессивной формой является *Hypsiprimnodon*, мускусный «кенгуру», у которого, как у кенгуру, последний предкоренной зуб является длинным, с прямым краем, режущим зубом, сходным с соответствующими зубами многобугорчатых; конечности, однако, имеют примитивное строение. Настоящие кенгуру (*Macropus* и другие рода) ушли дальше в развитии длинных задних ног (приспособленных для прыгания), с редукцией боковых пальцев и с усилением четвертого.

Две интересные нынешние формы характеризуются тем, что у них, как и верхней челюсти, так и в нижней, имеется пара долотовидных зубов, а остальные верхние резцы малы или отсутствуют. Сюда относятся современные формы *Phascolarctos*, древесная форма, несколько напоминающая медведя по величине и общему виду, и *Phascalomys*, — вомбат, по образу жизни довольно близкий к байбаку. Обе эти формы имеют крупных плейстоценовых родичей; кроме того, в плейстоцене существовал ряд крупных сумчатых с дипротодонтовой зубной системой, живших в Австралии. *Diprotodon* (рис. 241 D) — крупнейшее из известных сумчатых — достигал величины большого носорога, но своим неуклюжим строением он напоминает современного вомбата. Еще более странным животным был *Thylacoleo* (рис. 241 E) — форма, достигавшая размеров льва; коренные зубы у нее редуцированы, а последние предкоренные зубы развиты в виде больших разрезающих зубов. Высказывалось мнение, что это животное было хищником, но представляется более вероятным, что это был в действительности дипротодонт, а его режущие зубы служили для разрезания плодов.

Ценолестоиды. Рассмотренные выше два подотряда являются общепринятыми — в течение почти целого столетия — основными подразделениями сумчатых. Однако некоторые современные ископаемые южноамериканские формы, повидимому, не могут быть отнесены ни к той, ни к другой группе; для этих форм необходимо ввести третий подотряд — *Caenolestoidea*. *Caenolestes* — маленькая современная южноамериканская форма, напоминающая мышь по величине и по общему виду (ее долго принимали за грызуна). Имеется четыре верхних резца, ноги не обнаруживают синдактилии, так что форма эта является, казалось бы, полипротодонтом. Но хотя у нее имеется три или четыре нижних резца, средние резцы удлинены, как у дипротодонтов, коренные зубы — квадратные, а последний нижний предкоренной зуб у некоторых родственных ископаемых форм является режущим, как у кенгуру. В ископаемом состоянии представители группы встречаются в Южной Америке уже в эоцене; типичным миоценовым представителем является *Abderites* (рис. 241 B).

Этим формам, возможно, родственны *Polydolops* и близкие к нему формы из эоцена Южной Америки, которые обнаруживают еще более значительную специализацию дипротодонтового типа. Эти маленькие сумчатые имели лишь по одному резцу в верхней и нижней челюсти, подобно более прогрессивным австралийским формам. Верхние резцы довольно сходны с соответствующими зубами многобугорчатых, и поэтому некоторые авторы были склонны объединять эти две группы в одну. По всей вероятности, здесь мы имеем лишь конвергенцию. При адаптивной радиации сумчатых, происходившей в верхнем мелу или в палеоцене, примитивные формы, которые были еще полипротодонтами, мигрировали, вероятно, и в Австралию и в Южную Америку. В Австралии некоторые из них развились в настоящих дипротодонтов. Южноамериканские формы того же самого происхождения развивались в известной степени параллельно этим австралийским формам, а также более древним травоядным млекопитающим — многобугорчатым.

История сумчатых. Можно думать, что сумчатые происходят от пантотериев, хотя у нас нет доказательств того, что эти юрские формы имели определенные особенности настоящих сумчатых. Часто высказывалось предположение, что сумчатые являются предками плацентарных. Теоретически вполне вероятно, что предки плацентарных в своем эволюционном развитии прошли стадию, в которой детеныши рождались недоразвитыми, как это наблюдается у сумчатых. Но имеются основания сильно сомневаться в том, что эти предки принадлежали к *Marsupialia* (с сумкой, с сумчатыми костями и с отогнутым углом нижней челюсти). Действительно, мы знаем примитивных плацентарных, отнюдь не менее древних, чем самые древние формы, подобные опоссумам. Вполне вероятно, что плацентарные произошли непосредственно и самостоятельно от пантотериев и что сумчатые представляют собою параллельную ветвь млекопитающих.

Но если более примитивные сумчатые (как опоссумы и некоторые из мелких *Dasyuridae*) и не являются прямыми предками более высокоорганизованных млекопитающих, то все же эти сумчатые — их образ жизни, их насекомоядно-всеядный способ питания и многие особенности строения — дают нам представление о мезозойских формах, от которых произошли третичные млекопитающие. Интересно отметить, что опоссумы и примитивные дипротодонты первоначально были древесными формами; это соответствует предположению о том, что родоначальные млекопитающие жили на деревьях.

Примитивные сумчатые в верхнем мелу имели, вероятно, космополитическое распространение, но с миоценового времени их распространение почти ограничивалось двумя областями — Южной Америкой и Австралией, — что объясняется, можно думать, их неспособностью конкурировать с более высокоразвитыми плацентарными. В верхнетретичное время в Южную Америку вторгаются плацентарные млекопитающие, что обуславливает вымирание многих форм еще до конца третичного периода; выживают лишь *Caenolestes* и опоссумы. В Австралии же сумчатые, не имея конкурентов, испытали адаптивную радиацию по многим разнообразным направлениям. Ряд форм продолжает вести древесный образ жизни, но огромное большинство состоит из разнообразных «наземных» форм. Примитивные всеядно-насекомоядные сумчатые развились в чисто хищных и в чисто травоядных — нынешних сумчатых. В различных филогенетических ветвях австралийских сумчатых развивались формы, аналогичные многим типам млекопитающих, появившимся на других материках.

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЛАЦЕНТАРНЫХ, НАСЕКОМОЯДНЫЕ
И РУКОКРЫЛЫЕ**

Все нынешние млекопитающие, за исключением примитивных, по своему образным однопроходных и сумчатых, являются членами единой более прогрессивной группы — плацентарных, которые господствуют с начала третичного периода. У этих млекопитающих имеется хорошо выраженная плацента, развившаяся из аллантаиса — одной из зародышевых оболочек; этим обуславливается возможность продолжительного утробного развития, и детеныши плацентарных рождаются более развитыми, чем у сумчатых. У некоторых из ныне живущих сумчатых развивается плацента, в значительной степени аналогичная плаценте настоящих плацентарных млекопитающих. Но группы эти отличаются друг от друга также и по многим другим признакам. У плацентарных нет сумки, отсутствуют сумчатые кости, почти никогда не бывает отогнутого угла в нижней челюсти, характерного для сумчатых, головной мозг развит значительно выше, чем у более примитивных форм; зубная система первоначально соответствовала формуле $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$ и почти никогда не превышает этого числа, в типичном случае всем постоянным зубам, кроме настоящих коренных, предшествует полный комплект выпадающих зубов.

Строение примитивных плацентарных. На основании того, что мы знаем о ныне живущих и вымерших формах, можно представить себе, каким должно было быть типичное примитивное плацентарное в конце века рептилий. Такая типичная форма должна была быть маленькой, подобно своим предкам из юрских тригуберкулят, с короткими конечностями. Снабженные когтями ступни почти целиком прилегали к поверхности почвы (полустопходящее положение), а первые пальцы передней и задней конечности, вероятно, несколько противопоставлялись остальным пальцам. Эта форма в своем скелете должна была иметь такие характерные признаки, как присутствие ключицы, наличие грудины, энтепикондиллярное отверстие в плечевой кости и третий трохантер на задней стороне бедренной кости, — признаки, которые исчезли у многих плацентарных последующих времен. Между шеей и тазовым поясом должно было быть около двадцати грудных и поясничных позвонков.

Головной мозг был, вероятно, сравнительно мал и слабо развит; обонятельные доли и обонятельные области оставались большими и не редуцированными, а неопаллиум (новая мантия) был слабо развит. Однако череп должен был иметь довольно значительную величину (для такого маленького зверька), лицевая область его должна была быть длинной, а глаза — большими, заднеглазничная дуга должна была отсутствовать. Число зубов должно было соответствовать формуле, характерной для примитивных плацентарных, а по своему общему виду зубы, вероятно, были похожи на зубы более древних панготериев. Нижние коренные зубы должны были иметь бугорчато-режущий (туберкуло-секториальный) характер, с тригонидом и талонидом. Верхние коренные должны были иметь треугольную форму; на каждом коренном зубе у внутренней его стороны должен был находиться протокок, а несколько кнутри от наружного края — вместо амфикона, кото-

рый помещался здесь у более древних форм, — два бугорка, паракон и метакон, получившиеся вследствие разделения первичного конуса зуба пресмыкающегося.

Вполне вероятно, что эти формы были малозаметными обитателями лесов и вели ночной, по крайней мере, отчасти, образ жизни. Некоторые признаки их потомков (в частности — часто отклоняющийся первый палец как на передней, так и на задней конечности) говорят в пользу того, что в одной из ранних стадий своего эволюционного развития эти животные жили на деревьях, хотя в большинстве филогенетических линий плацентарных животных переход к «наземному» образу жизни совершился, повидимому, очень рано. Эти животные, повидимому, оставались преимущественно насекомоядными, но к этому виду пищи присоединялись и другие виды растительной и животной пищи: плоды, черви и личинки. Лет десять-пятнад-

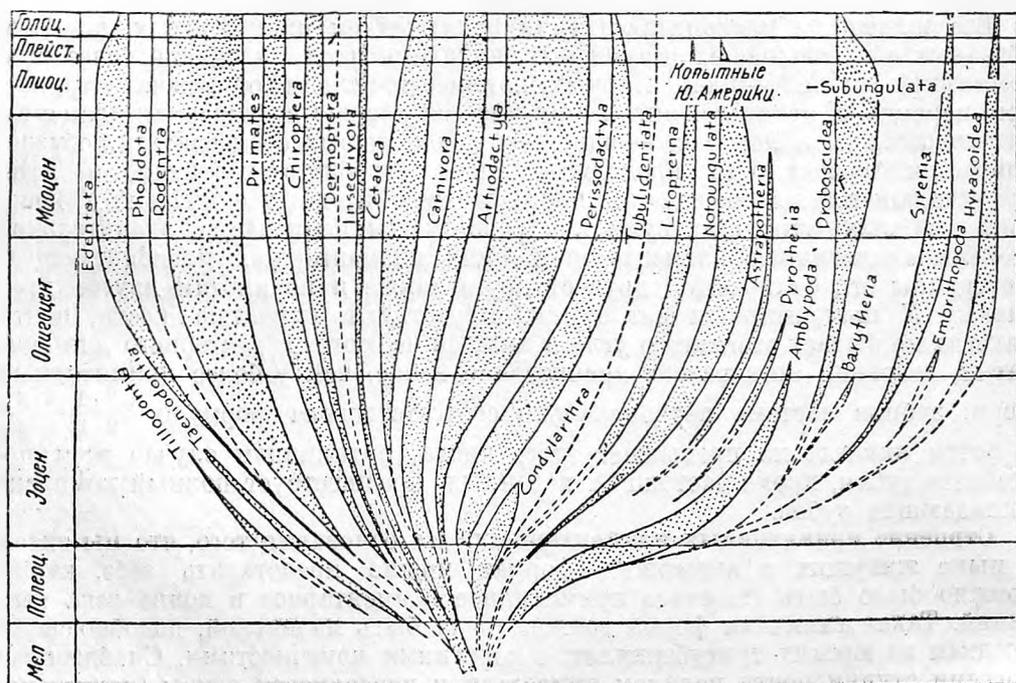


Рис. 245. Хронологическое распределение плацентарных млекопитающих.

цать тому назад описанный выше тип был чисто гипотетическим существом. Из палеоцена был известен ряд плацентарных; их общим предком должна была быть какая-то мезозойская форма, но из более древних отложений мы не знали ни одного плацентарного млекопитающего. В настоящее время этот пробел в значительной степени восполнен открытием меловых млекопитающих в Монголии и определением обломков из верхнего мела Америки. Мы имеем в лучшем случае лишь черепа и зубы этих животных, но, судя по тем данным, которыми мы располагаем, существа эти были чрезвычайно близки к гипотетическим родоначальным формам. Хотя древнейшие плацентарные животные были малы и, повидимому, редки, тем не менее они являлись наиболее совершенно организованными обитателями суши своего времени, стоя выше своих современников — сумчатых и многобугорчатых — по строению головного мозга и по способу индивидуального развития. С исчезновением динозавров распространение древнейших плацентарных пошло быстро. К началу эоцена, когда многобугорчатые доживали свои дни, в северном полушарии сумчатые почти исчезли, а плацентарные уже разделились на предков почти всех известных отрядов плацентарных всего остального кайнозоя и нашего времени (рис. 245).

Насекомоядные. Родоначальные формы плацентарных, подобно своим юрским предкам, были, вероятно, насекомоядными животными. В настоящее время продолжают существовать многие млекопитающие — землеройки, кроты, ежи и другие, — у которых сохраняется подобный способ питания и которые, несмотря на различные виды специализации, имеют много примитивных признаков. Формы эти, объединяемые вместе с некоторыми родственными им ископаемыми животными в отряд *Insectivora*, считаются наиболее прямыми потомками примитивных плацентарных.

Насекомоядные не являются в настоящее время — и, вероятно, никогда не были — группой, богатой формами; нынешние насекомоядные — небольшие животные, принадлежащие к сравнительно немногим формам. Большинство их — формы высокоспециализированные, или формы, ограниченные в своем распространении отдельными островами, какими обыкновенно бывают дожившие до настоящего времени представители примитивных групп.

Как формы, принадлежащие к предполагаемой исходной группе, от которой произошли другие плацентарные, насекомоядные могут быть охарактеризованы главным образом отрицательными признаками — отсутствием тех или иных черт специализации, свойственных другим, производным формам. Многие общие черты насекомоядных были уже отмечены нами в характеристике примитивного родоначальника плацентарных. Барабанная полость обычно является открытой ямкой, частично окруженной выростами соседних костей, а барабанная кость (*tympanicum*) представляет собою открытое кольцо. Скуловая дуга во многих случаях неполная. Зубы почти всегда имеют острые бугорки, и зубная система в большинстве случаев представляет лишь незначительные отклонения от типа, характерного для примитивных плацентарных. Строение резцов несколько изменчиво, а клыки часто несколько редуцируются. Изменения, наблюдаемые в конечностях, обычно незначительны; исключения в этом отношении представляют роющие формы.

Насекомоядные делятся не менее чем на пять подотрядов: 1) *Deltatheriodioidea*, куда относятся немногие мелкие меловые и нижнеэоценовые формы, которые, по видимому, близки к корню всей группы плацентарных; 2) *Zalambdodonta*, с немногими редкими нынешними и третичными формами, которые, по видимому, являются своеобразно развившимися потомками животных предыдущего отряда; 3) *Erinaceomorpha*, более примитивные типичные насекомоядные, нынешним представителем которых является еж; 4) *Soricomorpha* — несколько более специализированные насекомоядные, к которым относятся землеройки и кроты; 5) *Menotyphla*, к которым принадлежат нынешние тупайи и прыгунчики — формы, во многих отношениях промежуточные между примитивными насекомоядными и приматами.

Примитивные насекомоядные. Некоторые из ископаемых форм, недавно открытых в Монголии, являются типичными, хотя и совершенно примитивными насекомоядными группы ежей. Но к другому ряду форм относятся две маленькие формы (*Deltatheridium*, рис. 246 А; 247 А, *F* и одна менее изученная близкая форма), которые в своем эволюционном развитии, по видимому, недалеко ушли от основного ствола всех плацентарных. У дельтатеридиума череп имеет весьма примитивный характер; здесь мы не видим таких черт специализации, как удлиненная мордочка, слабая скуловая дуга или своеобразное развитие резцов, наблюдаемое у менее древних насекомоядных. Особенный интерес представляют верхние коренные. Паракон и метагон находились почти в центре зуба, причем эти два бугорка были отделены друг от друга только на своих верхушках. Такое состояние является, по видимому, промежуточным между положением, наблюдаемым у юрских пантотериев, где первоначальный, унаследованный от рептилий, конус был единым бугорком, занимавшим более или менее центральное место, и тем положением, которое наблюдается у типичных плацентарных, где паракон и метагон стоят на значительном расстоянии друг от друга у наружного края. Несколько сходные коренные зубы мы встречаем у некоторых хищных плацентарных, а также у некоторых насекомоядных (за-

ламбодонтов) последующих периодов. Возможно, что дельтатеридиум находился на линии, ведущей к той или иной из более новых групп, но он был, несомненно, чрезвычайно близок к предполагаемому предку всех плацентарных.

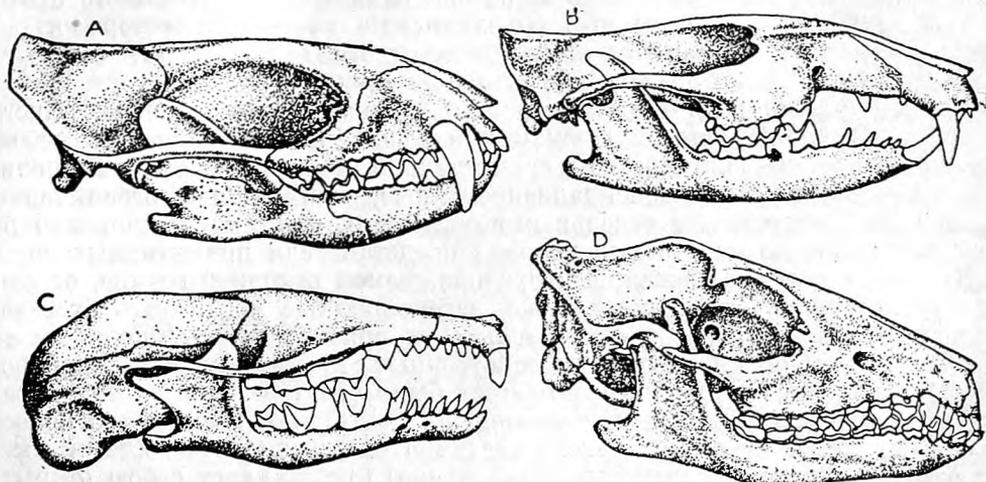


Рис. 246. Черепа насекомоядных. А — *Deltatheridium*, примитивная меловая форма из Монголии. Длина черепа около 4,5 см. В — *Zalambdalestes*, меловой представитель *Erinaceomorpha*. Длина черепа около 5 см. С — *Proscalops*, миоценовый представитель *Soricomorpha*. Длина черепа около 2,5 см. D — *Angale*, олигоценый представитель *Menotyphla*. Длина черепа около 7 см. (А, В — по Грегори и Симпсону, С — по Мэтью, D — по Симпсону.)

Заламбодонты. Своеобразные нынешние насекомоядные, объединяемые в подотряд *Zalambdodonta*, являются во многих отношениях высокоспециализированными формами, но в отношении строения коренных зубов это —

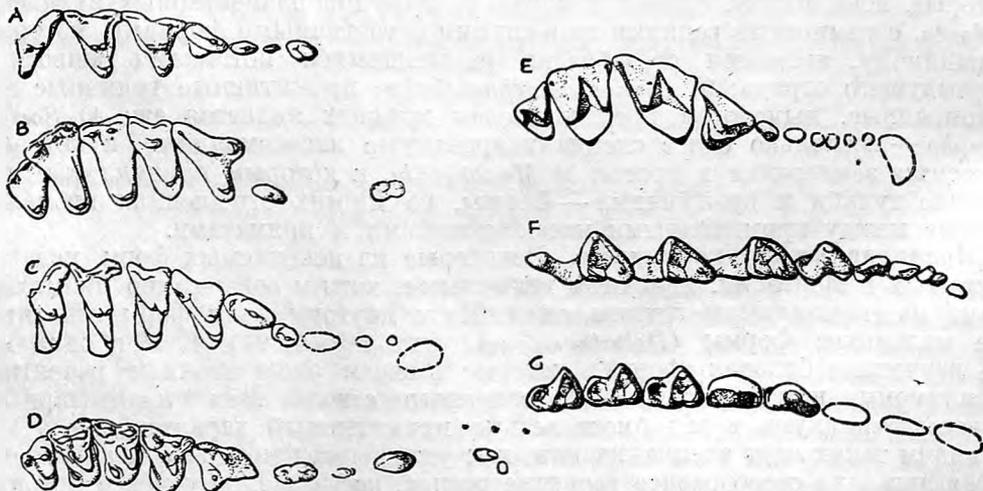


Рис. 247. Щечные зубы насекомоядных. Правые верхние зубы: А — *Deltatheridium* ($\times 2\frac{1}{2}$); В — *Zalambdalestes* ($\times 3$) (примитивные меловые формы); С — *Palaeoryctes*, палеоценовый представитель *Zalambdodonta* ($\times 3$); D — *Diacodon*, эоценовый представитель *Erinaceomorpha* ($\times 5\frac{1}{4}$); E — *Proscalops*, олигоценый крот (приблизительно $\times 4$). Левые нижние зубы: F — *Deltatheridium*; G — *Diacodon* (А, В, F — по Грегори и Симпсону; С, D, E, G — по Мэтью.)

формы примитивные или даже регрессивные. Большинство ныне живущих представителей часто объединяется в семейство *Centetidae*; формы этого семейства живут главным образом на острове Мадагаскаре. Более мелкие формы этой группы по своим приспособлениям аналогичны землеройкам,

кротам и ежам других областей; крупнейшая форма, *Centetes*, тенрек, — гигант среди насекомоядных, его бесхвостое тело имеет в длину около 50 см. К этому же семейству относится *Potomogale* — выдровая землеройка из Западной Африки, немаленькая форма, которая питается рыбой и имеет сильный хвост, приспособленный для плавания. К центетидам близко стоит *Solenodon*, живущий на островах Гаити и Куба. — довольно крупное, несколько похожее на крысу, насекомоядное с длинной мордочкой. Эта форма произошла, вероятно, от предыдущего семейства. Более отклонившейся формой является *Chrysochloris*, — златокрот Южной Африки, который по своим приспособлениям имеет поверхностное сходство с обыкновенными кротами.

Обилие этих любопытных форм на Мадагаскаре в то время, как в других областях они представляют редкость, объясняется, повидимому, обособлением этого острова с нижнетретичного времени (такую же историю имели, как мы увидим, и лемуры). Из верхней части третичной толщи заламбодонты не известны, но группа эта имеет представителей в более древних третичных слоях Северной Америки, даже в палеоцене. Одна форма, найденная в слоях этого возраста, — *Palaeoryctes* — причисляется к центетидам, которые, таким образом, представляют собой самое долговечное из семейств плацентарных.

Рассматриваемая группа обязана своим названием треугольной форме верхних коренных зубов (рис. 247 C). У внутренней вершины находится низкий конус, дополнительные бугорочки расположены у наружного края, а почти в центре в большинстве случаев имеется высокий V-образный единый бугорок. Первоначально этот последний был принят за протокон, но теперь считают, что он представляет собою первоначальный единый бугорок зуба пресмыкающегося, а протоконом является более низкий, находящийся у внутреннего края, бугорок. Таким образом, зубы заламбодонтов имеют рисунок, похожий на соответствующий рисунок зубов пантотериев. Однако нет сомнения в том, что это сходство не объясняется прямым происхождением от только что упомянутой юрской группы. У одного заламбодонта (*Potomogale*) центральный бугорок частично разделен, и это делает вероятным, что рассматриваемый подотряд представляет ряд форм, которые прошли через стадию, соответствующую дельтатеридиуму и являются скорее регрессивными, чем действительно примитивными по своему строению.

Эринацеоморфы. Подотряд *Erinaceomorpha* есть группа настоящих насекомоядных; эти животные — по крайней мере, их позднейшие формы — не могут считаться родоначальными по отношению к другим отрядам плацентарных. Паракон и метакон ясно разделены и находятся у наружного края верхних коренных зубов, как это мы видим у большинства более новых плацентарных; у нынешних форм зубы приняли четырехугольную форму вследствие развития гипокона. Иногда наблюдается некоторое увеличение резцов, но всегда сохраняется скуловая дуга, в противоположность другим насекомоядным.

Распространение нынешних форм ограничивается Старым Светом. Наилучше известной формой является *Erinaceus*, — еж, но более примитивные, крысообразные формы, как *Gymnura*, встречаются в Малайской области. Представители семейства ежей известны уже из олигоцена Северной Америки и из эоцена Европы. Наиболее примитивные древние ископаемые формы относятся к семейству *Leptictidae*. Большинство относящихся сюда родов имеет в основном треугольные верхние коренные зубы, но у всех настоящих лептиктид, каков, например, *Diacodon* (рис. 247 D и G), слабо намечается гипокон. Лептиктиды характерны для эоцена и олигоцена, но к ним же, может быть, относится одна сомнительная форма из верхнего мела Северной Америки. То, что эринацеоморфы — чрезвычайно древняя группа, доказывается присутствием в меловых отложениях Монголии, наряду с уже упомянутыми насекомоядными, еще одной маленькой и очень примитивной формы — *Zalambdalestes* (рис. 246 B и 247 B); эта форма имеет тритуберкулярные коренные зубы настоящего плацентарного типа и обнаруживает некоторые черты строения, которые говорят в пользу того, что

она является родоначальной для группы ежей, а быть может, и для других форм.

Soricomorpha. Нынешние землеройки и кроты, составляющие подотряд *Soricomorpha*, характеризуются тем, что у них паракон и метакон образуют W-образную наружную стенку на квадратных верхних коренных зубах. Этой особенностью сорикоморфы отличаются от остальных насекомоядных; по другим же признакам строения они недалеко стоят от ежей и ископаемых родичей этих последних, и можно думать, что сорикоморфы произошли от эринацеоморф. Землеройки (*Sorex* и другие рода) — маленькие мышлеобразные формы, которые по своему образу жизни и по общему виду, вероятно, очень близки к родоначальным насекомоядным. В своем внутреннем строении они, однако, оказываются в значительной степени специализированными; например — скуловая дуга у них неполная, средние резцы удлиненные, а нижний клык и большинство предкоренных исчезли. Кроты, в широком смысле слова, охватывают не только настоящих кротов (к которым относится род *Talpa*) с сильными, высокоспециализированными конечностями, но также и некоторые более примитивные формы, больше напоминающие землероек по своему внешнему виду. В некоторых отношениях кроты примитивнее, чем землеройки: у них нет увеличенных резцов, а скуловая дуга сохраняется. Представители семейств землероек и кротов известны уже из олигоцена. *Proscalops* (рис. 246 C и 247 E) есть хорошо известная форма семейства кротов, найденная в американском миоцене. В миоцене было найдено некоторое количество плохо изученных мелких насекомоядных, которые относятся к рассматриваемому подотряду и которые, быть может, связывают этот последний с более древним подотрядом эринацеоморф.

Menotyphla. Возможно, что подотряд *Menotyphla*, представленный в современной фауне тупайями и прыгунчиками, живущими в тропических областях Старого Света, произошел от примитивных эринацеоморф, но он представляет собою прогрессивную группу, хотя и очень древнюю. У тупайи головной мозг больше, чем у обыкновенных насекомоядных, и хорошо развита скуловая дуга; кроме того, у них глазница закрывается сзади отростками, отходящими от лобной и скуловой кости, как у многих, более прогрессивных млекопитающих, в частности — у всех приматов. Зубы обычно имеют четыре или пять бугорков, и на них есть типичный для плацентарных тригон.

Наиболее характерными представителями современных *Menotyphla* являются тупайи (рис. 230) — южноазиатские животные, более или менее похожие на белку. Вторую группу ныне живущих форм представляют *Macroscelididae* — прыгунчики (род *Macroscelides*), с длинными задними ногами и с длинной гибкой мордой. Это — африканские формы; близкие родичи их в ископаемом состоянии пока не найдены.

Тупайи, повидимому, совершенно отклонились от обыкновенных насекомоядных. Их древесный образ жизни; представляющий противоположность «наземному» образу жизни обыкновенных насекомоядных, их большой головной мозг, замкнутые глазницы и другие морфологические признаки говорят в пользу связи этих форм с приматами. Палеонтологическая история этой группы изучена, к сожалению, далеко не удовлетворительно, хотя некоторые маленькие и мало изученные нижнеэоценовые формы могут оказаться тупайями, и одна олигоценовая азиатская форма *Anagale* (рис. 246 D), повидимому, тоже относится к рассматриваемому подотряду. *Plesiadapis* и его родичи, палеоценовые и эоценовые формы, в известной степени заполняют пробел между рассматриваемым подотрядом и приматами; мы их рассмотрим в главе, посвященной приматам, хотя плезиадапиды нередко причисляются к рассматриваемой здесь группе. Можно думать, что нынешние *Menotyphla* представляют собою остатки палеоценовой группы, от которой произошли приматы.

Существует некоторое количество слабо изученных нижнетретичных форм, которые причисляются к насекомоядным, хотя таксономическое поло-

жепие их остается сомнительным. Из них мы назовем только *Pantolestes* — насекомоядное из эоцена Америки, величиною с выдру, которое стало на путь приспособления к водной жизни. Мозговая коробка была удлинённая, морда короткая, а челюсть — массивная; озубление было более или менее хищного типа.

Насекомоядные имеют большое значение в том смысле, что они являются основной группой, от которой произошли остальные отряды плацентарных, но, подобно многим другим предковым группам, сами они прогрессировали мало. К началу эоцена от них уже отделились все более прогрессивные ветви.

Здесь мы можем рассмотреть некоторые отряды млекопитающих, происшедшие, по всей вероятности, непосредственно от насекомоядных и не настолько важные в палеонтологическом отношении, чтобы мы посвятили им особые главы.

Летучий маки («летучие лемуры»). В настоящее время на Ост-Индских островах живет *Galeopithecus* — «летучий лемуру» или летучий маки — единственный современный представитель отряда *Dermoptera*. Это — травоядная древесная форма величиною с большую белку. Название «летучий лемуру» не может быть признано удачным, так как это животное не лемуру и оно не летает. Однако оно является наиболее высокоразвитой из всех «планирующих» форм млекопитающих. Очень хорошо развитая перепонка тянется от шеи к пальцам передних и задних конечностей и к хвосту, обуславливая способность животного «планировать» на значительные расстояния. Верхние коренные зубы имеют треугольную форму, но рисунок их своеобразный, с тремя наружными и двумя внутренними бугорками; на нижних коренных зубах расположение бугорков обратное. Летучий маки не представляет собою предка рукокрылых, хотя возможно, что он является сравнительно недалеким родичем этих последних; но строение его, может быть, дает представление об одной из стадий эволюционного развития летающего аппарата типа рукокрылых. Пальцы у него не очень удлинены (хотя и соединены перепонкой) и сохраняют когти, но кисти довольно велики по сравнению с величиною животного.



Рис. 248

Верхний коренной зуб *Plagiomene* — нижнеэоценового родича летающего «лемура» (приблизительно $\times 3$). (По Мэтью.)

В большей части третичной толщи мы не встречаем никаких остатков этого интересного типа строения, но в нижнем эоцене Северной Америки были найдены некоторые формы, правда, слабо изученные, коренные зубы которых имеют строение, сходное со строением соответствующих зубов летучего маки; одной из таких форм является *Plagiomene* (рис. 248).

Рукокрылые (летучие мыши). Из всех млекопитающих способность настоящего полета развилась только у летучих мышей, составляющих отряд *Chiroptera*. У них, как у птерозавров, — и в противоположность птицам — крылья образованы кожной перепонкой, но крылья эти поддерживаются не одним удлиненным пальцем, как у птерозавров, а почти всей кистью передней конечности. Первый палец — зажимающий орган — свободен и снабжен когтем; остальные четыре пальца используются для поддержки летательной перепонки. На этих пальцах когти исчезают (исключение представляет второй палец у плодоядных летучих мышей), и, как этого можно было ожидать, концевые фаланги редуцированы или отсутствуют. Крыло, развившееся у летучих мышей, более гибко и менее подвержено повреждениям, чем крыло, которое было у птерозавров, так как у рукокрылых все крыло пересекается длинными пальцами. В связи с тем, что летучие мыши подвешиваются задними ногами, эти конечности, так же как и таз, получают у них своеобразное развитие, хотя являются довольно слабыми.

Глазница лишь в редких случаях бывает закрыта сзади. Могут присутствовать все зубы (рис. 249 *B* и *C*), за исключением одного верхнего резца и первого предкоренного зуба, но передние зубы могут редуцироваться значительно и различными способами. Большинство летучих мышей — насекомоядные формы; нижние коренные зубы у них бугорчато-режущие, а верх-

ние коренные часто сохраняют прежнюю треугольную форму или четырехугольны с W-образным эктофолом, большим протоконом и с меньшим гипоконом. Но в строении коренных зубов наблюдается значительное разнообразие, что соответствует разнообразию в характере пищи, к которой приспособились различные формы (насекомые, плоды, рыба и кровь).

Слух всегда сильно развит (слуховая область черепа сильно вздута), и во многих случаях встречаются причудливые мясистые выросты около ушей и носа; там помещаются чувствительные органы осязания, — приспособления, несомненно, связанные с обычным для этой группы ночным образом жизни.

Летучие мыши делятся на два подотряда.

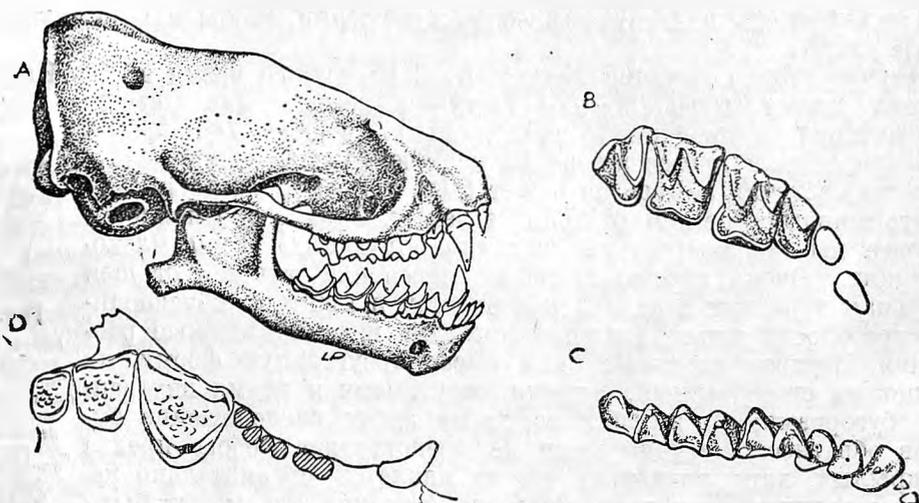


Рис. 249. Летучие мыши. А — череп представителя ныне живущего рода *Nyctinomus* из олигоцена Европы. Длина черепа около 1,6 см. В, С — его же верхние и нижние зубы, (приблизительно $\times 6$). D — верхние зубы древнейшей из известных летучих мышей *Zanycteris* из палеоцена. (А — С по Ревилье, D — по Мэтью.)

Megachiroptera — плодоядные летучие мыши, или «летучие лисицы», — являются крупными тропическими формами Старого Света. Это — во многих отношениях малоспециализированные рукокрылые, с длинной, похожей на лисью, мордой; у них никогда не бывает своеобразных «украшений» уха и носа. В связи с плодоядным способом питания зубы, особенно коренные, часто бывают специализированными. Мы не имеем никаких данных относительно их палеонтологической истории, если не считать одной формы из олигоцена Италии.

Несравненно многочисленнее формы, входящие в подотряд *Microchiroptera*, который охватывает всех остальных летучих мышей. Типичные формы этого подотряда — мелкие насекомоядные животные, какими были, вероятно, и родоначальные рукокрылые; но способ питания значительно варьирует в различных семействах. Здесь мы наблюдаем специализацию и редукцию резцов; в связи с этим, а также в связи с нередко наблюдаемым развитием носовых придатков предчелюстная кость обычно мала и рудиментарна, мордочка коротка и имеется большое носовое отверстие (рис. 249 А).

Древнейшей ископаемой летучей мышью является *Zanycteris* (рис. 249 D) из палеоцена Северной Америки. Была найдена только одна верхняя челюсть этой формы; в ней, однако, сохранились зубы, обнаруживающие сходство с некоторыми нынешними формами, с *Phyllostomatidae*, или «листоухими» летучими мышами. Эти формы, ныне живущие в Южной Америке, в некоторых случаях являются частично плодоядными, а также насекомо-

ядными, и имеют довольно примитивное строение: возможно, что они занимают место неподалеку от линии, разделяющей два нынешних подотряда. У нас нет никаких данных относительно всего остального скелета *Zannycteris*, но способность летать развилась, несомненно, очень давно, так как в верхнеэоценовых отложениях Европы были найдены целые скелеты (рис. 250) летучих мышей, которые имели хорошо развитые крылья. В верхнем эоцене

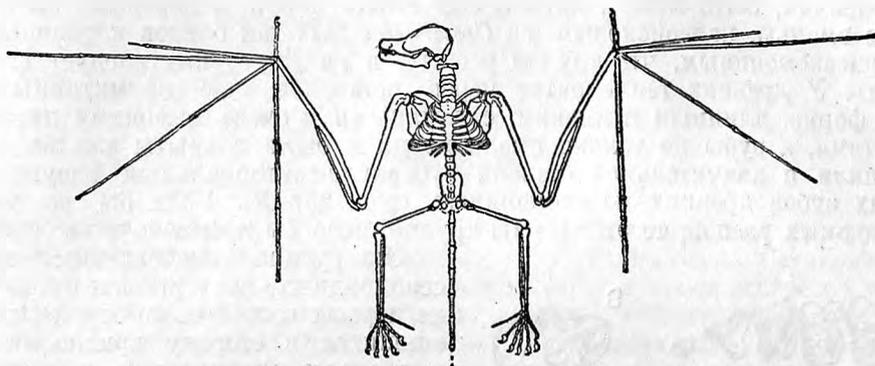


Рис. 250. Скелет ископаемой летучей мыши *Palaeochiropteryx*. (По Ревилью.)

Европы были найдены остатки более чем полдюжины различных форм летучих мышей; это указывает на то, что к указанному времени адаптивная радиация группы в значительной степени завершилась. Ископаемые рукокрылые встречаются в различных горизонтах третичных отложений, но от этих мелких и крупных форм редко сохраняется что-нибудь, кроме зубов и челюстей.

Представляется очевидным, что рукокрылые, которые в начале своей истории были преимущественно насекомоядными, произошли от какой-то древесной группы насекомоядных; действительно, по тем признакам кото-

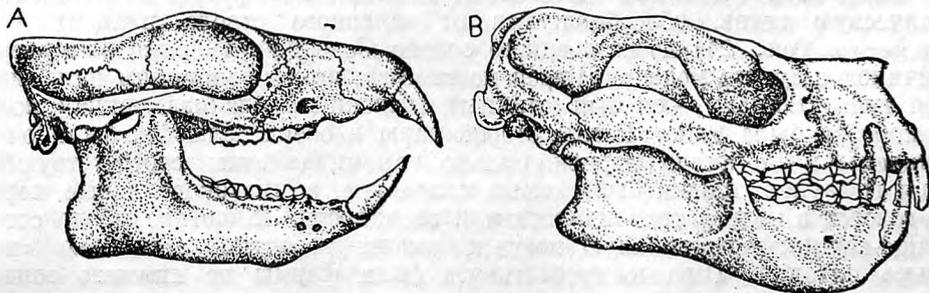


Рис. 251. Своеобразные эоценовые плацентарные. А — *Tillotherium*, среднеэоценовый тилодонт. Череп имеет длину более 30 см. В — *Psittacotherium*, нижнепалеоценовый представитель *Taeniodontia*. Длина черепа — около 25 см. (А — по Маршу, В — по Уортману.)

рые не связаны со способом летания, летучих мышей вполне можно было бы отнести к отряду *Insectivora*, и некоторые анатомические данные говорят в пользу их происхождения от *Menotyphla*.

Тениодонты. Здесь мы можем рассмотреть одну группу из третичных отложений, положение которой остается неясным и которая составляет отряд *Taeniodontia*. Этот отряд содержит лишь немного форм из палеоцена и эоцена Северной Америки; они представляют недолговечную архаическую ветвь. Такая форма, как *Stylinodon* из среднего эоцена, была сравнительно крупной для животного того времени: череп ее достигал около 30 см в длину. Все зубы сделались высококоронковыми, лишенными корней, растущими из постоянной пульпы, а эмаль отлагалась лишь в виде полоски вдоль перед-

ней стороны зуба. Сохранялась только одна пара резцов (боковая), но клыки были хорошо развиты. Череп был короткий, нижние челюсти — высокие и сильные; существует мнение, что эти формы питались листьями. Несколько более древние формы, как *Psittacotherium* (рис. 251 B) из толщи Torrejon (средний палеоцен) и *Camalodon* из толщи Wasatch (средний палеоцен), были более примитивными в том отношении, что их зубы (за исключением, быть может, клыка) еще имели корни, а коренные были покрыты эмалью; палеоценовый же *Conoryctes* был так близок к родоначальным насекомоядным, что трудно решить, в какую группу следует его поместить. У древних териодонтов череп оставался еще примитивным по своей форме, длинным и низким, с длинными и очень высокими нижними челюстями, а зубы не только имели корни и были покрыты эмалью, но и сохраняли в значительной степени туберкуло-секториальный рисунок коренных зубов древних насекомоядных (рис. 252 B). Если бы не утрата центральных резцов, то эти формы трудно было бы признать териодонтами.



Рис. 252. А — верхние щечные зубы *Esthonyx*, примитивной формы из *Tillodontia*. Около $\frac{2}{3}$ натуральной величины. В — верхние коренные зубы *Onychodectes* из *Taeniodontia* ($\times \frac{3}{4}$). (А — по Копу, В — по Уортману.)

Эта группа, обособившаяся от насекомоядных, представляет собой одну из первых ветвей этого отряда, развивавшихся в сторону приспособления к травоядному питанию и развития перетирающих зубов. Однако териодонты, повидимому, никогда не были широко распространенными животными; столкнувшись в жизненной борьбе с травоядными копытными, они вскоре исчезли. Териодонтов иногда смешивали с тиллодонтами, которых

мы рассмотрим в следующем разделе этой главы. Некоторые авторы предполагали, что рассматриваемая группа близка к неполнозубым, но сходство между этими группами почти ограничивается частичным исчезновением эмали и другими адаптивными признаками (особенно конечностей).

Тиллодонты. Упомянем здесь отряд *Tillodontia* — другую недолговечную архаическую ветвь, обособившуюся от основного ствола плацентарных. *Tillotherium* (рис. 251 А) из среднего эоцена Северной Америки был зверем величиною с бурого медведя. Череп по своим общим пропорциям напоминал череп типа хищных, — он был длинный и низкий, морда была тонкая, мозговая коробка была мала. Резцы второй пары в обеих челюстях были очень увеличены и не имели корней, сильно напоминая этим соответствующие резцы грызунов; клыки были очень маленькие, а низкоронковые коренные говорят в пользу травядности или всеядности. Животное имело стопходяще-когтистую пятипалую ногу и имело, вероятно, несколько «медвежью» походку. Гораздо примитивнее были формы из нижнего эоцена; *Esthonyx* (рис. 252 А) был более чем в два раза меньше среднеэоценовой формы; резцы его были еще не так велики и имели корни. Тиллодонты иногда объединялись с грызунами, но нет основания считать эти две группы родственными, так как большие грызущие резцы развивались во многих группах млекопитающих.

ГЛАВА XV

ХИЩНЫЕ

Одну из разнообразных групп млекопитающих, возникших на заре кайнозоя, составляют плотоядные животные, образующие отряд *Carnivora*, происхождение которых от примитивных плацентарных прослеживается вполне ясно. Развитие *Carnivora*, или хищных, является естественным следствием эволюции насекомоядных родоначальных млекопитающих. По появлении травоядных млекопитающих некоторые древние насекомоядные начали, естественно, употреблять в пищу этих последних и приспособляться к плотоядному образу жизни.

Приспособления к плотоядности. Плотоядность обуславливает значительные изменения в зубной системе. Уже у насекомоядных некоторые зубы имели строение, в основном подходящее для плотоядного животного: комплект резцов, хорошо приспособленный для откусывания мяса, и пара прокалывающих и рвущих клыков; такие зубы редко видоизменяются у хищных. Примитивные щечные зубы с острыми бугорками могут претерпевать разнообразные изменения. Для животного, питающегося мясом, необходим какой-то разрезающий аппарат для резания мяса и рассечения жестких сухожилий. У насекомоядных некоторое разрезающее действие совершается между задним краем каждого верхнего щечного зуба и передним краем следующего нижнего (ср. рис. 228). У плотоядных обыкновенно усиливается режущее действие одной пары высокоспециализированных зубов, которые носят название плотоядных. В процессе развития противоположных друг другу режущих поверхностей верхнего и нижнего зубов первоначально диагональная линия, по которой происходило смыкание этих последних, начинает занимать положение, параллельное краю челюсти; строение этих зубов начинает упрощаться, они становятся высокими, узкими и удлиненными. У различных хищных плотоядными становятся различные пары зубов. У ныне живущих форм такими плотоядными зубами являются всегда последний верхний предкоренной и первый нижний коренной; у древних форм такую пару представляют $\frac{M_1}{M_2}$ или $\frac{M_2}{M_3}$. У некоторых форм плотоядные зубы вовсе не развились, а у других они утратили свою функцию в связи с изменением способа питания.

У типичных хищных форм наблюдается редукция зубов, лежащих позади плотоядных, а у некоторых хищных эти задние зубы совершенно исчезают. У форм, которые питаются смешанной пищей, они менее отстают в своем развитии, а в некоторых случаях становятся низкоронковыми раздавливающими зубами, которые полезны при питании орехами, плодами и т. п. Хищнику когти нужны для схватывания добычи, а поэтому какие-либо признаки развития копыт встречаются у них редко. Метакарпалии и метатарсалии никогда не бывают сильно удлиненными, не бывает значительной редукции пальцев, за исключением *pollex* и *hallux*. Некоторые формы (например волки) довольно хорошо бегают; другие (например кошки) для схватывания своей добычи делают быстрые прыжки. Многие хищники являются более или менее древесными формами, а некоторые приспособились к водной жизни. Ключица у хищных редуцирована или отсутствует.

Примитивное хищное могло быть маленьким животным, быть может, древесным, по образу жизни похожим на опоссума. В связи с древесным образом жизни первые, внутренние пальцы обеих пар конечностей несколько противопоставлялись остальным; нога была пятипалая, полустопоходящего типа, конечности и тело были гибкие. Зубы были, вероятно, примитивного туберкуло-секториального типа; между смежными коренными зубами развивались небольшие разрезающие поверхности. Череп был, вероятно, длинный, головной мозг — небольшой. Некоторые известные нам хищные по своему строению приближаются к только что данной нами характеристике.

В общей истории группы (рис. 253) выделяются следующие важнейшие моменты: 1) первоначальное развитие группы примитивных хищных (подотряд *Creodonta*), расцвет которой имел место главным образом в эоцене; 2) развитие из одного прогрессивного семейства креодонтов — новейших на-

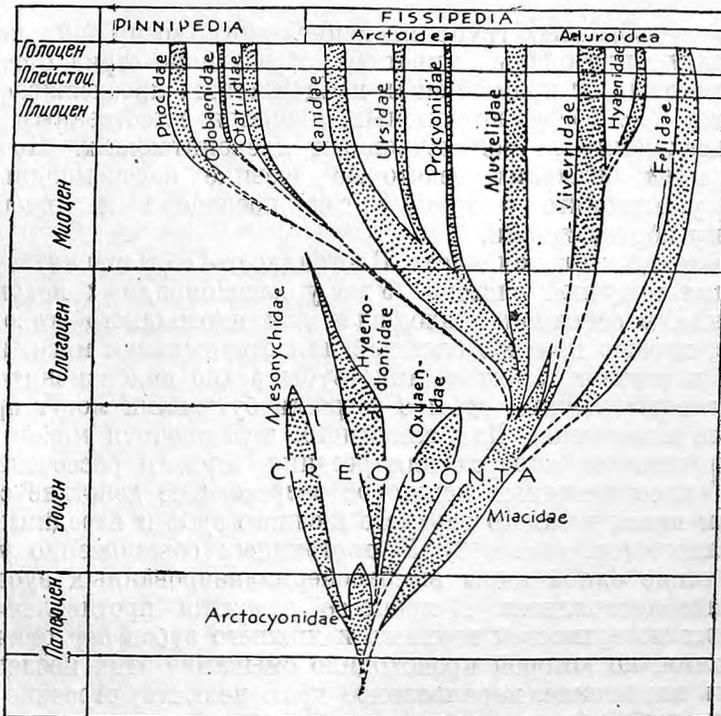


Рис. 253. Филогения хищных.

земных хищников (подотряд *Fissipedia*) в конце эоцена; 3) развитие — в сравнительно недавнее время — морских хищных (подотряд *Pinnipedia*).

Креодонты. Креодонты были древнейшими и самыми примитивными из хищных. Появившись в начале палеоцена, они были весьма многочисленны на протяжении всего эоцена, но с исчезновением более архаических копытных, которые, повидимому, служили добычей большинству этих древних хищных, значение этих последних начинает быстро сходиться на-нет, и в олигоцене они были почти полностью вытеснены более прогрессивными фиссипедиями.

Креодонты были в общем животными довольно архаического строения; их характерные признаки имеют преимущественно отрицательный, примитивный характер. Череп был обычно довольно длинный и низкий; мозговая коробка была маленькая, соответственно чему были хорошо развиты сагитальный и затылочный гребни. Зубная система была обыкновенно полная, хотя в исключительных случаях могло иметь место исчезновение маленького первого предкоренного или последнего коренного. Коренные зубы первоначально были туберкуло-секториальные, но они значительно варьировали в своем развитии, что касается прежде всего плотоядных зубов.

В противоположность фиссипедиям, слуховой пузырь (*bulla tympani*) не окостеневал, и в *carpus* сохранялись самостоятельные *scaphoideum*, *lunatum* и *centrale*. Исчезновения пальцев обычно не наблюдается. Когти были обычно либо надсеченные, либо уплощенные и довольно копытообразные (рис. 256 А). Эти животные, повидимому, значительно варьировали по своему образу жизни: одни из них были, вероятно, всеядными, другие — мелкие формы, — быть может, оставались еще насекомоядными, третьи, возможно, питались падалью или моллюсками.

Креодонты имели обычно небольшой головной мозг, и интеллект у них, вероятно, был низко развит. Это могло быть главной причиной того, что креодонты рано вымерли; когда медленно двигавшиеся и глухие травоядные нижнетретичного времени были вытеснены более быстрыми новейшими копытными, для захвата добычи требовался более высокоразвитый интеллект — способность при групповом преследовании (как у волков) или способности искусно и осторожно подкрадываться (как у кошек). Скоро мы увидим, что единственная группа креодонтов, которая выжила (дав начало новейшим формам хищных), отличалась от всех остальных групп подотряда сравнительно большим головным мозгом.

Креодонты могут быть разделены на четыре группы: 1) примитивные формы без специализированных плотоядных зубов (семейство *Arctocyoniidae*); 2) формы без плотоядных зубов, но с массивными раздавливающими зубами (семейство *Mesonychidae*); 3) типичные креодонты с плотоядными зубами $\frac{M_1}{M_2}$ или $\frac{M_2}{M_3}$ (семейства *Oxyaenidae* и *Hyaenodontidae*); 4) предки фиссипедий с плотоядными зубами $\frac{P_4}{M_1}$ (семейство *Miacidae*).

Примитивные креодонты. Самые примитивные из всех креодонтов — палеоценовые представители семейства *Arctocyoniidae*, каковы, например, *Oxyclaenus* и *Tricentes* (рис. 254 А). Это были маленькие формы, с бугорчато-режущими коренными зубами, среди которых еще нет пары, выделяющейся специально для функции разрезания. Они являются примитивными и по многим другим признакам: головной мозг у них мал, тело — стройное, конечности тонкие, на ногах острые когти; они, несомненно, представляют собою формы, переходные от примитивных меловых насекомоядных к появившимся позднее хищным.

Едва ли какой бы то ни был представитель этого семейства дожил до начала эоцена, но уже в палеоцене среди этих древнейших хищных начинают появляться расходящиеся линии. Наиболее специализированным представителем этого семейства был европейский *Arctocyon* (по имени которого было названо это семейство), похожий на медведей по величине тела, по строению ступни и по зубной системе.

Креодонты с тупыми зубами. Рано появилась также боковая своеобразная ветвь, представленная семейством *Mesonychidae*, просуществовавшим до олигоцена и содержащим, между прочим, крупнейших из всех наземных хищных млекопитающих. Отсутствие специализированных плотоядных зубов является примитивным признаком этой группы, но уже у древнейших и маленьких палеоценовых форм, например у *Trisodon*, наблюдается возникновение тех черт специализации, которые хорошо выражены у таких эоценовых форм, как *Mesonyx* (рис. 254 В и 255 В). Щечные зубы имели высокие, но притупленные бугорки, которые обычно обнаруживают признаки значительного снабивания; на нижних коренных имеется своеобразный разрезающий талонид. Ноги более крупных и более новых форм (рис. 256 А) по своим размерам напоминают ноги волка, но дистальные фаланги были уплощенные, расщепленные надвое, и, повидимому, на них были скорее маленькие копытца, чем когти. Многие древнейшие мезонихиды были маленькими животными, но некоторые эоценовые формы достигали размеров медведя. Высшей точки своего эволюционного развития группа эта достигла в своем последнем представителе *Andrewsarchus* из нижнего олигоцена Монголии; длина черепа этой формы достигала 0,9 м.

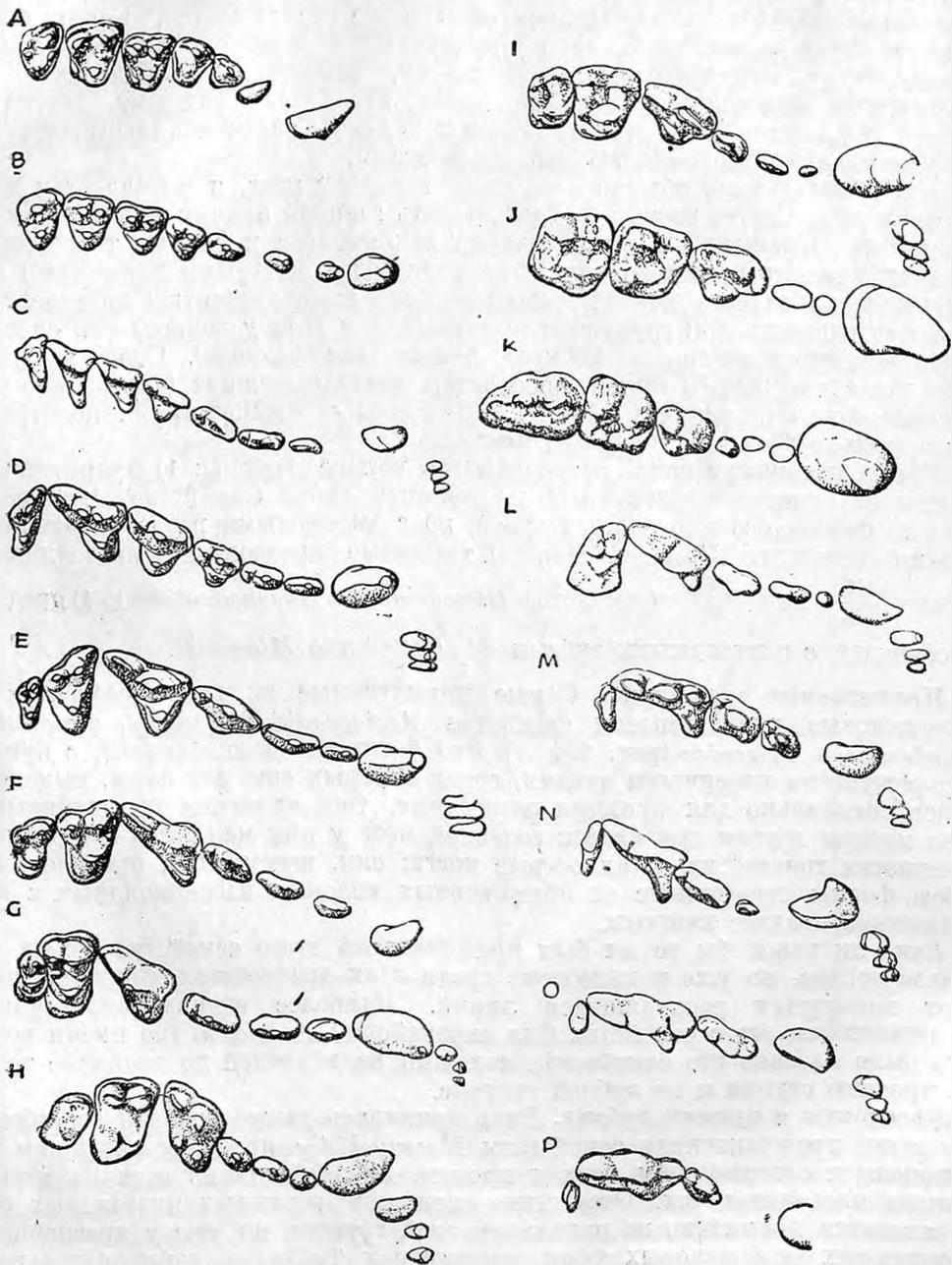


Рис. 254. Правая половина зубов верхней челюсти хищных. А — *Tricentes* (*Arctocyonidae*) (приблизительно $\times \frac{8}{2}$). В — *Mesonyx* ($\times \frac{1}{2}$). С — *Sinopa* (*Hyaenodontidae*) ($\times \frac{5}{6}$). D — *Oxyaena* ($\times \frac{1}{2}$). E — *Vulpavus* (*Miacidae*) ($\times \frac{3}{4}$). F — *Cynodictis*, примитивная форма из *Fissipedia* (почти в натуральную величину). G — *Temnocyon* (*Canidae*) (приблизительно $\times \frac{1}{2}$). H — *Phlaocyon*, примитивный представитель *Procyonidae* ($\times \frac{5}{4}$). I — *Hemicyon*, промежуточный между собаками и медведями ($\times \frac{1}{2}$). J — *Hyaenarctos*, примитивный медведь ($\times \frac{8}{9}$). K — *Arctotherium*, плейстоценовый медведь ($\times \frac{5}{12}$). L — *Mustela palaeosinensis* из плиоцена Китая ($\times \frac{9}{4}$). M — *Hyaenabosei* из верхнетретичных отложений Индии ($\times \frac{5}{12}$). N — *Dinictis*, настоящая кошка из олигоцена ($\times \frac{5}{8}$). O — *Metailurus*, настоящая кошка из плиоцена ($\times \frac{5}{8}$). P — *Smilodon*, плейстоценовый саблезубый тигр ($\times \frac{2}{5}$). (А, В, G, H, M, N, P — по Мэтью; С — E по Уортману; F — по Скотту; I — по Годра; J — по Фрику; K — по Мерриаму и Стоку; L, O — по Зданскому.)

Типичные креодонты. Характерные для эоцена хищные относятся к двум семействам: *Hyaenodontidae* и *Oxyaenidae*; оба эти семейства произошли, по всей вероятности, от палеоценовых арктоционид, оба они прогрессивно развивались, специализируясь в направлении того или иного образа жизни, в зависимости от разнообразия эоценовых травоядных форм, кото-

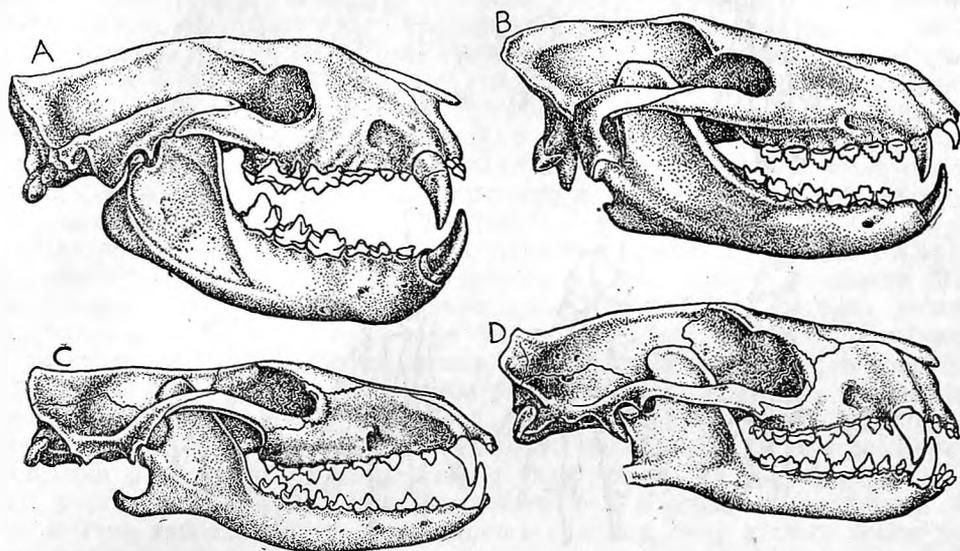


Рис. 255. Черепы креодонтов. А — *Oxyaena*. Длина черепа — 21 см. В — *Mesonyx*. Длина черепа 28 см. С — *Sinopa* (*Hyaenodontidae*). Длина черепа — около 15 см. D — *Vulpavus* (*Miacidae*). Длина черепа — около 7,5 см. (А, С — по Уоргману, В — по Скотту, D — по Мэтью.)

рые служили им добычей. В обоих семействах развились специализированные разрезающие зубы так же, как у миацид, которых мы рассмотрим ниже; но, в противоположность миацидам, когти этих типичных креодонтов помещались в расщепленных надвое дистальных фалангах.

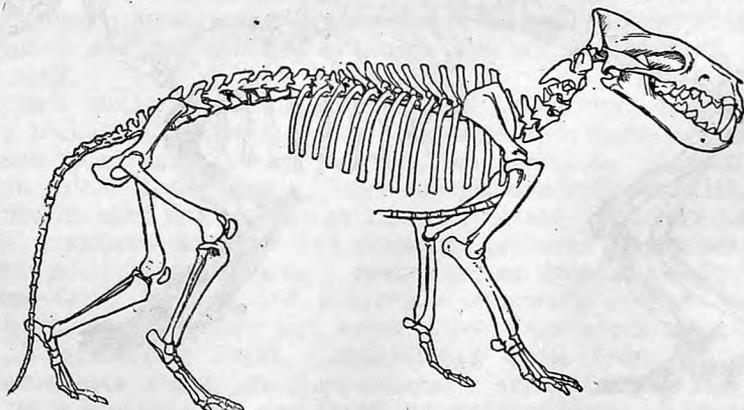


Рис. 255'. *Hyaenodon* олигоценый представитель *Hyaenodontidae*. (Из Скотта.)

Гиенодонты начинаются нижнеэоценовой *Sinopa* (рис. 254 С и 255 С), довольно маленьким, легко построенным хищным, с относительно несспециализированными зубами; высшую точку развития этой группы представляют *Hyaenodon* (рис. 255') и другие крупные и сильные нижнеолигоценые формы с тремя парами разрезающих зубов, из которых наиболее сильной является пара $\frac{M_2}{M_3}$. Добычей этим животным служили, повиди-

мому, более архаические копытные; гиэнодонты скоро исчезли. Однако в Индии и в Африке эта группа дожила до миоцена; это обстоятельство является одним из многочисленных примеров сохранения в тропических

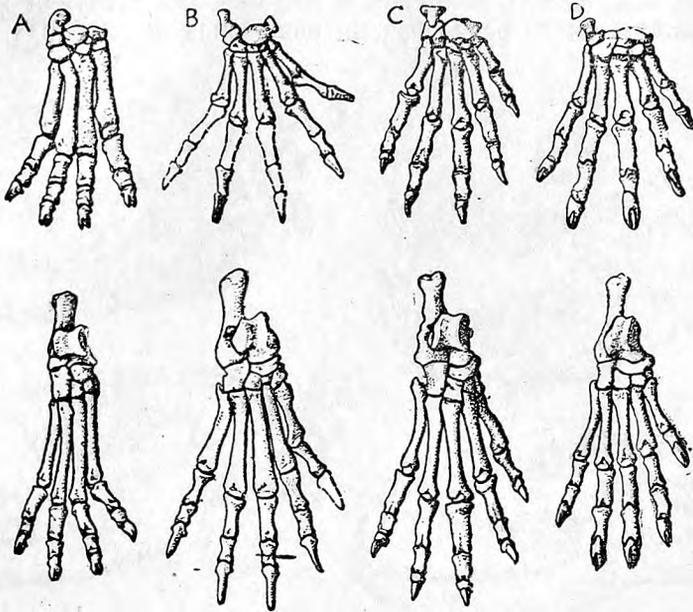


Рис. 256. Конечности у хищников: наверху — manus, внизу — pes. А — *Synprotherium*, креодонт из семейства *Mesonychidae*. В — креодонты из семейства *Miacidae*: *Vulpavus* (кисть) и *Didymictis* (стопа). С — олигоценовый *Darhoenus* из *Caniidae*. D — *Hoplophoneus* — олигоценовая саблезубая кошка. (А — по Уортману, В — по Мэтью, С — по Гэтчеру, D — по Адамсу.)

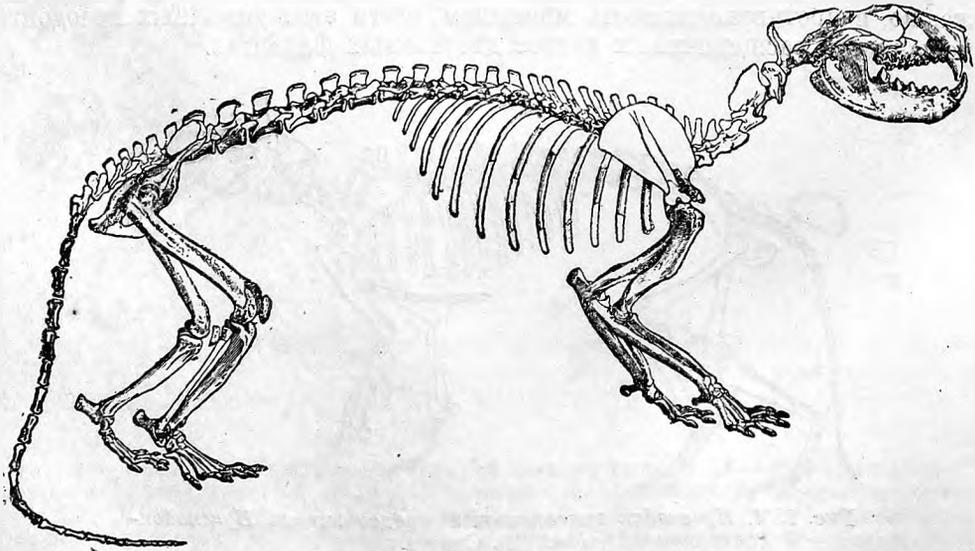


Рис. 257. *Oxyaena*, эоценовый креодонт (*Oxyaenidae*). Длина оригинала — почти (По Уортману.)

областях Старого Света тех форм, которые уже исчезли в более северных областях мира.

Более разнообразные приспособления представляют оксиэниды, у которых разрезающими зубами сделались $\frac{M_1}{M_2}$, а коренные зубы, расположен-

ные позади плотоядных, начинают исчезать. Оксигениды были, вообще говоря, животные с длинным телом, коротконогие, стопоходящие. Хотя в некоторых случаях они и достигают большой величины, но по образу жизни их, повидимому, можно до известной степени сравнивать с нынешними кунницами. *Oxyna* (рис. 254 D, 255 A и 257) из нижнего эоцена была сильным животным (по общему виду похожим на росомаху); эта форма, повидимому, была предком среднеэоценового *Patriofelis*, достигавшего величины медведя, и одной еще, более крупной, верхнеэоценовой формы, найденной в Монголии. *Limnocyon* и его родичи были небольшими хорькообразными плотоядными, а *Palaeonictis* — формой, с виду несколько похожей на кошку. Оксигениды были обычными животными в эоцене, но в конце этого периода они перестают встречаться в палеонтологической летописи, замещаясь развивающимися семействами фиссипедий.

Прогрессивные креодонты. Рассмотренные выше креодонты были господствующими формами древнетретичных времен; однако семейство *Miacidae* является более важным, с точки зрения дальнейшей истории хищных, так как это семейство дало начало фиссипедиям — хищникам последующих веков. Первый представитель миацид появился в палеоцене; в эоцене существовало значительное количество родов, каковы, например, *Didymictis* и *Vulpavus* (рис. 254 E и 255 D). Эти формы, вообще говоря, изучены довольно слабо, так как почти все они были маленькие; кроме того, имеются указания на то, что они почти всегда вели древесный образ жизни в лесах, а подобные формы редко сохраняются в ископаемом состоянии. Как это обычно наблюдается у примитивных хищных, тело и хвост были длинные, конечности — короткие, но гибкие, а первые, внутренние пальцы обеих пар конечностей несколько противопоставлялись остальным (рис. 256 B). Слуховой пузырь (*bullae tympani*) не окостеневал, а в тех случаях, когда хорошо сохранялся скелет, мы видим, что кости затылка не срастались. В противоположность остальным креодонтам, плотоядными зубами являются $\frac{P_4}{M_1}$, а дистальные фаланги не были расщеплены.

По только что указанным признакам миациды похожи на более новых хищных — фиссипедий, и, согласно общепринятому мнению, миациды являются предками хищников последующих времен. Мы отнесли этих примитивных и древних хищных, как это делается обычно, к креодонтам, но с таким же правом мы могли бы причислить миацид вместе с их потомками к фиссипедиям.

Если судить только по признакам скелета, то остается неясным, почему именно эти маленькие миациды, а не рассмотренные выше семейства, которые в эоцене достигли большего расцвета, чем миациды, должны были выжить и дать начало более новым, более совершенным формам. Надо, однако, заметить, что из всех более древних хищных только у миацид наблюдалось увеличение головного мозга, а при быстром развитии новейших типов копытных этот последний признак, с точки зрения борьбы за существование, был, должно быть, важнее, чем различные признаки зубной системы или скелета. Среди миацид более или менее ясно различается несколько типов строения. У некоторых очень примитивных форм зубы, расположенные позади плотоядных, были довольно сходны с этими последними по своему строению, но у большинства они были уплощенными раздавливающими зубами. У целого ряда форм, типичным представителем которого является *Miacis*, сохранялись все коренные зубы. Предполагают, что формы эти могут быть прямыми предками собак, а *Viverravus*, у которого сохранялись лишь два верхних коренных зуба, является представителем группы, от которой, быть может, произошли виверры. Многие верхнеэоценовые рода, большей частью мало изученные, повидимому, представляют почти незаметные переходы ко многим из примитивных олигоценовых ветвей фиссипедий. [Если это так, то *Fissipedia* теряют значение единой группы.]

Фиссипедии. Таким образом, от только что описанных маленьких, но обладавших сравнительно большим головным мозгом, креодонтов произо-

шли *Fissipedia* — господствующие хищные олигоцена и более поздних времен. От большинства креодонтов фиссипедии легко отличаются тем, что плотоядными зубами у них всегда являются $\frac{P_4}{M_1}$, когтевые фаланги никогда не расщеплены и не уплощены, слуховой пузырь обычно окостеневает, а в запястьи *scaphoideum*, *lunatum* и *centrale* срастаются в одну кость; но от своих предков, миацид, они отличаются лишь двумя последними признаками.

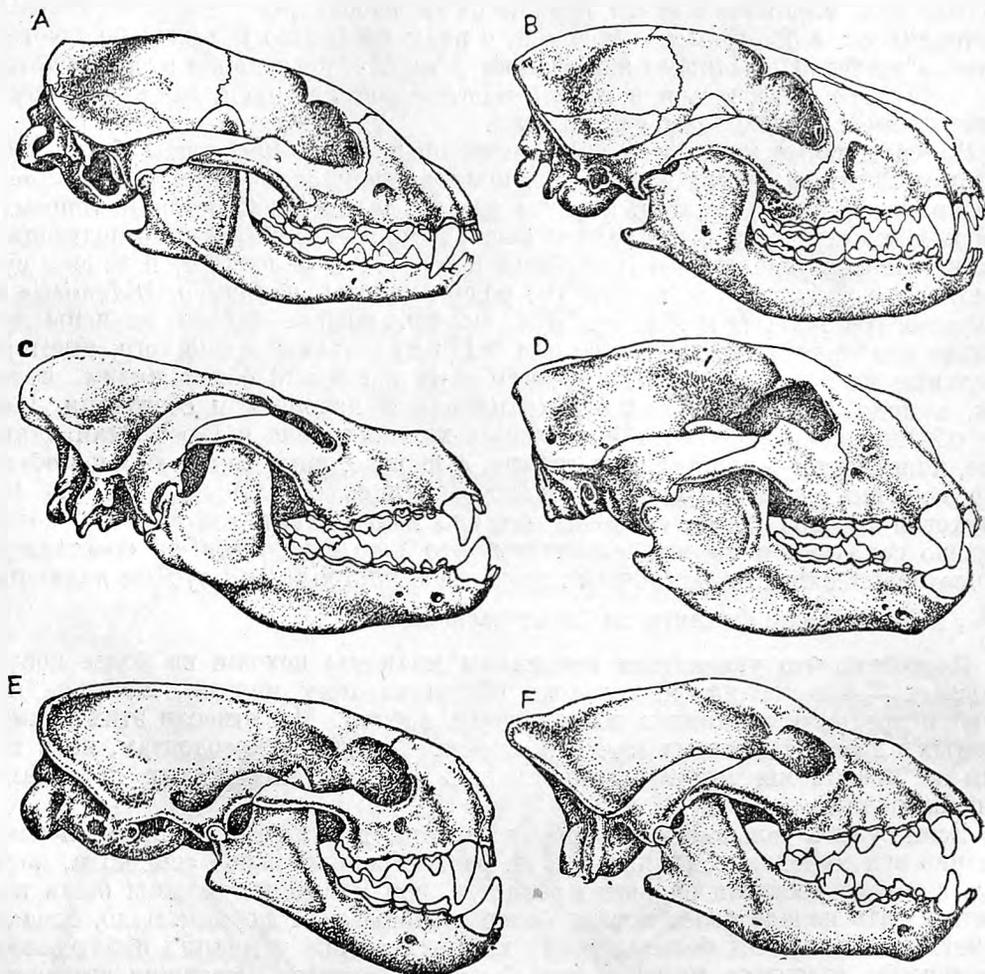


Рис. 258. Черепа хищных подотряда *Fissipedia*. *A* — *Cynodictis*, примитивный представитель *Fissipedia* из олигоцена. Оригинал имеет длину более 8 см. *B* — *Cynodesmus*, олигоценовый представитель семейства *Canidae*. Оригинал имеет длину более 13 см. *C* — *Hemicyon* из миоцена, форма, промежуточная между собаками и медведями. Череп имеет длину около 33 см. *D* — *Arctotherium*, американский медведь из плейстоцена. Длина черепа около 33 см. *E* — *Mustela robusta*, английская плейстоценовая куница. Длина черепа около 7,3 см. *F* — *Nyctena variabilis*, верхнетретичная глена из Китая. Длина черепа около 23 см. (*A* — по Скотту, *B* — по Мэтью, *C* — по Фрику, *D* — по Мерриаму и Стоку, *E* — по Рейнольдсу, *F* — по Зданскому.)

Верхнеэоценовые и нижнеолигоценовые фиссипедии в большинстве были еще маленькими и довольно примитивными формами, быть может, похожими на виверр по облику и по образу жизни. Типичной примитивной формой является *Cynodictis* (рис. 254 *F*, 258 *A*, 259), встречающийся в нижнем олигоцене Европы и Северной Америки. Скелет очень похож на скелет виверры или куницы. Тело было длинное и гибкое, конечности — короткие. Короткая стопа имела все пять пальцев, широко раздвинутых; пальцы были, вероятно, вооружены втяжными когтями. Последний верхний корен-

ной зуб, как у большинства более новых хищных, уже исчез. Эта форма и большинство ее современников обитали, вероятно, в лесах и отчасти вели древесный образ жизни. Обычно принято считать *Cynodictis* примитивной собакой, но по большинству основных признаков форма эта недалеко от предка всех фиссипедий, каким он вырисовывается на основании всех имеющихся у нас данных. Еще до конца олигоцена явственно обособилось несколько основных групп хищных, и к верхней части третичного периода хищные подразделялись не менее чем на семь семейств, которые продолжают существовать и ныне.

Нынешние фиссипедии могут быть подразделены на две большие группы: *Arctoidea*, куда относятся такие формы, как собаки, еноты, медведи и куницы, и *Aeluroidae*, куда относятся виверры, гиены и кошки. Палеонтология в общем подтверждает это подразделение, хотя границы между названными группами отнюдь не резкие. Сначала мы рассмотрим *Arctoidea*, которые характеризуются тем, что у них почти никогда не бывает втяжных когтей, слуховой пузырь (*bulla tympani*) образован целиком самой барабан-

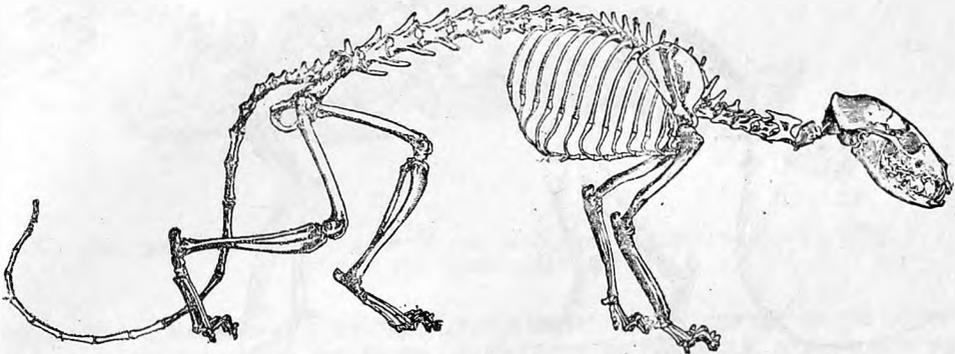


Рис. 259. *Cynodictis*, небольшой примитивный представитель *Fissipedia* из олигоцена. Оригинал имеет длину около 51 см. (По Мэтью.)

ной костью, а под пузырем в передне-заднем направлении проходит длинный канал для сонной артерии, которая снабжает кровью область черепа и головной мозг (ср. рис. 224).

Собаки. Основную ветвь группы арктоидей надо искать в семействе *Canidae*. В настоящее время оно представлено многочисленными формами собак, волков и лис; первые представители группы появляются в самом начале истории фиссипедий. Ископаемые формы весьма многочисленны, вероятно, потому, что собаки были в значительной степени обитателями открытых пространств. Это в основном бегающие наземные формы, у которых четыре пальца хорошо развиты, но первые, внутренние пальцы обеих пар конечностей редуцированы; пальцы тесно оближены друг с другом, когти тупые. Череп — длинный, слуховой пузырь в типичных случаях большой. Хорошо развита разрезающая функция плотоядных зубов, но на коренных, которых обычно сохраняется два, имеется некоторая перетирающая поверхность.

Из олигоцена и нижнего миоцена Северной Америки и Евразии известно несколько собак, например *Cynodesmus* (рис. 258 B) и *Tetrapocyon* (рис. 254 G), которые, повидимому, принадлежат к основной эволюционной линии, ведущей к ныне живущим канидам; это были маленькие и примитивные формы, у которых последний верхний коренной испытывает редукцию и совсем исчезает. Конечности у них удлинялись, *pollex* и *hallux* редуцировались, развивалась способность бегать. Вполне вероятно, что на этой, приблизительно, стадии произошло обособление нескольких ветвей, ведущих к своеобразным нынешним формам, каковы, например, *Cuon*, живущий в Индии, и *Otocyon*, встречающийся в Южной Африке. Эта последняя форма представляет интерес в том отношении, что у нее число коренных зубов вто-

рично возросло так, что она часто имеет 4 коренных зуба наверху и 5 внизу; это является одним из немногих случаев превышения, свойственного примитивным плацентарным числа зубов.

В верхнетретичные времена на равнинах северной умеренной зоны обычными хищниками были *Tomarctus* и другие *Canidae*; формы эти ведут к собаке и волку (род *Canis*, рис. 224), лисице (*Vulpes*) и другим нынешним формам. В настоящее время каниды встречаются и на трех южных материках, но до плейстоцена в южном полушарии их не было, и вполне возможно, что австралийская собака динго была завезена в Австралию человеком. Собаки являются, повидимому, древнейшими домашними животными, и остатки их обычны в неолитических стоянках; по всей вероятности, собака происходит от волка, хотя некоторые считают предком собаки шакала.

Vorophagus и *Hyaeognathus* являются представителями вымершего ответвления главной ветви собак; это — гиеноподобные собаки, жившие в плиоцене и плейстоцене. Они были крупными животными с массивной головой

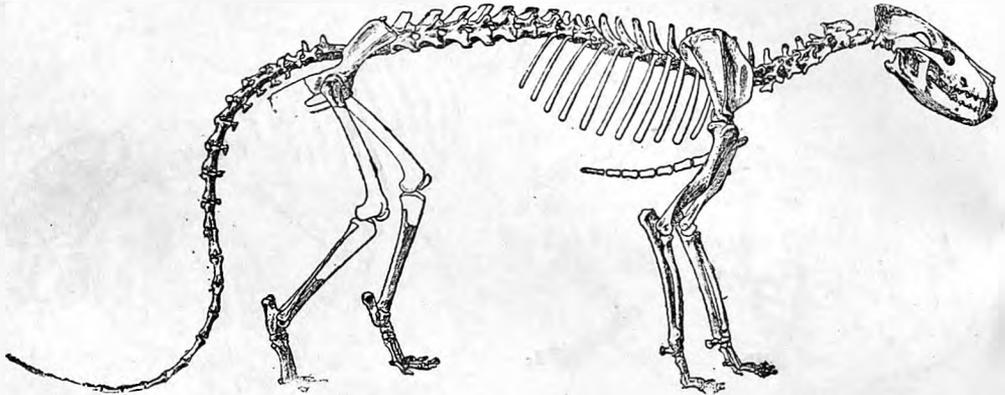


Рис. 260. *Daphoenodon*, нижнемиоценовая медведе-собака. Оригинал имеет длину около 1,5 м. (По Петерсону.)

и мощными зубами, что указывает на трупоядный образ жизни, аналогичный гиенам Старого Света.

«Медведе-собаки». *Daphoenus* из нижнего олигоцена Америки представляет интерес как древнейший представитель группы «медведе-собак», существовавших в среднетретичные времена. Форма эта была уже величиной с кайота. Нижнемиоценовый *Daphoenodon* (рис. 260), — возможно, прямой потомок предыдущей формы, — достигал величины волка, а некоторые «медведе-собаки» верхнего миоцена и плиоцена, например *Amphicyon*, по своей величине соперничали с медведями. Это были тяжело построенные формы с длинным и массивным хвостом, с короткими и сильными конечностями; каждая нога имела пять довольно широко раздвинутых пальцев. Однако, в отличие от медведей, формы эти были пальцеходящими животными. У них сохранялся полный комплект коренных зубов, которые были хорошо развиты, а разрезающая функция плотоядных зубов была редуцирована. Совершенно ясно, что эти крупные формы отнюдь не были чисто плотоядными животными. *Daphoenus* был, вероятно, близок к ветви настоящих медведей, но более новые члены этой группы в своем эволюционном развитии представляли лишь аналогию медведям.

Еноты. Канидам довольно близко родственны *Procyonidae*, типичным представителем которых является *Procyon*. Эта форма и большинство других представителей семейства — маленькие древесные животные с полустопходящими ногами и с полным числом пальцев. Проциониды питаются смешанной пищей, и хотя у них только два коренных зуба, эти последние имеют хорошо выраженную перетирающую поверхность. Плотоядные зубы утратили свою разрезающую функцию, а на верхнем из них развился гипокон. Это представляется явным отступлением от примитивной адаптации

канид к плотоядности. Однако в других отношениях проциониды являются, повидимому, лишь группой примитивных реликтовых форм, развившихся от древесных потомков собак. К проционидам обычно причисляют еще несколько форм из Центральной и Южной Америки, например кинкажу и коати. Чуть дальше от типичных собак стоит азиатская панда — *Ailurus* — более крупная наземная форма, несколько более похожая на медведя, с лучше развитыми перетирающими зубами.

Phlaocyon (рис. 254 Н) из нижнего миоцена Северной Америки стоит, вероятно, близко к предкам енотов. Животное это было весьма похоже на менее крупных собак того же времени, но отличается от этих последних тем, что у него плотоядный зуб утрачивает свой первоначальный характер, — на этом зубе развивается гипокон.

Медведи. Медведи, составляющие семейство *Ursidae*, представляют дальнейшее развитие арктоидной группы, связанное с переходом от плотоядного образа жизни к питанию смешанной и, главным образом, растительной пищей. Предки их утратили последний коренной зуб еще до того, как они перестали питаться мясом, но эта утрата компенсируется тем, что остающиеся коренные сильно вытянуты и имеют складчатую перетирающую по-

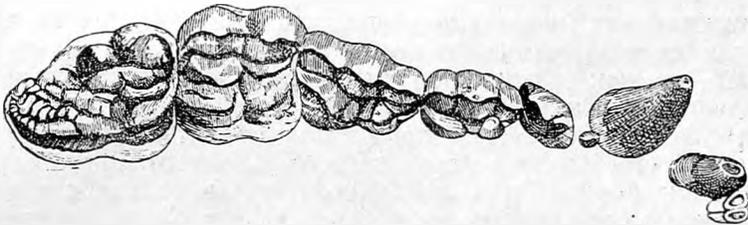


Рис. 260'. *Ailuropus*, правая часть озубления верхней челюсти ($\times \frac{2}{3}$).
(Из Буля и Пивето.)

верхность. Здесь, как у енотов, плотоядный зуб в значительной степени утратил свою режущую функцию, но гипокон не развился, а протокон передвинулся назад. В стопоходящей ноге сохраняются все пальцы. По некоторым признакам своего строения медведи представляют некоторое сходство с енотами, но по многим другим признакам они отличаются от этих последних; такими отличительными признаками являются, например, значительная величина тела, наземный образ жизни медведей и (менее важный признак) короткий хвост. Общие черты этих двух групп зависят, повидимому, от того, что обе они происходят от примитивной олигоценовой ветви.

Большинство ныне живущих медведей — бурый, серый (грizzly) и черный — образуют одну естественную группу, род *Ursus*, с которым тесно связан белый медведь; более дальними родичами являются некоторые формы из Южной Азии; еще далее отклонился от обыкновенных типичных медведей *Tremarctos*, живущий в Южной Америке. Медведи нередко встречаются в плейстоцене Евразии и Северной Америки; в Европе пещерный медведь, — гигантская раса бурого медведя, — был современником древнего человека, а в Северной и Южной Америке жил *Arctotherium* (рис. 254 К и 258 D) — короткомордый родич тремарктоса.

Большие споры вызывала история древних медведей. В этом отношении большое значение имеет редкий и слабо изученный современный тибетский род *Ailuropus* (рис. 260'). Это животное, иногда называемое «большой пандой», по многим морфологическим признакам представляется близким к предкам медведей. Оно значительно меньше настоящих медведей; зубы его еще не приняли всех признаков зубов медведя, коренные имеют более простой рисунок и менее увеличены, чем у настоящих ныне живущих медведей. К этой форме весьма близок *Nycaenarctos* (рис. 254 J) из миоценовых отложений Евразии, который, вероятно, является предком настоящих медведей. В свою очередь эта ископаемая форма произошла, вероятно, от *Hemicyon* (рис. 254 I и 258 C), известного из верхнего миоцена

Северной Америки и, повидимому, являющегося потомком примитивного олигоценового *Daphoenus*.

Мустелиды. Гораздо более дальними родичами собак являются *Mustelidae* — семейство, также относимое к *Arctoidea* и содержащее много широко известных форм, каковы вонючка, куница, барсук, росомаха и выдра. Они кажутся, — по крайней мере, при поверхностном рассмотрении, — более примитивными, чем многие из знакомых нам уже арктоидей: они остаются сравнительно небольшими животными с короткими толстыми конечностями, которые сохраняют все пальцы. Большинство продолжает жить в лесах, и многие остаются более или менее древесными; они почти всегда остаются типичными плотоядными. Неизменно плотоядный способ питания обусловил не только сохранение у большинства мустелид хорошо развитых разрезающих зубов, но также и редукцию коренных: ни у одного из современных мустелид нет более одного коренного зуба позади плотоядного зуба в каждой челюсти. У большинства форм верхний коренной зуб в своей внутренней части имеет характерное расширение с сужением («талией») между обеими половинами. Редукция коренных (а иногда также и передних предкоренных) сопровождалась укорочением лицевой части черепа.

Систематику многочисленных современных форм приходится считать не совсем установленной (некоторые предлагали разделить их на тринадцать подсемейств); палеонтологическая же история мустелид изучена сравнительно слабо, так как большинство этих форм жило, видимо, в лесах.

Родоначальные олигоценовые формы были маленькими хищными с острыми зубами; у них обычно продолжали существовать два верхних коренных зуба, а своеобразная форма первого коренного еще не развилась. Эти древнейшие формы были, повидимому, очень близки к примитивным собакам и даже к современным им предкам виверр. К миоцену, повидимому, обособились три группы: 1) группа, включающая хорьков (*Mustela*, рис. 254 L и 258 E), куниц и т. д.; это — типичные формы данной группы — маленькие, коротконогие, кровожадные хищники, и они сохранили зубы острого режущего типа; 2) росомаха (*Gulo*) и медоед Старого Света с массивными зубами — крупные формы, ведущие хищнический образ жизни; 3) большая группа, представители которой имеют зубную систему, несколько аналогичную зубной системе енотов в том отношении, что плотоядные зубы в значительной степени утратили свою разрезающую функцию, а коренные зубы становятся перегирающими (перемальвающими). Наиболее примитивными членами этой группы являются вонючки (*Mephitis* и другие); им родственны выдры (*Lutra* и другие рода), которые приспособились к водному образу жизни и питанию рыбой, одна форма сделалась даже морской, аналогичной тюленям. Барсуки (*Taxidea*, *Meles* и др.) являются формами, у которых зубная система еще менее плотоядная; на плотоядном зубе развивается гипокон.

Виверры. Вторую основную группу фиссипедий представляют *Aeluroidae*, к которым относятся виверры, гиены и кошки. Согласно общепринятому мнению, это — естественная группа; тем не менее трудно найти характерные признаки, которые были бы общими для всех входящих в нее семейств. Одним из отличительных признаков этих форм является то, что, в противоположность арктоидеям, у них барабанная кость образует лишь наружный край слухового пузыря, представляющего двойное образование, главная часть которого образована особым окостенением — *entotympanicum*.

Основную ветвь группы следует искать, повидимому, в семействе *Viverridae*, к которому относятся виверры, мангусты (ихневмоны) и многие другие формы Старого Света. Типичным представителем является *Viverra*. Это — маленькое хищное животное с длинным черепом, стройным телом, длинным хвостом и короткими ногами. У этой формы сохраняются все предкоренные зубы, но первый из них — очень маленький, и у многих родственных форм он исчезает. Плотоядный зуб хорошо развит в качестве разрезающего зуба. В каждой челюсти имеется лишь по два коренных зуба; из них

верхние имеют треугольную форму; на них никогда не развивается гипокон; второй зуб значительно меньше первого.

По озублению и по многим другим признакам типичные виверры очень близки к подсемейству *Viverravinae* семейства *Miacidae*, из креодонтов, существовавшему в верхнем эоцене; от этого подсемейства, вероятно, и произошли рассматриваемые здесь формы, и во многих случаях трудно решить, являются ли верхнеэоценовые или нижнеолигоценовые виверрообразные формы настоящими виверридами или лишь предками этих последних; трудно отличить их также и от примитивных арктоидей. Начиная с олигоцена виверриды были широко распространены в Старом Свете, хотя история их изучена недостаточно; в Америке их нет; возможно, что их проникновению в эту область препятствовало то обстоятельство, что виверры являются тропическими животными.

Гиены. *Hyenidae* (рис. 254 М и 258 F) представляют собою боковую ветвь виверр. Нынешние гиены тропических областей Старого Света — крупные, питающиеся падалью, животные с массивными и тупыми зубами, приспособленными к разгрызанию костей. Плотноядные зубы у них мощные, но из зубов, расположенных позади плотноядных, остается лишь один очень маленький верхний коренной зуб. Гиена — пальцеходящая, бегающая форма, утратившая *hallux* и *pollex* и имеющая ногтеобразные когти.

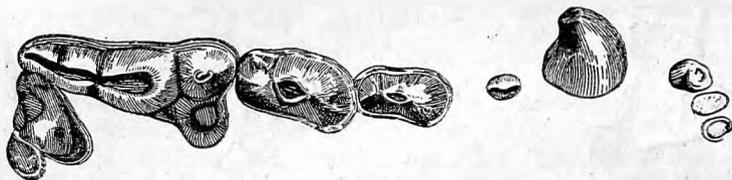


Рис. 260'. *Ictitherium*, правые верхние зубы. Натуральная величина. (По Годри.)

В современной фауне семейство это представлено пятнистой гиеной Южной и Центральной Африки и полосатой гиеной Северной Африки и Южной Азии; обе формы встречаются в европейском плейстоцене. История гиен без труда прослеживается до виверрид: гиены — молодая ветвь этих последних. *Ictitherium*, из верхнего миоцена и нижнего плиоцена, занимает промежуточное положение между этими двумя группами: приближаясь к гиенам, это ископаемое животное в то же время сохраняет полную зубную систему виверрид, и зубы (рис. 260") — не такие массивные, как у новейших форм.

К этому семейству можно условно отнести южноафриканского «земляного волка» *Proteles*, который имеет внешний облик маленькой стройной гиены. Однако это животное питается насекомыми, в связи с чем челюсти его (в полную противоположность челюстям гиен) легко построены, а зубы очень малы и однородны. «Земляной волк» представляет, очевидно, специализированную ветвь группы виверр (как и гиены), но мы пока не имеем связующих ископаемых форм.

Кошки. Семейство *Felidae*, или кошки, представляет собою самую интересную группу элуроидей; эти животные во многих отношениях являются наиболее специализированными из всех хищных. Все нынешние *Felidae* — от домашней кошки до льва и тигра — могут быть отнесены к роду *Felis*, в широком смысле. В противоположность некоторым другим хищным, например собакам, кошки не принадлежат к хорошо бегающим формам, хотя они и являются пальцеходящими; у них главное значение при ловле добычи имеет внезапный прыжок на жертву, поэтому они имеют более гибкий скелет, чем собаки, а когти у них более острые и притом втяжные. Новейшие формы утратили первый палец передней конечности, хотя первый палец задней конечности у них сохраняется. Череп сравнительно короткий и высокий. Сильно развиты клыки. Предкоренные зубы по своему морфологическому строению несколько приближаются к плотноядным, и из них фун-

кционирующими являются один верхний и два нижних (в верхней челюсти имеется еще один или два маленьких зуба). Плотоядные зубы хорошо развиты в качестве настоящих режущих образований; на верхнем имеются паракон и метастиль, а на нижнем — параконид и метаконид (пятка исчезла). Кошки — почти чисто плотоядные животные, и в их зубной системе не ос-

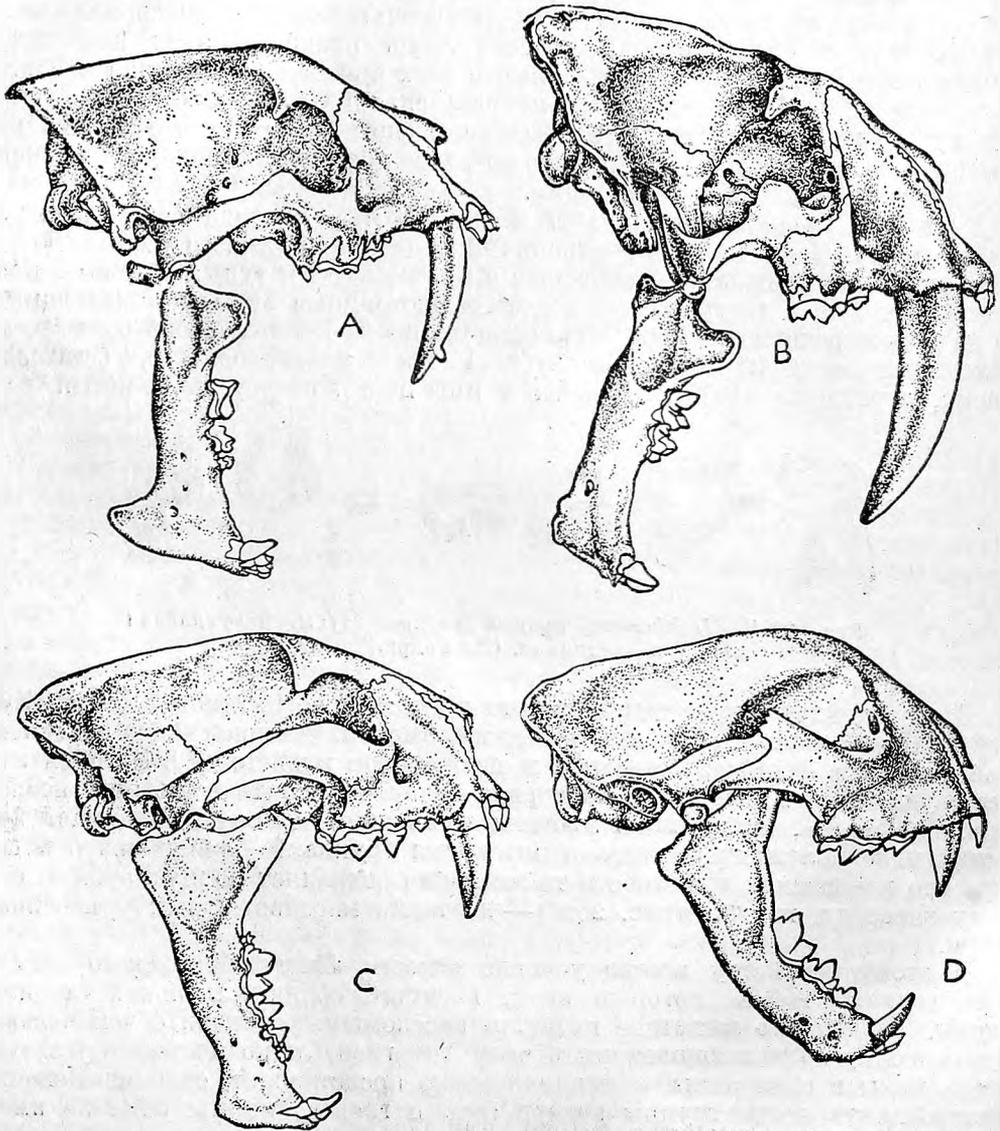


Рис. 261. Черепа саблезубых и настоящих кошек. *A* — *Hoplophonus*, олигоценовая саблезубая форма. Длина черепа — около 16 см. *B* — *Smilodon* из плейстоцена. Длина черепа — около 30,5 см. *C* — *Dinictis*, олигоценовый предок настоящих кошек. Череп имеет длину около 15,5 см. *D* — *Metailurus minor*, плиоценовая настоящая кошка. Череп имеет длину около 13,7 см. (*A*, *B*, *C* — по Мэтью, *D* — по Зданскому.)

талось никаких перетирающих плоскостей; позади плотоядного зуба сохраняется лишь один очень маленький первый верхний коренной зуб, как у гиен.

Нынешние *Felidae* могут рассматриваться как типичные формы подсемейства *Felinae*. Противоположность им представляют саблезубые «кошки» *Machairodontinae*, характерными представителями которого являются плейстоценовый *Smilodon* (рис. 254 *P* и 261 *B*) и *Machairodus* (рис. 261'). У саблезубых верхние клыки сделались чрезвычайно длинными, колющими и

режущими зубами; в связи с этим нижние клыки редуцировались, а на передней части нижней челюсти часто имеется выемка для верхнего клыка. С этой специализацией связаны некоторые своеобразные приспособления. Челюсти могли открываться почти до прямого угла; редукция восходящей ветви нижней челюсти и развитие V-образной, с высоким гребнем, задней части черепа связаны с изменением положения височного мускула. Был сильно развит сосцевидный отросток *perioticum*, к которому прикреплялись мускулы, опускающие голову. Предполагают, что саблезубые охотились преимущественно на животных с толстой кожей, каковы, например, мастодонты и слоны; при открытом положении своей пасти эти хищники кололи и резали свою жертву, которая истекала кровью и умирала. При падении на таких толстокожих животных обычный для кошек способ перегрызания шеи не мог быть действительным.



Рис. 261'. Череп *Machairodus*, из плиоцена Европы. (Из Абеля.)

Оба подсемейства могут быть прослежены до олигоцена, где эти группы представлены несколько более примитивными, но уже довольно крупными формами. У *Hoplophoneus* (рис. 261 А) мы видим все существенные признаки более новых саблезубых, хотя признаки эти еще не так сильно развиты; череп был еще не такой высокий в своей задней части, саблевидный клык был не такой длинный (хотя выемка в нижней челюсти, служащая для помещения этого клыка, была еще резко выражена), а предкоренные зубы были менее редуцированы, чем у более новых форм. Вероятным предком подсемейства настоящих кошек является олигоценовый *Dinictis* (рис. 254 N, 261 C, 262). По срав-

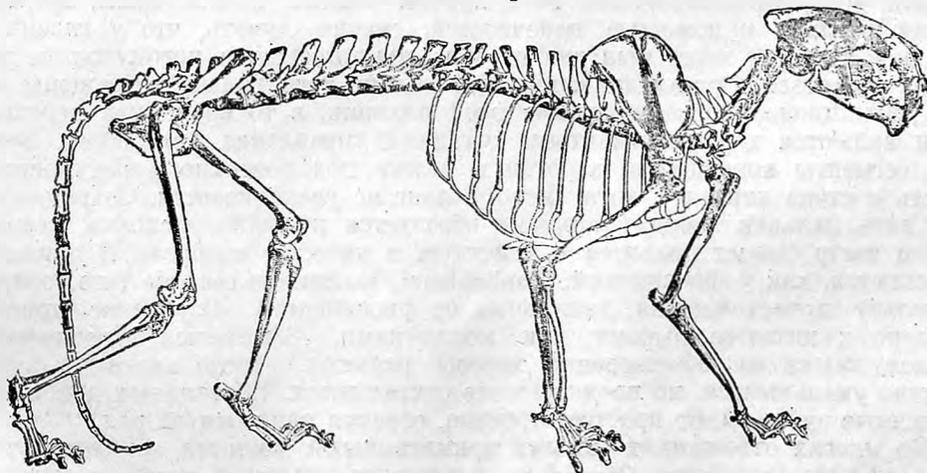


Рис. 262. *Dinictis*, олигоценовый предок кошек. Оригинал имеет длину около 1 м. (По Мэтью.)

нительно мало редуцированным щечным зубам это было более примитивное животное, чем более новые кошки, но верхний клык у этой формы был значительно больше, чем у новейших кошек (хотя он был и не так велик, как у *Hoplophoneus*); нижний клык был меньше, а вдоль переднего края нижней челюсти проходила явственная выемка для клыка верхней челюсти. Таким образом, диниктис был до известной степени саблезубым, и некоторые авторы полагали, что он, действительно, принадлежит к этой группе. Но существует ряд переходных форм, которые связывают диниктиса с но

вейшими кошками (рис. 254 O и 261 D). В подсемействе настоящих кошек имела, повидимому, место обратная эволюция: их предки, надо думать, прошли примитивную «саблезубую» стадию, но, начиная с олигоцена, мы наблюдаем редукцию верхних клыков до нормальных размеров и новое усиление нижних клыков.

Саблезубые были многочисленны и широко распространены до самого конца третичного периода: возможно, что их вымирание было связано с постепенным вымиранием крупных толстокожих копытных, какими были слоны и мастодонты, на которых охотились эти хищники, и с увеличением количества менее крупных форм, как лошади и антилопы, на которых успешнее охотились уже настоящие кошки, прокусывающие горло своим жертвам. Возможно, что более новые саблезубые охотились преимущественно на мастодонтов. В Северной Америке эти примитивные хоботные, а вместе с ними и *Smilodon*, существовали до конца плейстоцена. В Европе же мастодонты исчезли в начале ледникового периода, и саблезубые вымерли там также сравнительно рано.

Подавляющее большинство нынешних кошек живет в Восточном полушарии. Это, быть может, объясняется сравнительной малочисленностью крупных травоядных животных и в Северной и в Южной Америке; в плейстоцене же, когда в Северной Америке было больше крупных травоядных, там наряду с саблезубыми жила крупная форма, похожая на льва.

Историю семейства кошек в настоящее время не удастся проследить за пределами олигоцена. Несомненно однако, что группа эта возникла задолго до конца эоцена, так как, в то время как другие нижнеолигоценовые фиссипедии почти во всех случаях были небольшими и примитивными животными, современные им кошки не только достигли довольно значительных размеров и высокой специализации, но уже распались на две рассмотренные нами группы.

Ластоногие. Последнее подразделение отряда хищных представляют *Pinnipedia* — ластоногие, к которым относятся водные хищные. Тюлени и моржи, в противоположность всем прочим водным позвоночным, плавают исключительно с помощью конечностей; можно думать, что у наземных предков тюленей хвост был значительно редуцирован, а потому он не мог снова развиться в орган движения. Обе задние ноги тюленей обращены назад, функционально заменяя хвостовой плавник, в то время как передние ноги являются хорошо развитыми органами управления движением. Верхние сегменты конечностей коротки и лежат под поверхностью туловища. Кисть и стопа длинные, хотя число фаланг не увеличивается. Сохраняются все пять пальцев, между которыми образуется кожная перепонка; первый палец часто бывает сильным и действует в качестве водореза. В запястье срастаются, как у фиссипедий, *scaphoideum*, *lunatum* и *centrale* (что говорит в пользу происхождения ластоногих от фиссипедий). Озубление приспособлено к питанию рыбами или моллюсками. Замечается исчезновение резцов, клыки же обыкновенно хорошо развиты. Число коренных зубов обычно уменьшается, но предкоренные сохраняются. Плотоядных зубов нет, и щечные зубы имеют простое строение, образуя однородный ряд.

Во многих отношениях самыми примитивными формами являются ушастые тюлени (семейство *Otariidae*), к которым относятся котик и морской лев. У этих животных имеются наружные уши, и задние ноги сохраняют еще достаточную гибкость, чтобы выдвигаться вперед для передвижения по суше. Щечные зубы имеют только по одному бугорку и обычно лишь по одному корню. Представители семейства известны уже из нижнемиоценовых отложений, где *Allodesmus* является довольно примитивной формой. Почти все известные ископаемые этой группы найдены на побережье Тихого океана, где, повидимому, и была древняя родина этого семейства.

Ответвлением этой группы является семейство моржей, представитель которого *Odobenus* живет в северных морях. По морфологическим признакам он представляется близким к ушастым тюленям, но морж крупнее и неуклюжее этих последних, лишен наружных ушей, а зубная система его

приспособлена к питанию моллюсками. Имеются огромные верхние клыки, лишенные корней, остальные же зубы в большинстве своем маленькие и в некоторых случаях рано выпадают, причем остаются лишь немногие массивные предкоренные, служащие для раздавливания раковин. Древнейшие формы, из которых можно упомянуть верхнемиоценового *Prorosmarus*, были несколько примитивнее и ближе к ушастым тюленям.

Phocidae — безухие тюлени — в настоящее время являются самыми многочисленными из ластоногих. Они представляют более полное приспособление к водной жизни. Задние ноги совершенно не могут поворачиваться вперед. Однако, в противоположность ушастым тюленям, у щечных зубов безухих тюленей обычно бывает по два корня, и эти зубы имеют дополнительные бугорки.

Подобно двум другим группам, безухие тюлени могут быть прослежены до миоцена. Но более древняя часть родословной ластоногих остается пока неизученной. Высказывалось предположение, что они произошли непосредственно от эоценовых креодонтов. Но многие черты строения говорят за то, что предками их являются примитивные фиссипедии, по всей вероятности, — группы арктоидей. Возможно, что когда прибрежные отложения олигоцена будут изучены лучше, удастся найти образцы промежуточных форм, иллюстрирующих переход от наземного образа жизни к жизни в воде и к питанию рыбой.

[В верхнетретичных отложениях Западной Сибири, возраст которых, повидимому, не древнее верхнего миоцена, найден скелет своеобразного водного млекопитающего — *Semantor*. Сохранилась лишь задняя половина скелета, по строению которой *Semantor* занимает промежуточное положение между ластоногими (тюленями) и фиссипедиями (выдрами). Форма эта не может считаться предком остальных семейств ластоногих, так как в верхнем миоцене существовали, несомненно, все семейства этого отряда. Но, во всяком случае, она показывает путь, по которому могла идти эволюция ластоногих].

АРХАИЧЕСКИЕ ГРУППЫ КОПЫТНЫХ

К копытным млекопитающим могут быть отнесены почти все более или менее крупные травоядные представители этого класса. Название это, однако, не вполне удачно, так как наряду с типичными формами — лошастью, быком и другими, имеющими копыта, — к отрядам копытных причисляют некоторых животных с хорошо развитыми когтями и даже таких чисто водных животных, какими являются морские коровы.

Копытные не представляют собой одной естественной группы: нет сомнения в том, что копытность развилась самостоятельно в различных филогенетических линиях.

Несмотря на искусственность такого объединения, примитивные плацентарные различных групп, развиваясь в крупных травоядных, испытывают определенные аналогичные изменения строения — изменения главным образом в зубной системе и в локомоторном аппарате.

Зубы копытных. Примитивная зубная система древнейших плацентарных не была приспособлена для чисто травоядного способа питания: зубы с низкими коронками и острыми бугорками не были органами, способными к тщательному пережевыванию листьев, зерен или травы до прохождения этой пищи в пищеварительный канал; поэтому развитие на зубах большой перетирающей поверхности было явной необходимостью для травоядного. Первоначально треугольные верхние коренные зубы начали принимать четырехугольную форму, что обычно достигалось развитием — в задней части зуба — гипокона, и в результате получался зуб с четырьмя главными бугорками, на котором было еще два промежуточных бугорочка; роль этих последних была изменчива (рис. 227 В и 228). На нижних коренных зубах исчез параконид, а пятка приподнялась, — получился зуб, на котором талонид и трипонид имели одинаковую высоту, и каждый из них нес по два из основных четырех бугорков, каковыми здесь являются: протоконид, метаконид, гипоконид и энтоконид.

Первоначально острые бугорки обычно притупляются, превращаясь в низкие выпуклости; таким образом возникает бунодонтный тип зубов, наблюдающийся у многих древних копытных (рис. 268 А, В и др.) и существующий в усилившейся форме у свиньи. В большинстве групп произошли дальнейшие изменения. Эти последние иногда состояли в том, что отдельные бугорки удлинялись в изогнутые в виде полумесяца гребни, которые в наиболее характерном развитии наблюдаются на так называемых селенодонтных (лунчатых) зубах многих парнопалых копытных: верблюдов, оленей и быков (ср. рис. 304 А, В, С и др.). Чаще, однако, происходило соединение соседних бугорков, вследствие чего на зубах возникали разнообразно расположенные гребни, или лофы (такой тип зубов называется лофодонтным). В лофодонтном верхнем коренном зубе (рис. 229) наиболее обычными являются три лофа: 1) эктолоф, образующий наружную стенку зуба, соединяющий паракон с метаконем и часто имеющий W-образный контур (если снаружки от бугорков между ними развиваются стили); 2) протолоф, который включает протокон и протоконюль; 3) металоф, образованный таким же образом из гипокона и метаконюля. Иногда существуют различные вторичные соединения этих гребней, а в некоторых случаях разви-

ваются добавочные ответвления и гребни. Иногда развиваются поперечные гребни, но нет эктолофа (например у примитивных хоботных). В других случаях, наоборот, развивается лишь эктолоф, а на внутренней части жевательной поверхности остаются изолированные округленные бугорки; такой тип коренного зуба называется бунолофодонтным (он наблюдается у титанотериев, халикотериев и у других) (см. рис. 288 G и H). В нижних зубах обычное явление представляют сохранение и усиление двух V-образных гребней первоначального треугольного рисунка (рис. 289). Эти гребни подвергаются разнообразным видоизменениям; они могут приобретать форму полулуния или развиваться в два крючкообразных гребня, которые иногда превращаются в два поперечных лофа, очень похожие на лофы, существующие в некоторых случаях на верхних зубах.

Перетирающие пищи, связанное с тем, что поверхности противоположащих друг другу зубов трутся одна о другую, вызывает значительное изнашивание зубов; это изнашивание весьма возрастает тогда, когда вместе с пищей, например травой, животное захватывает очень твердые земляные частицы. Поэтому нет ничего удивительного в том, что, хотя многие древние формы имели низкоронковые, брахиодонтные коренные зубы, у многих копытных развивается высокоронковый призматический тип печных зубов; такой зуб, прежде чем он будет истерт до самых корней и придет в негодность, способен выполнить весьма значительное количество работы перетирания.

Прослеживая этот процесс эволюции гипсодонтных зубов, мы видим, что в строении этих последних значительное участие принимает цемент, развитие которого первоначально ограничивалось корнями зубов. Если бы построение зуба с высокой коронкой достигалось просто значительным удлинением первоначальных гребней и бугорков, то в результате получился бы ряд тонких, параллельных друг другу, столбиков, ломких, со множественностью щелей. Высокая коронка могла получиться и другим путем, — могла в колоссальной степени увеличиться толщина расположенной над корнем массы дентина, причем бугорки могли оставаться поверхностными образованиями. Однако такой способ образования высоких коронок наблюдается, вообще говоря, редко; впрочем, он существовал у некоторых архаических и сравнительно скоро вымерших млекопитающих. Совершенно иной способ образования высоких коронок наблюдается во многих группах млекопитающих; у них сильное развитие получает цемент, который сплошь покрывает зуб до его прорезания и заполняет все углубления между гребнями. Таким образом получается прочное образование — гипсодонтный зуб, который в процессе работы снашивается; на жевательной поверхности мы видим все три элемента, образующих зуб: дентин — внутри гребней, эмалевый слой — по их краям, а цемент — между гребнями.

Увеличение жевательной поверхности может быть достигнуто также и удлинением ряда перетирающих (перемалывающих) зубов. Это может быть осуществлено увеличением отдельных зубов, и, действительно, во многих случаях (например у лошадей) коренные зубы более новых форм длиннее, чем коренные более древних. Однако гораздо чаще увеличение жевательной поверхности получается вследствие того, что предкоренные зубы (которые обыкновенно бывают вначале маленькими) расширяются и присоединяются в функциональном отношении к перетирающему ряду коренных зубов. Прогрессивное увеличение жевательной поверхности предкоренных зубов происходило в целом ряде самостоятельных филогенетических ветвей; в некоторых случаях (например у лошадей) все предкоренные зубы, за исключением первого, по своему морфологическому строению стали почти тождественными коренным зубам (см. рис. 288 A и B).

Захватывание пищи является функцией передней части зубной системы. Для несения этой функции обычно сохраняются резцы; это мы видим, например, у лошади. Однако верхние резцы иногда исчезают (например у коровы), и их функционально заменяет верхняя губа или особое роговое образование. В тех или иных случаях мы встречаемся с различными дру-

тими видами специализации; например у южноамериканских копытных бывают сильно увеличенные долотообразные резцы. Клыки часто утрачивают свою функцию, редуцируются или исчезают; в большинстве групп копытных мы наблюдаем свободный от зубов промежуток, или диастему, которая развивается между передней группой захватывающих зубов с одной стороны, и щечным рядом перемалывающих зубов — с другой.

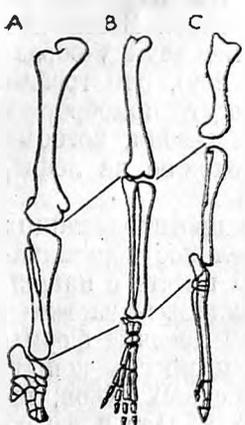


Рис. 263. Задние конечности слона, опосума и лошади. Изменения в соотношениях размеров сегментов конечностей от примитивного состояния (B) до (C) до типа ноги быстро бегающего копытного с короткой бедренной костью и с длинными метаподиями и до (A) тяжеловесного типа с длинной бедренной костью и с короткой широкой стопой. (Главным образом по Грегори.)

Крупные плотоядные всегда питались главным образом мясом современных им копытных. Во многих группах этих последних мы наблюдаем развитие таких защитных приспособлений, как рога или подобные им образования. Иногда развиваются большие колющие клыки (особенно у древних форм). Лучшей защитой, однако, служит, вообще говоря, бег, и характерным признаком копытных является быстрая локомоция, которая дает возможность и убежать от врагов и переходить из одного местообитания в другое.

Конечности копытных. Наиболее типичные копытные имеют удлинненные конечности, и кости этих последних обычно бывают тонкими. У быстро бегающих форм плечевая и бедренная кости короткие, что обуславливает быстрое движение мускулов, а второй сегмент конечностей значительно удлинен (рис. 263). В связи с этим удлинением часто наблюдается процесс редукции локтевой кости и малой берцовой, и тогда всю тяжесть тела несут лучевая и большая берцовая кости.

Процесс этот, однако, никогда не доходит до полного исчезновения этих костей, так как, во-первых, к ним прикрепляются важные мускулы и, во-вторых, они образуют важные сочленения с другими костями; поэтому концы этих костей обычно сохраняются, но срастаются с другими костями. Сегменты конечностей почти лишены способности ротации (вращения); движение начинает ограничиваться передне-задней плоскостью, но зато становится весьма эффективным. У большинства копытных запястье (и предплюсна) — чередую-

щется типа: сочленения элементов запястья друг с другом и с метаподиями располагаются так, что каждый функционирующий палец упирается не менее, чем в два из трех дистальных карпальных элементов. На astragalus (рис. 264) обычно развивается округлая верхняя поверхность с глубокой бороздкой; по этой поверхности большая берцовая кость скользит без опасности вывиха.

Примитивные плацентарные были, по всей вероятности, более или менее стопоходящими животными. С развитием более быстрой локомоции метаподии стали приподыматься над почвой, что привело к пальцеходящему типу. С дальнейшим усилением скорости приподымались и самые пальцы и возникает такое положение, при котором животное касается земли лишь кончиками пальцев; такой тип называется котеходящим. Развиваются копыта, что дает более прочную опору; при этом концевая фаланга пальца расширяется и окружается спереди и с боков толстым ногтеобразным видоизменением первоначального когтя, а роговая подошва, покрывающая подушку из эластической ткани, защищает плоскую нижнюю поверхность.

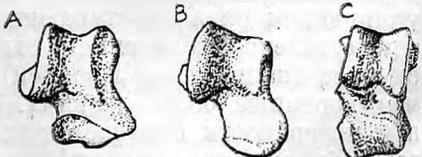


Рис. 264. Astragalus у эоценовых копытных: A — *Heptodon* из отряда *Perissodactyla*. B — *Phenacodus* из отряда *Condylarthra*. C — *Homacodon* из отряда *Artiodactyla*. (A, B — по Осборну, C — по Маршу.)

Ясно, что в эволюционном процессе развития ноги когтеходящего типа более короткие боковые пальцы понемногу перестают касаться земли и становятся нефункционирующими. Вслед за этим у большинства форм вполне естественно происходила редукция этих боковых пальцев, а средние пальцы прогрессивно усиливались. Первыми испытывали редукцию *hallux* и *pollex*, так как эти пальцы коротки, а кроме того, они первоначально отклонялись под некоторым углом от остальных пальцев. После этой стадии мы наблюдаем два типа редукции. У большинства копытных (в частности, у предков лошадей) самым длинным был третий палец, и через него проходила ось симметрии ноги (мезаксонический тип). У таких форм пятый палец обычно исчезал, и, таким образом, оставалось три пальца; дальнейшее усиление среднего пальца и редукция боковых привела к развитию однопалости у современных лошадей (рис. 287, 296, 297). У других копытных (в частности, у предков быка и свиньи) третий и четвертый пальцы первоначально имели одинаковую длину, и ось симметрии проходила между ними (параксонический тип). Как и у мезаксонических копытных, *pollex* и *hallux* обычно исчезают, и многие формы оказываются четырехпальными. Нередко, однако, два средних пальца увеличивались, а боковые уменьшались или исчезали, что приводило к развитию двухпалых форм. Расщепленное копыто быка или оленя представляет собою, конечно, два сближенных друг с другом пальца (рис. 307, 309, 312).

Одновременно с редукцией пальцев обычно происходили изменения в метаподиях. У быстро бегающих форм имело место значительное удлинение этих элементов, что обуславливало развитие третьего сегмента конечностей, а это благоприятствовало дальнейшему совершенствованию способности бегать и скакать. Вместе с редукцией пальцев обычно редуцируются их метаподии. Метаподии утраченных пальцев нередко бывают представлены так называемыми грифельными косточками (например у лошади); иногда метаподии бывают неполные, хотя сохраняются маленькие нефункционирующие рудименты пальцев. У прогрессивных форм параксонических копытных иногда срастаются в одну кость два главных метаподия; такая кость называется *os saepeon*.

Во время бега типичных копытных толчок вперед дают главным образом задние ноги; сотрясение, получающееся при опускании ног на землю, выдерживают главным образом передние конечности. Ключица обыкновенно отсутствует, и это освобождает тело от всякого жесткого соединения с передними конечностями, вследствие чего толчок передается эластическим мускулом, охватывающим тело между лопатками.

Иные локомоторные приспособления наблюдаются у тяжеловесных копытных, например у слонов; в отношении локомоции эти животные до известной степени сравнимы с динозаврами. У этих тяжеловесных животных ноги становятся большими, прямыми, столбообразными, причем бедренная и плечевая кости у них длинее, чем кости второго сегмента (рис. 263 С), вследствие чего действие мускулов является мощным, но не быстрым. Метаподии удлиняются незначительно; обычно сохраняются все пальцы, расположенные полукругом: по всей вероятности, эти пальцы у ископаемых форм помещались, как у ныне живущего слона, в толстой подушке. Таз принимает такую форму, при которой головка бедренной кости оказывается под ним, а не сбоку; в связи с изменением положения мускулов подвздошные кости обычно разрастаются латерально в крыловидные расширения.

Классификация копытных. Термином «копытные» охватывается, как мы уже отметили, огромное количество разнообразных форм. Большинство нынешних форм относится к отрядам — к мезаксоническим непарнопалым, *Perissodactyla*, и к параксоническим парнопалым, *Artiodactyla*; эти два отряда представлены на северных материках многочисленными формами, начиная с эоцена. Слоны, даманы и морские коровы являются дожившими до нашего времени представителями древней африканской группы полукопытных (*Subungulata*). Кроме того, имеется некоторое число совершенно

вымерших групп, которые мы рассмотрим в дальнейших разделах этой главы.

В меловых отложениях остатки копытных не найдены, но надо полагать, что развитие копытных из примитивных плацентарных происходило в конце мезозоя. В пользу этого говорит то обстоятельство, что уже в палеоцене широкое распространение имели в Евразии и Америке три самостоятельных типа архаических копытных. Эти древние формы распределяются между тремя отрядами: 1) *Condylarthra* — группа палеоценовых и эоценовых животных, к которой относится ряд примитивных форм и которая, быть может, близка к предкам многих более новых форм копытных; 2) *Amblypoda* — группа, вымершая уже в эоцене, но бывшая в течение некоторого времени самым заметным отрядом копытных; 3) *Notoungulata* — группа, в северных областях представленная немногими рано вымершими формами, но в кайнозое Южной Америки достигшая изумительного развития.

Отряд *Condylarthra* — содержит некоторое количество примитивных палеоценовых и эоценовых копытных. Наилучше изученным представителем

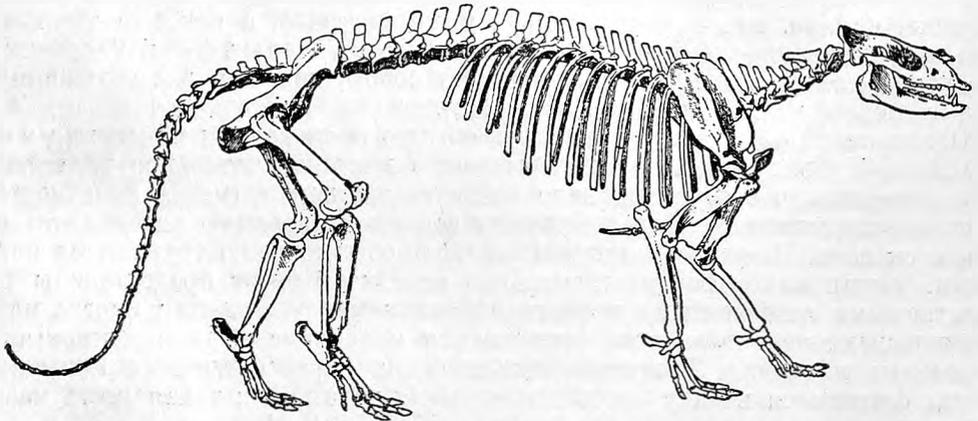


Рис. 265. *Phenacodus*, примитивное копытное (*Condylarthra*). Оригинал имеет длину около 1,7 м. (Из Осборна.)

этой группы является *Phenacodus* из нижнего эоцена Северной Америки и Европы (рис. 265, 266, 268 А, В и 269). Это копытное достигало довольно значительной для своего времени величины: крупнейший вид имел размеры тапира. По общему виду животное это было похоже скорее на хищное, чем на копытное; хвост у него был длинный, а короткие конечности имели совершенно примитивное строение. Лучевая и большая берцовые кости имели приблизительно такую же длину, как плечевая и бедренная; локтевая и малая берцовая оставались нередуцированными. Металодии были удлинены незначительно; присутствовали все пять пальцев, хотя (как это бывает у мезаксонических форм) третий палец был несколько длиннее и сильнее остальных. Кости запястья имели рядовое расположение: каждый дистальный элемент лежал прямо под проксимальным, в противоположность большинству копытных, у которых карпальные элементы имеют чередующееся расположение. Ключица, однако, уже исчезла; был один определенно характерный для копытных признак — на тупых концевых фалангах, несомненно, имелись копыта.

По черепу эти животные опять-таки были похожи на креодонтов; череп был длинный и низкий, глазницы были открыты сзади, был развит сагиттальный гребень, что связано с чрезвычайно незначительными размерами головного мозга. Зубная система была полная, клыки оставались большими, а диастема была незначительная. Однако щечные зубы были уже отчасти приспособлены к травоядному, а не к плотоядному образу жизни. Коренные зубы находились на бунодонтной стадии. Как на верхних, так и на нижних коренных зубах было по шести бугорков, так как на верхних

зубах уже развился гипокон, а на нижних коренных еще продолжал существовать параконид. Предкоренные зубы были еще сравнительно простые; последний нижний предкоренной приобрел уже облик коренного зуба, но из верхних предкоренных ни один в своем развитии не пошел дальше трехбугорчатой стадии.

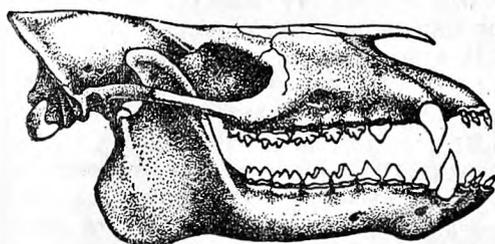


Рис. 266. Череп *Phenacodus* (*Condylarthra*). Длина — около 23 см. (По Копу.)

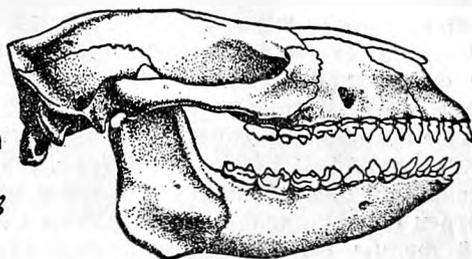


Рис. 267. Череп *Hyopsodus*. Длина — около 7 см. (По Мэтью.)

Прежде думали, что эта интересная форма была предком более новых копытных, особенно — непарнопалых. Но она появляется слишком поздно и имеет слишком большие размеры для того, чтобы быть родоначальной формой; кроме того, некоторые из ее признаков (например рядовое расположение карпальных костей) едва ли могли бы оказаться у предка более новых копытных. В палеоцене Северной Америки встречается *Tetraclaenodon*, который, кажется, был прямым предком фенакодуса. Это несколько

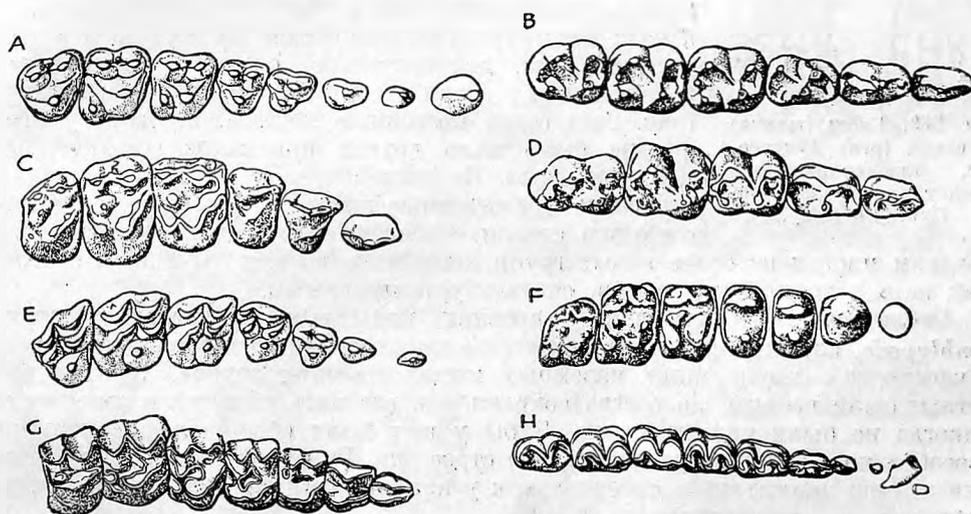


Рис. 268. Щечные зубы у *Condylarthra* и *Litopterna*. А, В — правые верхние и левые нижние щечные зубы *Phenacodus*, из отряда *Condylarthra* (приблизительно $\times 5/6$). С, D — *Hyopsodus* (приблизительно $\times 3/2$). Е — правые верхние зубы *Meniscotherium* (приблизительно $\times 5/4$). F — правые верхние зубы *Didolodus*, примитивного представителя *Litopterna* (приблизительно $\times 5/4$). G, H — правые верхние и левые нижние зубы *Diadiaphorus*, прогрессивного представителя *Litopterna* (почти в натуральную величину). (А, В, С, D, Е — по Мэтью; F, G, H — по Амегино.)

менее крупная форма имела более примитивную зубную систему, а на ногах у нее были, повидимому, довольно широкие когти вместо копыт. Нижнеэоценовый *Ectocion* имел зубную систему, близкую к озублению непарнокопытных, хотя он не был предком *Perissodactyla*.

От только что упомянутых форм во многих отношениях отличался *Hyopsodus* (рис. 267 и 268 С и D) — форма, величиною с ежа, обычная в Северной Америке на протяжении всего эоцена. Довольно примитивный по строению

череп и по зубной системе, гиопсодус был несколько сходен с некоторыми насекомоядными или лемурами. Диастемы не было, но клык был редуцирован, и зубы имели одинаковую высоту. Коренные зубы были бунодонтного типа, характерного для многих примитивных копытных. Примитивными были также снабженные когтями дистальные фаланги и короткие ступни с раздвинутыми пальцами. Вполне возможно, что эта форма вела полудревесный образ жизни. Несмотря на эти факты, ее следует причислить к *Condylarthra*, а не к насекомоядным или приматам, к которым относят эту форму некоторые исследователи. Палеоценовый родич этой формы — *Mioclaenus* — известен главным образом по щечным зубам, которые имеют острые бугорки и похожи на соответствующие зубы древнейших креодонтов.

Маленький *Meniscotherium* (рис. 268 E) из верхнего палеоцена и нижнего эоцена Северной Америки является представителем третьей группы кондилартра и обнаруживает своеобразную комбинацию признаков. Коренные зубы этой формы были прогрессивного строения — селенодонтные. Ноги были короткие и толстые, как у фенакодуса, но вместо копыт были, повидимому, развиты когтевидные образования (как у гиопсодуса). Таксономическое положение этой странной формы остается далеко не ясным. Высказывалось предположение о ее родстве с даманами Старого Света или с некоторыми копытными Южной Америки.

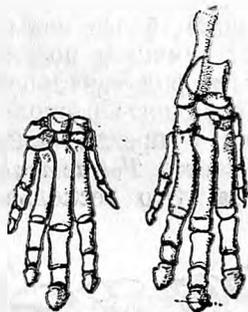


Рис. 269. Кисть (manus) и стопа (pes) *Phenacodus*, нижнеэоценового представителя *Condylarthra*. (По Копу.)

Нет сомнения в том, что кондилартры представляют собою группу весьма примитивных копытных. Зубы их в общем были явственно приспособлены к травоядному питанию, но обстоятельство, что зубы имели низкие коронки и что они принадлежали к бунодонтному типу, указывает на то, что эти животные были, действительно, очень примитивными травоядными. Повидимому, только у фенакодуса (рис. 269) были настоящие копыта, но даже у этой формы было мало других признаков, характерных для копытных. Не лишено вероятия предположение, что более примитивные кондилартры (однако не фенакодус) стояли совсем близко к непосредственным

предкам многих из более новых групп копытных, но при нынешнем состоянии наших знаний это нельзя считать установленным.

Амблиподы. Вторую группу древних копытных представляет отряд *Amblypoda*, который содержит некоторые высокоспециализированные формы, в частности — крупнейших наземных млекопитающих эоцена. У этих животных были копыта, но всегда сохранялись все пять пальцев, и конечности никогда не были удлинненными. Зубы у них были обычно лофодонтными, своеобразного (хотя и варьирующего) строения. Головной мозг был маленький и имел примитивное строение, как у кондилартра (и у большинства древнейших млекопитающих).

Довольно характерной примитивной формой была *Pantolambda* (рис. 270 A, 271 A, 272 A, 273 A и B) из верхнего палеоцена Северной Америки. Эта форма была уже удивительно велика для своего времени, она была величиною с овцу. Череп был длинный и низкий; присутствовали все зубы, а клыки были большие и служили, повидимому, для защиты. Треугольные верхние коренные зубы имели три главных бугорка V-образной формы, а на нижних коренных зубах было два V-образных гребня. Хвост был длинный, конечности — короткие и толстые, пальцы — короткие и раздвинутые. Вообще говоря, скелет сохраняет много примитивных признаков.

Другая североамериканская палеоценовая форма — *Periptychus* — была такой же величины, как пантоламбда, родичем которой она является. Форма эта имеет, однако, совершенно иную зубную систему: коренные зубы ее были более примитивные, так как они были бунодонтные, но внутренняя сторона верхних коренных зубов у *Periptychus* расширилась вследствие того, что к протокову присоединился не только гипокон (сзади), но и

большой протостиль (спереди) (рис. 274). Самые маленькие и древнейшие представители того семейства, к которому принадлежит периптихус, были не крупнее крысы; они слабо изучены, но возможно, что они стоят близко к основанию ветви амблипод.

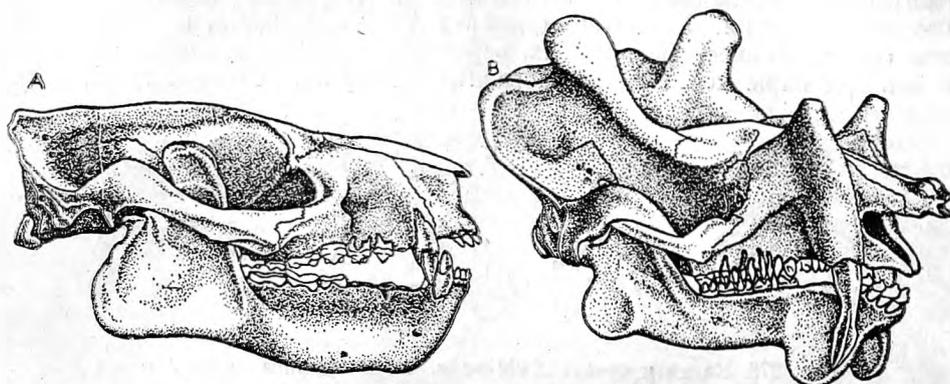


Рис. 270. Черепа *Amblypoda*. А — *Pantolambda bathmodon* из палеоцена. Длина черепа — около 15 см. В — *Uinatherium* из верхнего эоцена. Длина черепа — около 76 см. (А — по Осборну, В — по Маршу.)

Одну из дальнейших стадий эволюционного развития представляет *Coryphodon* (рис. 271 В, 272 В, D, 275), который появился в верхнем палеоцене и был обычным млекопитающим в нижнем эоцене Северной Америки и Европы. По величине и строению корифодон напоминает гишопотама. Конечности его были короткие и массивные, столбовидного строения, а стопа была слоновидного типа.

Череп был очень большой, низкий, с высоким сагиттальным гребнем. Предкоренные и нижние коренные были очень похожи на соответствующие зубы пантоламбды, но верхние коренные имели совер-

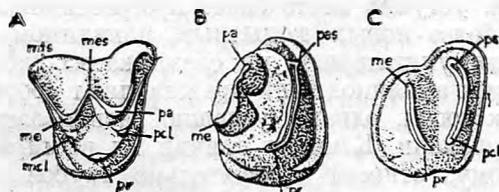


Рис. 271. Правые верхние коренные зубы трех *Amblypoda*. А — *Pantolambda*, из палеоцена. В — *Coryphodon*, из нижнего эоцена. С — *Uinatherium*, из верхнего эоцена. У *Pantolambda* зуб простого трибугорчатого (трехбугорчатого) типа. Значение элементов строения зубов, изображенных на В и С — спорно; принятое здесь толкование дано Симпсоном. Объяснение сокращений см. под рис. 290.

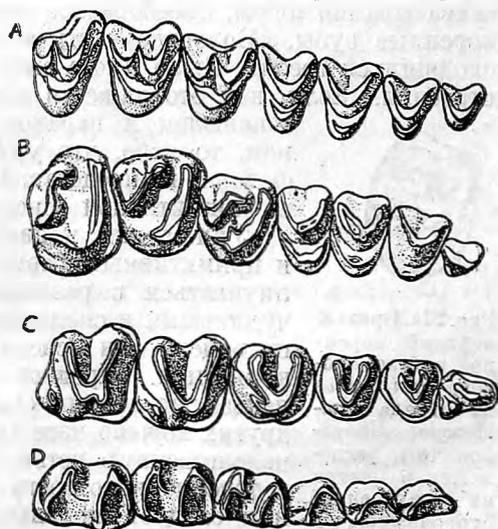


Рис. 272. Зубы *Amblypoda*. Правые верхние щечные зубы: А — *Pantolambda* (около $\frac{3}{4}$ натуральной величины), В — *Coryphodon* (около $\frac{1}{3}$ натуральной величины), С — *Uinatherium* (около $\frac{5}{12}$ натуральной величины), D — левые нижние щечные зубы *Coryphodon* (около $\frac{1}{3}$ натуральной величины). (А, В, D — по Осборну, С — по Мэтью.)

шенно иное строение. Согласно общепринятому толкованию, паракон и метакон передвинулись в заднюю часть зуба, а от протокона вдоль переднего края тянулся к наружной стороне большой гребень. Корифодон вымер к концу нижнего эоцена, хотя одна родственная форма продолжала существовать несколько дольше в Монголии.

Более прогрессивными амблиподами являются уинтатерии, которые существовали в течение всего эоцена. Более новые и более крупные формы, типичным представителем которых является *Uintatherium* (рис. 270 В, 271 С, 272 С, 273 С и D), во многих отношениях представляют как бы дальнейшую — по отношению к пантоламбе и корифодону — стадию эволюционного развития. Уинтатерий имел размеры носорога, а конечности его были еще массивнее. На носовых, верхнечелюстных и теменных костях развились три пары костных, рогообразных выступов. Эти выступы, а также

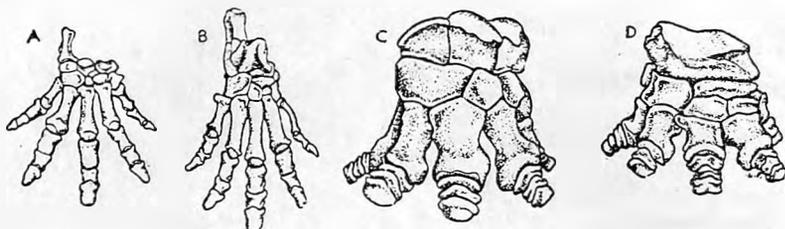


Рис. 273. Кисти и стопы *Amblypoda*. А, В — manus (кисть) и pes (стопа) *Pantolambda*, из палеоэоцена. С, D — кисть и стопа *Uintatherium*, из верхнего эоцена. (А, В — по Осборну, С, D — по Маршу.)

кинжаловидные клыки, были гораздо крупнее у самцов. Передние зубы испытали значительную редукцию: верхние резцы и первый предкоренной обычно отсутствуют, а нижние резцы малы. Здесь — как у ряда других, более новых копытных, — губы, повидимому, заменяли зубы в отношении захватывания пищи. Своеобразное морфологическое строение имеют верхние коренные зубы. Большую часть жевательной поверхности занимают два сходящихся гребня. Было много споров относительно происхождения такого строения. Если, как это кажется вероятным, один гребень образован протоконолем и параконом, а другой — протоконом и метаконом, то ясно, что уинтатерии не могли произойти от корифодона и представляют параллельную ветвь, развившуюся из примитивной основной группы амблипод.



Рис. 274. Правый верхний коренной зуб эоценового *Peritychus* из отряда *Amblypoda*. Протокон (pr) расположен в центре на внутренней стороне зуба, позади него маленький гипокон (hy), а впереди протостиль (prs). (По Осборну.)

Уинтатерии появились в виде сравнительно маленьких и примитивных форм в конце палеоэоцена и продолжали увеличиваться в размерах, становясь все более и более причудливыми и специализированными в течение эоцена. К концу эоцена они исчезли, уступив место более прогрессивным копытным. Предков более новых копытных, повидимому, нельзя искать ни среди уинтатериев, ни среди каких-либо других хорошо известных амблипод. Они представляют собой недолговечную ветвь, которая, однако, успешно развивалась в течение некоторого времени. К числу причин их вымирания следует, повидимому, отнести сравнительно грубое и инадаптивное строение конечностей и зубов, а также слабое развитие головного мозга.

Южноамериканские копытные. Третью архаическую группу палеоэоценовых и эоценовых копытных представляют *Notoungulata*. Представители этого отряда, который, повидимому, является одной из древнейших групп копытных, существовали на северных материках еще в очень древние времена; тем не менее группа эта изучена по ископаемым, найденным в более молодых отложениях Южной Америки. Остальные копытные, населявшие этот материк в третичные времена, повидимому, также являются потомками архаических типов; поэтому здесь будет уместно рассмотреть эволюцию копытных Южной Америки.

Те немногие непарнокопытные и парнокопытные, которые проникли в Южную Америку, пришли сюда лишь в плейстоценовое время. Но к этому времени Южная Америка была уже населена многочисленными и разнообразными формами копытных, не имеющих никакой родственной связи с ко-

пытными других материков; эти животные успешно развивались в Южной Америке с эоценового времени, но впоследствии они совершенно вымерли.

В то время, когда Южная Америка потеряла связь с другими континентами, существовало, повидимому, лишь незначительное количество плацентарных млекопитающих; это говорит в пользу того, что обособление Южной Америки произошло в самом начале третичного периода. В эоценовых отложениях этого материка из плацентарных животных были найдены лишь немногие неполнозубые и некоторые примитивные копытные, принадлежащие к таким типам, которые в других областях земного шара почти неизвестны (а кроме того, конечно, сумчатые, о которых мы уже говорили).

В условиях изолированности Южной Америки эти копытные, не страдая от нападений со стороны настоящих хищных и от конкуренции со стороны других копытных млекопитающих, в процессе своего эволюционного разви-

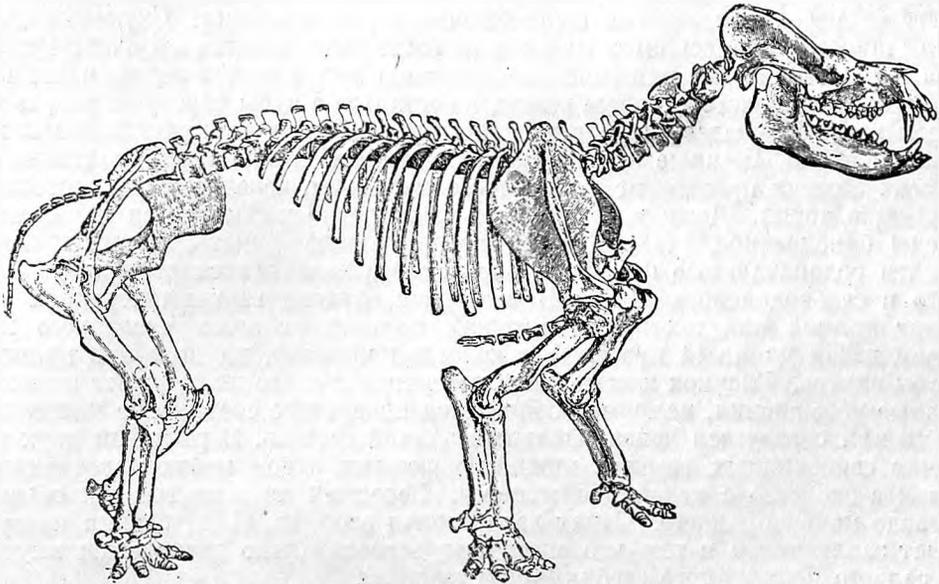


Рис. 275. *Coryphodon*, крупный нижнеэоценовый представитель *Amblypoda*. Оригинал имеет длину около 2,4 м. (По Осборну.)

тия дали поразительное разнообразие форм. По величине тела они варьировали от размеров крысы до размеров слона. Некоторые уподоблялись грызунам и по облику и по образу жизни; другие были аналогичны гиппопотамам и носорогам; строение третьих обнаруживает замечательное сходство со строением лошадей и слонов. Формы эти чрезвычайно интересны и нередко весьма причудливы. Однако изучение этих групп затрудняется отсутствием их представителей в нынешней фауне: наглядное представление о современных нам животных в большинстве случаев служит хорошим отправным пунктом при рассмотрении групп млекопитающих.

Высшей точки своего развития эти группы копытных достигли в миоцене; в плиоцене и плейстоцене происходит проникновение в Южную Америку хищных, для которых эти копытные являлись легкой добычей, а также высших копытных, с которыми южноамериканские формы не могли успешно конкурировать в добывании пищи. К концу плейстоцена эти — некогда чрезвычайно многочисленные — формы исчезают.

Установление возраста тех слоев, в которых встречаются эти южноамериканские формы, оказалось делом трудным уже потому, что фауна млекопитающих этих слоев сильно отличается от фауны соответствующих отложений, развитых в других частях света. По нынешним представлениям, возраст этих слоев оказывается гораздо менее древним, чем это думали некоторые прежние исследователи. Исходя из такого определения возраста, эти

исследователи думали, что южноамериканские формы, уподобившиеся лошадям, слонам и разным другим группам, появились в Южной Америке гораздо раньше, чем сходные с ними типы других областей. Ошибочно по-няв эти случаи параллелизма как действительно родственные отношения, один аргентинский ученый (Ф. Амегино), много и плодотворно поработавший в области изучения этих форм, полагал, что многие группы млекопитающих возникли в Южной Америке. Это воззрение отразилось и в названиях многих родов и групп.

Notoungulata. Подавляющее большинство южноамериканских форм относится к отряду *Notoungulata*. Члены этой группы представляют большое разнообразие и по размерам тела, и по адаптивным признакам, но в то же время всем трем подразделениям отряда присущи некоторые общие черты строения. Череп в типических случаях был довольно короткий, уплощенный сверху, с широкими мозговой коробкой и лбом, с широкими носовыми костями; носовые отверстия были обычно терминальными. Скуловые дуги были широкие и массивные, никогда не было заднеглазничной дуги. Редукция в зубной системе или развитие диастемы наблюдаются редко; часто бывают мощные долотообразные резцы, но остальные зубы образуют ряд, в котором часто наблюдается постепенный переход от маленьких клыков к коренным зубам. Щечные зубы (рис. 279), первоначально брахиодонтные, во многих линиях принимают форму высоких призм, нередко имея постоянно растущие корни. Даже у древнейших форм редко наблюдаются какие-либо следы бунодонтной стадии, через которую, надо думать, должны были пройти родоначальные формы, и очень скоро развиваются зубы лофодонтного и селенодонтного типов. В типичных случаях верхний коренной зуб имеет прямой или изогнутый эктолоф, идущий от этого последнего под углом назад длинный протолоф и короткий металоф, идущий под прямым углом внутрь. Рисунок жевательной поверхности часто испытывает разнообразные осложнения, например появляется поперечное соединение между лофами или образуется дополнительный задний гребень. В развитии двух типично серповидных гребней нижних коренных зубов наблюдается значительное сходство с непарнокопытными. Передний из этих гребней обычно гораздо меньше заднего. Самая характерная особенность озубления нотоунгулат заключается в том, что энтоконид первоначально расположен внутри от заднего полулуночного гребня («полумесяца»).

Несмотря на большое разнообразие в строении конечностей, можно сказать, что в большинстве случаев ноги являются в основном мезаксоническими, а число пальцев понемногу сокращается от пяти до трех. Но признаки строения ног, свойственные настоящим копытным, никогда не получают сколько-нибудь значительного развития и никогда не развивается копытногоходящий тип конечностей. Некоторые формы могли иметь копыта, но во многих случаях сохранялись когти; дистальные части конечностей в общем довольно похожи на соответствующие части грызунов или даманы.

Энтилонихии. Подотряд *Entylonychia* является древнейшей из групп нотоунгулат, вымершей раньше остальных групп; это в то же время во многих отношениях наименее специализированный подотряд. Одной из последних форм является *Homalodontotherium* (рис. 276, 277 А, 278 А) из миоценовых отложений. Череп, длина которого достигала 60 см, был широкий и плоский, с массивными дугами; по сравнению с первоначальным расположением носового отверстия, это последнее отодвинулось на верхней стороне черепа назад, очевидно, в связи с развитием тапирообразного рыла. Озубление было сравнительно примитивное, зубы имели довольно высокие коронки, но корни их были закрыты, и в форме зубов наблюдается весьма постепенный переход от резцов к коренным. Коренные зубы имели весьма простой рисунок, несколько напоминающий соответственный рисунок зубов носорогов. На верхних коренных было по три главных лофа, а на нижних по два гребня, имевших форму полумесяца (передний из этих гребней был короткий). Рисунок, как это обычно наблюдается у нотоунгулат, по мере из-

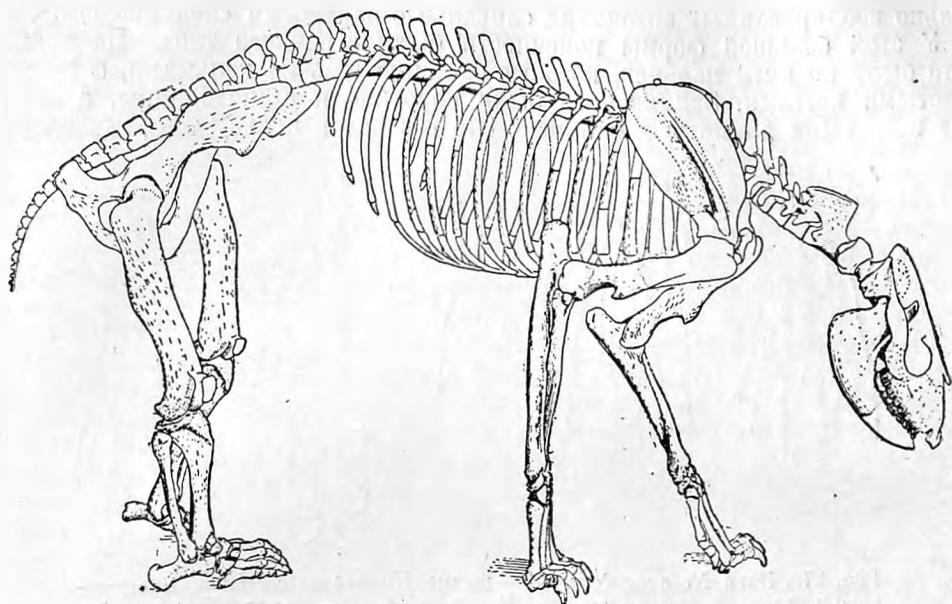


Рис. 276 . *Homalodontotherium*, миоценовый представитель *Entylonychia* (отряд *Notoungulata*). Длина — около 1,8 м. (По Скотту.)

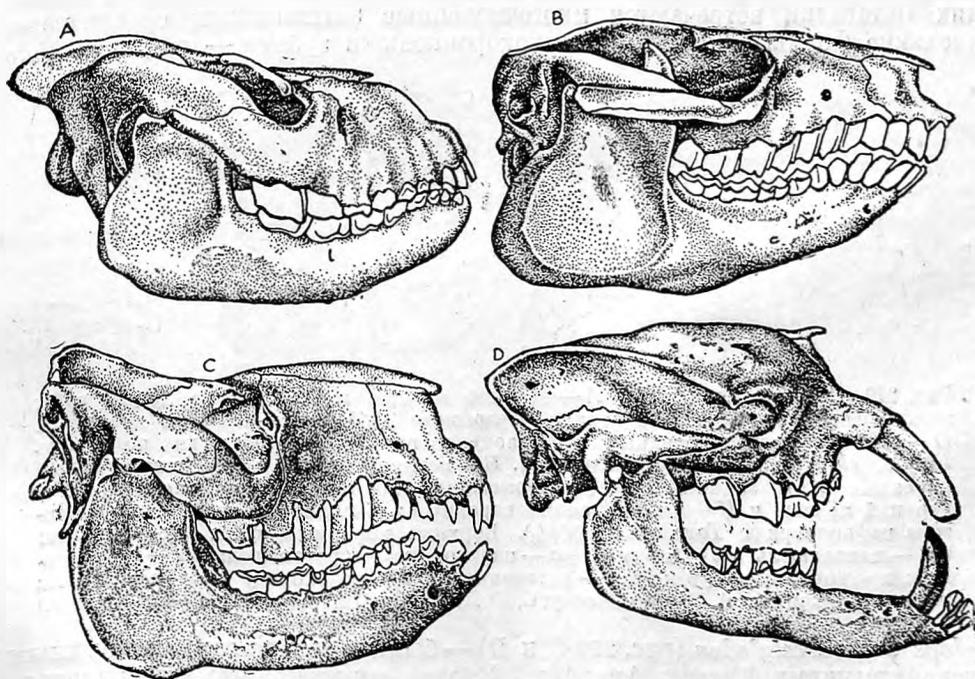


Рис. 277. Черепа миоценовых копытных Южной Америки. А — *Homalodontotherium* из подотряда *Entylonychia*. Длина черепа — около 38 см. В — *Protyrotherium* из подотряда *Tyrotheria*. Длина черепа — около 10 см. С — *Nesodon* из подотряда *Toxodontia*. Длина черепа — около 40,5 см. D — *Astrapotherium*. Длина черепа — около 68,5 см. (В — по Синклеру, А, С, D — по Скотту.)

нашивания становился неясным, и на нижних коренных зубах первоначально изолированный энтоконид сливался с наружным «полумесяцем».

У этой большой формы конечности были странного типа. На каждой ноге было по пяти пальцев, которые оканчивались не копытами, а тупыми толстыми когтями. Задние ноги были короткие и стопоходящие, а передние ноги были длинные и сильные. Это говорит в пользу того, что гомало-

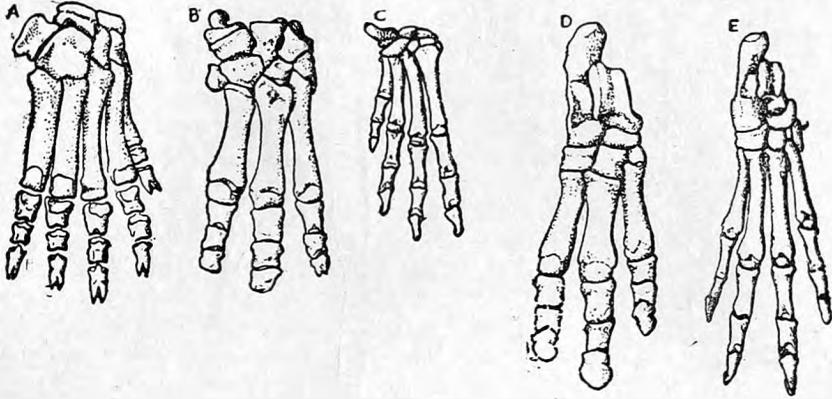


Рис. 278. Ноги *Notoungulata*. А — manus *Homalodontotherium*, миоценового представителя подотряда *Entylonychia*. В — manus *Nesodon*. С — manus *Protypotherium* из подотряда *Typotheria*. D — pes *Nesodon*. E — pes *Protypotherium*. (A, B, D — по Скотту, C, E — по Синклеру.)

донтотерий был крупным животным, разрывавшим корни, аналогичным халикотериям северного полушария.

Эта миоценовая форма была крупнейшим и, насколько нам известно, последним представителем группы, но в более древних третичных отложениях Патагонии встречаются многочисленные энтилонихии; сравнительно маленькие формы с простыми низкоронковыми зубами — например *Noto-*

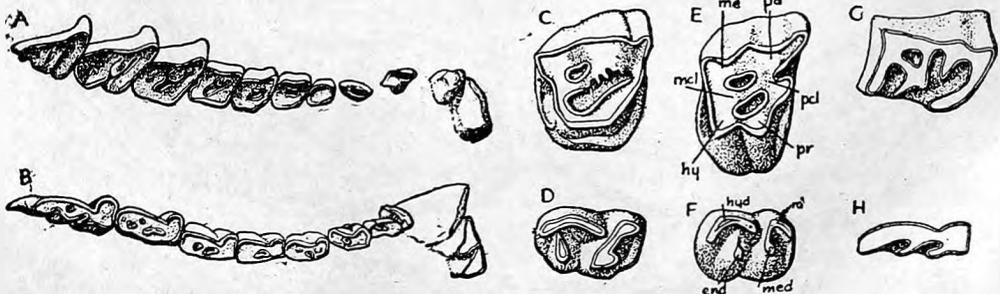


Рис. 279. Зубы *Notoungulata*. А — верхние правые и В — нижние левые зубы миоценового *Nesodon* из подотряда *Toxodontia* ($\times 1/4$). С — верхний правый и D — нижний левый коренные зубы эоценового *Pleurostylodon* из подотряда *Entylonychia* (в натуральную величину). E — верхний правый и F — нижний левый коренные зубы эоценовой *Oldfieldthomasia* из подотряда *Typotheria* ($\times 3$). G — верхний правый и H — нижний левый коренные зубы олигоценового *Proadinotherrium* из подотряда *Toxodontia* ($\times 1/3$). Верхние коренные зубы: *hy* — гипокон; *mcl* — метакоиль; *me* — метако; *pa* — парако; *pcl* — протокоиль; *pr* — протоко. Нижние коренные зубы: *end* — энтоконид; *hyd* — гипоконид; *med* — метакоид; *prd* — протоковид. (A, B — по Скотту; C, D, E, F — по Шлоссеру; G, H — по Лумису.)

stylops и *Pleurostylodon* (рис. 279 C и D) — были в эоцене самыми обычными млекопитающими Южной Америки. Вполне вероятно, что эти маленькие древние формы, по тому месту, которое они занимали в природе, в значительной степени соответствуют грызунам.

Еще несколько лет тому назад у нас не было никаких сведений о нотонгулатах более древних времен. Предполагалось, что нотонгулаты пришли в Южную Америку с севера, но ни в одной стране света не удавалось найти

каких-либо представителей этой группы. Однако лет пятнадцать тому назад в нижнем эоцене Северной Америки была найдена челюсть одной маленькой примитивной формы из энтилонихий — *Arctostylops* (рис. 280). Предполагалось, что недавние исследования в Монголии позволят разрешить вопрос о палеоценовой родине многих групп млекопитающих (включая сюда более прогрессивные группы копытных, — парнокопытных и непарнокопытных), которые в начале эоцена внезапно появляются в Европе и в Северной Америке. Надежда эта в общем пока не оправдалась; но любопытно отметить, что обычнейшим из млекопитающих азиатского палеоцена оказался другой маленький примитивный представитель энтилонихий — *Palaeostylops*. Таким образом, мы можем проследить миграцию нотоунгулат из их древней родины в Старом Свете через Северную Америку в Южную Америку, где они достигли расцвета.

Токсодонты. Во многих отношениях более специализированными являются представители подотряда *Toxodontia*, которые по своим приспособлениям более заслуживают названия копытных, чем формы, рассмотренные выше; формы этого подотряда обычны во всех ярусах южноамериканских третичных отложений — от олигоцена до плейстоцена. Более новые члены этой группы были крупные тяжело построенные животные. К числу характерных для копытных особенностей скелета следует отнести присутствие на каждой ноге лишь трех, снабженных копытами, пальцев и отсутствие ключицы (которая у энтилонихий иногда сохранялась). Однако локтевая и малая берцовая кости всегда сохранялись полностью и были массивные, хотя малая берцовая иногда срасталась с большой берцовой.

Сохранялся почти сплошной ряд зубов, диагема развивалась редко; редко наблюдалась редукция зубов, только клыки были слабые или отсутствовали. Резцы часто увеличивались в долотовидные образования; первоначально низкоронковые коренные могли становиться высококоронковыми и лишенными корней, а иногда они были покрыты чехлом из цемента. Верхние коренные зубы сильно согнуты, причем зубы противоположных сторон почти сходятся по срединной линии, — эта особенность и выражается названием «токсодонт» («дугозубый»).

Toxodon (рис. 281), из плиоцена и плейстоцена, есть крупнейшая форма группы и в то же время один из позднейших ее представителей; он построен подобно коротконогую носорогу. Дорзальное положение носового отверстия указывает на то, что это животное имело большое рыло. По общему виду оно могло напоминать как бы гигантскую морскую свинку. Имеется диагема, которой не было у более древних форм. В плейстоценовое время токсодон был, повидимому, самым обыкновенным из крупных копытных Южной Америки. Менее крупным и более стройным токсодонтом был миоценовый *Nesodon* (рис. 277 C, 278 B, D и 279 A, B) величиною с тапира. Озубление этой формы было сравнительно примитивное, так как ряд зубов был сплошной, хотя промежуточные зубы (клыки и передние предкоренные) были маленькие, а коренные зубы, в начале своего онтогенетического развития не имевшие корней, позже приобретали корни. Другой, еще менее крупной миоценовой формой был *Adinotherium*, с небольшим рогом на лобных костях. Древнейшие токсодонты, например *Proadinotherium* (рис. 279 G и H), были найдены в олигоцене; в эоцене представители этой группы не встречены.

Олигоценая *Leontinia* является представителем особого семейства, во многих отношениях близкого настоящим токсодонтам. Однако носовые отверстия имели весьма своеобразную форму: впереди было своеобразное

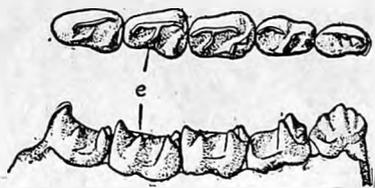


Рис. 280. Обломок нижней челюсти *Arctostylops*, единственного известного нам североамериканского представителя отряда *Notoungulata*. Левые P₃—m₂; заметно характерное развитие энтокониды (e). Вид со стороны жевательной поверхности и сбоку. (По Мэтью.)

вздутие предчелюстной кости, а наверху выступала длинная носовая кость; эти формы должны были иметь хобот какого-то странного типа.

Notohippus и его родичи (жившие главным образом в олигоцене, хотя некоторые из этих форм продолжали существовать и в миоцене) представляют собою слабо изученную древнюю боковую ветвь токсодонтов. Зубы имеют сложное строение и несколько напоминают зубы лошадей; на этом основании их принимали за представителей *Equidae*; однако это были настоящие токсодонты, ничего общего не имевшие с лошадьми.

Типотерии. Подотряд *Typotheria*, содержащий многочисленные формы, тесно связан с токсодонтами, от которых, однако, типотерии сильно отличаются по внешнему виду. Мы уже знаем, что в озублении токсодонтов наблюдаются приспособления, напоминающие грызунов; маленькие легко построенные типотерии гораздо более напоминают по своему строению кроликов, на которых они, вероятно, были похожи и по внешнему виду, и по образу жизни.

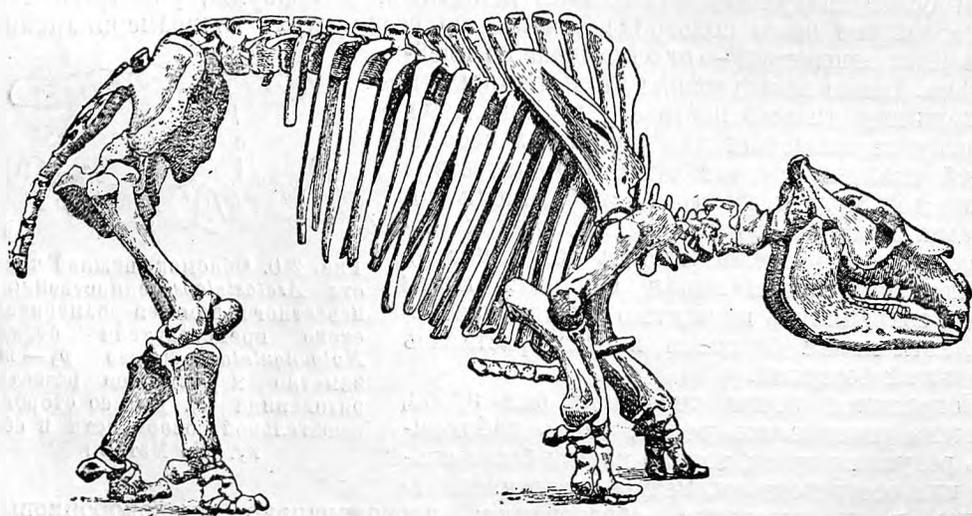


Рис. 281. *Toxodon*, крупный плейстоценовый южноамериканский представитель отряда *Notoungulata*. Длина—около 2,75 м. (По Лайдеккеру.)

Зубы были в основном сходны с зубами токсодонтов и энтилонихий; они имели высокую коронку, были покрыты цементом, а у более новых форм зубы обычно были лишены корней. Лофодонтные коренные зубы обычно еще в молодом возрасте снашивались до плоской поверхности. Первый верхний резец, а также один или два нижних резца были обычно увеличены наподобие резцов грызунов. Череп (рис. 277 В) у них был нередко довольно длинный, а морда была необыкновенно высокая и тонкая; слуховой пузырь был иногда необыкновенно сильно вздутый. Кисть и стопа (рис. 278) варьировали от стопоходящего типа до пальцеходящего. Обычно было четыре пальца; в некоторых случаях третий и четвертый пальцы были крупнее боковых. В противоположность токсодонтам, у типотериев продолжала еще существовать ключица. Дистальные фаланги — заостренные, но уплощенные снизу, — были, повидимому, покрыты каким-то образованием, которое по своему характеру являлось промежуточным между копытом и когтем.

Одним из менее крупных представителей этой группы является *Rachyrukhos*, который существовал от миоцена до плейстоцена. Этот типотерий был величиною с кролика, которого он напоминает по развитию сильно укороченного хвоста и длинных задних ног; это было, повидимому, прыгающее животное. В передней части рта оставались лишь один увеличившийся верхний резец, а также два нижних резца. Другой плейстоценовой формой с несколько сходным озублением был *Typotherium*, но это было животное

величиною с бурого медведя, и задние ноги его не были непропорционально сильно развиты.

Миоценовые и олигоценовые типотерии были многочисленны и разнообразны; по своему строению они в общем были немного примитивнее более новых форм. У таких форм, как *Hegetotherium*, *Interatherium* и *Protypotherium* (рис. 282) продолжали существовать все зубы, хотя уже наблюдается значительная редукция тех зубов (боковых резцов, клыков и передних предкоренных), которые у более новых форм исчезают. Зубы имели высокую коронку и, вообще говоря, росли постоянно, но в некоторых случаях они продолжали иметь корни. Типотерии во множестве существовали уже в эоцене, но формы этого времени (например *Oldfieldthomasia*, рис. 279 E и F) были в большинстве совсем маленькими и имели полную зубную систему, состоящую из низкоронковых зубов с корнями.

В дальнейшем мы увидим, что в эоценовое время в Южной Америке совсем не было настоящих грызунов, и олигоценовые типотерии занимали,

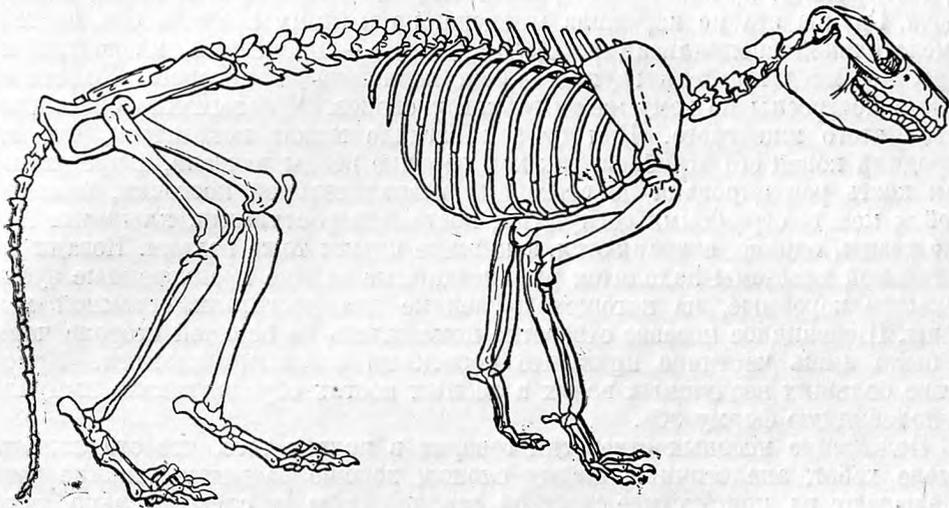


Рис. 282. *Protypotherium*, миоценовый представитель подотряда *Tyrotheria* (отряд *Notoungulata*) из Южной Америки. Длина — около 50 см. (По Сянклеру.)

повидимому, на этом материке то место, которое на других материках принадлежало грызунам; в эоцене же аналогичная роль принадлежала, вероятно, энтилонихиям. В олигоцене на этот южный материк попадают родичи нынешних морских свинок и дикообразов; но к этому времени типотерии успели достигнуть своей высокой специализации и, повидимому, были в состоянии выдерживать конкуренцию со стороны только что упомянутых грызунов с замечательным успехом; в миоцене существовали многочисленные формы типотериев, а некоторые рода были обыкновенными даже в плейстоцене.

История нотоунгулат. Поистине замечательна история нотоунгулат. Их присутствие в палеоцене Азии указывает на то, что они были одной из самых древних групп, обособившихся от основной ветви плацентарных млекопитающих. Это были, повидимому, древнейшие копытные, быть может, даже более древние и более примитивные, чем рассмотренные уже нами архаические кондилартры и амблиподы. Их почти полное отсутствие в эоценовых отложениях северного полушария указывает на то, что они не могли противостоять конкуренции даже тех архаических групп, которые тогда существовали, не говоря уже о более прогрессивных *Perissodactyla* и *Artiodactyla*. Но именно благодаря своему раннему появлению нотоунгулаты могли оказаться в числе тех немногих групп плацентарных, которые достигли Южной Америки до обособления этого материка в начале эоцена. Там, относительно защищенные от конкуренции со стороны травоядных и нападе-

ний со стороны хищных, они переживали эпоху своего расцвета в течение более чем половины третичного периода. Развитие их достигло своей высшей точки в миоцене, когда нотоунгулаты во множестве населяли Патагонию, а также, вероятно, и другие области. Но после этого времени наступает пора упадка; уже в плиоцене исчезают многие типы этих копытных. Имевшее место в плейстоцене вторжение в Южную Америку саблезубых кошек и других хищных, а также копытных северных типов, могло вызвать опустошение среди сократившихся уже в числе нотоунгулат. Из них до наших дней не дожила ни одна форма, которая могла бы дать нам представление о внешнем виде и образе жизни этих животных.

Астрапотерии. Все три группы нотоунгулат, повидимому, довольно тесно связаны между собою и близки одна к другой по основным признакам своего строения, хотя они значительно варьируют по своим приспособлениям. *Astrapotherium* (рис. 277 D) и его родичи составляют гораздо более отклонившуюся группу, которую иногда причисляют к нотоунгулатам, хотя ее, быть может, лучше рассматривать как самостоятельный отряд *Astrapotheria*. Группа эта не пережила миоцена, но к этому времени она достигла замечательной специализации. *Astrapotherium* — последний, насколько нам известно, представитель группы — был величиною с носорога. Конечности у него построены по тому же типу, как у слонов. Чрезвычайно своеобразен череп этого животного. При первом взгляде может показаться, что весь передний конец его отрублен, так как верхние резцы исчезли, а предчелюстная кость редуцирована до состояния незначительной косточки, помещающейся между огромными согнутыми, постоянно растущими, клыками. Нижние резцы, однако, сохраняются, а нижние клыки тоже велики. Позади значительной диастемы находятся рудиментарные задние предкоренные зубы и большие коренные, из которых последние два достигали огромной величины. Щелевидное носовое отверстие помещалось на верхней стороне черепа и было лишь частично прикрыто короткими носовыми костями. Присутствие больших воздушных пазух в лобных костях обуславливало выпуклую куполовидную форму лба.

Положение носовых отверстий говорит в пользу того, что это животное имело хобот, аналогичный хоботу слонов; хорошо развитые нижние резцы указывают на присутствие жесткой верхней губы и, следовательно, такого механизма захвата пищи, какой мы видим у быков. Пока остается невыясненным, каким именно образом жизни этого замечательного животного объясняется развитие больших клыков.

Несколько более примитивным родом является *Albertogaudrya* из эоценовых отложений. У этой формы нет огромных коренных зубов, которые имеются у более новых форм, но уже у нее наблюдается усиление клыков. Животное это достигало величины тапира и было крупнейшим из своих современников; одна олигоценовая форма была даже крупнее самого астрапотерия. Эоценовые и олигоценовые слои содержат также остатки менее крупных и более примитивных родов, например *Trigonostylops*. Возможно, что астрапотерии произошли от какого-то примитивного типа нотоунгулат, но это нельзя считать установленным, и не исключена возможность их самостоятельного происхождения от какой-нибудь другой архаической ветви копытных млекопитающих.

Литоптерны. Отряд *Litopterna* также является исключительно южноамериканской группой. Эта ветвь никогда не представляла того многообразия типов, какое мы видим у нотоунгулат, но зато по своему строению литоптерны более оправдывают название копытных животных. У них всегда были копыты, а редукция пальцев происходила по мезаксоническому типу, ведя к развитию трехпалых типов и даже однопальной формы, похожей на лошадь. Зубная система у них обычно полная, лишь иногда наблюдается редукция резцов; зубы обычно образуют сплошной ряд. Щечные зубы обычно имеют низкую коронку, на верхних коренных зубах шесть бугорков, из которых протокол — большой и занимающий более или менее центральное положение. В противоположность нотоунгулатам, у более новых форм

рассматриваемого отряда развивается заднеглазничная дуга, и глазница закрывается.

Небольшие литоптерны, например *Didolodus* (рис. 268 F), встречающиеся в древнейших из известных нам третичных пластов Южной Америки, имели примитивные бунодонтные щечные зубы и простые предкоренные. В эоцене появляются также и более прогрессивные формы с лофодонтными зубами; такие формы в олигоцене явственно распадаются на два самостоятельных семейства. Одно из этих последних — протеротерии — развивается в лошадообразные формы. Миоценовый *Diadiaphorus* (рис. 268 G и H, 283 B, 283') был трехпалой формой, но современный ему *Thoatherium* (рис. 283 C, 284 A) — копытное, по величине приблизительно равное *Mesohippus*, — представляется как бы более «лошадообразным», чем любая настоящая лошадь, так как это была однопалая форма, у которой грифельные косточки были еще более редуцированы, чем у новейших *Equidae*. Однако во многих других отношениях эта «псевдолошадь» была сравнительно не-

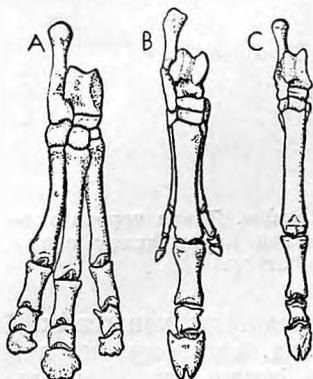


Рис. 283. Рес представителей отряда *Litopterna*. A — *Macrauchenia*. B — *Diadiaphorus*. C — *Thoatherium*. (По Скотту.)

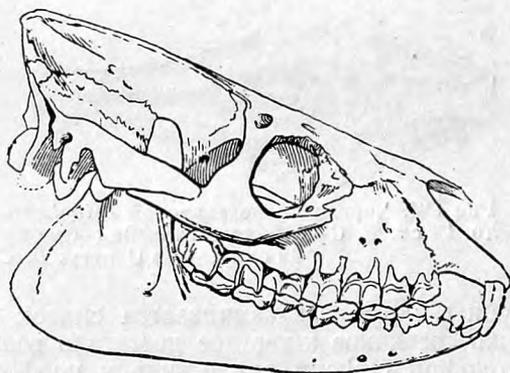


Рис. 283'. Череп *Diadiaphorus*, представителя *Litopterna* из миоцена Южной Америки. (По Скотту.)

прогрессивной: щечные зубы у нее имели низкие коронки, а запястье было слабо приспособлено для бега на одном пальце. Аналогично типотериям развились долотообразные резцы (один верхний и два нижних). Этот однопалый протеротерий вымер в миоцене, и лишь некоторые из более консервативных трехпалых форм продолжали существовать в плиоцене.

Плейстоценовая *Macrauchenia* (рис. 283 A, 284 B и C) была последним представителем отряда и в то же время наиболее высокоразвитой формой второй группы литоптерн. Конечности и шея были удлинненные; сохранялись три функционирующих пальца. Своеобразно было строение черепа. Рыло было очень длинное, с хорошо развитыми рядами щечных зубов, которые имели высокие коронки, в противоположность соответствующим зубам других литоптерн. Носовое отверстие на верхней стороне черепа было отодвинуто далеко назад, как у некоторых завропод из динозавров; носовые кости были рудиментарные. Некоторые авторы думают, что эти животные имели хобот, но более вероятно предположение, что макраухения была обитателем болот, с ноздрями, расположенными дорзально для дыхания в то время, когда тело находится в воде. Животное это было величиной с верблюда, приближаясь к этому последнему и по соотношениям частей тела. Более древние члены этого ряда — например миоценовый *Theosodon* — имели зубы с низкими коронками и довольно длинные носовые кости.

Родословная литоптерн пока еще остается неясной; за пределами Южной Америки остатки каких-либо представителей этой группы не найдены. Однако имеются основания предполагать родство этой группы с кондилартами, и возможно, что они произошли от каких-то форм этой архай-

ческой группы, нашедших себе приют в Южной Америке. В плиоцене и плейстоцене литоптерны, подобно нотоунгулатам, постепенно вымирают и в конце концов совершенно исчезают.

Пиротерии. *Pyrotherium* (рис. 285) из олигоцена Патагонии есть представитель отряда *Pyrotheria* — маленькой недолговечной обособленной

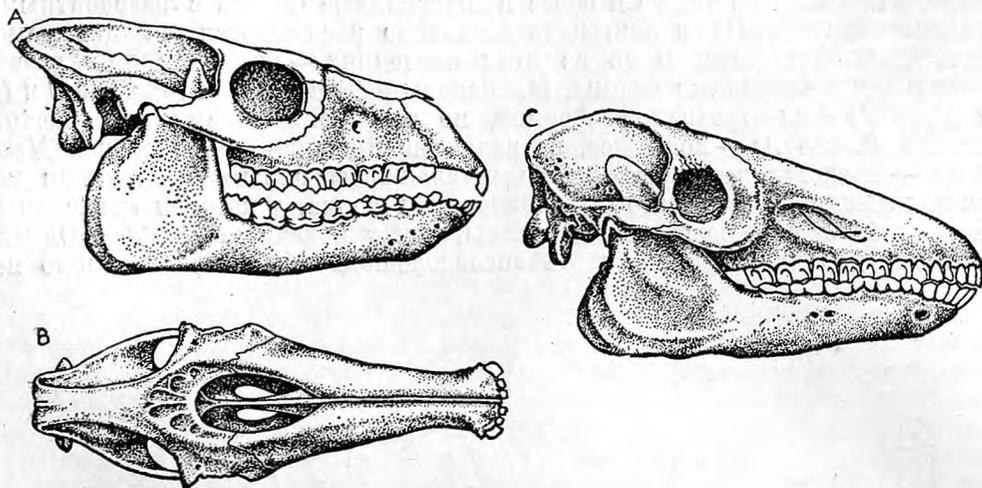


Рис. 284. Черепа представителей *Litopterna*. А — *Thoatherium*. Длина черепа около 18 см. В, С — *Macrauchenia*. Вид сверху и сбоку. Череп имеет длину около 46 см (А — по Скотту; В, С — по Бурмейстеру.)

группы, которую заканчивается список южноамериканских копытных. Это нижнетретичное животное достигало величины слона, которому оно в значительной степени аналогично в морфологическом отношении. Дорзальное положение носовых отверстий указывает на то, что пиротерий должен был иметь хобот. Лицевая область повернута кверху (а не книзу). Над широкими скуловыми дугами расположены маленькие глазницы, позади которых нет заднеглазничной дуги. Вдоль верхней части затылка идет массивный поперечный гребень для прикрепления сильных шейных мускулов, необходимых для поддержания тяжелой головы.

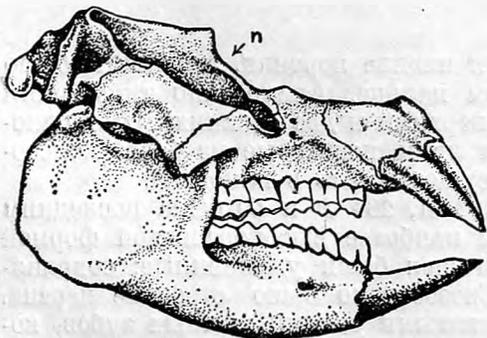


Рис. 285. Череп южноамериканского копытного *Pyrotherium*, представляющего аналогию хоботным. Заметно бивнеобразное развитие резцов; ноздри расположены выше орбит, что указывает на развитие хобота. Череп имеет длину около 0,6 м. (По Лумису и Годри.)

По озублению это животное было изумительно похоже на древних хоботных. Из резцов развивались бивни; сохранялись лишь два резца наверху и один внизу. Позади длинной диастемы находились щечные зубы: шесть верхних и пять нижних. Эти зубы, как и у древнейших хоботных, имели низкие коронки и на них было по два поперечных гребня.

Многие сходные черты строения тела, черепа и зубов как будто говорят в пользу того, что пиротерий, действительно, связан родством с хоботными,

которые в те времена развивались в Африке. Однако сходство это есть, повидимому, лишь случай замечательного параллелизма, так как группа эта возникла, вероятно, в Южной Америке. В эоценовых отложениях этого материка были открыты менее крупные и более примитивные формы. Как и следовало ожидать, зубная система этих более древних форм показывает, что зубы пиротерия, которые несут поперечные гребни, произошли (как и

коренные зубы слонов) от зубов бунодонтного типа. Кроме этого факта мы не имеем никаких данных о происхождении пиротериев, хотя ясно, что предками их были какие-то древние копытные.

Пиротериями мы заканчиваем обзор южноамериканских копытных. Формы эти успешно развивались в третичное время; это объясняется тем, что они были относительно защищены от конкуренции со стороны других типов копытных и от нападений со стороны хищников; с появлением этих форм, несомненно, связано исчезновение ногоунгулат и литоптерн. Любопытно однако, что, несмотря на исчезновение местных форм, на их место водворились лишь немногие северные копытные. В Южную Америку проникли мастодонты, мамонты и лошади, но все эти животные вымерли. Там продолжают существовать лишь ламы, пекари, тапир и немногие олени. Южная Америка — есть материк, на котором почти нет диких копытных.

НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ

Среди позвоночных животных, быть может, нет ни одной группы, палеонтологическая история которой была бы изучена лучше, чем история отряда *Perissodactyla* — непарнопалых или непарнокопытных (рис. 286). Отряд этот в настоящее время представлен, правда, лишь немногими видами тапиров, носорогов и лошадей, но в течение всего третичного периода непарнокопытные были многочисленны; наряду с предками ныне существующих групп были также такие интересные вымершие формы, как огромные рогатые титанотерии и своеобразные, снабженные когтями, халикотерии.

Конечности. Большое значение в эволюционной истории имели изменения локомоторного аппарата. Эволюция большинства непарнокопытных вела

к развитию длинных и тонких конечностей, к удлинению дистальных сегментов, по сравнению с проксимальными, причем локтевая и малая берцовая кости иногда редуцировались. Ключица, как обычно у копытных, отсутствует. Однако, в противоположность парнокопытным, бедренная кость имеет хорошо развитый третий трохантер. Запястье — чередующегося типа. Верхний конец astragalus (таранной кости), примыкающий к большой берцовой кости, имеет явно килеватую поверхность, но нижний конец, в отличие от парнокопытных, не имеет такого строения и может быть лишь округленным (фиг. 264).

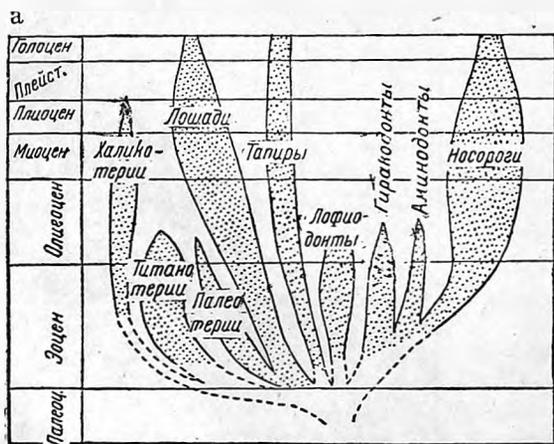


Рис. 286. Филогения непарнокопытных.

Ноги (рис. 287, 296, 297) — мезаксонического типа, число пальцев обычно сокращается до трех или даже — у новейших лошадей — до одного. На задней ноге древнейших из известных форм число пальцев было уже редуцировано до трех, причем первый и пятый пальцы представлены лишь метатарсальными грифельными косточками. На передней же ноге первая стадия редукции приводит к четырехпалости, которая обычна для эоценовых форм: даже у древнейших непарнокопытных (за исключением халикотерия) не остается никаких следов первого пальца передних конечностей, но все остальные пальцы у типичных древних форм сохраняются, хотя наружный несколько ослаблен. Эта стадия редукции пальцев, характеризующаяся присутствием четырех пальцев передней конечности и трех — задней, сохраняется в настоящее время у тапиров. Но все остальные типы после нижнего олигоцена имели не более трех пальцев на каждой ноге.

Зубы. Столь же характерно для этой группы и развитие зубов (рис. 288 и 289). У многих древних форм имеется полный комплект зубов, но

у остальных наблюдаются различные случаи исчезновения и специализации резцов и клыков; почти всегда развивается диастема, причем иногда исчезает первый предкоренной зуб.

У большинства самых примитивных форм на коренных зубах уже развит гипокон, и на них было шесть бунодонтных бугорков (как это видно на зубе весьма примитивной лошади, рис. 227 В), причем промежуточные конюли (бугорочки) первоначально были хорошо развиты. Из таких зубов развиваются лофодонтные зубы (рис. 229). У большинства форм имеется эктолоф, часто имеющий W-образную форму вследствие развития наружного ряда стилей. Из пяти главных групп у трех зубы имеют поперечные протолоф и металоф, но в других случаях внутренние бугорки могут сохранять бунодонтное состояние (у титанотериев и халикотериев). На нижних зубах из первоначальных тригониды и талониды обычно развивается пара V-образных гребней, которая может принять форму W путем соединения соседних концов обоих V, а в других случаях основные, задние, ветви этих V-образ-

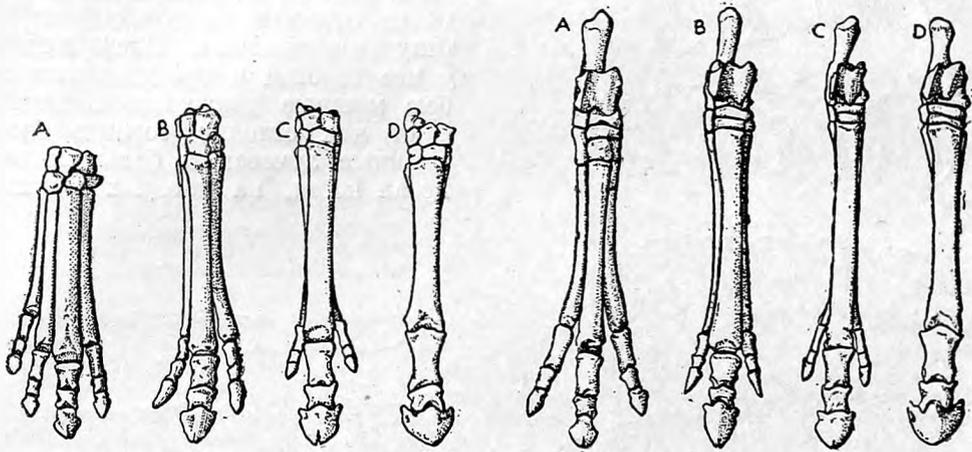


Рис. 287. Конечности лошадей. Слева — manus. Справа — pes. А — *Eohippus*, примитивный нижнеэоценовый представитель непарнокопытных, имеющий четыре пальца на передней конечности и три на задней. В — *Miohippus*, олигоценая трехпалая лошадь. С — *Merychippus*, верхнемиоценовая форма с редуцированными боковыми пальцами. D — *Equus*. (А — по Копу; В, С — по Осборну.)

ных гребней превращаются в поперечные гребни. Зубы иногда остаются низкокоронковыми, как у древнейших форм, в других же случаях (особенно у лошадей) зубы становятся гипсодонтными.

У более новых членов группы обычно происходит полная моляризация большинства предкоренных зубов (т. е. предкоренные зубы получают строение коренных, или моляров). В некоторых случаях, например у лошадей, этот процесс приводит к почти тождественному внешнему виду предкоренных и коренных зубов. Эти высокоразвитые зубы представляют контраст маленьким и неразвитым предкоренным зубам парнокопытных.

В связи с развитием длинного ряда перетгиряющих зубов лицевая часть черепа (рис. 291) у непарнокопытных обычно довольно длинная. Заднеглазничная дуга развивается только у новых форм лошадей. Носовые кости широки в задней части и обычно выступают довольно значительно вперед над носовым отверстием. Рога были развиты у титанотериев и у многих носорогов.

Лошади. Рассматриваемый отряд может быть разделен на несколько подотрядов, из которых мы рассмотрим сначала *Equoidea*, лошадей и их родичей, — самых прогрессивных из всех непарнокопытных. У этих форм почти не наблюдается исчезновения зубов, резцы сохраняются, образуя долотовидные органы, служащие для захвата пищи. На верхних щечных зубах развиваются поперечные лофы, отходящие косо назад от эктолофа; промежуточные конюли обычно более или менее сохраняют свою самостоятель-

ность, и таким образом во многих случаях получится весьма сложный рисунок. В эволюционном развитии непарнокопытных рано произошла редукция числа пальцев до трех как на передней, так и на задней ноге, а у последующих форм редукция вела к однопалости.

Рассмотрение строения новейших форм рода *Equus* (к которому принадлежат лошади, ослы и зебры) может служить хорошим введением к истории лошадей. Из всех непарнокопытных современная лошадь является наиболее высоко специализированной в отношении строения конечностей. Она весьма совершенно приспособлена к бегу и хождению по твердой земле и почти не способна ко всякому иному типу передвижения. Плечо и бедро у нее коротки и представляют собою мощные движущие сегменты, а от них отходят гораздо более длинные лучевая и большая берцовая кости, на которых главным

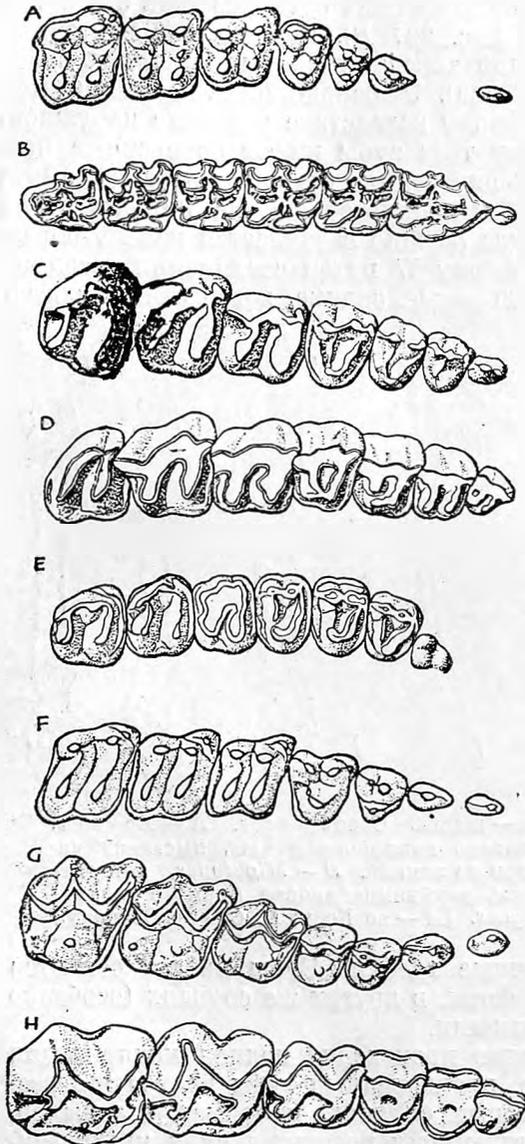


Рис. 288. Правые верхние щечные зубы непарнокопытных. А — *Eohippus* (почти в натуральную величину). В — *Equus occidentalis* (плейстоцен) (приблизительно $\times 1/2$). С — *Hyrachyus* (приблизительно $\times 5/3$). D — *Saenopus* (приблизительно $\times 2/5$). E — *Tapirus validus* (приблизительно $\times 5/9$). F — *Homogalax*, эоценовый представитель подотряда *Tarboidea* (в натуральную величину). G — *Palaeosyops* (приблизительно $\times 5/12$). H — *Moropus* ($\times 1/3$). (A, B, F — по Мэтью; C, D, G — по Осборну; E — по Гэтчеру; H — по Петерсону.)

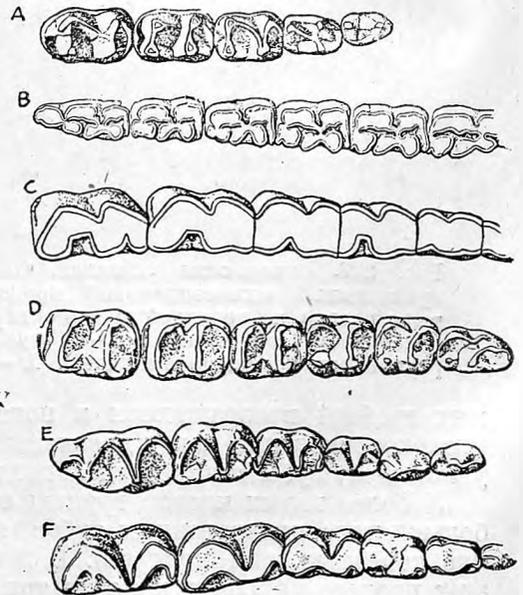


Рис. 289. Левые нижние щечные зубы непарнокопытных. А — *Eohippus* (почти в натуральную величину). В — *Equus leidy* (плейстоцен) (приблизительно $\times 1/2$). С — *Diceratherium* (приблизительно $\times 2/7$). D — *Tapirus validus* (олигоцен) (приблизительно $\times 5/9$). E — *Limnocyops* (приблизительно $\times 5/12$). F — *Moropus* ($\times 1/3$). (A — по Уортману; B — по Симпсону; C, F — по Петерсону; D — по Гэтчеру; E — по Осборну.)

образом держатся manus и pes. Диафиз локтевой кости редуцирован и срастается с лучевой, а от малой берцовой кости остаются лишь одна тонкая рудиментарная косточка в верхней части и прирастающий к большой бер-

цовой кости рудимент в нижней части. Хорошо развит только один третий палец (рис. 287 D). Метоподий этого пальца очень удлиннен, а фаланги — коротки, причем дистальная фаланга расширяется в полукругное образование, поддерживающее копыто. От боковых пальцев остаются метоподиальные грифельные косточки; на их концах могут быть рудименты, оставшиеся от утраченных пальцев. Кости запястья расположены в два полукруглых слоя между лучевой костью и пястной, причем magnum (в который нормально упирается третий палец) увеличен, а первая дистальная карпальная кость — рудиментарна. Аналогично этому, в предплюсне выдающуюся роль играет ectocuneiforme, лежащая под килеватой таранной костью (astragalus) и ладьевидною (naviculare).

У современной лошади имеются все резцы: они широки и расположены в сплошной ряд, образуя хороший захватывающий (щипающий траву) механизм. Позади них расположена длинная диастема, где находится маленький и изменчивый клык (варьирующий по своей величине и по форме). Первого нижнего предкоренного нет, но в верхней челюсти на переднем конце ряда щечных зубов (рис. 288 B, 289 B) помещается маленький предкоренной зуб.

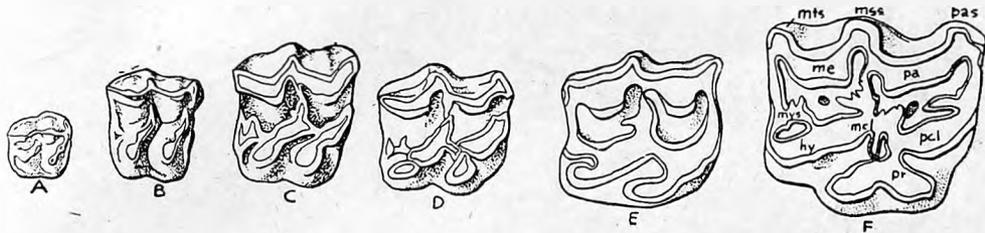


Рис. 290 Правые верхние коренные зубы различных типов лошадей (все в натуральную величину). А — *Eohippus* (нижний эоцен). В — *Mesohippus* (олигоцен). С — *Parahippus* (нижний миоцен). До — *Merychippus* (верхний миоцен). Е — *Pliohippus* (плиоцен). F — *Equus complicatus* (плейстоцен). Можно проследить переход от сравнительно примитивного зуба *Eohippus* до сложного узора бугорков зуба современной лошади. *hy* — гипокоэн; *hys* — гипостиль; *mcl* — метаконюль; *me* — метакоэн; *mss* — мезостиль; *mts* — метастиль; *pa* — паракон; *pas* — парастиль; *pcl* — протоконюль; *pr* — протокоэн. (По Мэтью.)

В каждой половине челюсти имеется по шести перетирающих зубов, причем коренные и предкоренные построены почти тождественно. Коронки у щечных зубов очень высокие, призматические, со сложным рисунком, который несколько изменяется по мере изнашивания элементов, состоящих из эмали, дентина и цемента, который заполняет промежутки и покрывает зуб. Несмотря на сложность этого рисунка, можно установить гомологию его с рисунком бунодонтных и лофодонтных зубов древних представителей семейства (рис. 290). На верхних коренных зубах эктолоф представлен двумя полулунными гребнями, соответствующими паракону и метакоону, с выступами, образованными парастилем и мезостилем. Впереди имеется полулунный гребень, направленный внутрь и соответствующий протоконюлю. Кнутри от него помещается почти обособленный протокоэн, а задний конец протоконюля соединяется с металофом, который ближе к внутреннему краю развит в виде полулунного гипокона. От этого последнего кнаружи, по направлению к заднему концу эктолофа, идет гребень, который представляет гипостиль. Этот сложноскладчатый рисунок, представляющий чередование слоев, состоящих из трех различных материалов, обуславливает высокую эффективность зуба в качестве органа перетирания пищи. Аналогичное строение имеют и нижние зубы, однако рисунок их, несомненно, можно вывести из примитивного рисунка, в котором метастиль, лежащий по соседству с метаконом, служит посредствующим звеном между обоими V-образными гребнями.

В связи с удлинненностью ряда щечных зубов и с присутствием диастемы лицевая часть черепа (рис. 291 B) вытянута в длину. У новейших лошадей имеется заднеглазничная дуга.

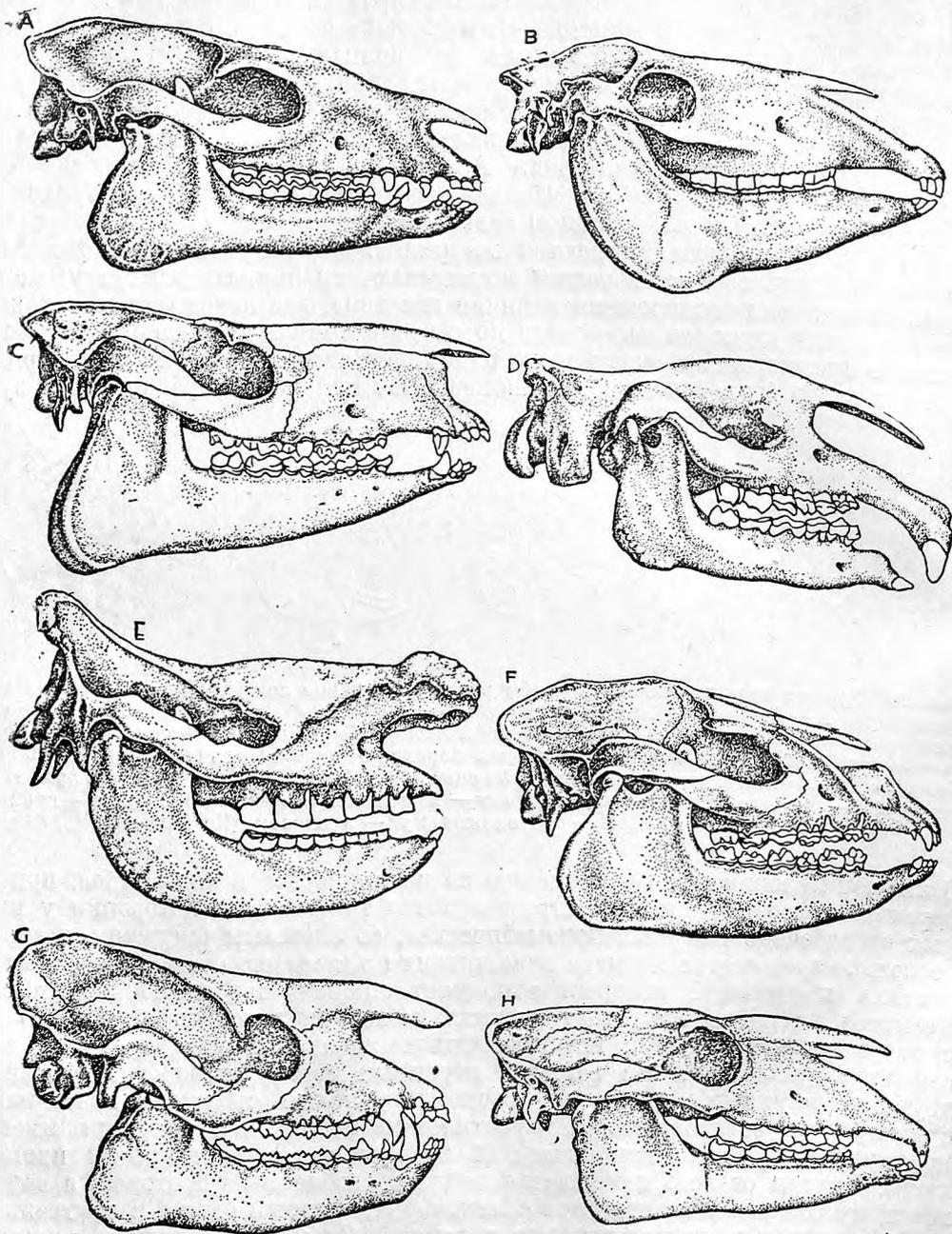


Рис. 291. Черепа непарнокопытных. А — *Eohippus*. Длина черепа около 13,3 см. В — *Equus moberarensis*, плейстоценовая американская лошадь. Длина черепа около 58,4 см. С — *Hyrachyus*, эоценовый представитель семейства *Hyracodontidae*. Длина черепа около 28 см. D — *Baluchitherium*, гигантский безрогий носорог из олигоцена. Длина черепа около 1,4 м. E — *Diceros raphynathus*, плиоценовый рогатый носорог. Длина черепа около 60 см. F — *Tapirus validus*, олигоценовый американский тапир. Длина черепа около 30 см. G — *Limnocyops*, эоценовый безрогий титанотерий. Длина черепа около 38 см. H — *Moropus*, американский нижнемиоценовый представитель семейства *Chalicotheriidae*. Длина черепа около 60 см. (А — по Копу, В — по Хэй, С — по Скотту, D, G — по Осборну, E — по Годри, F — по Гэчтеру, H — по Петерсону.)

Эоценовые лошади. Современные лошади и их родичи как по развитию конечностей, так и по озублению весьма совершенно приспособлены к питанию травами и жизни на открытых пространствах. От них весьма значительно отличаются по своему строению, а также, вероятно, и по образу жизни такие древнейшие лошади, как *Eohippus* (рис. 287 А, 288 А, 289 А, 290 А, 291 А, 292) из нижнего эоцена Северной Америки, — маленькая форма, величиной не более фокстерьера. Лицевая область черепа была короткая, глазницы (которые, конечно, не имели заднеглазничной дуги) находились на одинаковом расстоянии от переднего и заднего конца черепа. Сохранялись все зубы, диастема была короткая. Коренные зубы имели низкие коронки, но уже приобрели четырехугольную форму; на верхних коренных было по шести бугорков, а на нижних их было по четыре. Здесь мы видим лишь начальную стадию образования лофов; но лошадь, жившая в то же время в Европе, — *Hyracotherium* (рис. 227 В), — имела еще определенно бунодонтные зубы. Предкоренные зубы оставались сравнительно про-

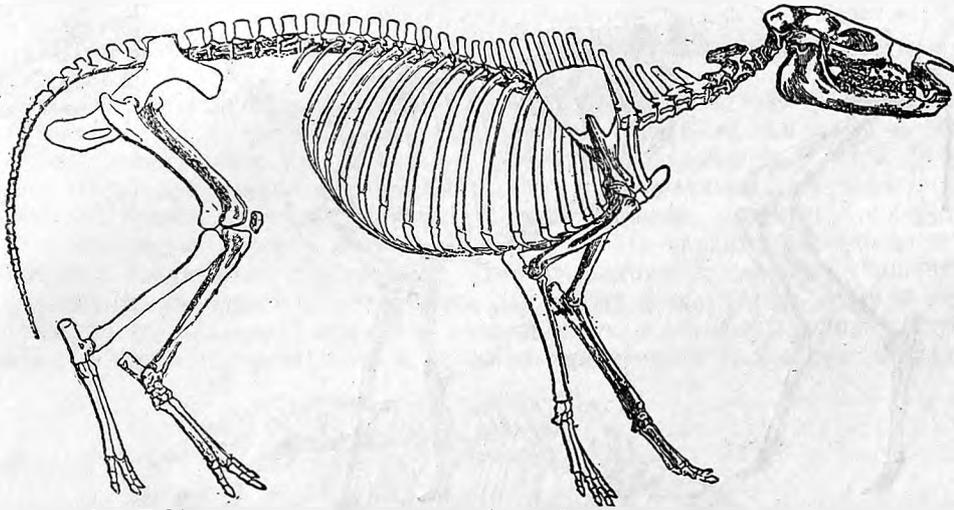


Рис. 292. *Eohippus* из нижнего эоцена, близкий к основанию ветви непарнокопытных. Длина — около 46 см. (По Копу, из С. Вудварда.)

стыми, — ни один из верхних предкоренных в своем эволюционном развитии не продвинулся далее трехугольной стадии. Ноги были умеренной длины, с несколько вытянутыми в длину метаподиями и с явственно развитыми копытами на дистальных фалангах. Число пальцев было уже сокращенное. На передней ноге исчезли все следы первого пальца, но остальные четыре пальца были функционирующие, хотя наружный был сравнительно маленький. На задней ноге оставалось только три пальца, но сохранялись метатарсальные грифельные косточки, которые представляли собою остатки исчезнувших пальцев. Это маленькое животное, жившее в лесах и питавшееся мягкой растительностью, представляет большой интерес. Нет сомнения в том, что оно стоит в основании филогенетического ряда лошадей. Более того, оно имеет много таких признаков, которыми должны были бы обладать предки других семейств непарнокопытных; форма эта, несомненно, была весьма близка к корням всей группы непарнокопытных.

В среднем и верхнем эоцене Северной Америки мы встречаем потомков этого примитивного представителя семейства — *Orohippus* и *Epihippus*, строение которых в основном оставалось тем же самым и у которых на передней ноге всегда сохранялись четыре пальца. Впрочем, произошли некоторые прогрессивные изменения: тело несколько увеличилось, в задней ноге исчезли грифельные косточки, а два последних предкоренных зуба приобрели «рисунки» коренных.

Mesohippus и родственные ему типы. Следующая основная стадия эволюции лошадей начинается в нижнем олигоцене опять-таки Северной

Америки. Там мы встречаем начало филогенетического ряда лошадей с функционально трехпальными ногами: такими являются *Mesohippus* (рис. 290 В, 293), типичные формы которого были величиною с шотландскую овчарку, и несколько более крупный *Miohippus* (рис. 287 В). Наружный палец передней ноги исчез, хотя рудимент его метатарсальной кости сохранялся у многих последующих форм семейства. Метаподии трех остающихся пальцев гораздо длиннее, чем у эоценовых типов; средний палец был, правда, несколько крупнее остальных, но все три пальца, несомненно, достигали земли.

Диастема продолжала увеличиваться. Щечные зубы оставались еще низкоронковыми, но все предкоренные зубы, за исключением первого маленького, закончили моляризацию, уподобились по своему рисунку коренным зубам. Этот узор стал теперь определенно лофодонтным, причем верхний коренной зуб имел типичный W-образный эктолоф, но бугорки, кото-

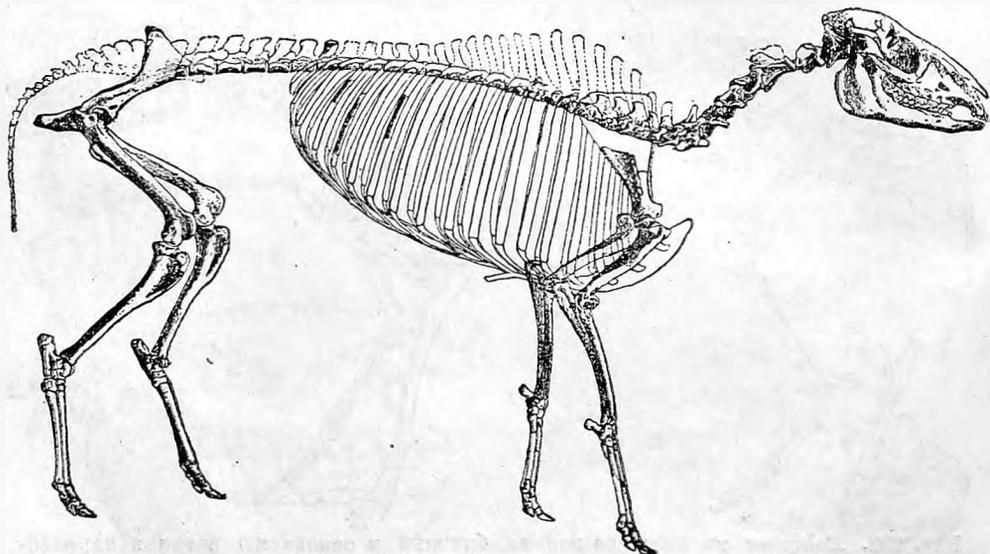


Рис. 293. *Mesohippus*, небольшая трехпальная олигоценовая лошадь. Длина — около 1 м. (По Скотту.)

рыми были образованы поперечные лофы, сохраняли свою самостоятельность. У заднего края верхних коренных зубов становится заметным гипостиль. На коренных зубах нижней челюсти было два полулунных гребня с явственным двойным бугорком (метаконидом и метастилидом) у места их соединения.

Зубы и конечности этих типичных олигоценовых лошадей указывают на то, что животные эти, подобно своим предкам (а также нынешним тапирам), были формами, питавшимися в основном мягкой растительностью в лесах и прогалинах; имея ноги с тремя раздвинутыми пальцами, они могли ходить по мягкой почве, там, где было бы трудно передвигаться более новым, однопальным формам семейства. Некоторые представители этой группы развивались в сторону увеличения тела без значительных изменений в строении; в конце олигоцена и в начале миоцена это привело к развитию такой формы, как *Anchitherium*, достигавшего размеров пони, но имевшего примитивного строения трехпальные ноги и зубы с низкими коронками. Этот тип мигрировал в Европу (где после самого нижнего эоцена настоящих лошадиных не было) и был там обычным в течение нижнего миоцена. Родственная форма, — *Hurohippus*, — жившая в лесах, существовала в Северной Америке и в Китае до плиоцена; один вид этого рода, достигавший величины носорога, был крупнейшей из всех когда-либо существовавших лошадей.

Миоценовые лошади. *Parahippus* из миоцена Северной Америки дает нам представление о третьей основной стадии эволюции лошадей. У этой лошади была хорошо развита диастема, коренные зубы стали длиннее. Соответственно этому, морда значительно вытянулась в длину, глазница была на значительном расстоянии от середины длины черепа. Развивавшийся отросток лобной кости частично замыкал глазницу сзади; у дальнейших типов этот отросток образовал сплошную дугу. Коренные зубы (рис. 290 C) имели еще довольно низкие коронки, но на их поверхности уже начал появляться цемент. На ноге боковые пальцы были несколько редуцированы, так что во время быстрого передвижения они, вероятно, не касались земли. Таким образом, *Parahippus* был, повидимому, формой, переходной от древних лесных лошадей к новейшим лошадям, питающимся травами и живущим на открытых пространствах.



Рис. 293'. Правая половина озубления верхней челюсти *Hipparion*, из плиоцена Европы. ($\times \frac{3}{4}$). (Ср. рис. 288 B). (Из М. Павловой.)

Прямым потомком этого рода был *Merychippus* (рис. 287 C, 290 D), характерный для более верхней части миоцена Северной Америки и, несомненно, являющийся предком более новых типов лошадей. У этой формы зубы были определенно высококоронковые и призматические с хорошо развитым цементом; рисунок коренных зубов вполне сравним с рисунком соответствующих зубов у нынешних лошадей. На верхних коренных зубах гипостиль соединился с гипоконом, замкнув заднюю цементную «чашечку»; аналогичная передняя чашечка была заключена между протолофом и металофом. От *Merychippus* произошло несколько тесно связанных одна с другой форм, которые встречаются в верхнем миоцене и плиоцене Северной

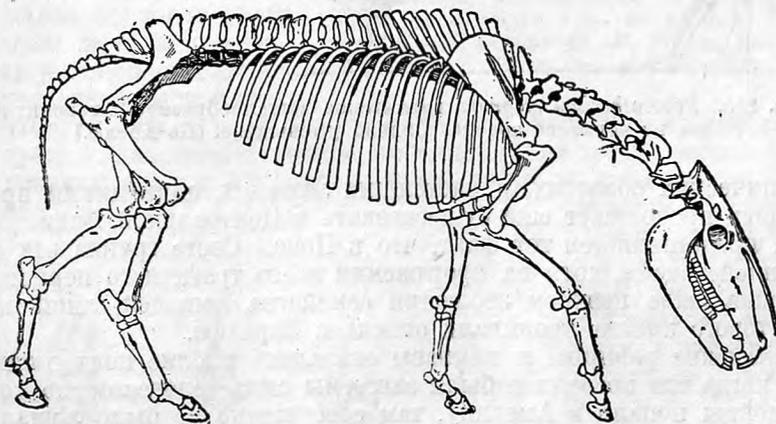


Рис. 294. *Hippidium*, южноамериканская плейстоценовая лошадь. (Из Скотта.)

Америки. Одна из них — *Hipparion* (рис. 293') — форма величиною с пони, довольно легко построенная, — распространилась до Евразии (где анхитерий уже вымер) и является характерным представителем нижнеплиоценовой фауны этой области. Другой род — *Protohippus* — содержит ряд небольших форм; некоторые из этих последних, повидимому, проникли в Южную Америку, дав там начало нескольким плейстоценовым родам, каковы, например, *Hippidium* (рис. 294) и *Onohippidium*. У этих небольших, но тяжело построенных, южноамериканских форм боковые пальцы, как и у настоящих новейших лошадей, были редуцированы до состояния грифельных косточек, но конечности были короткие (что указывает на жизнь в гористых местностях); кроме того, эти формы характеризуются чрезвычайно длинными тонкими носовыми костями. Эти формы вымирают в плейстоцене.

Дальнейшая эволюция лошадей. В течение плиоцена главная линия эволюции лошадей продолжалась, повидимому, в Северной Америке. Род *Pliohippus* произошел от *Merychippus*; *Pliohippus* был несколько крупнее и несколько тяжелее построен, чем современный ему гиппарион. Щечные зубы сдвигались вполне высококоронковыми, как у гиппариона (рис. 293'), но сохраняли несколько более простой рисунок (рис. 290 E). Строение ног было весьма прогрессивное, так как, хотя некоторые относимые к этому роду виды еще полностью сохраняли боковые пальцы, другие виды стали уже однопальными, а от боковых пальцев у них оставались лишь грифельные косточки. Другая форма из американского плиоцена — *Plesippus* — характеризуется некоторой складчатостью эмалевых полосок; она, повидимому, была переходной к нынешнему роду *Equus*. Эта форма появилась в плейстоцене и распространилась по всем материкам (за исключением, конечно, Австралии). В Старом Свете второстепенные изменения привели к развитию зебр (характерных для Африки), ослов, встречаемых еще в диком состоянии кое-

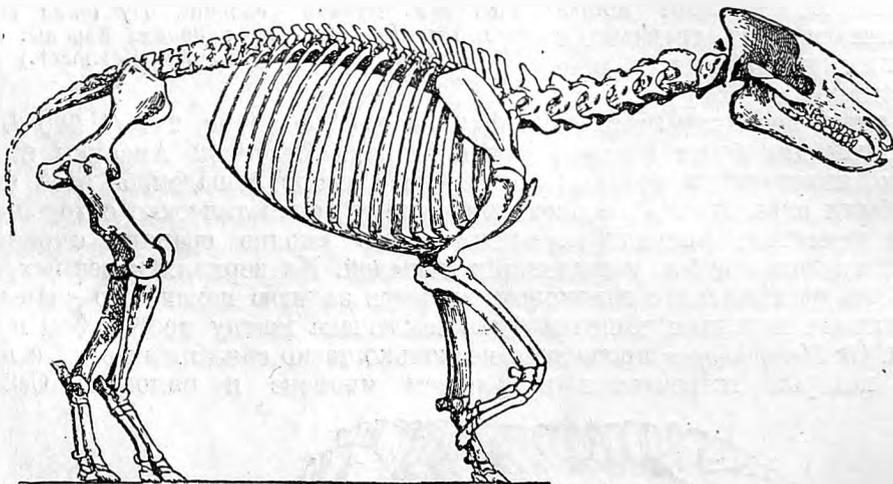


Рис. 295. *Palaeotherium magnum*, гигантское лошадеобразное млекопитающее из верхнего эоцена. Сильно уменьшено. (По Абелью.)

где в тропических областях, и настоящих лошадей, один дикий представитель которых продолжает еще существовать в Центральной Азии. Довольно странным представляется тот факт, что в Новом Свете группа эта вымерла к концу плейстоцена, хотя на протяжении всего третичного периода Северная Америка была центром эволюции семейства лошадей, лишь немногие формы которого иногда проникали отсюда в Евразию.

Американские равнины и пампасы оказались вполне подходящими для лошадей, когда эти последние были завезены сюда человеком, но когда первые европейцы попали в Америку, там совершенно не было лошадей.

Палеотерии. Как мы уже заметили, в верхней части эоцена в Европе не было настоящих лошадиных. Вместо них там развивались различные недолговечные боковые ветви *Equoidea*; эти ветви могут быть рассмотрены под общим названием «палеотериев». Формы эти в своем эволюционном развитии сравнительно скоро становятся крупными и приобретают определенные прогрессивные черты строения. Характерным представителем этой группы является *Palaeotherium* (рис. 295), который дожил до начала олигоцена. Последний из палеотериев достигал величины носорога. Число пальцев было сокращено до трех как на передней, так и на задней ноге, но ноги были короткие и довольно толстые. В процессе развития этого рода три предкоренных зуба довольно рано испытывают молярризацию (уподобляются коренным); щечные зубы становятся в значительной степени лофодонтными, хотя в деталях своего строения они отличаются от соответствующих зубов настоящих лошадей. Другие формы, происходящие из среднего и верхнего

эоцена, обычно менее крупны, с несколько более примитивными зубами; предкоренные зубы имеют менее прогрессивное строение. Однако у одной формы на коронках коренных зубов уже откладывался цемент, а боковые метаподии у нее были очень тонкие, — признаки, которые в эволюции настоящих лошадей были достигнуты лишь в начале миоцена. Но, несмотря на эти прогрессивные черты строения, палеотерии вымерли; характерными олигоценовыми и верхнетретичными копытными Европы были главным образом непарнокопытные, а парнокопытные.

Тапиры. Тапиры — единственные ныне живущие представители подотряда *Tapiroidea* — по своему строению и образу жизни во многих отношениях еще очень близки к древнейшим непарнокопытным. Живя в лесах и на сравнительно мягкой почве, они сохранили примитивное строение конечностей своих эоценовых предков; верхние сегменты ног, а также и manus и pes (рис. 296 E, 297 C) коротки, локтевая и малая берцовая кости еще цельные и самостоятельные, и, как у эоценовых непарнокопытных, на передней ноге

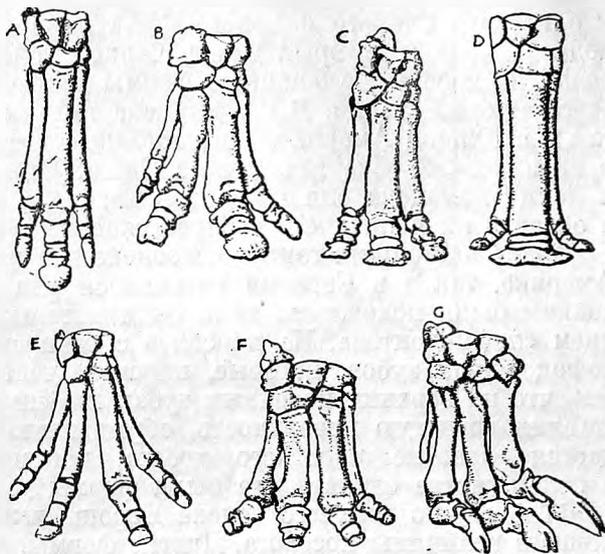


Рис. 296. Manus различных непарнокопытных. А — *Hyracodon*, олигоценовый бегущий носорог. В — *Trigomias*, олигоценовый четырехпальный настоящий носорог. С — *Diceratherium*, трехпальный примитивный представитель носорогов. D — *Baluchitherium*, огромный олигоценовый носорог из Азии, с столбообразными ногами. E — *Tapirus validus*. F — *Menodus*, олигоценовый титанотерий. G — *Moropus*, халикотерий. (А — по Скотту, В — по Гэтчеру, С — по Петерсону, D, F — по Осборну, E — по Уоргману и Эрлю, G — по Голанду и Петерсону.)

у них четыре пальца, а на задних три. Тапиры питаются мягкой растительностью; зубы у них имеют низкие коронки и не покрываются цементом. Хорошо развиты клыки; сокращение числа зубов не наблюдается, хотя развивается диастема умеренной длины. Все щечные зубы (рис. 288 E, 289 D) имеют весьма простой рисунок, который на верхних коренных зубах состоит из простых лофов, в то время как на нижних развиваются два поперечных гребня. Заметной чертой специализации современного тапира является присутствие короткого хобота, с чем

связаны перемещение носового отверстия назад и укорочение носовых костей, что наблюдается у всех форм, которые имеют хобот (рис. 291 F).

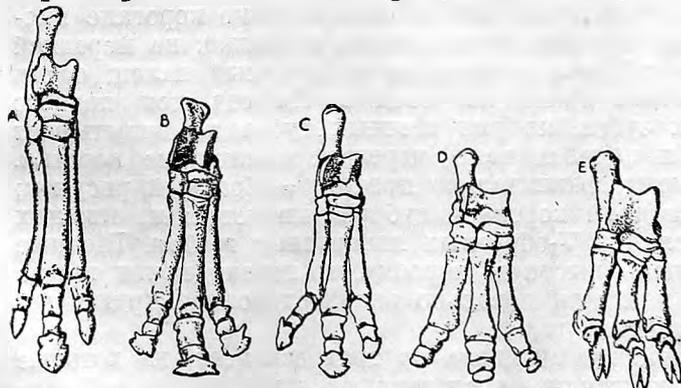


Рис. 297. Pes различных непарнокопытных. А — *Hyracodon*, олигоценовый бегущий носорог. В — *Diceratherium*, миоценовый носорог. С — *Tapirus*. D — *Menodus*, олигоценовый титанотерий. E — *Moropus*, халикотерий. (А — по Скотту, В — по Петерсону, D — по Осборну, E — по Голанду и Петерсону.)

Homogalax (Systemodon) (рис. 288 F) из нижнего эоцена Северной Америки является примитивным непарнокопытным, которое близко стояло к предкам *Tapiridae*, а может быть, даже было предком этого семейства.

Предкоренные зубы, конечно, еще не подверглись моляризации; коренные же были вполне сходны с соответствующими зубами эогиппуса, но на них уже началось развитие характерных для тапира поперечных гребней. У этой формы и у других эоценовых форм хобот, повидимому, не был развит. В олигоцене Старого и Нового Света появляются представители нынешнего рода *Tapirus*, у которых уже начались моляризация предкоренных зубов и развитие хобота. Дальнейшие формы встречаются в более новых третичных отложениях Евразии. В плейстоцене тапиры существовали как в Северной, так и в Южной Америке, а в настоящее время они продолжают встречаться в тропических областях Нового Света. Что же касается Старого Света, то к концу плиоцена они исчезли в Европе и продолжали существовать лишь в области их нынешнего распространения в юго-восточной Азии.

Кроме настоящих тапиров, в эоцене и в нижнем олигоцене как в Северной Америке, так и в Евразии развивался ряд форм, которые по многим признакам были похожи на тапиров и которых можно объединить под названием «лофиодонтов». На их связь с тапирами указывает развитие простых лофодонтных зубов, которые, впрочем, часто отличаются от зубов тапиров тем, что на верхних коренных зубах гребень, идущий вдоль метакона, представлял вогнутую поверхность, обращенную наружу. У некоторых наблюдается развитие короткого хобота, напоминающего хобот тапира. Хотя в большинстве случаев это были формы умеренных размеров, один род — *Lophiodon* — из верхнего эоцена Европы имел одного представителя, достигавшего величины носорога. Другие формы, как, например, верхнеэоценовый *Helateles* и олигоценый *Colodon*, были представлены тонконогими животными, аналогичными нынешним лошадям.

Носороги. Из всех групп непарнокопытных самую сложную палеонтологическую историю имеют *Rhinocerotoides* — носороги и их родичи. В настоящее время это семейство представлено лишь немногими формами, живущими в тропических областях Старого Света, но на протяжении большей части третичного периода животные этой группы были чрезвычайно многочисленны на северных материках. Эволюция их началась с форм, довольно сходных с древнейшими лошадьми, но в дальнейшем они сильно отклонялись от этой последней группы. Во многих случаях у них развивались роговидные образования, которые, однако, состояли не из кости и не из роговой массы, а из сросшихся видоизмененных волос. В противоположность большинству лошадей, носороги в своем эволюционном развитии достигали значительной величины тела. Обычно они имели сравнительно короткие массивные конечности, редукция пальцев происходила медленно: на передней ноге некоторых олигоценых форм сохранялся еще пятый палец; среди носорогов нет форм, достигших однопалой стадии. Наблюдается процесс моляризации предкоренных зубов, но ряд щечных зубов не испытывает значительного удлинения, и лицевая часть черепа сравнительно коротка. Верхние коренные зубы имеют сравнительно простой π -образный рисунок; у всех более новых форм задний коренной зуб редуцируется; на нижних коренных зубах развиваются два V-образных поперечных гребня. Щечные зубы редко приобретают очень высокую коронку, и цемент почти всегда отсутствует. Однако резцы и клыки довольно значительно варьируют, нередко исчезают или специализируются.

Бегающие носороги. Самое примитивное из трех семейств, на которые может быть подразделена эта группа, представляют гиракодонты — бегающие носороги эоцена и олигоцена. Древнейшим из носорогов был *Hyrachyus* (рис. 291 С, 288 С) из среднего эоцена Северной Америки.

Хотя по характерным признакам озубления форма эта уже определенно является носорогом, она (достигая приблизительно размеров волка) довольно сходна по строению с древнейшими лошадьми и, быть может, произошла от форм, почти тождественной с эогиппусом. Зубная система была полная; уже развились основные признаки рисунка коренных зубов, характерные для носорогов, но предкоренные зубы оставались еще простыми и не молярировались; резцы оставались неспециализированными; хорошо были раз-

виты клыки. Ноги были тонкие, довольно сходные с ногами эогиппуса; на передних ногах было по четыре пальца, а на задних — по три; в противоположность большинству носорогов последующих времен, шея была длинная. В верхней части эоцена эти бегающие носороги были обычны в Америке и в Азии, но в Европу они не проникли. Последним из бегающих носорогов был олигоценовый *Hyracodon* (рис. 296 А, 297 А, 298), который был значительно крупнее предшественников, но все же был хорошо бегающим животным, с длинными тонкими ногами: на передних ногах было лишь три пальца. Три задних предкоренных зуба уже моляризировались. Эти прогрессивные эволюционные изменения весьма похожи на те изменения, которые происходили в то же время у лошадей. Однако эти изменения не получили продолжения, так как эта группа вымерла еще до конца олигоцена.

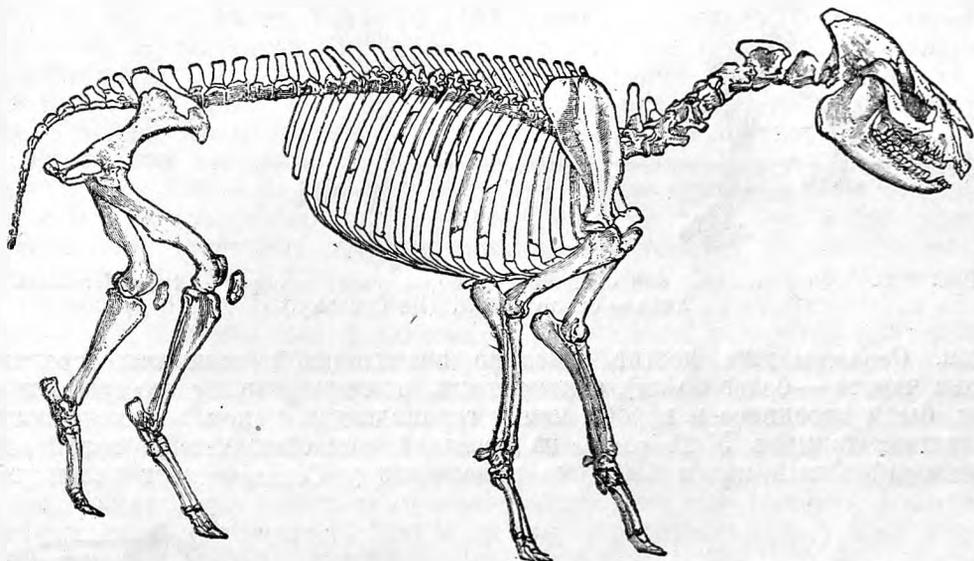


Рис. 298. *Hyracodon*, олигоценовый бегающий носорог. Длина — около 1,5 м. (По Осборну.)

Аминодонты. Семейство *Amyodontidae* представляет собою древнюю боковую ветвь, отделившуюся, повидимому, от примитивных гиракодонтов. Формы эти встречаются только в верхнем эоцене и олигоцене. По величине тела и по его пропорциям они были близки к гирипотаму, а условия, в которых встречаются их остатки, указывают на то, что это были речные формы. *Metamyndon* (рис. 299) из американского олигоцена имел короткие массивные конечности; на передних ногах сохранялось по четыре пальца, а на задних — по три. Череп был массивный. Предкоренные зубы не испытали моляризации, некоторые из них исчезли; редуцировались также и резцы; клыки были мощные.

Древнейшие настоящие носороги. Все остальные формы обычно относятся к третьему семейству — семейству настоящих носорогов — *Rhinocerotidae*. В пластах эоцена лишь изредка встречаются обломки скелетов относящихся сюда форм. Впервые большее значение эти формы приобретают в олигоцене; в противоположность современным им бегающим носорогам, формы эти достигают значительной величины; ноги у них становятся мощными, а предкоренные зубы — в противоположность аминодонтам — скоро моляризируются. Своеобразен аппарат захвата пищи у настоящих носорогов: два резца — первый верхний и второй нижний — всегда сильно увеличиваются и работают как режущие зубы (у некоторых более новых форм они могут исчезать), а кроме того, развивается узкое рыло с заостренной губой. Последний верхний коренной зуб всегда имеет более простое строение,

чем остальные; на нем эктолоф и металоф образуют единый непрерывный гребень (рис. 288 D).

Trigonias (рис. 296 B), *Caenopus* (рис. 300) и их родичи из американского олигоцена представляют, повидимому, центральную группу настоящих носорогов.

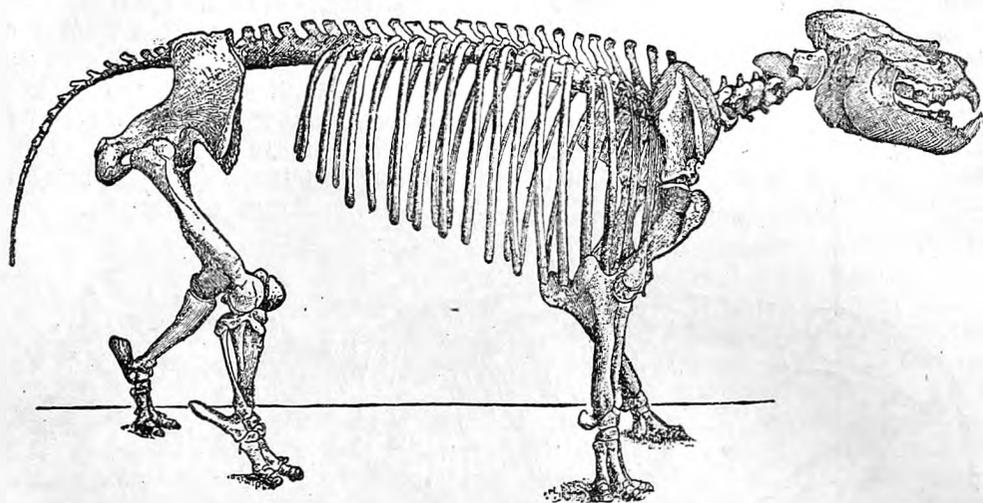


Рис. 299. *Metamynodon*, олигоценовый земноводный носорог (*Amylodontidae*). Длина — около 4,25 м. (По Осборну.)

рогов. *Caenopus* уже достиг довольно значительной величины (средняя длина черепа — более 30 см), а конечности, поддерживавшие его громоздкое тело, были массивнее и короче, чем у гиракодонтосов, напоминая конечности нынешних тапиров. У *Trigonias* на передней ноге было четыре пальца, но наружный пятый палец был уже маленький; у *Caenopus* этот палец уже

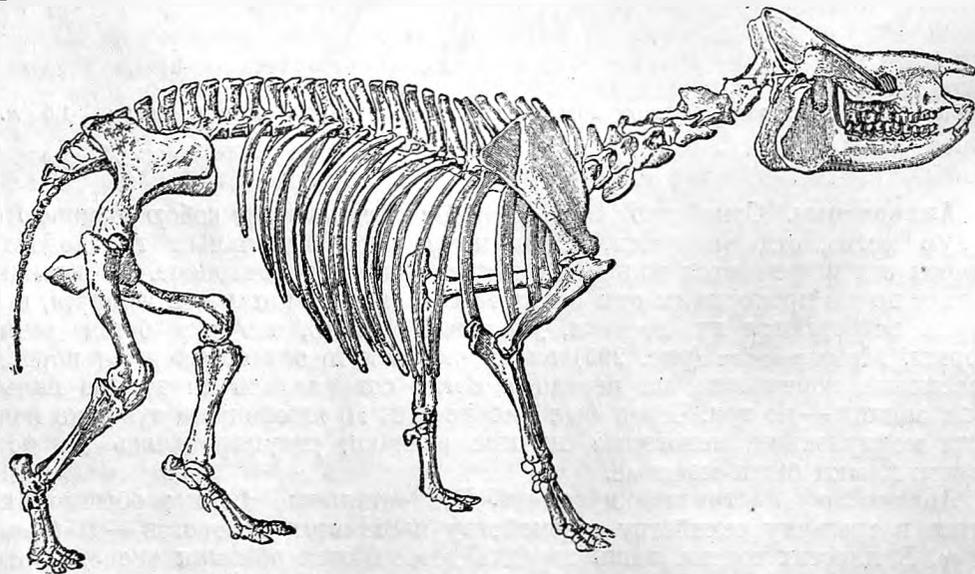


Рис. 300. *Caenopus tridactylus*, олигоценовый безрогий носорог. Длина — около 2,5 м. (По Осборну.)

исчез. У всех более новых форм сохраняется трехпалая нога. Были развиты увеличенные резцы («бивни»); сохранялось большинство других передних зубов, чем эти животные отличаются от более новых форм. Предкоренные зубы вначале были простые, но в течение олигоцена на них развивается рисунок, характерный для коренных. Примитивные олигоценовые носороги были лишены рогов (сросшиеся волосы, из которых состоит рог, не сохра-

няются в ископаемом состоянии, а потому о существовании рогов мы судим по присутствию шероховатой поверхности на кости, лежавшей в основании рога).

Центр распространения носорогов находился, повидимому, в Северной Америке, хотя и в Старом Свете известны некоторые древние формы. Весьма близок к древним ценопидам их потомок *Diceratherium* (рис. 289 C, 296 C, 297 B) — небольшой носорог, обычный в нижнем миоцене Северной Америки, а также встречающийся в более молодых отложениях в Евразии. Эта форма вполне сходна со своими олигоценовыми предками, но самцы имели уже небольшие рога; однако, в отличие от носорогов из более новых отложений, у дикератерия было два рога, расположенных симметрично на конце носа.

Относительно происхождения настоящих носорогов еще сравнительно недавно мы не имели никаких определенных данных. В настоящее же время мы имеем основание предполагать, что они произошли от каких-то сравнительно небольших и примитивных бегающих носорогов эоцена, а через них родословная настоящих носорогов может быть прослежена и далее — до древней примитивной основной группы непарнокопытных.

Гигантские носороги. Непосредственными потомками группы ценопуса были также *Baluchitherium* (рис. 291 D) и другие огромные безрогие формы, открытые недавно в олигоцене и нижнем миоцене Азии. Это были крупнейшие из всех известных нам наземных млекопитающих. Голова *Baluchitherium* имела в длину около 1,2 м, и все-таки она была мала в сравнении с огромным телом. Высота этого крупного животного в области плеч достигала 5,5 м; длинная шея и длинные передние ноги позволяли ему дотягиваться до высоких ветвей деревьев. Щечные зубы его были вполне сходны с зубами ценопуса; передние зубы были представлены единственной парой тупых резцов, которые вполне могли произойти от соответствующих резцов более примитивных олигоценовых форм. Конечности, как этого можно было ожидать, были массивные, но длинные и столбообразные. Наблюдается даже значительное удлинение метоподиальных костей, которые были массивные, тесно сближенные друг с другом, и располагались в виде столба над тремя сильно укороченными пальцами (рис. 296 D); боковые пальцы были более редуцированы, чем у каких бы то ни было других носорогов.

[К только что описанному роду очень близок *Indricotherium*, найденный в СССР, в верхнем олигоцене Тургайской степи].

Более новые типы носорогов. Остальные, более новые носороги представляют, повидимому, несколько самостоятельных, но близких одна к другой эволюционных линий, отходящих от примитивной эоценовой группы. Эти более новые формы развиваются в сторону увеличения размеров тела (хотя в этом отношении они уступают белучитерия) и в связи с этим — в сторону развития массивных конечностей с короткими широкими дистальными частями. У этих форм обычно развивались рога, но эти последние никогда не появлялись в виде пары: если было два рога, то они располагались один за другим — один на носовой кости, другой на лобной. Высота коронки щечных зубов значительно увеличивается, частью в связи с изменением способа питания, частью в связи с увеличением тела.

Некоторые носороги из более молодых третичных отложений, — каковы, например, *Aceratherium*, *Chilotherium* и *Aphelops*, — оставались безрогими, но потеряли верхние бивнеобразные резцы. Эти формы нередко встречаются в миоцене и в плиоцене, но в настоящее время они являются совершенно вымершими; дальнейшие типы носорогов представлены формами, имеющими рога.

В верхнем миоцене и в плиоцене существовала замечательная боковая ветвь рогатых носорогов, представленная родом *Teleoceras* и близкими к нему формами. Телеоцерас был коротконогим животным с широкими manus и pes, с округлым туловищем; в общем он был построен подобно гиппопотаму. Эти коротконогие носороги жили, повидимому, в болотах и реках. На носо-

вых костях имеется шероховатая поверхность, указывающая на присутствие, по меньшей мере, рудиментарного рога.

В верхней части миоцена и в плиоцене центр эволюции носорогов, повидимому, переместился в Евразию, а в Северной Америке в это время рассматриваемое семейство было представлено лишь безрогими формами и телеоцерасом. После плиоцена в Западном полушарии носорогов совершенно не было. В верхнем миоцене и в плиоцене Старого Света мы встречаем множество форм, которые во многих случаях, правда, слабо, изучены; эти формы, повидимому, указывают на пути развития различных групп плейстоценовых и нынешних. Эти формы различаются между собою главным образом признаками строения рогов и резцов.

К роду *Rhinoceros* в узком смысле слова могут быть причислены только крупный ныне живущий индийский однорогий носорог и менее крупный его родич с острова Явы, имеющий только один массивный рог на носовых костях и сохраняющий оба резцовых «бивня». Представители этой группы могут быть прослежены в Азии до миоцена. Одна крупная и важная группа

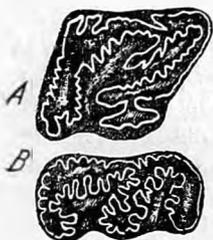


Рис. 300'. Правый верхний (А) и левый нижний (В) коренные зубы *Elasmotherium* ($\times 1/5$). (Из М. Павловой.)

верхнетретичных и нынешних носорогов содержит формы, у которых имеются рога и на носовых костях и на лобных. *Dicerorhinus*, живущий на Суматре, есть примитивная форма с рудиментарными рогами; зубы этой формы имеют низкие коронки; у нее сохраняются резцы — «бивни». Остальные двурогие носороги, включая сюда нынешние формы, а также ископаемые от миоцена и выше, являются гораздо более прогрессивными в том отношении, что зубы у них имеют более высокие коронки, а резцы отсутствуют, вследствие чего аппаратом, захватывающим части растений, идущие в пищу, служат только губы. Сюда относятся современные африканские носороги — как черный, так и «белый», точнее — серый (*Diceros*, рис. 291 E, и *Ceratotherium*), а также многие плейстоценовые формы, из которых наиболее интересна *Coelodonta* — приспособившийся к холодному климату шерстистый носорог, кото-

рый в Европе дожил до конца плейстоцена. Эту форму, родственную нынешним белым носорогам, особенно любили изображать художники древнего каменного века. Целые законсервированные экземпляры этой формы были найдены в одном местонахождении горного воска в Польше [Старуния, в Восточных Карпатах. Сохранение трупов в данном случае объясняется действием соли и нефти].

[Весьма своеобразным представителем семейства *Rhinocerotidae* был *Elasmotherium* (рис. 300'), живший в нижнем плейстоцене на территории южной части СССР. Это было приземистое животное, высотой примерно в 1,5 м. На конце носовых костей заострявшегося кпереди черепа помещался маленький рожок. Лобные кости подымались в обширный купол, помещавшийся между широко расставленными глазницами. Наружная стенка этого купола была тонка, а внутри он был разделен тонкими костными пластинками на крупные ячей. Этот бугор, как образование полное и хрупкое, не мог, вопреки распространенному мнению, служить основанием для большого рога, и был, вероятно, покрыт слоем отвердевшей кожи. Зубная система сократилась до пяти щечных зубов в каждой половине верхней и нижней челюсти. На жевательной поверхности зубов имеются, как у настоящих носорогов, гребни; только полоски эмали, которые ограничивают эти гребни, сложены в многочисленные складки. Зубы эламотерия имеют вид удлиненных призм; они не имеют корней; эмалевый слой постоянно подрастал снизу, по мере стирания зуба. Это были, очевидно, водные носороги, жившие в речных долинах и болотах].

Эволюция носорогов происходила в общем параллельно эволюции родственных им лошадей, но у носорогов тело увеличивалось в известной степени за счет быстроты локомоции. Эоценовые и нижнеолигоценые представители обеих групп обнаруживают уже значительное разнообразие, при-

чем среди носорогов существовали не только бегущие формы, но и крупные аминодонты. В олигоцене уже установились основные характерные признаки носорогов, как группы форм более крупных, чем лошади, и продолжавших, в противоположность этим последним, питаться главным образом мягкой растительностью. Подобно лошадям, носороги были многочисленны в неогене, но в настоящее время продолжают существовать лишь немногие формы, живущие в Старом Свете.

Титанотерии. Нам остается теперь рассмотреть две вымершие группы непарнокопытных: титанотериев и халикотериев; те и другие производят впечатление специализированных форм, но обе эти группы характеризуются зубной системой непрогрессивного типа, чем, по крайней мере отчасти, можно объяснить вымирание титанотериев и халикотериев. Из этих двух групп первой достигла высшей точки своего эволюционного развития и первой вымерла группа титанотериев, центром эволюционного развития кото-

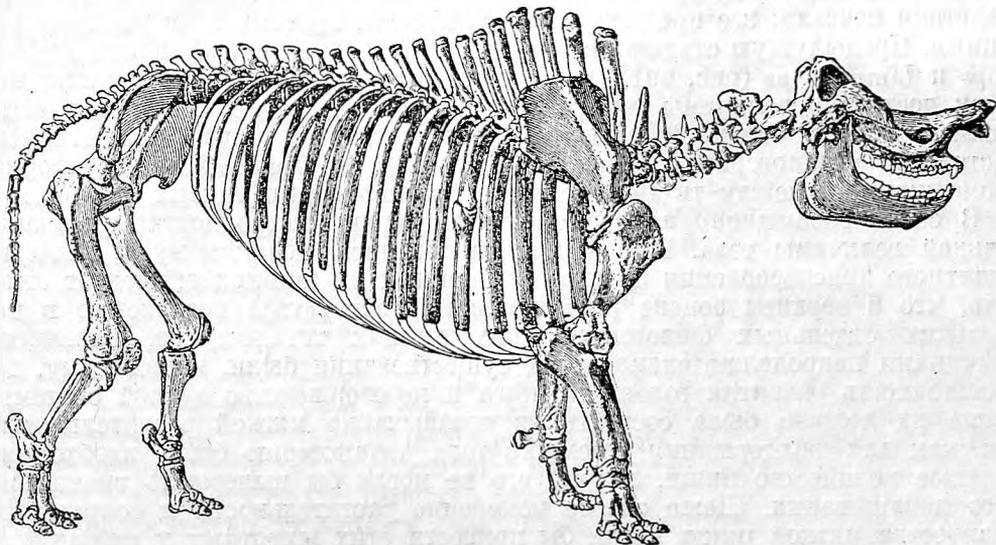


Рис. 301. *Brontops*, крупный нижнеолигоценый титанотерий. Изображен скелет женской особи: короткие рога — признак пола. Оригинал имеет длину около 4,3 м. (По Осборну.)

рых являлась, повидимому, Северная Америка. Конечными формами филогенетических рядов титанотериев являются такие рода, как *Brontops* (рис. 301), *Brontotherium*, *Menodus* и *Megacerops*; все эти рода существовали в нижнем олигоцене. Это были крупные животные, — одна из форм имела в области плеч высоту около 2,5 м. Череп (как почти у всех титанотериев) был длинный и низкий; головной мозг был очень маленький. Мозговая коробка на своей верхней стороне имела характерную вогнутость там, где у многих других животных череп бывает выпуклым. Бросающейся в глаза чертой является присутствие на передней части черепа пары больших морщинистых роговидных выступов. У упомянутых нижнеолигоценых форм рога эти всегда достигали довольно значительных размеров (впрочем, у самок рога были меньше); но в различных родах они варьировали в огромной степени, в некоторых случаях они представляли собою длинные, расходящиеся в стороны, образования; иногда (у *Embolotherium* из олигоцена Монголии) они подымались круто, в виде единого широкого гребня, который раздваивался на своей верхушке. Зубы (рис. 288 G, 289 E), однако, оставались удивительно непрогрессивными. Иногда исчезали резцы, а также один предкоренной зуб. Предкоренные зубы лишь частично подверглись моляризации и оставались маленькими. Коренные зубы имели большую поверхность, но рисунок на них был бунолофодонтный. На верхних зубах был W-образный эктолоф, на внутренней стороне которого была расположена

главная жевательная поверхность; изолированные внутренние конусы представляли собой протостиль, протокон и гипокоп. На нижних коренных зубах было два V-образных гребня, образующих примерно такой же рисунок, какой мы видим на соответствующих зубах лошадей, но без раздвоения бугорка на месте соединения двух V, что наблюдается у большинства лошадей. В связи с огромным объемом туловища конечности были тяжело-весного типа, короткие и массивные, а укороченные manus и pes (рис. 296 F, 297 D) имели соответственно четыре и три пальца.

В верхнем эоцене Америки и Азии существовали несколько более примитивные типы, например *Dolichorhinus*, у которых рогов не было, а на длинных носовых костях могли быть лишь слабые признаки рогов. Величина верхнеэоценовых форм в среднем составляла не более двух третей величины последних нижнеолигоценовых представителей; поэтому тело было менее массивным. Присутствовали все зубы; на верхних коренных зубах продолжали еще существовать два промежуточных бугорка, которые впоследствии исчезли; все предкоренные зубы были простые и не моляризированные. Предыдущую стадию эволюционного развития представляют *Palaeosyops* и *Limnohyops* (рис. 291 G) из среднего эоцена Северной Америки; эти звери достигали величины тапира и были лишены рогов. В верхней части нижнего эоцена Северной Америки существовал не только примитивный настоящий титанотерий (*Eotitanops*), но также и *Lambdotherium* — форма, промежуточная между титанотериями и примитивными типами *Equoidea*.

В своем эволюционном развитии титанотерии быстро достигают значительной величины тела. Рог у них развивались, повидимому, в качестве защитного приспособления против современных им хищников; следует отметить, что в верхнем эоцене рога начинают развиваться независимо в нескольких отдельных филогенетических линиях титанотериев. Главными причинами непродолжительности их существования были, повидимому, недостаточность развития головного мозга и несовершенство зубной системы. Пища их должна была состоять из чрезвычайно мягкой растительности, так как для поддержания огромного тела титанотерию было необходимо большое количество пищи, а зубы его не могли бы выдержать значительного изнашивания. Даже слабое изменение растительности и сокращение количества мягкой пищи могли бы привести этих животных к гибели.

Халикотерии. Большинство характерных признаков этих весьма любопытных форм можно рассмотреть на примере рода *Moropus* (рис. 291 H) из нижнего миоцена Америки. По своему внешнему виду (а также и по величине) моропус был, вероятно, несколько похож на лошадь, хотя передние ноги у него были несколько длиннее задних. Многие особенности черепа и скелета указывают на то, что этот зверь был представителем непарнокопытных. Общие пропорции удлиненного черепа соответствуют пропорциям черепа лошадей того же времени; длинные тонкие носовые кости представляют признак, характерный для непарнокопытных. Захватывающие пищу передние зубы у халикотериев были слабо развиты или отсутствовали. В отличие от типичных непарнокопытных, предкоренные зубы оставались сравнительно маленькими и простыми, коренные же зубы (у которых коронки оставались низкими) были довольно сходны с соответствующими зубами титанотериев; на нижних коренных зубах было два V-образных гребня, а на верхних — W-образный эктолоф (рис. 288 H, 289 F).

Совершенно иную картину представляет строение manus и pes (рис. 296 G, 297 E). У представителей этого рода на каждой ноге было по три пальца, причем строение передней ноги было примитивным в том отношении, что там сохранялась хорошо развитая пястная кость, соответствующая маленькому пятому пальцу (к этому времени исчезнувшая у представителей других групп непарнокопытных). Все это пока вполне соответствует характеристике непарнокопытных. Но пальцы оканчивались большими расщепленными когтевыми фалангами, на которых, несомненно, были не копыта, а толстые когти.

Такая черта строения является совершенно необыкновенной для формы, которая в других отношениях вполне соответствует основной характеристике непарнокопытных; после того, как были открыты первые обломки скелетов халикотериев, ученые почти в течение почти полувека не могли представить себе, что череп и ноги принадлежат одной и той же форме. Из-за отсутствия когтей на ногах этих животных некоторые исследователи и теперь склонны выделять халикотериев в особый отряд. Однако по строению всего остального скелета животные эти являются типичными непарнокопытными, и мы не можем исключить халикотериев из отряда *Perissodactyla*. Мы должны рассматривать их как специализированную боковую ветвь этого отряда; высокое развитие когтей было связано с каким-то особым образом жизни этих форм. Некоторые ученые думали, что длинные ноги моропуса и других представителей этой группы указывают на питание молодыми побегами и листьями деревьев; халикотерии, по мнению этих ученых, своими передними лапами нагибали ветви. Однако более вероятно, что пища этих животных состояла из корней и клубней и что когтями они пользовались как роющими органами.

Более древние формы существовали в олигоцене Старого Света и в эоцене Северной Америки. Эоценовый *Emoropus* был не более овцы и имел (как это обычно наблюдается у эоценовых непарнокопытных) хорошо развитый пятый палец и даже рудименты *pollex*, не известного у других непарнокопытных. Дистальные фаланги обнаруживают пока мало признаков когтеносных органов, а зубная система была редуцированная и совершенно примитивная. Эта форма стояла недалеко от примитивной основной группы непарнокопытных.

В Америке халикотерии вымерли в среднем миоцене. В Евразии они продолжали существовать гораздо дольше: там в миоцене и в плиоцене жили такие формы, как *Chalicotherium*, у которого передние ноги были гораздо длиннее задних. Одна близкая форма в Китае и в Индии дожила до плейстоцена; с исчезновением этой формы закончилась история всей группы.

Халикотериями мы заканчиваем рассмотрение непарнокопытных. Все пять основных групп непарнокопытных появляются довольно рано в эоцене, и скоро все они достигают пышного расцвета. Однако уже к миоцену они начинают несколько утрачивать свое значение. Лошади и носороги были многочисленны еще в плейстоцене. В настоящее же время непарнокопытные составляют лишь небольшую часть всех копытных земного шара.

ПАРНОКОПЫТНЫЕ

К отряду *Artiodactyla*, или парнокопытных, относятся весьма разнообразные ныне живущие копытные млекопитающие: свиньи, пекари, гиппопотамы, верблюды, олени, коровы, овцы, козы, антилопы и их родичи, а также много важных ископаемых форм. В некоторых древнейших горизонтах парнокопытные уступают в числе непарнокопытным, но впоследствии они намного обгоняют этих последних по обилию и разнообразию форм, и, начиная от более новых горизонтов третичных отложений, парнокопытные представляют собою господствующую группу копытных животных.

Строение. Парнокопытные отличаются от всех других копытных прежде всего по типу редукции пальцев: в противоположность остальным копытным, которые имеют ноги мезаксонического типа, с осью, проходящей через третий палец, — парнокопытные имеют параксонические ноги, с осью между третьим и четвертым пальцами. *Pollex* и *hallux* встречаются редко даже у древнейших форм. Формы из нижней части третичных отложений обычно являются четырехпальными. Четырехпалость до настоящего времени сохраняют свиньи и гиппопотамы, рудименты боковых пальцев имеются у многих других форм. У более специализированных форм в процессе эволюционного развития число пальцев рано редуцировалось до двух на каждой ноге, в которой две главные метаподиальные кости сливаются в одну кость — *os canon*.

Формы этого отряда, в противоположность непарнокопытным, не имеют третьего трохантера на бедренной кости. Локтевая кость редуцирована, и у более специализированных форм срастается с лучевой; малая берцовая кость обычно тоже неполно развита или срастается с большой берцовой. В запястье три проксимальных элемента всегда остаются самостоятельными, но в дистальном ряду у многих более прогрессивных форм сросшиеся *magnum* и *trapezoideum* служат опорой для третьей пястной кости, а *unciforme* поддерживает четвертую пястную кость. Самой характерной костью скелета парнокопытных является *astragalus* (рис. 264 C), который имеет блоковидный сустав не только на своей верхней поверхности, но и на нижней, что обуславливает весьма значительную свободу движения. *Astragalus* упирается одинаково и в *naviculare*, и в *suboideum* (у многих форм эти два элемента срастаются, см. рис. 312); *suboideum* (кубовидная кость) лежит над четвертым пальцем — наружным из двух главных пальцев, в то время как *naviculare* передает половину тяжести третьему пальцу через посредство *ectocuneiforme* (остальные *cuneiformia* обычно редуцируются).

У многих из древнейших форм зубная система была полной, то же самое мы видим у нынешних свиней. У большинства примитивных форм были нормально развитые резцы и довольно большие клыки, похожие на клыки хищных. Предкоренные зубы были простые, а коренные у самых примитивных форм имели примитивный тритуберкулярный рисунок с более или менее бунодонтными буторками. Среди парнокопытных наблюдаются значительные изменения этого примитивного рисунка, который не особенно сильно отличается от рисунка соответствующих зубов у примитивных хищных.

Резцы часто редуцированы; у более прогрессивных форм верхних резцов нет, а функцию органа, захватывающего пищу, вместо них выполняет верхняя губа. Верхние клыки часто служат органами защиты; нижние же иногда приобретают вид резцов. Обычно развита диастема, и первый предкоренной зуб нередко отсутствует. В противоположность непарнокопытным, предкоренные зубы обычно не достигают полной моляризации и остаются сравнительно простыми (ср. рис. 304). Щечные зубы, первоначально низкокоронковые (брахиодонтные), у многих форм сделались гипсодонтными. Коренные зубы (рис. 305), как и у других травоядных, почти всегда приобретают четырехбугорчатый рисунок. Иногда хорошо выражен более или менее бунодонтный, примитивный характер зубов, но обычно каждый бугорок развивается в полудунный гребень, и таким образом возникает типичный селенодонтный рисунок коренных зубов высших парнокопытных. В этом процессе наружные бугорки становились полудунными раньше, чем внутренние, что обуславливает буноселенодонтный характер зубов у некоторых ископаемых форм.

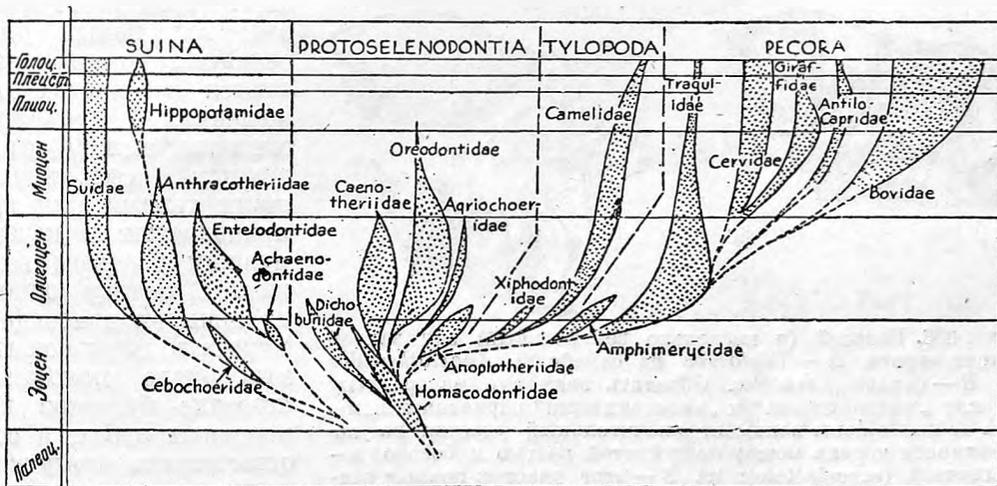


Рис. 302. Предполагаемая филогения групп парнокопытных.

Верхние коренные зубы характеризуются, однако, одной своеобразной чертой. У большинства млекопитающих задне-внутренний бугорок четырехбугорчатого коренного зуба представляет собою, несомненно, гипокон. Это справедливо также и в отношении некоторых парнокопытных (рис. 305 B), но у огромного большинства этой последней группы (включая сюда все ныне живущие формы) задне-внутренний бугорок является, вероятно, не гипоконном, а увеличившимся метаконом, гипокон же у этих форм вовсе не развивается (рис. 305 E—H, J—P).

Типичное число грудных и поясничных позвонков — девятнадцать. Ключица, как этого и следовало ожидать, всегда отсутствует.

Многие формы имеют заднеглазничную дугу, у других, во всяком случае, существует заднеглазничный отросток. У более прогрессивных форм передняя часть верхней стороны черепа круто падает; лобные кости увеличиваются, а теменные, наоборот, — редуцируются.

Классификация (рис. 302). В палеонтологической летописи парнокопытные появляются в начале эоцена. Древнейшие формы были совершенно примитивными во многих отношениях; простое строение их зубов указывает на смешанную пищу; имеются признаки, говорящие в пользу родства их с примитивными хищными. Однако уже у этих древнейших форм была развита такая характерная особенность парнокопытных, как присутствие двух блоковидных сочленовных поверхностей на астралаге; совершенно ясно, что развитие родоначальных форм должно было происходить в какой-то неизвестной еще области в палеоценовое время. Мало заметные в начале

эоцена, парнокопытные к концу этого времени развились в многочисленные разнообразные формы. Многие из этих древних типов впоследствии вымерли. Другие же связаны с теми филогенетическими линиями, которые ведут к ныне существующим формам.

Классификация современных парнокопытных проста. Сюда относятся: 1) подотряд *Suina*, или свиньи, в широком смысле слова — свиньи, пекари и гиппопотамы; 2) подотряд *Ruminantia*, или жвачные, который охватывает: а) *Tyloroda*, или верблюдов, б) *Tragulina*, или оленьков, и в) *Pecora*, группу, в которую входят олени, жирафы, антилопы и быки. «Свиньи» имеют бунодонтные коренные зубы, сильно развитые клыки, четырехпалые ноги с самостоятельными, не срастающимися, метаподиями и простой желудок; жвачные имеют селенодонтные, коренные зубы; верхние резцы у них малы или отсутствуют; ноги обычно двухпалы, с *os cannon*; желудок у них сложный, «жвачного» типа.

Но если наряду с ныне живущими парнокопытными иметь в виду также и ископаемые формы, то такое простое деление становится невозможным:

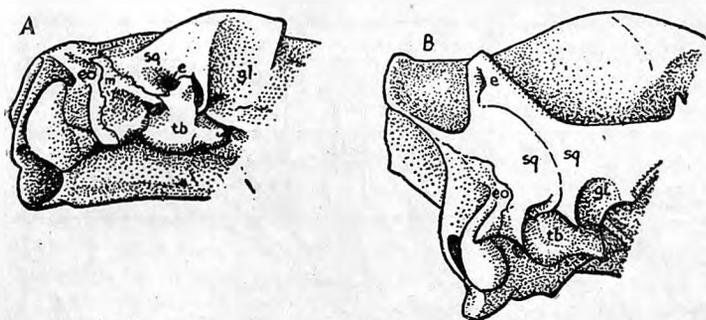


Рис. 303. Боковой (и несколько вентральный) вид задней части черепа А — *Diplobune* из семейства *Anoplotheriidae* и В — пекари *Dicotyles*. Обратите внимание на разницу между «мастоидными» и «амастоидными» парнокопытными. На А *mastoideum* занимает значительный участок на поверхности черепа между чешуйчатой костью и боковой затылочной (exoccipitale); на В — этот участок покрыт разросшейся чешуйчатой костью. *e* — наружное слуховое отверстие; *eo* — exoccipitale; *gl* — *cavitas glenoidea*; *m* — *mastoideum*; *sq* — *squamosum*; *tb* — *bulla tympani*. (По Петерсону.)

нодонтных. Другая классификация базировалась на расположении бугорков коренных зубов и на присутствии и отсутствии гипокона. Третья классификация основана на степени развития мастоидной кости (рис. 303). У примитивных млекопитающих этот элемент области уха, повидимому, в значительной степени выходил на поверхность черепа у заднебокового угла мозговой коробки, между *exoccipitale* и *squamosum*. То же самое наблюдается и у нынешних жвачных; но у «свиней» *squamosum* разрастается назад и сходится с *exoccipitale* над тем местом, которое раньше было занято мастоидной костью, и эта последняя уже не выходит на поверхность.

Изучение мастоидной области у ископаемых форм показывает, что на этой основе можно провести определенное подразделение парнокопытных. К формам с видимой мастоидной костью относятся некоторые весьма примитивные типы, но большинство этих форм составляют животные с селенодонтными коренными зубами, филогенетически связанные с ныне живущими жвачными. Все такие формы могут быть объединены под названием *Ruminantia*, хотя мы не можем быть уверенными в том, что древнейшие их представители уже жевали жвачку. Ископаемые парнокопытные без видимой мастоидной кости обычно являются бунодонтными формами, повидимому, родственными свиньям или гиппопотамам; следовательно, эти формы могут быть отнесены к *Suina*.

Из этих двух групп мы рассмотрим сначала жвачных (*Ruminantia*) не только потому, что сюда относятся наиболее многочисленные и прогрессив-

ных: перед нами оказывается целый ряд семейств, которые являются во многих отношениях промежуточными между различными существующими типами или же принадлежат к исчезнувшим боковым ветвям. В основу одной из попыток классифицировать парнокопытных было положено строение бугорков на коренных зубах, и соответственно этому животные рассматриваемого отряда делились на бунодонтных и селенодонтных и селенодонтных.

ные типы парнокопытных, но также и потому, что к этой группе могут быть причислены древнейшие и самые примитивные из всех известных нам парнокопытных. [Зубы различных парнокопытных представлены на рис. 304 и 305.]

Примитивные парнокопытные. Древнейшими из всех известных нам парнокопытных являются некоторые формы, как *Diacodexis* и *Homacodon* из нижнего и среднего эоцена преимущественно Северной Америки; формы эти, по всей вероятности, близки к корню всего отряда. Некоторые исследователи связывают эти формы с одной группой, которую мы рассмотрим

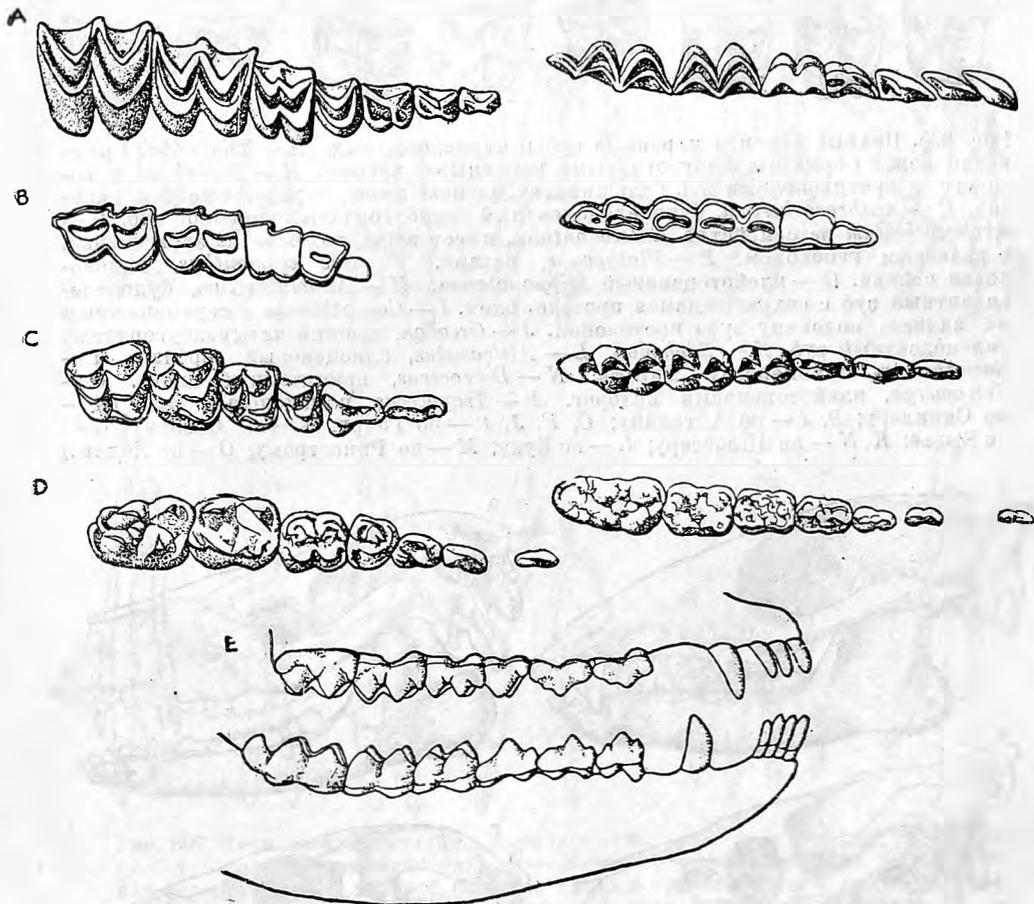


Рис. 304. Щечные зубы парнокопытных. Слева — зубы верхней правой стороны; справа — зубы нижней левой стороны. *A* — *Merycochoerus* (семейство *Oreodontidae*) из миоцена (приблизительно $\times 1/3$). *B* — *Camelops* (семейство *Camelidae*), из плейстоцена ($\times 2/7$). *C* — *Archaeomeryx*, примитивный ископаемый представитель *Pecora* (приблизительно $\times 3/2$). *D* — *Cheleuastochoerus*, плиоценовая свинья ($\times 5/8$). *E* — верхние и нижние зубы *Archaeomeryx*. Вид сбоку. Видны нередуцированные верхние резцы. (*A* — по Лумису, *B* — по Мерриаму, *C*, *E* — по Мэтью, *D* — по Пирсону.)

в дальнейшем (с дихобунидами), но примитивные признаки этих форм делают целесообразным их выделение в качестве особого семейства *Homacodontidae*. Зубная система у этих форм была чрезвычайно примитивного характера. Коренные зубы имели низкие коронки, на них были округленные бугорки, не имевшие полулунной формы, а коренные зубы *Diacodexis* (рис. 305 *A*) имели простой тритуберкулярный рисунок. У других форм, например у *Homacodon*, существовал зачаточный гипокон, что редко наблюдается у парнокопытных позднейших времен. Клыки были большие, резцы были развиты нормально.

Череп (рис. 306 *A*) был примитивного облика, довольно длинный и низкий заднеглазничной дуги не было (как вообще у примитивных парноко-

пытных). Мастоидная кость была хороша развита, и мы можем, следовательно, причислить эти формы к жвачным. Однако они гораздо примитивнее, чем какие бы то ни было другие представители этой группы; зубная

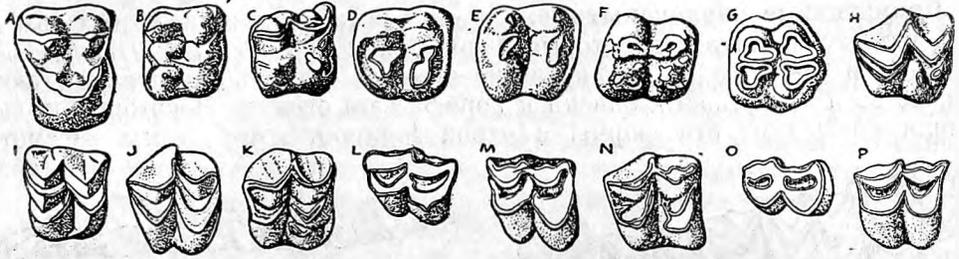


Рис. 305. Правые верхние коренные зубы парнокопытных. А — *Diacodexis*, нижнеэоценовая форма с трехбугорчатыми коренными зубами. В — *Dichobune*, у которого, в противоположность большинству членов этого отряда, имеется гипокон. С — *Anthracotherium*, буноселенодонтный пятибугорчатый коренной зуб. D — *Archaeotherium* из семейства *Entelodontidae*, имеет зубы, похожие на зубы свиньи, с развитым гипоконем. E — *Platygonus*, пекари. F — *Sus erymanthus*, плиоценовая свинья. G — плейстоценовый *Hippopotamus*. H — *Anoplotherium*, буноселенодонтный зуб с сохранившимся протоконюлем. I — *Caenotherium* с перемещенным на заднюю половину зуба протоконом. J — *Oreodon*, простой четырехбугорчатый селенодонтный зуб. K — *Xiphodon*. L — *Alticamelus*, плиоценовый верблюд. M — *Samotherium*, плиоценовая жирафа. N — *Dicrocerus*, примитивный олень. O — *Tetrameryx*, плейстоценовый вилорог. P — *Tragocerus*, плиоценовый бык. (А — по Синклеру; В, I — по Штелину; С, F, J, P — по Голдри; E — по Осборну; G — по Кьюе; K, N — по Шлоссеру; L — по Куку; M — по Рингстрому; O — по Лоллю.)

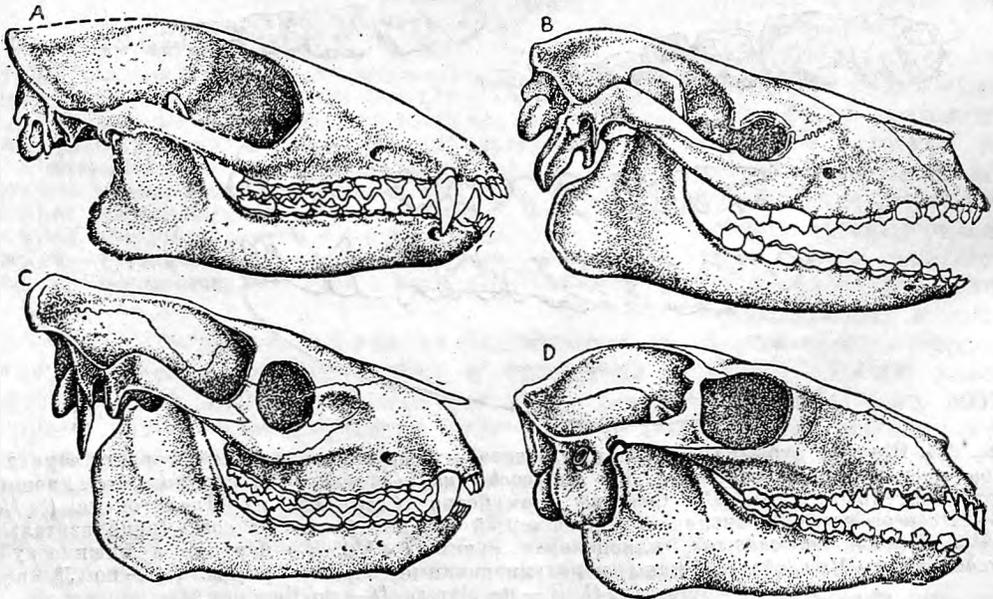


Рис. 306. Черепа некоторых древних „мастодных“ парнокопытных. А — *Homacodon*, примитивный эоценовый тип (челюсть реставрирована по современной ему форме). Длина черепа — около 7,5 см. В — *Anoplotherium*, верхнеэоценовый представитель семейства *Anoplotheriidae*. Длина черепа — около 34,5 см. С — *Oreodon culbertsoni*, представитель семейства *Oreodontidae* из олигоцена. Длина черепа — около 13 см. D — *Caenotherium*. Длина черепа — около 7,5 см. (А — по Синклеру. В — по Бланвилю, С — по Лэйди, D — по Шлоссеру.)

система их указывает скорее на смешанную, чем на чисто растительную пищу.

Череп и зубная система обнаруживают мало таких признаков, которые указывали бы на принадлежность этих форм к парнокопытным. К счастью, в некоторых случаях были найдены остатки конечностей. Это позволяет нам

убедиться в том, что рассматриваемые формы имели астрагал типичного для парнокопытных строения и что ноги (правда, слабо изученные) были параксонические, причем каждая нога имела два больших пальца и небольшие боковые.

Примитивные селенодонтные. Этим древнейшим парнокопытным принадлежала незначительная доля в нижнеэоценовых фаунах. В остальной части эоцена появляются многочисленные типы парнокопытных, большую частью непрогрессивные по строению своего скелета, но быстро развивавшиеся в смысле приобретения селенодонтного характера зубной системы.

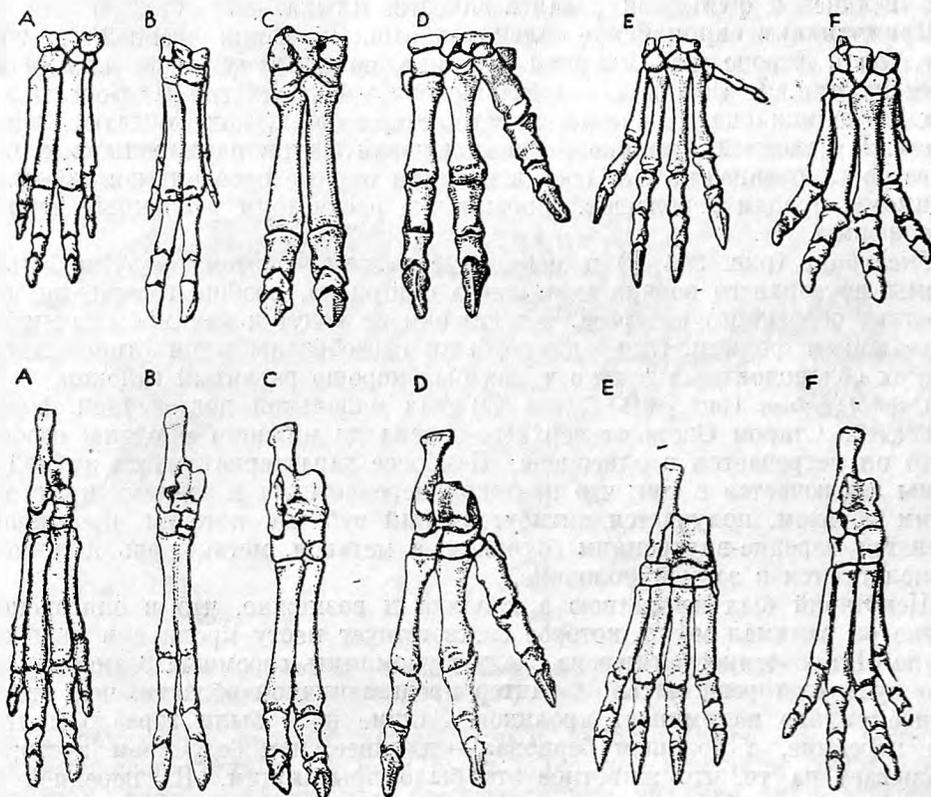


Рис. 307. Конечности различных парнокопытных. Manus — наверху, pes — внизу. *A* — *Ancodus*, антракотерий. *B* — *Mylohyus*, плейстоценовая прогрессивная форма пекаря, у которой боковые пальцы передней ноги редуцированы, а боковые пальцы задней ноги исчезли; в задней ноге образовалась *os sapop.* *C* — *Dinohyus*, нижнемиоценовый представитель семейства *Entelodontidae*. *D* — *Diplobune*, своеобразный трехпалый представитель семейства *Anoplotheriidae*. *E* — *Agriochoerus*, снабженное когтями олигоценовое американское селенодонтное млекопитающее. *F* — *Oreodon*. У *E* и *F* — сохранился *pollex* (первый, большой палец передней ноги). (*A* — по Ковалевскому, *B* — по Брауну, *C* — по Петерсону, *D* — по Шлоссеру, *E* — по Уортману, *F* — по Осборну.)

Сюда относятся представители целого ряда семейств, большинство которых было недолговечным. Мы можем условно объединить эти формы в инфраотряд *Protoselenodontia*, к которому мы отнесем, несмотря на несоответствие этому названию, также и вероятных предков этих форм — нижнеэоценовых животных, рассмотренных нами выше.

Эти примитивные селенодонтные имели, вообще говоря, сравнительно короткие конечности с четырьмя хорошо развитыми пальцами (рис. 307 *E* и *F*). На коренных зубах наружные бугорки всегда имели полулунную форму, но у многих верхнеэоценовых представителей группы внутренние бугорки оставались еще бунодонтными. На нижних коренных зубах неизменно присутствовало четыре бугорка: протоконид, метакоид, гипоконид и энтоконид.

В строении верхних коренных зубов наблюдается некоторая изменчивость, но у большинства верхнеэоценовых селенодонтных на этих зубах было по пяти полулунных гребня, из которых протокон, протоконюль и паракон располагались обычно на передней половине зуба, а метаконюль и метакон — на задней (см. рис. 305 *H*). Предкоренные зубы оставались сравнительно простыми по своему строению, но были удлинены, так что диастема часто отсутствовала. Обычно сохранялись все резцы, но клыки часто были редуцированы до размеров соседних зубов; таким образом, получался более или менее однородный ряд зубов. В некоторых случаях первый предкоренной был увеличен и функционировал в качестве клыка.

Примитивные европейские селенодонтные. Эволюция древнейших жвачных шла в Европе и в Северной Америке, повидимому, несколько различными путями. В Европе было большое разнообразие типов. Большинство этих последних скоро исчезло, но среди них были, как полагают, предки *Pecora*. В Северной Америке верхнеэоценовая фауна парнокопытных была менее разнообразна, но в ее состав входили первые оредонты, а также, повидимому, предки верблюдов. Сначала мы рассмотрим различные европейские формы.

Dichobune (рис. 305 *B*) и некоторые близкие к этому роду небольшие формы из верхнего эоцена и нижнего олигоцена, вообще говоря, не представляют особенного интереса, так как они не ведут к каким бы то ни было более новым формам. Они, однако, были своеобразны в том отношении, что из всех селенодонтных только у них был хорошо развитый гипокон.

Caenotherium (рис. 305 *I*, 306 *D*) был маленькой долговечной формой, жившей в Старом Свете от верхнего эоцена до нижнего миоцена; особенно часто он встречается в олигоцене. Наиболее характерная черта зубной системы заключается в том, что протокон переместился к заднему краю зуба; таким образом, получается пятибугорчатый зуб, на котором протоконюль является передне-внутренним бугорком, а метакон, метаконюль и прогокон располагаются в задней половине.

Ценотерий был величиною с кролика и возможно, что в олигоценовой фауне он занимал место, которое соответствует месту кролика в нынешней фауне. Из особенностей черепа следует упомянуть огромные размеры слухового пузыря и решетчатый характер предглазничной области, чем это животное сильно напоминает кроликов. Задние ноги были гораздо длиннее, чем передние, а большая берцовая — длиннее, чем бедренная кость; это указывает на то, что животное это было прыгающим. На передней ноге боковые пальцы были редуцированы и не функционировали, но на задней ноге они были развиты лучше (между прочим, второй палец был короче пятого).

Характерный для парнокопытных тип астрагала особенно выгоден для прыгающего животного, которое нуждается в гибкости соответствующих сочленений; поэтому несколько аналогичное образование развилось и у некоторых грызунов. Вполне возможно, что этот тип локомоции был характерен для предков парнокопытных и что свойственное ценотериям прыгание было примитивной чертой.

Аноплотерии являются группой, обильно представленной в верхнем эоцене. У этих форм верхние коренные зубы имели по пяти бугорков (рис. 305 *H*), причем протокон (всегда бунодонтный) находился в передней половине зуба. На каждой ноге обычно было, кажется, по четыре довольно коротких пальца, из которых боковые были несколько редуцированы. Некоторые представители этого семейства были сильно отклоняющимися формами. *Anoplotherium* (рис. 306 *B*) был большим животным, достигавшим размеров тапира; *Diplobune* (рис. 307 *D*) имел странную трехпалую ногу, на которой исчез пятый палец, но сохранился второй. Представители этого семейства имеют коренные зубы такого типа, какой мы могли бы ожидать у предков более новых селенодонтных, и вполне возможно, что некоторые из менее крупных и менее специализированных эоценовых аноплотериев были родоначальниками более прогрессивных типов.

Ореодонты. Совершенно иные формы составляли фауну жвачных Северной Америки в верхнем эоцене и в последующие века третичного периода. Там не найдено никаких ценотериев, аноплотериев или настоящих дихобунид. Вместо них там встречаются предки ореодонтов и родственные им формы — животных, довольно похожих на свиней и являвшихся в Северной Америке обычными травоядными в течение средней части третичного периода. Ореодонты существовали от верхнего эоцена до нижнего плиоцена и были особенно многочисленны в олигоцене и в нижнем миоцене: в этих горизонтах их остатки превосходят по численности остатки всех других форм, вместе взятых. Существовало около тридцати родов ореодонтов; большинство этих родов было консервативно в отношении строения зубов и ног. Это были настоящие селенодонтные животные, на коренных зубах которых (рис. 305 *J*) было четыре более или менее V-образных бугорка; коренные зубы были обычно брахиодонтными, но некоторые формы имели гипсодонтные зубы. Зубная система обычно была полная (рис. 304 *A*). Нижний клык вошел в состав ряда резцов (как у жвачных) и функцио-

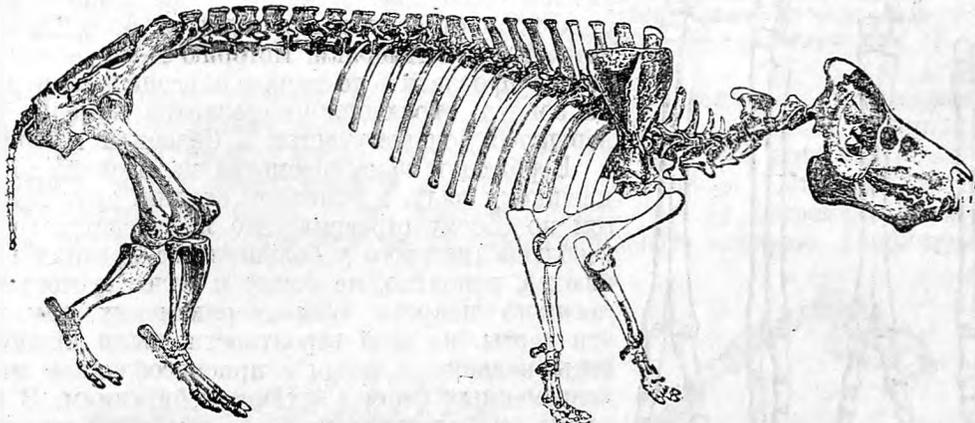


Рис. 308. *Promerycochoerus*, нижнемиоценовый представитель семейства *Oreodontidae*. Длина оригинала — около 1,7 м. (По Петерсону.)

нально заменялся первым предкоренным зубом. Череп был большой, тело — довольно длинное, а ноги были короткие. Глазница обычно была замкнутая, часто существовала предглазничная впадина (или отверстие), которая, повидимому, содержала, как у более новых жвачных, лицевую железу. У некоторых форм, например у *Pronomotherium*, носовые кости были короткие, а носовые отверстия были отодвинуты далеко назад, что указывает на развитие хобота. Эти животные всегда имели четыре полностью развитые пальца (рис. 307 *F*), а у одного древнего рода был даже pollex — признак, весьма примитивный для парнокопытного. Никогда не наблюдается какое-либо сращение элементов конечностей.

У верхнеэоценового *Protooreodon* — древнейшего из всех известных ореодонтов — глазница, в противоположность всем другим представителям группы, была еще открытая, а на передней половине верхнего коренного зуба продолжал еще существовать самостоятельный протоконюль, что наблюдается у многих других примитивных селенодонтных того времени. *Oreodon* (рис. 306 *C*) — обыкновенный олигоценовый род — был еще довольно примитивным типом, но дальнейшие формы — *Promerycochoerus* (рис. 308), *Merychyus* и многочисленные другие — приобретали различные признаки специализации, состоявшей в увеличении тела, образовании хобота, развитии гипсодонтных зубов и в исчезновении резцов.

Agriochocerus и немногие родственные ему формы из верхнего эоцена и нижнего олигоцена отличаются от типичных ореодонтов по целому ряду признаков (и поэтому нередко выделяются в особое семейство). Замечательной особенностью этих форм было присутствие на пальцах ног (рис. 307 *E*)

когтей вместо копыт; хвост у них был удлинённый. Общая примитивная черта этих форм заключалась в присутствии первого пальца на передней ноге. У *Agriochoerus* верхние резцы исчезли, а механизм отщипывания был, по видимому, аналогичен соответствующему механизму высших жвачных. Трудно установить образ жизни этих животных. Возможно, что, подобно халикотериям, они питались клубнями, в то время как «нормальные» ореодонты питались, быть может, мягкой растительностью, росшей вдоль берегов рек; некоторые из них, вероятно, вели земноводный образ жизни.

Верблюды. Примитивные селенодонтные только что рассмотренных групп были обычными парнокопытными верхнего эоцена; большинство их было обильно представлено также в олигоцене и в нижнем миоцене. Однако в верхнем эоцене уже появились предшественники двух высших групп жвачных — *Tylopoda* и *Pecora*, которые впоследствии вытеснили примитивных селенодонтных и сделались господствующими группами травоядных.

Важнейшими представителями *Tylopoda* являются *Camelidae*, к которым из ныне живущих форм относятся верблюды Старого Света и ламы Южной Америки. Историю этого семейства можно проследить до начала олигоцене или конца эоцена; эволюционное развитие камелид совершалось большей частью в Северной Америке.

Верблюд и лама, несмотря на несходство по внешнему виду, в основном сходны друг с другом по своему строению; что же касается горба верблюда (которого у большинства древних верблюдов, вероятно, не было) и более густого волосяного покрова южноамериканских лам, то эти черты, по всей вероятности, были приобретены недавно, в связи с приспособлением этих современных форм к их местобитаниям. В отличие от большинства *Pecora*, у рассматриваемых здесь форм никогда не бывает рогов. Нынешние формы имеют заднеглазничную дугу; слуховой пузырь у них заполнен губчатой костью.

Современные представители семейства верблюдов по механизму захвата пищи сходны с *Pecora*: нижние резцы выступают вперед,

и трава зажимается между этими последними и сильной верхней губой. Однако редукция верхних резцов совершалась у них медленнее, чем у других нынешних жвачных, и у них продолжает еще существовать боковой резец. Имеется маленький клык, а предкоренные сильно редуцированы в связи с развитием диастемы.

Шея у них удлинена, конечности длинные. Локтевая и малая берцовая кости, конечно, сильно редуцированы; не остается никаких следов боковых пальцев. Как у *Pecora*, кость запястья *trapezium* исчезла, а в предплюсне срослись *mesocuneiforme* и *ectocuneiforme*; остальные же элементы остаются самостоятельными. Чрезвычайно характерны кисть и стопа (рис. 309 В), так как, в отличие от обыкновенных копытных, нынешние камелиды — пальцеходящие животные; их расходящиеся в стороны пальцы почти плоско ложатся на землю, а вместо копыта мы видим небольшой ноготь и толстую эластическую подушку под пальцем.

Разделение желудка на камеры у верблюдов не пошло так далеко, как у *Pecora*, но для верблюдов характерно развитие в желудке особых ячеек, служащих резервуарами воды.

Одним из древних представителей рассматриваемого семейства является *Poebrotherium* (рис. 310 А) из олигоцене Северной Америки — животное несколько меньше овцы. Зубная система была полная, клыки и резцы были одинакового строения, и между этими зубами и удлинёнными пред-

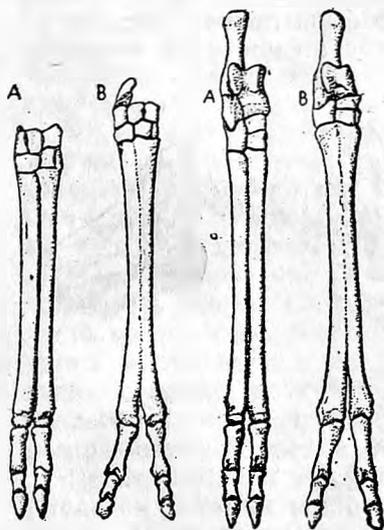


Рис. 309. Манус (слева) и pes (справа) верблюдов. А — олигоценовый *Poebrotherium*. В — миоценовый *Procamelus*. (По Уортману.)

коренными не было почти никаких признаков диастемы (аналогичное явление наблюдается у многих примитивных селенодонтных). Глазница продолжала оставаться открытой сзади, хотя уже существовали два длинных отростка, которые у более прогрессивных форм образуют заднеглазничную дугу. Уже на этой ранней стадии эволюционного развития были

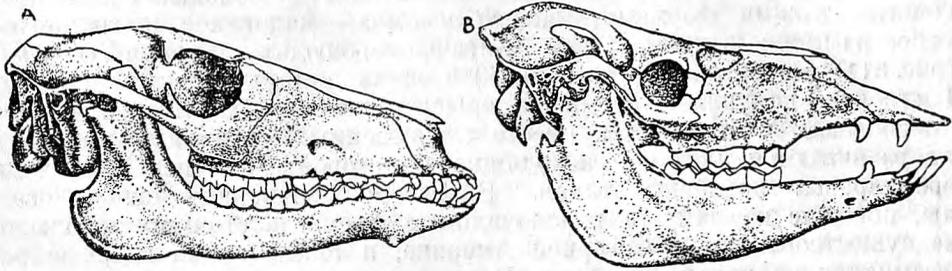


Рис. 310. Черепа верблюдов. А — *Poebrotherium*, примитивная олигоценовая форма. Длина черепа — около 16 см. В — *Camelops*, плейстоценовая американская форма. Длина черепа — около 57 см. (А — по Уортману, В — по Мерриаму.)

утрачены боковые пальцы, но остающиеся два метаподия продолжали быть самостоятельными и не расходились на своих дистальных концах. Животное, повидимому, имело копыта, а не характерные для нынешних верблюдов ноги с эластическими подушками (рис. 309 А). Строение ноги у этих животных было более прогрессивным, чем у современных им *Pescora*, поэтому ясно, что они имеют самостоятельную историю, уходящую

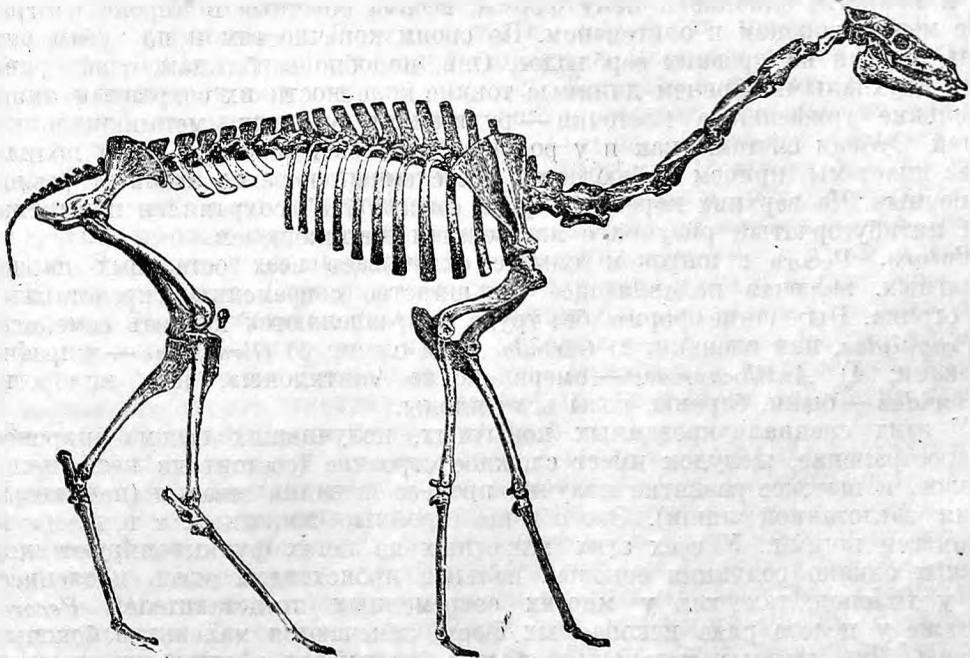


Рис. 311. *Oxydactylus*, длинноногий миоценовый верблюд. Оригинал имеет длину 2,3 м. (По Петерсону.)

вглубь эоцена. Возможным предком рассмотренной формы некоторые считают *Protilyopus* — верхнеэоценовое жвачное, величиною с крупного кролика; у этой формы на передних ногах были еще боковые пальцы.

В следующих веках третичного периода существовали многочисленные рода верблюдов; подавляющее большинство этих родов почти до конца этого периода в своем распространении ограничивалось Северной Америкой.

Проследивая главную эволюционную линию, мы замечаем постепенное увеличение тела у миоценовых и плиоценовых форм, например у *Procamelus* и *Plianchenia*, замыкание глазницы, развитие диастемы, исчезновение двух внутренних верхних резцов и срастание метаподиев в *os cannon*. В продолжение верхней половины третичного периода, когда верблюды были многочисленны в Северной Америке, существовали многие боковые ветви, представленные такими формами, как *Stenomylus* — маленькое и грациозное животное из нижнего миоцена — и «жирафы-верблюды», например *Oxidactylus* (рис. 311) и *Alticamelus* (рис. 305 L) с очень длинными шеей и ногами.

В плиоцене появились формы, которые стояли гораздо ближе к нынешним верблюдам; у этих форм, вместо свойственных настоящим копытным копыт, развиваются плоские, расходящиеся в стороны, пальцы. Происходит дифференцировка новейших типов. В Северной Америке существовали формы, похожие на ламу, а родоначальные формы настоящих верблюдов, также существовавшие в Северной Америке, в то же время впервые распространяются на запад — в Азию. В плейстоцене в Старом Свете широко распространяется *Camelus*, а родичи ламы — *Auchenia* — достигают области своего нынешнего распространения в Южной Америке. В Северной Америке *Camelops* (рис. 310 B) и другие формы не только дожили до плейстоцена, но, повидимому, продолжали существовать на юго-западе до сравнительно недавнего времени. Причина вымирания этой группы в той области, которая так долго была их родиной, остается пока неясной, так как верблюды, вновь завезенные сюда в течение прошлого столетия, оказались способными жить на свободе в пустынях Запада; в этом отношении история верблюдов в Северной Америке аналогична истории лошадей.

Ксифодонты. К *Tylopoda* причисляются, кроме верблюдов, также *Xiphodon* и немногие близкие к нему формы, весьма обычные в Европе на границе между эоценом и олигоценом. По своим конечностям и по зубам они очень похожи на древних верблюдов. Они, подобно верблюдам, очень рано стали двухпальцами, причем длинные тонкие конечности их сохраняли лишь маленькие грифельные косточки — рудименты боковых метаподиальных костей. Зубная система, как и у родоначальников верблюдов, была полная и без диастемы, причем наблюдается постепенный переход зубов от резцов до сечных. На верхних коренных зубах (рис. 305 K) сохранялся примитивный пятибугорчатый рисунок с явственным протококлюем.

Pecora. Pecora в широком смысле охватывает всех остальных парнокопытных, включая подавляющее большинство современных представителей отряда. Нынешние формы без труда подразделяются на пять семейств: 1) *Tragulidae*, или оленьки; 2) *Cervidae*, или олени; 3) *Giraffidae* — жирафы и окапи; 4) *Antilocapridae* — американские «антилопы», или вилороги; 5) *Bovidae* — быки, бараны, козы и антилопы.

У этих специализированных копытных, получивших весьма широкое распространение, желудок имеет сложное строение (состоит из нескольких отделов, и высокое развитие получил процесс жевания жвачки (пережевывания заглотанной пищи). Это обычно стройные животные, с тонкими и длинными ногами. У всех этих животных на ногах функционируют два пальца; однако редукция боковых пальцев происходила здесь медленнее, чем у тилопод, так как у многих современных представителей *Pecora*, а также у целого ряда ископаемых форм, замечаются маленькие боковые пальцы. Два главных метаподия обычно сливаются в одну удлинненную кость *os cannon*. Значительно развито срастание карпальных и тарсальных элементов, соединение же *naviculare* с *suboideum* является характерным признаком рассматриваемой группы. Локтевая кость редуцирована, а от малой берцовой кости у современных типичных форм остается лишь небольшой рудимент в области голеностопного сустава.

Большинство ныне живущих представителей этой группы имеет защитные приспособления в виде рогов или подобных им выростов черепа. Такие образования отсутствуют у многих примитивных форм, как ныне живущих, так и ископаемых; часто, однако, вместо них развиты длинные верхние

клыки, также служащие для обороны. В механизме щипания травы верхние резцы уступают место утолщению губы. При первом взгляде может показаться, что у этих животных — четыре нижних резца, так как клык принял форму резца и присоединился к настоящим резцам (как у ореодонтов). С развитием диастемы рано исчез один предкоренной зуб. Коренные зубы с древнейших времен приобрели селенодонтный характер, и верхние коренные несут лишь четыре бугорка: протокон, паракон, метакон и метаконюль.

Древнейшие Pecora. В нижней части эоцена представителей этой группы нет, и они впервые появляются лишь в конце эоцена. Из этих родоначальных групп наилучше изучен *Archaeomeryx* (рис. 304 C, E), из Монголии, — маленькое копытное, величиной с лисицу. Эта форма была уже представителем *Pecora*, на что указывает такой признак, как срастание *naviculare* с *suboideum*. Однако она была во многих отношениях более примитивна, чем какие бы то ни было из ее потомков, жившие позже. Боковые пальцы были еще развиты полностью и функционировали, средние метаподии еще не срастались в *os cannon*, а локтевая и малая берцовая кости были редуцированы гораздо меньше, чем у *Pecora* последующих веков. У этой формы не было ни рогов, ни увеличенных защитных клыков. Самый же замечательный признак ее заключается в том, что, в противоположность всем более новым представителям группы, у нее сохранялся еще полный комплект верхних резцов, которые продолжали функционировать. Коренные зубы имели низкие коронки, но уже приобрели селенодонтный рисунок с четырьмя бугорками; предкоренные же пока еще не имели почти никакой перетирающей поверхности.

Tragulidae. Протоселенодонтные представляли собою господствующую и наиболее широко распространенную группу парнокопытных в олигоценовое время. Но в олигоцене мы встречаем, кроме них, целый ряд небольших и довольно примитивных *Pecora*, которые заполняют пробел между эоценовыми предками группы, с одной стороны, и более прогрессивными семействами, появившимися позднее, с другой. Живущие в тропических областях Старого Света оленьки сохраняют много признаков архаических олигоценовых типов. Южноазиатский *Tragulus* — очень маленькое копытное, довольно похожее на некоторых из более крупных грызунов как по величине тела, так и по образу жизни. Верхние резцы у него отсутствуют, но в других отношениях строение этого маленького животного совсем примитивно. У него нет никаких рогов, но развиты крупные верхние клыки — особенно у самцов. Строение конечностей у него гораздо примитивнее, чем у других *Pecora*: боковые пальцы и метаподии сохраняются целыми, хотя малы и тонки, а локтевая и малая берцовая кости сравнительно незначительно редуцированы. Несколько крупнее живущий в тропической Африке *Hyaemoschus*, но это животное в некоторых отношениях еще более примитивно: средние метаподии не срастаются в *os cannon*.

Эти маленькие нынешние животные — обитатели лесных прогалин и берегов рек — дают нам некоторое представление о разнообразных олигоценовых *Pecora*, примитивными реликтами которых они являются. Эти древние формы варьировали по величине и по адаптивным признакам, и нередко их распределяют между различными семействами (*Hypertragulidae*, *Protocerotidae* и т. д.). Здесь мы будем их рассматривать как представителей семейства *Tragulidae*, употребляя этот последний термин в широком смысле. Древние формы так же, как и оленьки, были обычно маленькими легко построенными животными, рога у них развивались редко, а некоторые из них имели большие защитные клыки. В передней ноге (рис. 312 A) эволюционное развитие в сторону формирования *os cannon* выражено слабо, а боковые пальцы и их метакарпалии обычно хорошо развиты. Однако на задних ногах боковые пальцы были рудиментарны или отсутствовали, боковые метаподии были редуцированы и в большинстве случаев образовалась *os cannon*.

Многие из олигоценовых форм, повидимому, связаны с предками оленей, жирафа и *Bovidae* (полорогих); другие же представляют, повидимому, боко-

вые ветви, не сохранившиеся до нашего времени. *Hypertragulus* из верхнего олигоцена и нижнего миоцена, повидимому, представляет ту группу, из которой произошли нынешние оленики. *Hypisodus* имел череп длиною всего в 5 см и был самым маленьким из всех известных нам парнокопытных. Любопытной чертой этого животного являлись чрезвычайно вздутые слуховые пузыри. Странная боковая ветвь представлена в верхнем олигоцене Северной Америки родом *Protoceras*, у представителей которого на черепе были три пары костных выступов — зачаточных «рогов». Дальнейшее развитие этих своеобразных образований мы видим у нижнемиоценового *Syndyoceras*, у которого выступы передней и задней пары превратились в длинные рога, придавая этому животному весьма странный вид; конечная же стадия развития этих рогов была достигнута в плиоцене родом *Synthetoceras* (рис. 313 В). *Leptomeryx* (рис. 312 А, 313 А, 314) есть представитель группы, многие признаки которой указывают на ее связь с предками

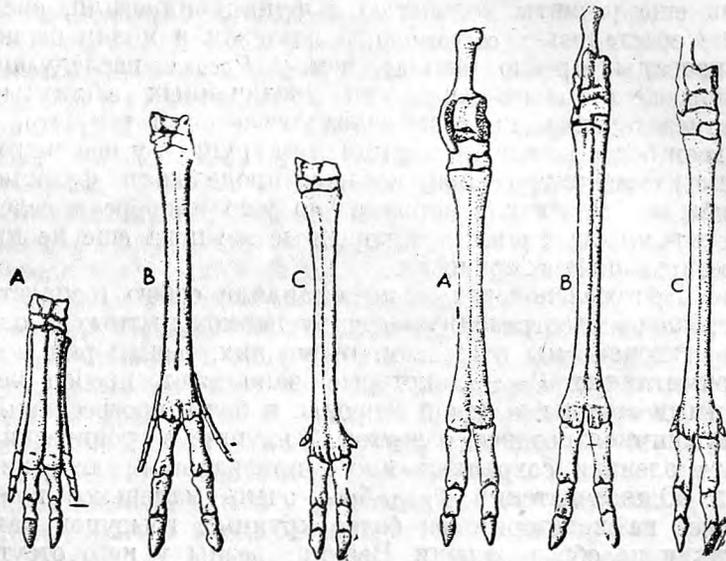


Рис. 312. Manus (слева) и рез (справа) различных представителей *Pecora*. А — примитивный олигоценый *Leptomeryx*. В — миоценовый олень *Blastomeryx*. С — миоценовый вилорог *Merycodus*. (В — по Скотту, С — по Мэтью.)

олений и жираф; другие же довольно слабо изученные формы, найденные в Евразии, ведут, быть может, к семейству полорогих (*Bovidae*). *Gelocus* из олигоцена Европы, повидимому, не является предком каких-либо более новых типов, но строение ноги у него было необыкновенно прогрессивное: боковые пальцы исчезли, а от боковых метаподиев сохранялись лишь маленькие грифельные косточки.

Эти формы и многие другие трагулиды переживали свой расцвет в олигоцене. К миоцену число их стало незначительным, хотя *Dorcatherium*, очень похожий на африканского оленка *Hyaemoschus*, продолжал существовать в Европе до плиоцена.

Олени. Вслед за трагулидами в миоцене появились первые представители высших типов *Pecora*: олени, жирафы, вилороги и полорогие; термин *Pecora* часто употребляется в ограниченном смысле, применительно лишь к этим формам. Строение ног (рис. 312 В и С) у этих животных было прогрессивное: от боковых пальцев у них могли сохраняться лишь очень маленькие рудименты, а от метаподиев — грифельные косточки, кроме того, всегда развивалась *os cannon*. Почти всегда существовали рога того или иного типа. Самой замечательной чертой нынешних форм семейства олений (*Cervidae*) является присутствие у самцов ветвистых рогов, состоящих из сплошной кости и выступающих на черепе позади глазниц. Эти образова-

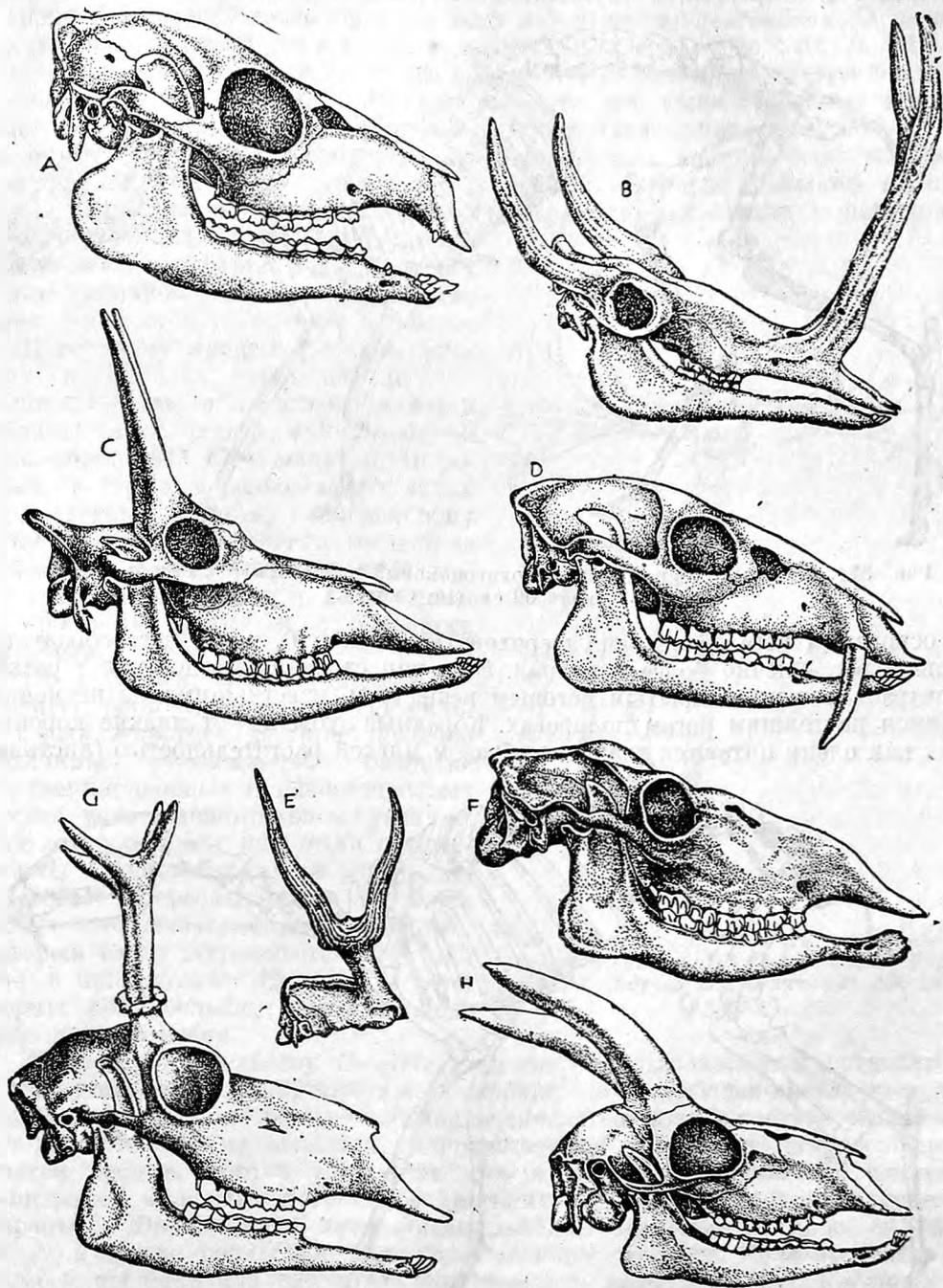


Рис. 313. Черепа *Pecora*. *A* — *Leptomeryx*, примитивная американская олигоценовая форма. Длина черепа — около 11,5 см. *B* — *Synthetoceras*, своеобразная американская плиоценовая форма. Длина черепа — около 46 см. *C* — *Samotherium*, плиоценовая жирафа (самец; у самки „рога“ короче). Длина черепа — около 60 см. *D* — *Blastomeryx*, миоценовый безрогий олень. Длина черепа — около 25 см. *E* — рога *Dicrocerus*, европейского верхнемиоценового оленя. *F* — самка *Megaceros*, „ирландского лоса“. Длина черепа — около 50 см. *G* — *Merycodus*, миоценовый вилорог (молодой экземпляр; у более старых особей рога длиннее). Длина черепа — около 18 см. *H* — *Gazella brevicornis*, плиоценовая антилопа. Длина черепа — около 15 см. (*A, D, G* — по Мэтью; *B* — по Стэртону; *C* — по Волину; *E, H* — по Годри; *F* — по Оуэну.)

ния не имеют рогового покрова: когда рога растут, на них имеется кожа, покрытая пушистыми волосами. когда рост рогов кончается, этот покров высыхает и стирается. Рога каждый год отпадают (место ресорбции кости

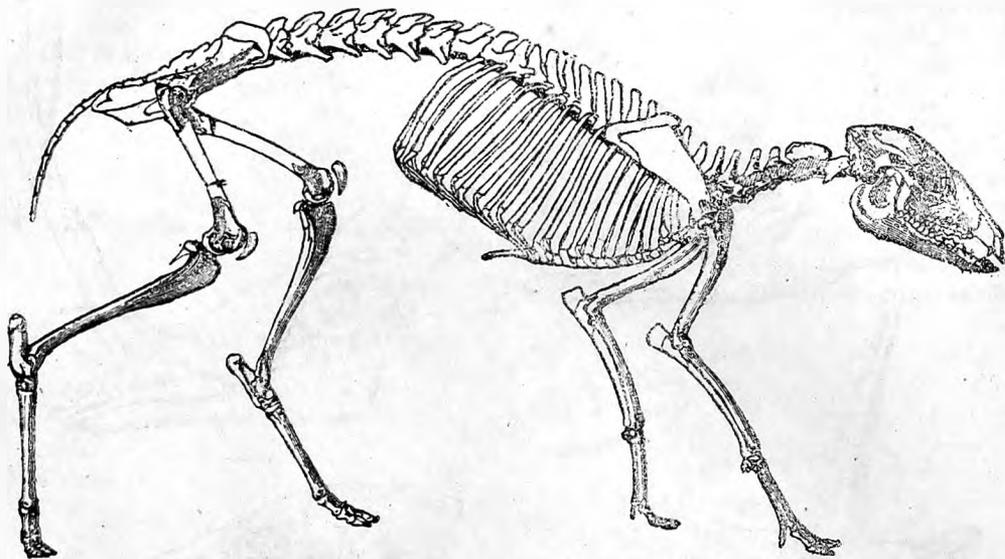


Рис. 314. *Leptomeryx*, примитивный олигоценовый представитель *Rosera*. Длина — около 60 см. (По Скотту.)

у основания рога обозначено шероховатым кольцом), после чего образуется новый рог, обычно более сложный. Этот тип строения представляет резкий контраст полым, покрытым роговым веществом, неветвящимся и несменяющимся настоящим рогам полорогих. Коренные зубы имеют низкие коронки, так как олени питаются главным образом мягкой растительностью (листьями

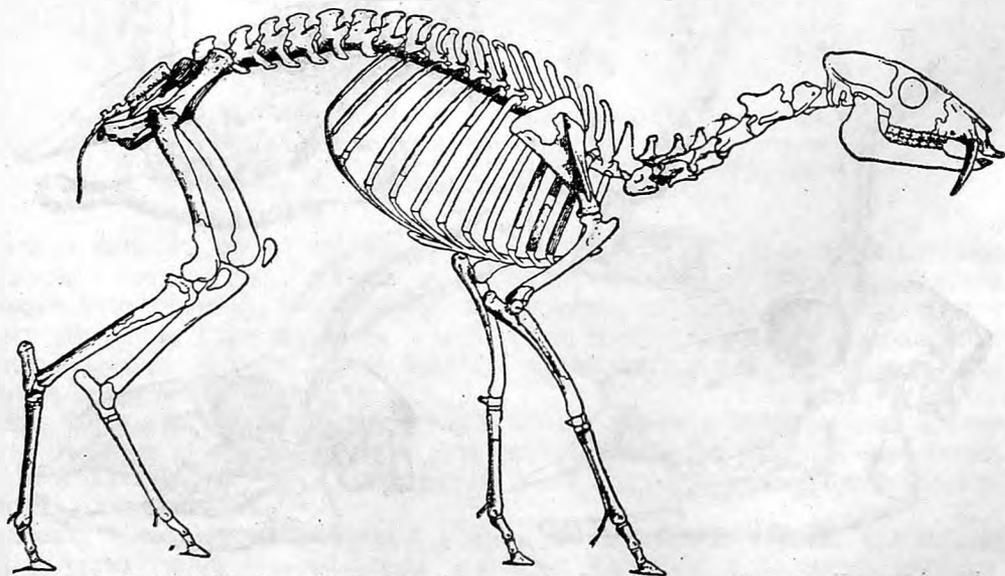


Рис. 315. *Blastomeryx*, миоценовый олень. Оригинал имеет длину около 76 см. (По Мэтью.)

и молодыми побегами), а не травой, и продолжают жить в лесах. На передней ноге боковые пальцы маленькие, но полностью развиты, а от метаподий сохраняются лишь маленькие рудименты изменчивой формы.

Олени в настоящее время широко распространены на всех материках, за исключением большей части Африки (и, конечно, за исключением

Австралии). Современные формы Нового Света являются, по всей вероятности, пришельцами, недавно переселившимися из Евразии, но некоторые ранние стадии эволюции группы имели место, повидимому, в Северной Америке. Предком оленей был, по всей вероятности, *Leptomeryx*. О первой стадии их эволюции дает представление *Blastomeryx* (рис. 312 В, 313 D, 315) из миоцена Америки, а также различные европейские формы (*Amphitragulus* и др.) из отложений того же возраста. Это были маленькие копытные, средняя высота которых в области плеч составляла лишь 30—60 см, но они уже имели оленеобразное строение. У них еще не было никаких признаков рогов, вместо которых у них были развиты большие клыки-бивни, подобные клыкам оленьков. Эта примитивная стадия в настоящее время представлена такими формами, как *Moschus*—кабарга, которая живет в юго-восточной Азии и которая, не имея еще рогов, сохраняет «бивни».

К верхнему миоцену у форм, живших в Евразии, уже начали появляться рога, а в плиоцене были обычны такие формы, как *Dicrocerus* (рис. 305 N, 313 E), с маленькими рогами, которые нередко имели лишь одну ветвь. К этому плиоценовому типу принадлежат многие нынешние небольшие олени, например мунтджак юго-восточной Азии, с небольшими и простыми рогами и с большими клыками.

Но у оленей, как и у других копытных, рога развиты гораздо сильнее, если животное достигает большой величины. Эволюционное развитие верхнеплиоценовых и плейстоценовых оленей вело к значительному увеличению тела, и среди них были обычны формы с многоветвистыми рогами. Из наиболее интересных форм упомянем гигантского *Megaceros* (рис. 313 F, 316), который имеет широкое распространение в плейстоцене Европы; у этой формы рога больше, чем у какого-либо другого оленя.

Жирафы. К семейству *Giraffidae* из современных животных относятся только жирафы и окапи, живущие в Африке. Подобно большинству нынешних *Reccora*, они имеют рога, — небольшие, покрытые кожей, костные выступы, которые никогда не опадают. Специализация нынешних жираф выражается прежде всего в удлинении шеи и ног, что, несомненно, связано с питанием молодыми побегами и листьями деревьев. В нижнем плиоцене Европы и Южной Азии давно были найдены *Samotherium* (рис. 305 M, 313 C) и другие формы, имевшие более обычное строение. Поэтому большой интерес представляло сделанное лет тридцать пять тому назад открытие в лесах Конго окапи — сравнительно коротконового, короткошейного представителя рассматриваемого семейства, который почти не отличим от только что упомянутых родоначальных третичных форм.

Sivatherium и другие формы из плиоцена Индии могут считаться представителями боковой ветви семейства. Это были крупные и тяжело построенные животные, у которых были развиты две пары коротких, но массивных «рогов» довольно неправильной формы.

Ранний период истории жираф, повидимому, дает указания в пользу того, что они тесно связаны с оленями и, быть может, представляют собою



Рис. 316. *Megaceros*, гигантский олень („ирландский лось“) из плейстоцена Европы (1/38 натуральной величины). (По Рей-гольду.)

ответвления, обособившиеся от примитивной группы семейства приблизительно в ту стадию эволюционного развития этого последнего, которая представлена миоценовым *Blastomeryx*. В то время как олени являются животными, характерными для умеренной зоны, жирафы живут в тропических областях.

Вилороги. *Antilocapra* — североамериканский вилорог, живущий на равнинах Запада, — представляет собою изолированный своеобразный тип. По многим признакам, в частности — по присутствию гипсодонтных щечных зубов, форма эта очень похожа на антилоп, от которых она, однако, коренным образом отличается по строению рогов. Эти образования, правда, покрыты роговым слоем, как у полорогих, и имеют неотпадающее костное ядро, но рог делится на две ветви, подобно тому, как это происходит у примитивных оленей, и любопытно, что роговой покров ежегодно отпадает. Это говорит в пользу того, что вилорог давно отделился от ветви *Bovidae*; нынешняя форма, вероятно, представляет собою сохранившееся звено североамериканского эволюционного ряда, аналогичного *Bovidae* Старого Света.

Одной из древних родоначальных форм является, повидимому, *Merycodus* (рис. 312 С, 313 G) из верхнего миоцена; при первом взгляде эта форма может показаться скорее оленем, чем вилорогом, так как костные выросты на черепе были длинные, разветвлявшиеся надвое (иногда с несколькими остриями), и имели у своего основания кольцо. Однако надо заметить, что эти образования присутствуют и полностью развиты на всех известных экземплярах; таким образом, представляется очевидным, что у этой формы, в противоположность оленям, рога были у обеих полов и не отпадали. Кольцо же может быть объяснено как место, у которого ежегодно происходило отпадание рогового покрова. Небольшой рог нынешнего вилорога, вероятно, является результатом редукции: в юго-западной части Северной Америки найдена плейстоценовая форма, имевшая более крупный двуветвистый рог.

Полорогие. К семейству *Bovidae* относятся такие формы, как бык, бизон, овцебык, баран, козы и большая группа разнообразных форм, носящих название антилоп; это семейство гораздо крупнее любой другой группы нынешних парнокопытных. Как и у жираф, и у вилорога, и у боковых пальцев остастя не более чем маленькие шишкообразные косточки. Зубы у этих животных обычно гипсодонтные (в противоположность оленям и жирафам), так как полорогие питаются обычно травой, а не мягкой растительностью. В противоположность оленям, верхние клыки у них редуцированы или отсутствуют. У всех полорогих имеются (обычно у животных обоих полов) настоящие рога, которые состоят из простого неветвящегося костного ядра, покрытого коническим роговым чехлом; у этих животных ни та, ни другая часть рога не отпадает.

Начиная с верхнего третичного времени, полорогие являются наиболее процветающей и самой многочисленной из всех групп не только парнокопытных, но и копытных вообще; это уже говорит в пользу того, что эволюционное развитие полорогих имело место сравнительно недавно. Нет сомнения в том, что они произошли от олигоценых трагулид, но первые представители семейства появляются в Европе лишь к концу миоцена. Центр распространения полорогих находился, повидимому, в Евразии; в плиоцене там появились предки многих нынешних типов антилоп. Большинство их к концу плейстоцена перестало существовать в Европе, но в этом случае, как и во многих других, формы, которые вытеснялись похолоданием из северной умеренной зоны, находили себе убежище в Африке и в Южной Азии; в одной лишь Африке в настоящее время существует свыше двадцати родов антилоп.

В Новый Свет проникли лишь немногие представители этой группы. Распространение этой группы происходило, вероятно, тогда, когда начавшееся уже похолодание, предшествовавшее плейстоценовому оледенению, повидимому, сделало затруднительным миграцию животных через Сибирь

и Аляску. В Новый Свет перешли и получили там значительное распространение только буйвол, горный баран и горная «коза», — все эти животные, повидимому, в состоянии выдерживать суровые климатические условия; в Южную же Америку не проник ни один представитель полорогих.

Типичным представителем древнейших и наиболее примитивных полорогих верхнего миоцена и нижнего плиоцена является *Tragocerus* — форма, у которой рога были направлены вверх и назад; рога были прямые или, в крайнем случае, лишь слегка изогнутые. Повидимому, более или менее прямыми потомками этих форм были крупные типы, которые имели очень длинные, но почти прямые рога, направленные также назад. Эта группа африканских форм, типичным представителем которой является сернобык, впервые появляется в плиоцене. Нам почти не известна палеонтологическая история тех боковых ветвей примитивной группы антилоп, к которым относится ряд очень маленьких африканских форм (некоторые из них не крупнее кролика), например *Oreotragus*. У этих форм рога еще маленькие, направленные назад, — они имеются только у самцов.

Газели и родственные им антилопы Северной Африки и Южной Азии являются обитателями степей и пустынь; это животные посредственной величины, стройные, рога у них слегка согнутые, но все еще простого примитивного типа. Историю рода *Gazella* (рис. 313 H) можно проследить до нижнего плиоцена. К газелям близка сайга — более тяжело построенная антилопа со своеобразно расширенной мордой; ныне распространение ее ограничивается сухими областями Азии, но в плейстоцене она существовала в Европе; ее присутствие указывает на то, что там были степи.

Две другие филогенетические линии полорогих вели к более широко известным типам: с одной стороны, к овцам и козам, а с другой — к быкам, бизону и овцебыку. Такие формы, как европейская серна (*Rupicapra*) и живущая в Скалистых горах снежная коза (*Oreamnus*) с короткими, но сильно изогнутыми рогами, указывают на эволюционный путь, ведущий к овцам и козам. У овец (*Ovis*) и коз (*Capra*) сильно развивались рога, которые достигают очень больших размеров и нередко становятся спирально скрученными у самцов (у самок рога гораздо меньше). Эти формы являются обитателями гористых областей (чем, быть может, объясняется тот факт, что их палеонтологическая история мало известна); они живут в горных цепях от Средиземноморья на восток по всей Азии и, как мы отметили, проникли даже в Скалистые горы.

Эволюция быкообразных полорогих началась, повидимому, в нижнем плиоцене появлением больших антилоп с зубами, напоминающими зубы нынешних быков, и с рогами, которые (хотя они еще оставались направленными назад) имели лирообразную форму и были спирально скручены. Нынешними представителями таких форм являются *Oreas*, живущий в Африке, и нильгау, живущая в Индии. Еще более близким к быкам является тип, известный также с нижнего плиоцена и представленный в настоящее время крупными африканскими гну, у которых лирообразные рога расходятся в стороны и направлены скорее вперед, чем назад.

Лишь незначительное расстояние отделяет этих быкообразных антилоп от быков. В верхнем плиоцене Евразии встречается довольно стройный и антилопообразный бык — *Leptobos*; в плейстоцене же широко распространены быки, большинство которых может быть отнесено к роду *Bos*. Обыкновенный домашний бык является лишь одним из тех членов этой группы, которые были приручены человеком. Один дикий крупный бык дожил в Европе от плейстоцена до средних веков. Весьма близки к быкам настоящие буйволы Южной Азии и Африки, среди которых имеются как породы домашние, так и дикие формы.

Весьма близок к настоящим быкам *Bison* (рис. 317), представители которого жили в умеренной зоне Старого Света; эта форма является единственным из равнинных полорогих, которая не только достигла Северной Америки, но и получила там широкое распространение. Бизон Старого Света (зубр) еще совсем недавно существовал в диком состоянии; в незначитель-

ном количестве он продолжает еще жить в Восточной Европе. В Америке бизоны были чрезвычайно многочисленны в плейстоцене, — там они, повидимому, разделились на целый ряд форм, о чем свидетельствуют разнообразные типы ископаемых рогов (у одного экземпляра расстояние между дистальными концами рогов достигало приблизительно 3 м). Хотя плейстоценовые бизоны жили преимущественно на равнинах, они в Северной Америке были распространены от Атлантического океана до Тихого.

К числу северных представителей семейства полорогих относится овцебык — *Ovibos* — тяжело построенное животное с массивными нисходящими и расходящимися в стороны рогами (у самок рога гораздо меньше). В настоящее время овцебык живет только в арктической зоне, но в плейстоцене овцебыки распространялись на юг до Франции и до штата Кентукки, а в Северной Америке было также несколько вымерших близких родов.

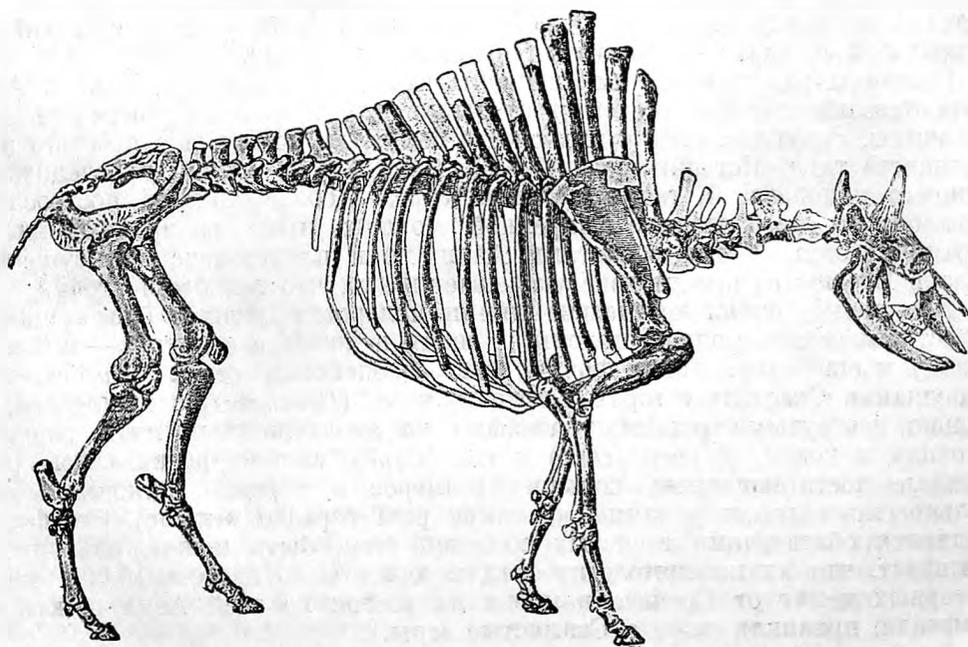


Рис. 317. *Bison occidentalis*. Вид из плейстоцена западной части. Северной Америки. Длина — около 2 м. (по Хью.)

Примитивные „свиньи“. Все рассмотренные до сих пор парнокопытные относятся к жвачным, в широком смысле этого термина. У этих животных, за исключением лишь нескольких древнейших форм, была развита селенодонтная зубная система, а все нынешние представители этой группы являются чисто травоядными животными и жуют жвачку.

Контраст им представляют ныне живущие *Suina* — свиньи, пекари и гиппопотамы, а также многие ископаемые группы, которых мы причисляем к этому подотряду. У этих животных почти никогда не бывает селенодонтных зубов; у них обычно высокого развития достигает бунодонтный рисунок. Конечности обычно имеют совершенно примитивное строение. Большинство имеет четырехпалые ноги; *os cannon* у них не образуется, а кости голени почти всегда остаются самостоятельными. Желудок всегда простой, пища этих животных — смешанная. Как мы уже отметили, характерным признаком этих форм является редукция мастоидной кости, которая уже не выходит на поверхность черепа. Руководствуясь этим последним признаком, мы можем причислить к *Suina*, в широком смысле этого слова, не только упомянутые нами современные формы, но также и энтелодонтов, или «гигантских свиней», и антракотериев; обеим этим группам принадлежит заметное место в среднетретичной фауне.

Эволюционное развитие *Suina* совершалось, в некотором смысле, медленнее, чем эволюционное развитие жвачных. В нижнем эоцене нет никаких представителей рассматриваемого подотряда, хотя вполне возможно, что среди упомянутых нами ранее гомакодонтот были и предки *Suina*. Даже в верхнеэоценовых отложениях число форм, принадлежащих этой группе, сравнительно незначительно. Среди них можно упомянуть североамериканскую «короткорылую свинью» — *Achaenodon* (рис. 318 А), которая, быть может, близка к предкам энтелодонтот, и *Cebochoerus* — европейскую форму,

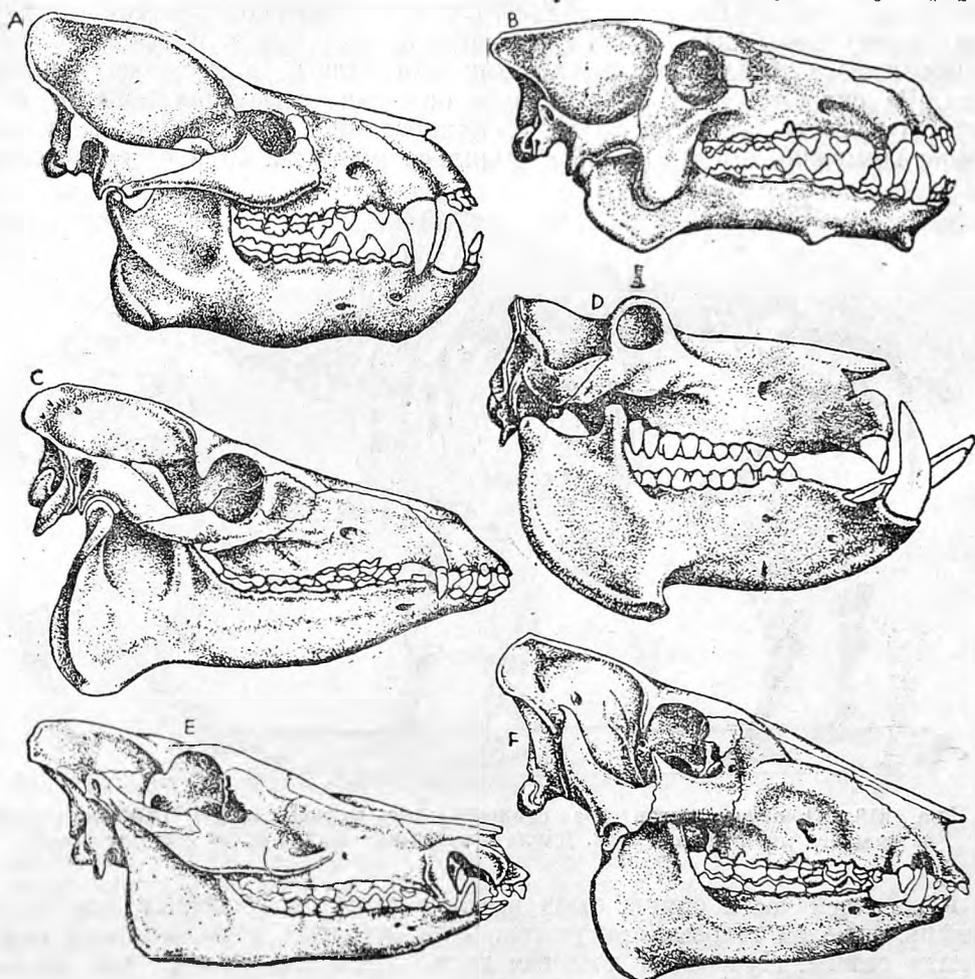


Рис. 318. Черепа свинообразных парнокопытных. А — *Achaenodon*, верхнеэоценовая «короткорылая свинья». Длина черепа — около 38 см. В — *Archaeotherium*, олигоценовый представитель *Entelodontidae*. Средняя длина черепа — около 46 см. С — *Ancodus*, олигоценовый представитель семейства *Anthracotheriidae*. Длина черепа — около 43 см. D — плейстоценовый европейский *Hippopotamus*. Длина черепа — около 60 см. E — *Cheleuastochoerus*, верхнетретичная свинья из Китая (самец). Длина черепа — около 30 см. F — *Perchoerus*, пекари (олигоцен и миоцен). Длина черепа — около 27 см. (А, F — по Петерсону; В, С — по Скотту; D — по Рейнольдсу; E — по Пирсону.)

возможного предка антракотериев. Эти формы значительно отличаются друг от друга, но все они имеют четырехбугорчатые бунодонтные коренные зубы, толстые большие клыки, высокую нижнюю челюсть и редуцированную мастоидную кость — признаки, резко отличающие их от современных им жвачных.

Энтелодонты. Семейство *Entelodontidae*, «гигантских свиней», переживавшее свой расцвет в олигоцене, представляло собою ветвь примитивного ствола *Suina*, которая рано достигла выдающегося положения и рано исчезла. Обычными олигоценовыми родами были европейский *Entelodon* и

подобный ему американский *Archaeotherium* (рис. 305 D, 318 B). Последней и самой крупной формой группы был *Dinohyus* (рис. 307 C, 319) из нижнего миоцена Америки. Энтодонты были большие животные с огромным черепом, нередко достигавшим около 90 см в длину. Резцы у них были длинные и заостренные; клыки были массивные, а изборозденность их указывает на то, что эти животные питались корнями. Предкоренные зубы были простые, коренные были сравнительно маленькими, с буодонтными бугорками. В противоположность всем парнокопытным, за исключением дикобунд, — на верхних коренных зубах, как думают, был настоящий гипокон. Череп у них был очень удлиненный, особенно в лицевой области, мозговая же коробка была мала. У них уже была развита заднеглазничная дуга. На скуловой дуге была развита большая свисающая лопасть, а на нижней челюсти были два бугра. Функциональное значение их не установлено; возможно, что к ним прикреплялись мускулы. Шея была короткая,

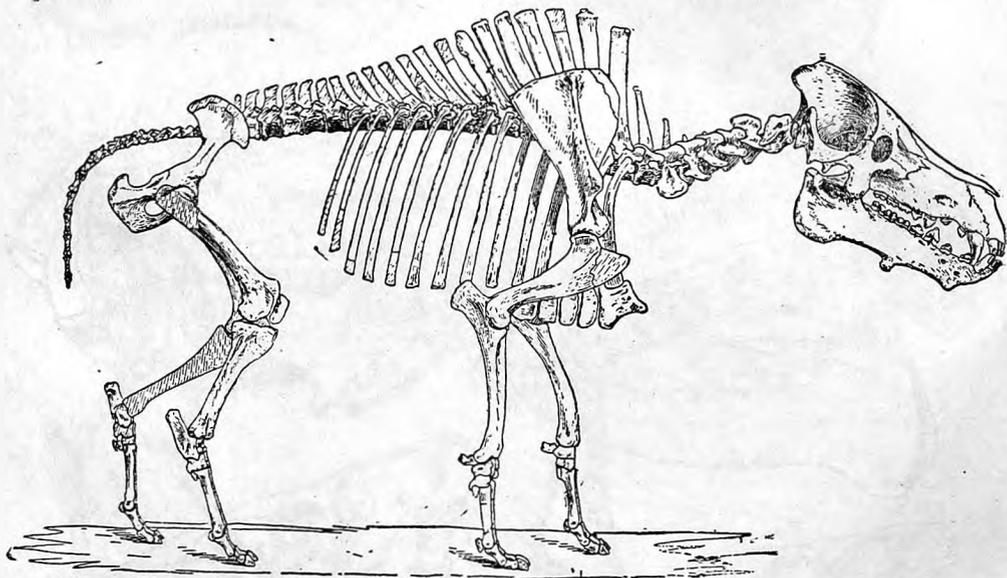


Рис. 319. *Dinohyus*, гигантское свинообразное парнокопытное (*Entelodontidae*) из нижнего миоцена Америки. Длина оригинала — около 3,2 м. (По Петерсону.)

а в передней части спины были высокие отростки позвонков для поддержания тяжелой головы; присутствие этих отростков обуславливало «горбатость» спины. Лучевая и локтевая кости срастались, и хотя еще не было os cannon, боковые пальцы были редуцированы до рудиментарного состояния. Эти крупные звери не были в близком родстве с настоящими свиньями, но по многим признакам были похожи на них и, быть может, приближались к ним по образу жизни.

Антракотерии. *Anthracotherium* и *Ancodus* (рис. 307 A, 318 C, 320) были типичными представителями группы довольно крупных, но примитивных парнокопытных, обычных в среднетретичных отложениях Старого Света. По общему виду они были довольно похожи на свиней, и некоторые черты строения указывают на то, что древнейшие антракотерии были близки к свиньям. Конечности у них были короткие, с четырьмя функционирующими пальцами, череп был низкий, с длинной лицевой областью. Зубная система была полная, хотя у некоторых представителей группы была развита диастема. Коренные зубы были с низкими коронками; из всех представителей подотряда только у этих форм наблюдаются некоторые признаки селенодонтного рисунка коренных зубов. На верхних коренных зубах было (как и у многих примитивных селенодонтных) по пяти бугорков, причем сохранялся протококлюль (рис. 305 C). Антракотерии вели, по всей вероят-

ности, земноводный образ жизни, и в этом отношении были похожи на позже появившихся гиппопотамов.

Anthracotherium, так же как и *Ancodus*, — форма с очень длинной челюстью, был широко распространен и очень часто встречался в Европе в олигоценовое время. Тот и другой проникли в Северную Америку, но там они не были обычными формами; вероятно, им трудно было конкурировать с ореодонтами, которые, быть может, вели аналогичный образ жизни. *Brachyodus* был гигантской формой, которая в тропической зоне Старого Света дожила до миоцена.

Гиппопотамы. Гиппопотам есть единственное современное парнокопытное, ведущее земноводный образ жизни. Все известные — нынешние и ископаемые — формы могут быть отнесены к роду *Hippopotamus* (рис. 305 G, 318 D); распространение их ограничивалось и ограничивается Старым Светом. Гиппопотам питается мягкой водной растительностью, которую он срывает массивными передними зубами и губами. Резцы, за которыми следуют клыки, расположены в поперечный ряд. У гиппопотамы имеются все зубы,

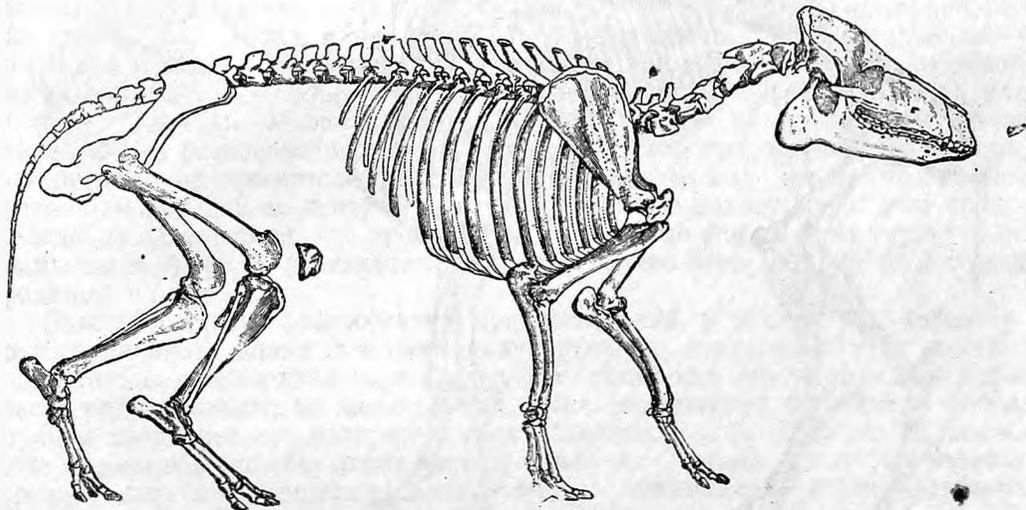


Рис. 320. *Ancodus*, олигоценый антракотерий. Длина — около 1,5 м. (По Скотту.)

за исключением наружных резцов, но даже эти последние присутствуют у некоторых ископаемых форм. Глаза маленькие, и в связи с земноводным образом жизни они занимают высокое положение на черепе; орбита становится замкнутой, — начинает развиваться заднеглазничная дуга. Толстое тело поддерживается короткими массивными конечностями; на широкой стопе имеются четыре пальца, все они — функционирующие. В настоящее время распространение гиппопотамов ограничивается Африкой, но в плейстоцене они были широко распространены в более теплых областях Старого Света. Широкое распространение в Европе имела одна форма, похожая на более крупные африканские расы, а на некоторых островах Средиземного моря и на Мадагаскаре существовали карликовые формы (одна карликовая форма встречается теперь в Либерии). В плейстоцене гиппопотамы жили в Средиземноморьи и в Индии, причем формы из этой последней области были более примитивны в том отношении, что они имели полный комплект резцов. Более древняя их история остается невыясненной. Многие говорят, однако, за то, что они являются потомками антракотериев, на которых они похожи по своему образу жизни и по некоторым морфологическим признакам.

Свиньи и пекари. Начиная с верхнетретичного времени, наиболее широко распространенными представителями *Suina* были свиньи и пекари; из всего подотряда только эти две группы — и еще гиппопотам — дожили до нашего времени. Череп у этих форм (рис. 318 E и F), низкий в своей передней части, круто подымается к затылку. Глазницы открыты сзади. Клыки характеризуются постоянным ростом и особенно мощно развиты

у самцов. Зубная система (рис. 304 D) часто бывает полная, но иногда исчезает один резец или первый предкоренной. Боковые пальцы сохраняют все составные элементы, но малы и функционируют при хождении только по мягкой почве.

Типичные свиньи — животные Старого Света, и в Америку они не проникли. Одна из характерных особенностей свиней заключается в том, что верхние клыки у них загибаются наружу и вверх — особенность, которая достигает крайнего выражения у бабируссы, живущей в Ост-Индии; у этой формы клыки заворачиваются рогообразно вверх над передней частью головы. Кроме типичного дикого кабана и домашних пород свиньи (*Sus*), в тропической зоне Старого Света существуют различные специализированные типы. В плиоцене, миоцене и олигоцене Евразии встречаются многочисленные рода ископаемых свиней. В эоцене, однако, свиней не было, и

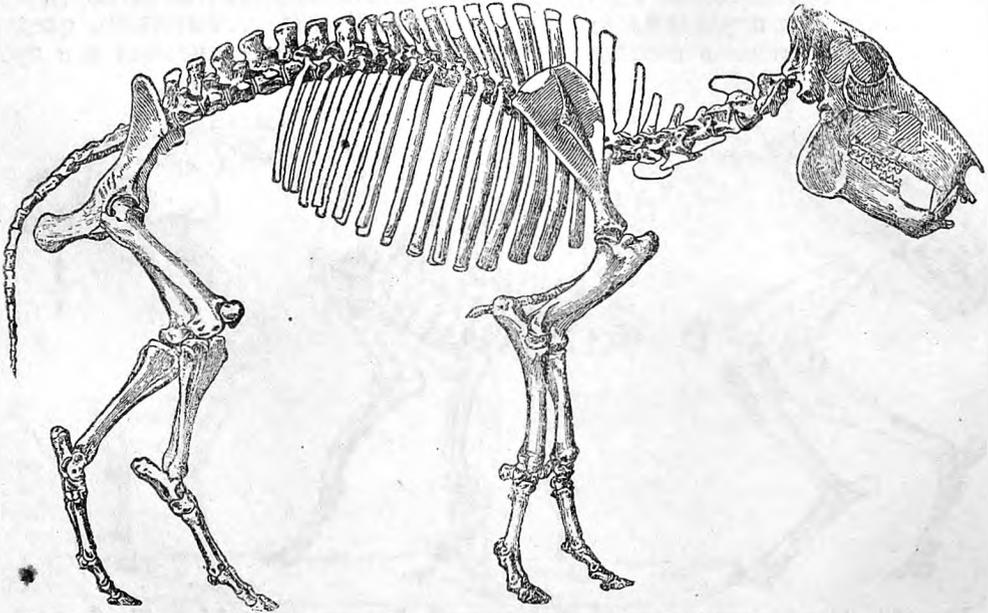


Рис. 321. *Platygonus*, плейстоценовый пекари. Длина — около 1 м. (По Хью.)

ни одна из известных нам эоценовых форм рассматриваемого подотряда не может, повидимому, считаться прямым предком свиней.

Несомненно родственны свиньям современные пекари (*Dicotyles*), живущие в Новом Свете, но эти животные имеют длинную самостоятельную эволюционную историю. Отличительный признак их заключается в том, что верхние клыки у них сохраняют нормальное вертикальное положение. Коренные зубы у них (рис. 305 E) сравнительно коротки, имеют простой рисунок, представляя противоположность складчатому рисунку зубов у свиней Старого Света (рис. 305 F). У некоторых пекари боковые пальцы сильно редуцированы (рис. 307 B); начинается образование *os cannon*, лучевая и локтевая кости срастаются. По этим признакам пекари являются гораздо более прогрессивными формами, чем их родичи, живущие в Старом Свете.

Область распространения современных пекари занимает Южную Америку и продолжается на север до Тексаса; в Южную Америку они проникли, повидимому, только в плейстоцене. В плейстоценовое время в умеренной полосе Северной Америки широкое распространение имели *Platygonus* (рис. 321) и некоторые другие формы. Древнейшим из известных американских пекари является олигоценый *Perchoerus* (рис. 318 F). Группа эта впервые достигла указанного материка, по всей вероятности, в олигоцене же, и переселилась сюда из Евразии; некоторые олигоценые *Suidae* Старого Света стояли к пекари ближе, чем настоящие свиньи.

ПОЛУКОПЫТНЫЕ

В группу полукопытных (*Subungulata*) объединяют несколько типов животных, между которыми, на первый взгляд, нет никакой родственной связи. Сюда входят: 1) даманы, или жиряки (*Hyracoidea*), — небольшие копытные млекопитающие Старого Света, очень похожие на грызунов как по своему наружному виду, так и по образу жизни; 2) *Arsinoitherium* — огромное рогатое ископаемое млекопитающее, найденное в Египте; 3) хоботные (*Proboscidea*) — слоны и их вымершие родичи; 4) сирены (*Sirenia*), или морские коровы. Может показаться совершенно искусственным такое объединение разнообразных форм наземных и морских, крупных и мелких, но древние представители этих групп сходны между собой по многим основным признакам, и это определенно говорит в пользу их общего происхождения. А тот факт, что древнейшие ископаемые формы этих групп были найдены в Африке, заставляет предполагать, что этот материк был общей родиной их предков.

Ввиду большого разнообразия приспособлений у этих форм, характерных признаков, общих для всех полукопытных, немного. Обычно имеется одна сильно увеличенная пара резцов, в то время как другие передние зубы часто редуцированы; на жевательных зубах развиваются поперечные лофы, причем предкоренные моляризируются. Ключица всегда отсутствует. Наземные формы обычно сохраняют почти все или все пальцы, у них развивается среднеосевая (мезаксоническая) симметрия, а примитивные когти видоизменяются в образования, более похожие на ногти, чем на копыта.

Многие относят эти группы к отряду (или надотряду) *Subungulata* (полукопытных). Мы же будем различать среди них несколько отдельных отрядов, признавая, однако, близкое родство между этими последними.

Даманы, или жиряки. Во многих отношениях наиболее примитивными из полукопытных являются *Hyracoidea*, — нынешние представители которых — *Hyrax* — и родственные ему формы живут в Африке и Сирии. Они похожи на кроликов не только по своим размерам, общему виду и образу жизни, но также и по многим адаптивным признакам скелета. Все они травоядны; некоторые из них — обитатели скалистых местностей, другие же ведут до некоторой степени древесный образ жизни. Хвост короткий; ноги умеренной длины. Даманы — стопоходящие животные; пальцы (на передней ноге — четыре, а на задней — три) соединены подстилающей их подушкой. В запястье (*carpus*) имеется *centrale*, необычное для ныне живущих копытных.

Череп имеет более или менее нормальное строение. Из всех полукопытных только ныне живущие *Hyracoidea* имеют полную заднеглазничную дугу (глазница вполне замкнута). Нижняя челюсть в задней своей части очень высока. У современных форм наблюдается значительная редукция постоянных зубов. У большинства этих форм имеется большой, лишенный корня, верхний резец, который встречается с двумя увеличенными нижними резцами примерно так, как это происходит у грызунов. Кзади от этих резцов боковые резцы и клыки совсем исчезают, и таким образом перед щечными зубами образуется диастема. Коренные зубы изменяются в сторону приобретения высокой коронки, своим строением они несколько напо-

Имяют зубы древних носорогов; верхние коренные имеют один эктолоф и два поперечных лофа. нижние зубы несут гребни в виде двух букв V. Задние предкоренные зубы моляризируются; передние предкоренные устроены проще.

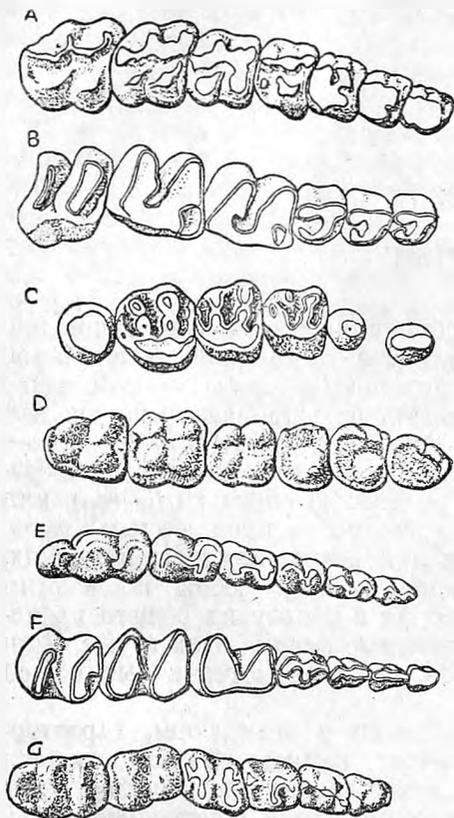


Рис. 322. Озубление полукопытных (*Subungulata*). А, В, С, D — правые верхние щечные зубы; Е, F, G — левые нижние щечные зубы. А, Е — *Sagatherium*, представитель отряда *Hyracoidea* ($\times \frac{5}{8}$). В, F — *Arsinoitherium* (приблизительно $\times \frac{1}{3}$). С — *Miosiren*, миоценовый представитель отряда *Sirenia*. D, G — *Moeritherium*, примитивный представитель отряда *Proboscidea* (приблизительно $\times \frac{1}{3}$) (А, В, D, Е, G — по Эндрюсу; С — по Абелью.)

Египта (рис. 322 В, F и 324) — выделяется в особый отряд *Embrithopoda*. Это крупное животное было величиной с носорога. Конечности были тяжелого строения, с длинными и массивными плечевой и бедренной костями, с короткими нижними сегментами; на ногах было по пяти широко расставленных пальцев. Наиболее заметной особенностью строения этого животного было присутствие у него пары огромных рогов на носовых костях, вместе с парой маленьких рогов на лобных костях. Два больших рога срастались своими основаниями; окостенение перегородки между ноздрями способствовало упрочению фундамента этих образований (аналогич-

Мало распространенные в настоящее время, *Hyracoidea* в древние времена, повидимому, играли важную роль в Африке: группа представлена весьма разнообразными формами, например *Sagatherium* (рис. 322 А, Е) и *Megalohyrax* (рис. 323) в нижнеолигоценовых отложениях Египта. Эти животные были по своему строению вполне определенными *Hyracoidea*; мало того, они уже испытали значительную дивергенцию по различным адаптивным линиям. По величине они варьировали от размеров небольшого зверя до размеров льва; зубы их варьировали от брахиодонтного типа зубов до гипсодонтного и от бунодонтного строения до селенодонтного. Однако все они были более примитивными формами, чем ныне живущие формы: заднеглазничная дуга была у них развита неполно; головной мозг был маленький, а озубление было полное (хотя зубы, которые позднее были утрачены, имели уже уменьшенные размеры). Дальнейшая история Африки изучена слабо, но даманы были описаны из большинства более молодых горизонтов Африки, а одна форма указывается даже в Греции. Ископаемые формы, так же как и ныне живущие, встречаются исключительно в странах восточного Средиземноморья и в Африке. Таким образом, группа эта является, повидимому, африканской по своему происхождению и по месту своего развития.

Arsinoitherium. *Arsinoitherium* — своеобразная форма из нижнего олигоцена

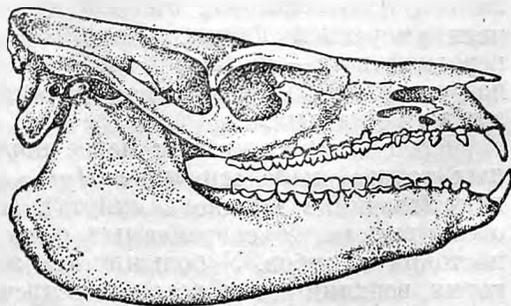


Рис. 323. *Megalohyrax*, нижнеолигоценовый представитель отряда *Hyracoidea* из Египта. Длина черепа — около 30,5 см. (По Грегори и Шлоссеру.)

ное явление наблюдается у некоторых носорогов). Строение передней части черепа дает возможность предполагать наличие подвижных, приспособленных к щипанию растительности, губ, но зубной ряд был полный, и увеличение резцов, имевшее место у других полукопытных, здесь не наблюдается. Коренные зубы были гипсодонтные (признак необыкновенный для млекопитающих того времени); верхние коренные имели массивные протолоф и металоф, а на нижних коренных были поперечные гребни с явными признаками происхождения от двойного V-образного гребня.

Это любопытное существо занимает среди млекопитающих совершенно изолированное положение: нам ничего не известно ни об его предках, ни о возможных потомках. Многие признаки, в особенности строение коренных зубов, дают возможность предполагать общее происхождение арсиноитериев и *Hyracoides*; но родство этих двух групп должно было быть отдаленным,

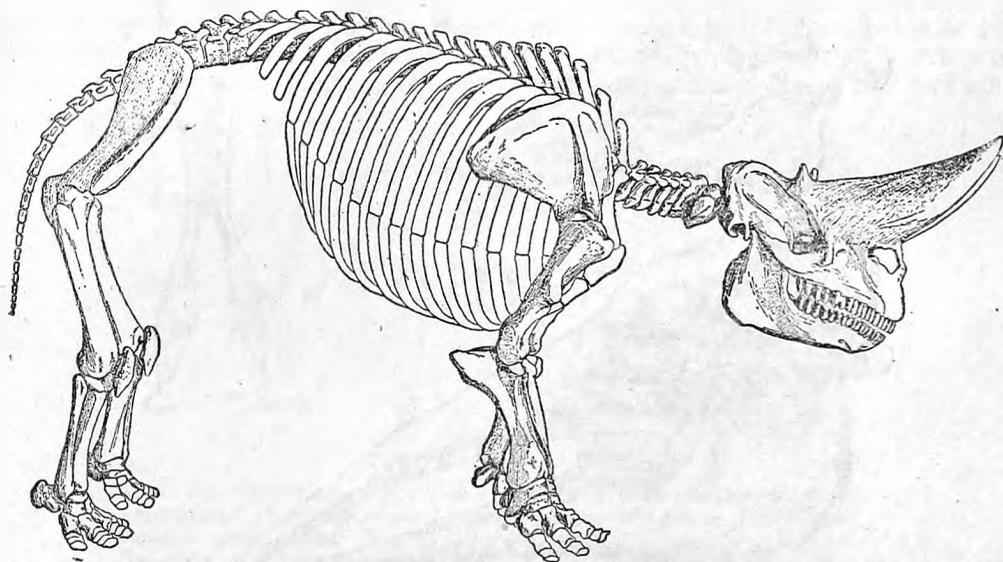


Рис. 324. *Arsinoitherium*, крупное рогатое полукопытное из нижнего олигоцена Египта. Длина — около 3,35 м. (По Эндриюсу.)

так как развитие своеобразных признаков арсиноитерия должно было требовать значительного периода времени.

Хоботные. Один из наиболее наглядных примеров эволюционного развития отрядов млекопитающих представляет филогенетическая история отряда *Proboscidea*, или хоботных, — мастодонтов, слонов и родственных им типов. Подобно двум предыдущим группам, хоботные происходят из Африки, но, в противоположность другим полукопытным, они поселились и на других материках; в среднем и верхнем кайнозое они были широко распространены в Евразии и Северной Америке и даже достигли Южной Америки. Однако, до настоящего времени дожили только две формы. Изучение этой интересной группы лучше, пожалуй, начать описанием высокоспециализированного строения новейших слонов, с тем, чтобы затем приступить к описанию более ранних стадий эволюционного развития этой группы. К слонам и родственным им плейстоценовым мамонтам относятся самые крупные из наземных млекопитающих верхнего кайнозоя и настоящего времени. Они характеризуются типичными приспособлениями к тяжеловесности: расширенной подвздошной костью, столбообразными ногами, длинными плечевой и бедренной костями, короткими нижними сегментами конечностей — с хорошо развитыми локтевой и малой берцовой костями — и широкими пятипалыми manus и pes (см. рис. 329) с ногтеобразными образованиями на наружной стороне пальцев и с подушками под этими последними. Череп (рис. 325 D) — огромной величины, несколько округлой

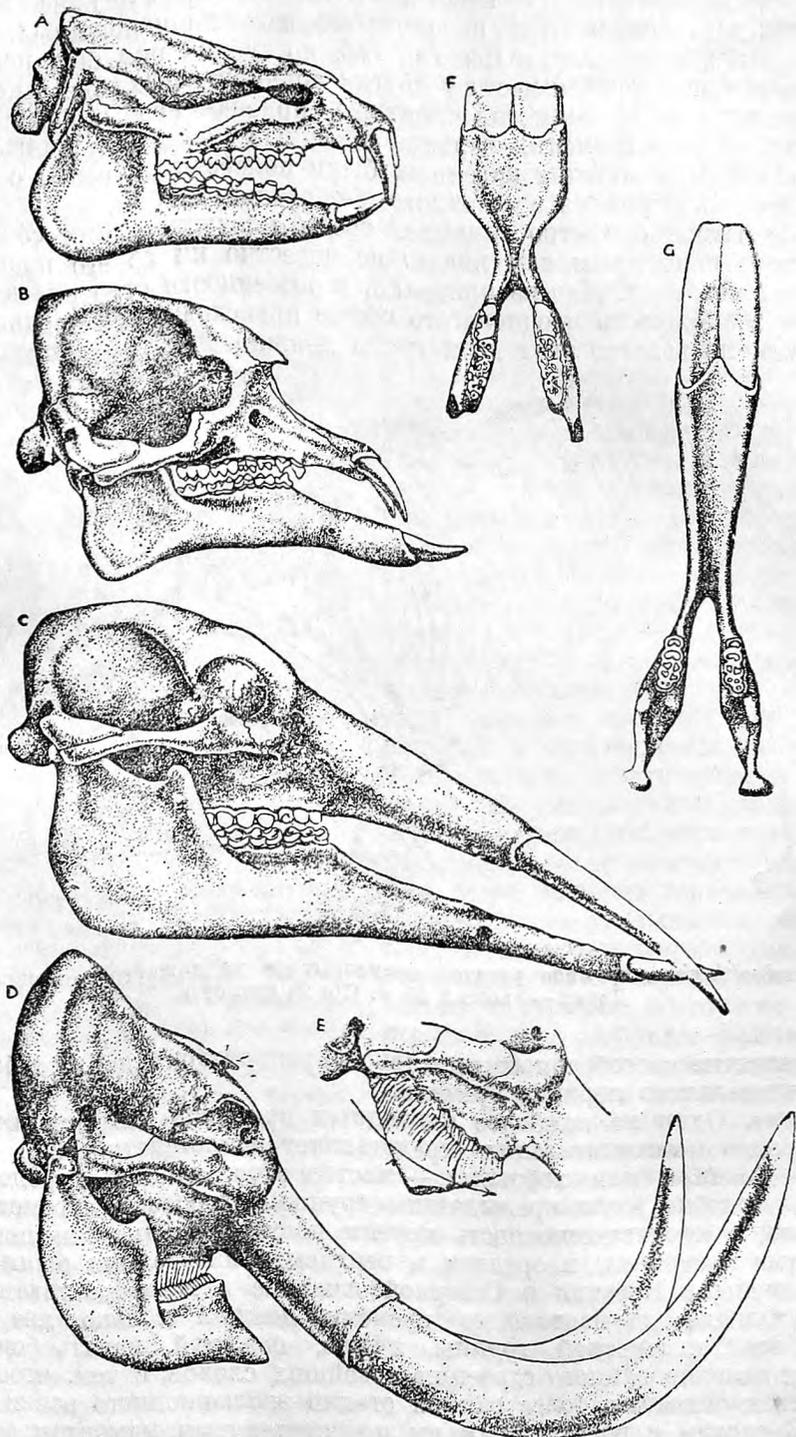


Рис. 325. Череп и челюсти хоботных. А — *Moeritherium* из верхнего эоцена и нижнего олигоцена Египта ($\times 1/7$). В — *Phiomia wintoni*, примитивный буномастодонт из нижнего олигоцена Египта ($\times 1/14$). С — „*Mastodon*“ (*Trilophodon*) *angustidens* из миоцена Европы ($\times 1/10$). D — *Mammonteus primigenius*, шерстистый мамонт ($\times 1/20$). E — схематический рисунок щечной области последнего. Кость, покрывавшая коренные зубы, удалена, чтобы показать, как происходит смена зубов. F — нижняя челюсть мастодонта *Platybelodon* из плиоцена Азии. Вид сверху ($\times 1/25$). G — нижняя челюсть *Amebelodon* из плиоцена Южной Америки ($\times 1/25$). (А, В — по Эндрыусу, F — по Осборну, G — по Барбору.)

формы, со вздутой, сильно пневматической, верхней частью. Головной мозг, правда, достигает веса около 6 кг у индийского слона, но, по сравнению с величиной черепа, он, конечно, мал. Позади сравнительно маленьких глаз нет заднеглазничной дуги (глазница не замкнута). Костное отверстие носа находится высоко в передней части черепа между глазами; от него отходит длинный гибкий хобот. Ниже этого отверстия *praemaxillae* спускаются вертикально; они несут корни огромных бивней. Эти последние представляют собою чрезвычайно увеличенные вторые резцы. Выйдя из черепа, бивни, направляясь вперед, загибаются кверху и в стороны. На коротком нёбе заметно разрастание назад челюстной кости (в которой развиваются зубы). Нижняя челюсть соответственно также короткая; впереди она выступает подбородком, который поверхностно напоминает подбородок человека, но по существу образован совсем иначе.

Замечательна зубная система. Кроме огромных верхних бивней, нет никаких других передних зубов. Озубление такого крупного травоядного животного нуждается в значительной жевательной поверхности. У слонов это осуществляется совершенно исключительным способом. На каждой

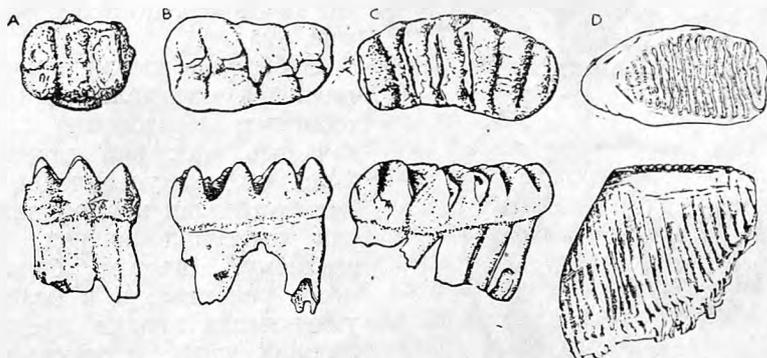


Рис. 326. Коренные зубы: А — американского *Mastodon*; В — „*Mastodon*“ (*Tetralophodon*) *longirostris*; С — *Stegodon*; D — *Mamonteus primigenius*. Вид со стороны жевательной поверхности (наверху) и сбоку (внизу). А — $\frac{1}{8}$ натуральной величины, В и С — около $\frac{1}{4}$, D — около $\frac{1}{7}$. (А — по Хью, В — по Вадеку, С — по Матсумото, D — по Осборну.)

половине челюсти развиваются шесть щечных зубов, которые состоят из трех молочных предкоренных и трех коренных (постоянных предкоренных совсем нет). Каждый зуб (рис. 326 D) — удлиненный и чрезвычайно гипсодонтный, образован он многочисленными высокими тонкими поперечными гребнями. Пространство между этими «листами» заполнено цементом, так что при истирании на жевательной поверхности видны все три элемента зуба, представляющие правильное расположение: посредине гребней — дентин, вокруг него — полоса эмали, а снаружи — цемент. Количество гребней значительно увеличивается по направлению к заднему концу зуба. Молочные предкоренные зубы имеют много более простое строение.

Обычно у млекопитающих одновременно присутствуют все постоянные зубы; у слонов же нормально коренные зубы появляются не сразу, а один за другим, так что в каждый данный момент из всех коренных зубов «работают» только четыре, т. е. по одному на каждой половине челюсти. По мере того как эти четыре зуба стачиваются, они проталкиваются вперед, а их места занимает следующая группа зубов, которая тем временем образовалась в верхнечелюстной или в зубной кости (рис. 325 E). Этот процесс повторяется до тех пор, пока не будут использованы все шесть зубов каждой половины челюсти (три молочных предкоренных и три коренных). Так как зубы проталкиваются в зубной ряд под углом, то жевательная поверхность находится под углом к довольно плоской коронке, и если взять отдельный зуб слона, то на нем видна стертая поверхность, диагонально срезающая зуб.

Зубы являются наиболее обычными ископаемыми остатками слонов, однако, определение их представляет дело довольно сложное, так как количество пластинок не только бывает различное у разных форм, но даже еще больше варьирует в различных зубах одной и той же особи; появление же на жевательной поверхности гребней зависит от степени изношенности.

Moeritherium. Сильно отличается от ныне живущих слонов самый древний из известных представителей отряда — *Moeritherium*, из верхнего эоцена и нижнего олигоцена Египта. Но уже у этой древнейшей формы наблюдается развитие характерных признаков хоботных. Будучи значительно меньше всех известных нам хоботных,

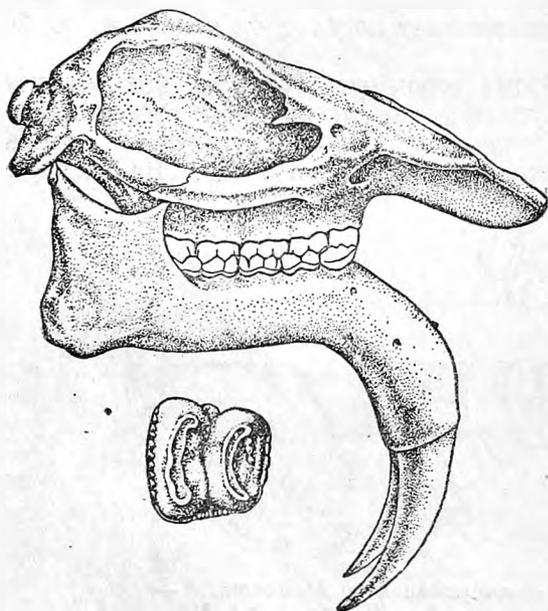


Рис. 327. Череп *Dinotherium*, миоценового хоботного. Длина черепа — около 1,2 м. Коренной зуб (приблизительно $\times 1/5$). (По Годри и Эндрьосу.)

форма эта все же достигала размеров тапира. Череп был все еще довольно длинный, а глаза были расположены довольно близко к его переднему концу. Носовое отверстие находилось довольно высоко, но развивающийся хобот представлял собою, вероятно, почти только гибкое, тапирообразное рыло (рис. 325 А).

Зубы уже имели признаки начавшейся специализации по типу хоботных. Образование бивней уже началось, так как вторые резцы были сильно увеличены, верхний был направлен концом вниз, а нижний выступал вперед, навстречу верхнему. Диастема была в процессе развития, и в связи с этим уже исчезли первые предкоренные, нижний клык и боковые нижние резцы. Коренные зубы имели низкие коронки с двумя поперечными лофами. Конечности были сравнительно примитивные, но уже несколько тяжелого строения. У *Moeritherium* мы уже наблюдаем на-

чало специализации, которая впоследствии привела к мастодонтам и слонам. Череп обнаруживает многие интересные черты сходства с дамами и сиренами, но эти две группы в те времена уже существовали; общего же предка всех этих животных нужно искать в гораздо более древних отложениях — в эоцене Африки.

Имеются веские основания предполагать, что от примитивного ствола хоботных рано ответвилось некоторое количество типов. Так, например, *Barytherium* — современник только что рассмотренной формы, известный только по челюсти и немногим обломкам других элементов, — как видно, обладал такими же биллофодонтными коренными зубами и увеличенным нижним резцом. Но в других отношениях челюсть была совершенно своеобразной, и весьма вероятно, что этот род был только отдаленно родственным хоботным.

Dinotherium. Динотерий (рис. 327) — крупная форма, довольно обычная в миоцене Евразии и Африки, принадлежит определенно к хоботным, но сильно отклонился от главного эволюционного пути всей этой группы в целом. По своему строению он был в общем сходен со слоном, и хотя более древние формы были сравнительно небольшой величины, позднейшие представители этого рода превзошли своими размерами настоящих слонов. Щечные зубы (в числе которых было лишь два предкоренных) были совсем примитивные, с низкой коронкой; на двух задних коренных зубах было только по два поперечных гребня (первый коренной имел три таких гребня). Ноздри были расположены высоко, что указывает на нали-

чие длинного хобота. Предчелюстная кость (praemaxilla) значительно выступала вперед; в противоположность всем другим хоботным, не было никаких признаков верхнего бивня. Однако у динотерия был хорошо развит нижний бивень, отогнутый резко книзу и даже назад. Назначение этого любопытного образования является предметом догадок, пока не приведших к положительным результатам. В большей части Евразии динотерий вымер к концу миоцена, но, подобно большинству других примитивных форм, он гораздо дольше существовал в тропиках; в Африке он, повидимому, продолжал жить и в плейстоцене.

Мастодонты. Оставляя в стороне эти отклоняющиеся формы, мы можем теперь вернуться к рассмотрению главной эволюционной линии, представленной мастодонтами. Эти вымершие хоботные в течение большей части третичного периода были очень многочисленны и разнообразны. От слонов мастодонты отличаются прежде всего тем, что зубы у них были с низкой коронкой и с немногими гребнями, причем в пасти обычно присутствовали одновременно многие или даже все щечные зубы. Почти всегда имелась нижняя пара бивней, так же как и верхняя. Самые древние и самые примитивные из известных мастодонтов появились опять-таки в Египте: *Palaeomastodon* (рис. 328 А) и *Phiomia* (рис. 325 В и 328 В). Эти нижнеолигоценые формы были крупнее меритерия; самые крупные из них достигали уже размеров нынешнего слона, но в среднем они были намного меньше. Они значительно опередили меритерия и по своему строению. Мозговая коробка была гораздо короче и выше; ноздри были отодвинуты на черепе значительно вверх и назад; морда должна была быть длинной. Из передних зу-

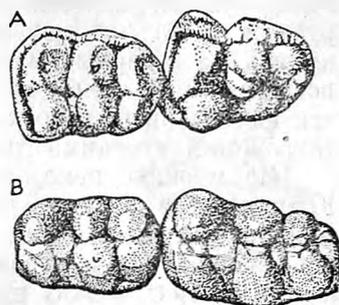


Рис. 328. А — правые $M^2 - M^3$ *Palaeomastodon beadnelli*; В — левые $M_2 - M_3$ *Phiomia wintoni* (приблизительно $\times \frac{3}{8}$). (По Эндрьосу.)

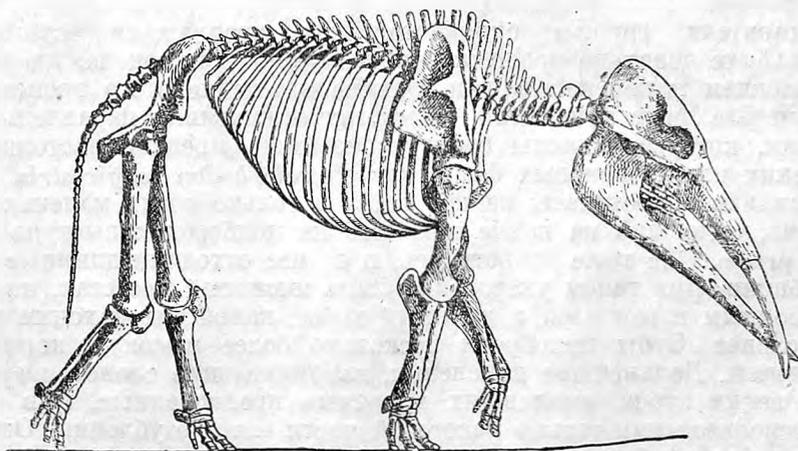


Рис. 328'. *Trilophodon angustidens*, из среднего и верхнего миоцена Европы. (По Абелю.)

бов сохранилась только единственная пара резцов, которые, однако, были уже определенными бивнями. Верхний бивень неслал на себе удлиненная praemaxilla; он был отогнут по направлению книзу и наружу. Короткие нижние бивни представляли собою лопатовидное образование на конце удлиненной челюсти. Предкоренные (три наверху и только два внизу) и коренные зубы были тоже лофодонтные, с низкой коронкой, и все они присутствовали одновременно.

У *Phiomia* коренные зубы представляют прогресс, в сравнении с коренными зубами *Moeritherium*, так как на них обычно присутствовало три по-

перечных гребня вместо двух, и стали появляться добавочные бугорки (дополнительные к двум, которые нормально образуют гребень), и таким образом зубы начинали принимать несколько бунодонтный характер, приближаясь по своему строению к зубам свиней.

От *Phiomia*, повидимому, произошло большинство позднейших мастодонтов, характеризующихся тем, что на их зубах значительно увеличивалось количество добавочных бугорков. Эти формы с «свинными» зубами, группируемые часто под названием буномастодонтов, повидимому, рано продвинулись на северные материка, так как один представитель этой группы встречается в олигоценовых отложениях Индии. В миоцене и плиоцене эти формы были широко распространены и многочисленны в Евразии; их таксономия и взаимоотношения изучены пока недостаточно.

[По мнению некоторых ученых, с нижнего миоцена Центральная и Южная Азия представляла важный вторичный центр развития мастодонтов, пришедших сюда из Северной Африки, которая, как мы видели, была первоначальным центром развития хоботных. В пользу такого предположения говорят, между прочим, находки примитивных мастодонтов в нижнемиоценовых отложениях Тургайской степи.] У миоценовых форм, таких, как *Trilophodon angustidens* (рис. 325 С, 328'), нижняя челюсть была чрезвычайно длинной и несла на конце короткие широкие бивни, праемахилла была тоже удлинена, неся довольно длинные и немного согнутые верхние бивни. Ноздри были расположены на черепе высоко, но свободная часть хобота, которая, вероятно, начиналась у конца праемахиллы, должна была быть сравнительно короткой. На челюсти присутствовало одновременно шесть щечных зубов наверху и пять внизу, причем сохранялась смена молочных предкоренных зубов постоянными предкоренными. Морфологическое строение зубов становилось более похожим на строение зуба свиньи, со все увеличивавшимся количеством неправильных бугорков; количество же гребней на зубах было несколько больше, чем у *Phiomia*: хотя типичным числом было три, на последнем коренном было четыре или пять поперечных гребней.

Представители группы буномастодонтов продолжали существовать в Старом Свете довольно продолжительное время в плиоцене; их находили даже в нижнем плиоцене Африки. Однако в течение этого времени произошли замечательные изменения, во многих отношениях параллельные тем изменениям, которые должны были произойти у предков настоящих слонов. У таких плейстоценовых форм, как *Tetralophodon longirostris*, нижняя челюсть сильно укоротилась; на ней остался только очень маленький нижний бивень, сидевший на конце похожего на подбородок выступа нижней челюсти; праемахилла тоже укоротилась, и от нее отходили длинные прямые верхние бивни. При таком укорочении лица мясистый нос стал, надо полагать, свободным и развился в длинный хобот, какой мы находим у современных слонов. Зубы приобрели несколько более высокую коронку, появился цемент. Дальнейшие изменения, напоминающие слонов, выразились в исчезновении зубов, сменявших молочные предкоренные, и в одновременном использовании только некоторой части всего озубления. Однако на коренных зубах прибавилось примерно лишь по одному поперечному гребню (рис. 326 В), т. е. типично было всего четыре гребня, а на последнем коренном зубе — пять; такая же, как у свиньи, многочисленность бугорков на щечных зубах указывает на то, что мы имеем дело с линией, которая не была родоначальной для настоящей линии слонов, но была параллельна ей.

Представители группы буномастодонтов были первыми хоботными, заселившими Новый Свет; они появились в Северной Америке уже в верхнем миоцене и дожили до самого нижнего плейстоцена. Мастодонты, найденные в плейстоцене Южной Америки, принадлежали, повидимому, к тому же типу. Своеобразное развитие представляет найденный в верхнем миоцене и плиоцене Северной Америки *Rhynchotherium*, у которого длинный нижний бивень был отвернут книзу, несколько напоминая *Dinatherium*. Другая интересная специализация наблюдается у *Amebelodon*

(рис. 325 G) из плиоцена Америки и у *Platybelodon* (рис. 325 F) из миоцена Кавказа и плиоцена Азии; у этих форм нижняя челюсть и ее симфизис были длиннее, чем даже у примитивных буномастодонтов; бивни у них были расширены в огромную «лопату».

В то время как *Phiomia* имела трехлопастные зубы, строение которых развивалось в сторону усложнения, у ее современника *Palaeomastodon* сохранились довольно простые, как у тапира, двулопастные коренные зубы.

Этот род дал начало линии мастодонтов, у которых зубы удерживали простое строение, имея всегда низкие коронки с простыми гребнями и без цемента. Такие формы встречаются в миоцене (*Mastodon tapiroides*) и плиоцене (*Mastodon borsoni*) Евразии, хотя и реже, чем буномастодонты; конечной формой был собственно мастодонт — *Mastodon* (рис. 326 A, 329 и 330), который продолжал существовать в плейстоцене и, вероятно, жил еще несколько тысяч лет тому назад,

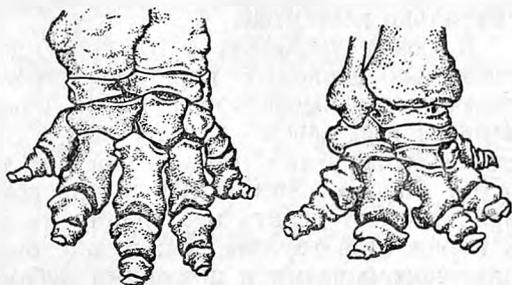


Рис. 329. Передняя и задняя ноги американского *Mastodon*. (По Уорену.)

на что указывают скелеты, часто встречаемые в послеледниковых болотах. У этих форм череп изменялся, очевидно, аналогично черепу бунолофодонтов; так, американский мастодонт имел не более чем рудимент нижнего резца на короткой челюсти; череп был высокий и короткий; на нем были огромные верхние бивни, изогнутые по направлению вверх и наружу, на каждой половине челюсти никогда не было одновременно более двух зубов.

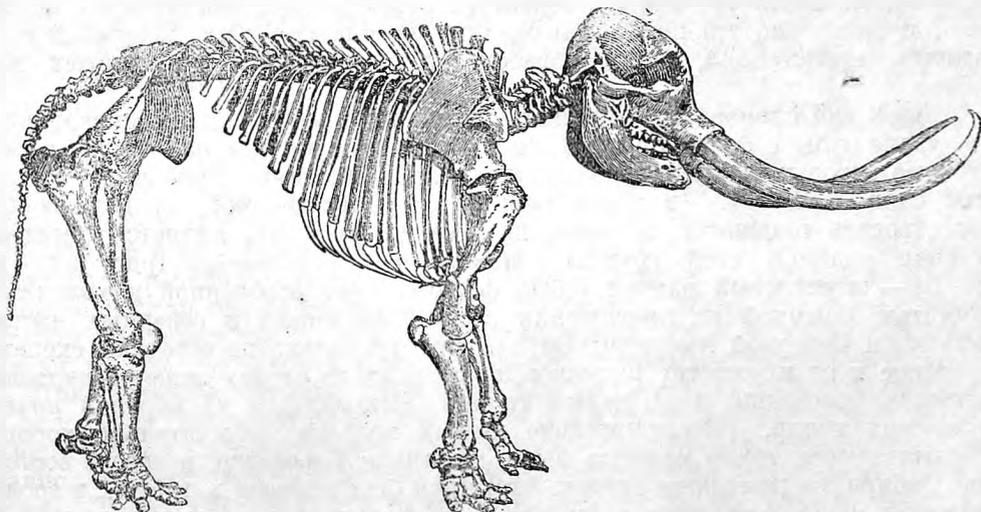


Рис. 330. Американский плейстоценовый *Mastodon*. Длина — около 3 м. (По Хью.)

Слоны. Семейство *Elephantidae*, в которое входят и ныне живущие формы, легко отличимы от большинства мастодонтов своей более высокой, короткой головой, огромными загнутыми кверху верхними бивнями, короткой, лишенной бивней, нижней челюстью, а в особенности своими щечными зубами с их высокими, покрытыми цементом, рядами многочисленных пластинок и своеобразным способом замещения этих зубов. Слоны не являются потомками какого-либо из хорошо известных типов мастодонтов и, как видно, имеют длинную самостоятельную историю. Родиной этой группы была, повидимому, Азия, и самые древние типы слонов были найдены в Индии в верхнем миоцене и плиоцене (в сиваликских слоях). У *Stegodon*, из плиоцена и нижнего плейстоцена Азии, череп был несколько длин-

нее, чем у настоящих слонов, а зубы (рис. 326 C), хотя все еще с низкой коронкой, имели иногда до четырнадцати простых гребней с некоторыми признаками цемента. Все еще имелись рудименты постоянных предкоренных зубов, которых у позднейших слонов уже нет, но способ последовательного замещения зубов изменился: на одной половине челюсти одновременно присутствовало не более двух зубов. Далее, в области нижнечелюстного симфизиса образовался подбородок, где были только очень маленькие рудименты нижних бивней; верхние же бивни были длинные и несколько спирально изогнутые.

К концу плиоцена в Южной Азии и в Европе появились первые из типичных слонов с короткой головой, с лишенными бивней нижними челюстями и высококоронковыми, покрытыми цементом, зубами; в плейстоцене на всех северных материках в изобилии встречались различные типы слонов, обычно называемые «мамонтами». Все эти формы часто включаются в род *Elephas*, понимаемый в широком смысле; но новейшие исследователи предпочитают делить эту группу на несколько отдельных родов. Близким к корню этой группы, как видно, был род *Archidiskodon*, со сравнительно низкокоронковыми и широкими зубами, с первоначально небольшим количеством гребней (у более древних типов максимально от десяти до четырнадцати). *Archidiskodon planifrons* из верхнего плиоцена Азии является одним из древнейших и наиболее примитивных слонов. *Archidiskodon meridionalis* — южный мамонт — был примитивным типом, обычным в Средиземноморьи в плейстоценовое время. *Archidiskodon imperator* — мамонт из плейстоцена южной части Северной Америки — был крупным и в некоторой степени прогрессивным представителем этой группы; к нему близок *Parelephas*, обычно называемый «колумбийским мамонтом» — форма, характерная для умеренной зоны Северной Америки. У этих американских архидискодонтов число гребней на коренных зубах весьма значительно возросло и достигало тридцати в последних коренных зубах колумбийского мамонта, представляя, таким образом, аналогию зубам шерстистых мамонтов.

Другой тип слонов представляют формы, которые имели высококоронковые узкие зубы с более тонкими, листовидными зубными пластинками, количество которых максимально достигает двадцати семи. Нынешний индийский слон — *Elephas*, — в узком смысле, является формой, продолжающей существовать в области, которая, по всей вероятности, является первоначальной родиной этой группы. *Mammonteus primigenius* (рис. 325 D, 326 D) — шерстистый мамонт — был формой, приспособленной к холодным климатам, обычной на протяжении всего плейстоцена в северных частях Евразии и Северной Америки. Он известен не только по остаткам скелета, но также и по множеству рисунков, сделанных на стенах пещеры палеолитическим человеком, и по целым трупам, выкопанным из мерзлой почвы сибирских тундр. [Исключительно ценная находка замечательно хорошо сохранившегося трупа мамонта была сделана в Березовке, в северо-восточной Сибири, за полярным кругом. Этот труп был вывезен в 1901 г.; в зоологическом музее Академии наук СССР хранятся чучело, скелет и мягкие части этого мамонта.]

Третья группа слонов имела узкие, но довольно низкокоронковые коренные зубы с сравнительно небольшим количеством гребней, которые при истирании приобретали ромбоидальную форму. *Palaeoloxodon antiquus* — «древний слон» с прямыми бивнями — был обитателем Южной Европы и Северной Африки в плейстоцене. Некоторые экземпляры достигали в плечах высоты в 4,3 м; карликовые расы этих форм — в некоторых случаях не крупнее свиньи — были найдены в ископаемом состоянии на средиземноморских островах. От этой ветви произошел ныне живущий африканский слон — *Loxodonta africana*.

Сирены. Отряд *Sirenia* — сирены — включает наиболее aberrантных (отклоняющихся от главной линии) полукопытных. Эти формы — ламантины и дюгоны, или морские коровы — ни в какой мере не являются ко-

пытными, это — чисто водные животные, встречающиеся в различных частях света у морских берегов и в устьях рек. Волосной покров у ныне живущих сирен редуцирован, кожа почти голая и грубая. Тело приобрело торпедообразную форму, характерную для многих водных позвоночных без определенно выраженной шеи и с расширенным в стороны хвостом (горизонтальным плавником). У них, так же как и у форм многих других групп, передние конечности превращены в плавники, а рудиментарные задние конечности и таз на поверхности тела совсем не видны. Характерным признаком скелета у представителей семейства ламантинов является компактное строение значительной части костяка — *rachyostosis*¹, — наблюдаемое и у некоторых других водных позвоночных (например у мезозавров).

Головной мозг, а следовательно, и полость черепа — небольшие. Только в одном случае, у одной ныне живущей формы, развита заднеглазничная дуга. *Praemaxillae* образует длинный «клюв», обычно отогнутый книзу, с ноздрями, расположенными наверху и отодвинутыми далеко назад; носовые кости (*nasalia*) — рудиментарные. Нижняя челюсть массивная, с длинным симфизисом впереди.

Особенность позвоночного столба заключается в том, что число коротких шейных позвонков варьирует от шести до восьми; подобное колебание числа шейных позвонков среди всех прочих групп млекопитающих наблюдается еще только у грызунов. Короткие передние конечности превратились в плавники, но изменения не так велики, как у китов, так как у представителей описываемого здесь отряда все еще сохраняется значительная свобода движения в локтевом сочленении, в запястьи и в пальцах. Однако, карпальные элементы в значительной степени срастаются между собой. Первый палец кисти — редуцированный; остальные пальцы могут иметь только по две фаланги, но иногда количество этих последних возрастает до четырех. У ныне живущих форм таз (рис. 331 В) представляет собою единую пластинку или палочку без подразделений на отдельные элементы и без костного соединения с крестцовым ребром. От задних конечностей в некоторых случаях не остается ничего, в других же — сохраняется крошечный рудимент бедренной кости.

Подобно своим родичам — наземным полукопытным — и в противоположность другим водным млекопитающим, морские коровы — исключительно травоядные животные. Озубление у ныне живущих форм весьма специализированное и редуцированное в своей передней части. Дюгоны имеют только одну пару верхних резцов, развитых в виде бивней, а ламантины во взрослом состоянии совсем не имеют передних зубов; у обоих типов роговые пластинки заменяют орган, захватывающий пищу. Задние зубы ламантинов имеют по два поперечных гребня, аналогично примитивным хоботным.

Примитивные сирены. Остатки морских коров нередко встречаются в эоценовых отложениях Египта. Хотя этот факт и говорит в пользу их африканского происхождения, но их расселение началось, несомненно, очень давно, так как даже на острове Ямайка была найдена одна эоценовая сирена. Типичным представителем древних сирен является *Eotheroides* (рис. 332) из Северной Америки. На принадлежность этого животного к отряду сирен указывают: удлинённая морда (в данном случае почти прямая и без изгиба книзу, как у дюгоней), несколько увеличенные резцы, наличие двух гребней на коренных зубах и начавшееся развитие «пахиостозиса»¹.

Но *Eotheroides* был во многих отношениях гораздо примитивнее ныне живущих морских коров и стоял гораздо ближе к наземным предкам сирен. У него сохранялся весь характерный для примитивных плацентарных ком-

¹ „Пахиостозис“, принимаемый как признак, характеризующий те или иные формы (например сирен), отнюдь нельзя отождествлять с пахиостозисом в собственном смысле, — с болезненным перерождением костной ткани, наблюдаемым иногда у человека и у животных. См. примечание к стр. 128. Л. Д.

плект из сорока четырех зубов. Ноздри лежали все еще на близком расстоянии от переднего конца морды; носовые и слезные кости, рудиментарные у более новых сирен, у него еще не были редуцированы. Таз был развит довольно хорошо (рис. 331 А), а задние конечности, повидимому, сохранились полностью и еще функционировали, хотя они были маленькие.

Дюгони. Дюгонь (*Halicore* или *Dugong*) — «морская дева» Красного моря и Индийского океана — является единственной нынешней формой группы, представители которой были весьма обычными животными в течение всего

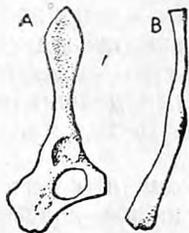


Рис. 331. Тазовый пояс: А — *Eotheroides*, древнего представителя отряда *Sirenia*; В — современного *Dugong*. (По Абелью.)

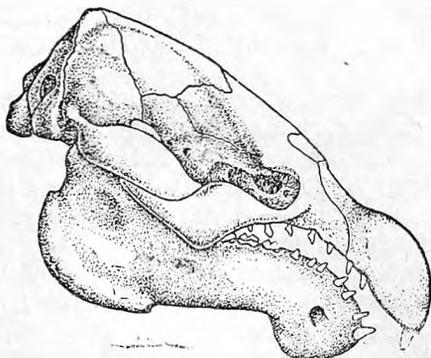


Рис. 332. Реставрация черепа *Eotheroides*, примитивного эоценового представителя отряда *Sirenia*; оригинал имеет в длину около 31 см. (По данным Абелья и Эндрыуса.)

третичного периода. У них был массивный «клюв», отогнутый книзу над мощной нижней челюстью. От передних зубов, большинство которых заменено толстой роговой растирающей подушкой, остались только рудименты, если не считать бивнеобразных верхних резцов. Предкоренные зубы слабо развиты, а постоянные предкоренные совсем не развиваются; коренные же зубы — крупные, со складчатой поверхностью и с большим количеством бунodontных бугров — поверхностно сходны с зубами свиней и бунodontов:

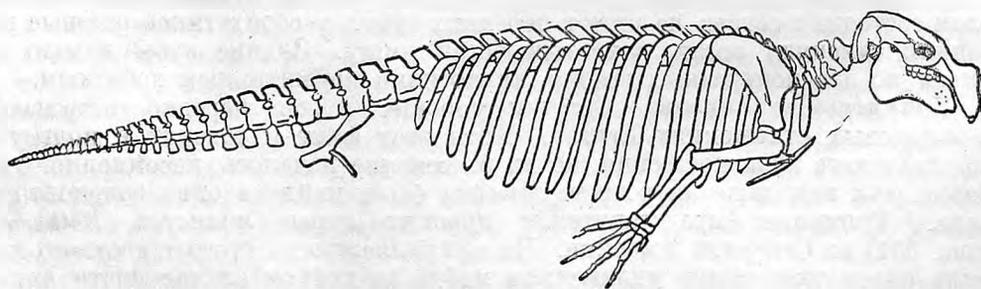


Рис. 333. *Halitherium*, олигоценый представитель отряда *Sirenia*. Длина — около 2,75 м. (По Штримеру, упрощено.)

Дюгоневые признаки намечаются уже у некоторых эоценовых сирен, например у *Eosiren*. «Клюв» у них уже немного отогнут книзу; сохранялся почти полный комплект зубов, но первые резцы несколько увеличились; количество бугорков на коренных зубах уже возрастало, а промежуточные зубы уже значительно уменьшились. В более молодых третичных отложениях, особенно в Европе, было найдено много форм, ведущих к нынешнему типу. Некоторые из них хорошо известны: например *Halitherium* (рис. 333) из олигоцена и нижнего миоцена, *Metaxytherium* и *Miosiren* (рис. 322 С) из

верхнего миоцена и плиоценовый *Felsinotherium*. У них некоторое время существовал нижнерезцовый бивень, который в конце концов исчез вместе с менее крупными передними зубами. «Клюв» был отогнут книзу, как у дюгоня, таз был редуцирован, а задние конечности все уменьшались и исчезли. В течение большей части третичного периода развились различные боковые линии этого семейства; из этих последних наиболее удивительной, по всей вероятности, была линия, закончившаяся стеллеровой морской коровой — *Rhytina*, найденной русскими в Беринговом море и уничтоженной ими около ста лет назад. У нее исчезли оба бивня и весь ряд щечных зубов, взамен этих зубов развились растирающие пластинки.

Ламантины. Другую современную группу представляют ламантины с родом *Manatus*, населяющие атлантическое побережье Африки и Америки. Клюв у этих животных хотя и длинный, но не изогнутый. Исчезли все передние зубы. Своеобразны щечные зубы. Каждый из них в отдельности имеет простое строение с двумя поперечными лофами, но количество зубов на каждой половине челюсти возросло до двадцати и даже более; из них функционируют одновременно примерно пять или шесть. Способ смены зубов — весьма своеобразный: зубы образуются в задней части челюсти и продвигаются вперед, функционируют до изнашивания и исчезают на переднем конце зубного ряда. Такой тип смены зубов напоминает смену зубов у более новых мастодонтов и у слонов. История ламантинов почти не известна.

Desmostylus. У нас мало сведений из истории морских млекопитающих Тихого океана. В миоценовое время наряду с настоящим дюгоном существовало вдоль обоих берегов северной части Тихого океана весьма своеобразное морское животное — *Desmostylus*, который может быть отнесен к сиренам лишь условно; истинное таксономическое положение этого животного сомнительно. Череп во многих отношениях, несомненно, отличается от черепа морской коровы; так, носовые отверстия находились (с хорошо развитыми носовыми костями) на конце морды, в нижней челюсти был резцовый бивень, а в верхней — клыковый. Своеобразное строение имели щечные зубы (рис. 334). Крупные задние зубы состояли из большого количества неправильно расположенных бугорков, развитых в виде плотно приставленных друг к другу цилиндров. Скуловая дуга была также совсем не похожа на скуловую дугу настоящих сирен; скуловая кость была очень маленькой, а верхнечелюстная тянулась далеко назад по направлению к челюстному сочленению. Высказывалось предположение, что это животное было своеобразным морским однопроходным, причем это предположение основывалось главным образом на том, что зубы были у этого животного несколько похожи на эмбриональные зубы австралийского утконоса, скуловая кость которого тоже мала. Однако многобугорчатые зубы несколько сходного типа были найдены у других ископаемых морских коров и у некоторых представителей других групп млекопитающих, а скуловая кость редуцирована у некоторых других млекопитающих (но не у сирен). Возможно, что эта форма была древней ветвью примитивного ствола сирен.

Мы видим, что древние сирены происходят, несомненно, от наземных форм, а тот факт, что очень много остатков их было найдено в Египте, говорит в пользу того, что эти животные впервые появились в Африке. Примитивное полное озубление, с крупными резцами и с несущими поперечные лофы коренными зубами, напоминает озубление древних слонов; в то же время многие детали в строении черепа вполне заслуживают сравнения с соответствующими признаками слонов и даманов. Дальнейшее эволюционное развитие группы рассматриваемого отряда также сходно в некоторых отношениях с эволюционными изменениями, наблюдаемыми у хоботных

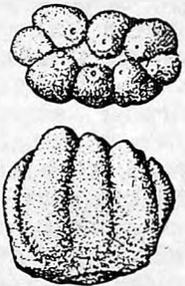


Рис. 334. Вид с жевательной поверхности и с боковой стороны коренного зуба своеобразной сирены *Desmostylus* ($\times 1/2$). (По Матсумото.)

(развитие единственной пары резцовых бивней, образование полибунодонтного типа щечных зубов, а также смена зубов у ламантина, по существу сходная со сменой зубов новейших слонов).

В конечном результате изучение различных групп, рассмотренных в этой главе, подтверждает кажущееся странным предположение о родственных отношениях между разнообразными формами полукопытных. Но хотя древние египетские ископаемые *Subungulata*, повидимому, близки к общему типу, от которого произошли полукопытные, уже в то время даманы, хоботные и сирены представляют собою самостоятельные группы. Общій предок всех отрядов полукопытных может быть найден лишь тогда, когда в Африке будут открыты очень древние нижнетретичные отложения с остатками соответствующих форм.

НЕПОЛНОЗУБЫЕ

Под названием неполнозубых прежде объединяли разнообразные формы, существующие в тропических областях Старого и Нового Света: древесных ленивцев, броненосцев и муравьедов Южной Америки, трубказубов Африки и панголинов Африки и Южной Азии. Это было искусственное объединение различных групп, основанное в значительной степени на характере озубления. Некоторые из них, как, например, панголины и американские муравьеды, — беззубые, у других озубление почти ограничивается щечной областью, и зубы лишены эмалевого покрова, имеющегося у млекопитающих.

Но многие из «неполнозубых» питаются муравьями и термитами, а у таких форм редукция или исчезновение зубов является, несомненно, приспособлением к данному способу питания и не может служить доказательством их родственных взаимоотношений: мы видели, что аналогичный образ жизни сумчатого «земляного волка», питающегося муравьями, и однопроходной ехидны обуславливает аналогичную же редукцию зубов. Исследования последнего времени показали, что трубказуб не имеет никакого отношения к остальным «неполнозубым». Особое положение занимают также и панголины: у них очень мало общего с другими формами, если не считать приспособлений к питанию муравьями.

Настоящие неполнозубые. Иную картину представляют остальные нынешние «неполнозубые». Сюда относятся южноамериканские муравьеды, броненосцы и древесные ленивцы, а также и вымершие панцирные глинттодонты и гигантские наземные ленивцы; все эти тропические типы Нового Света по своему внешнему виду чрезвычайно сильно отличаются друг от друга, но в своем внутреннем строении они имеют много признаков, указывающих на то, что эти формы, столь отличающиеся друг от друга по своему облику, в действительности составляют одну естественную группу и что их можно объединить в отряд *Edentata* (неполнозубых).

Замечательным признаком, общим для всех нынешних и для большинства ископаемых представителей группы, но отсутствующим у всех остальных млекопитающих, является присутствие дополнительных сочленений между следующими одна за другой дугами задних грудных позвонков. В дополнение к обычным сочленовным отросткам (*zygapophyses*, рис. 335 C). Кроме сирен, еще только в этой группе встречаются отклонения от нормального для млекопитающих числа шейных позвонков: их может быть от шести до девяти. Возможно и срастание шейных позвонков.

Скелет конечностей южноамериканских неполнозубых имеет много своеобразных признаков. В плечевом поясе акромион и коракоидный отросток обычно гораздо более развиты, чем у других плацентарных. Седалищная кость соединяется с проксимальными хвостовыми позвонками, и образуется характерный удлиненный крестец (рис. 335 B). Обычно кости конечностей короткие, массивные, с мощными мускульными отростками. Лучевая и локтевая кости остаются самостоятельными, но большая и малая берцовые кости срастаются у броненосцев и у «наземных ленивцев». Часто когти чрезвычайно сильно развиты, и представители некоторых групп ходят на наружной, тыльной стороне кисти.

Характерна черепная область. Головной мозг — маленький и примитивного типа строения; мозговая коробка представляет собою длинную цилиндрическую трубку. Praemaxilla обычно редуцирована, хотя иногда имеется еще дополнительная предносовая кость, укрепляющая лицевую часть черепа. Небо удлинненное и иногда даже образует мост между птеригоидами. У всех настоящих неполнозубых, за исключением броненосцев и некоторых глиптонтонов, скуловая дуга неполная, а скуловая кость на своем конце часто образует крыловидное расширение, не достигая, однако, чешуйчатой кости.

Только муравьеды совершенно утратили зубы. Но обычно зубы отсутствуют в передней части рта, а у щечных зубов корни не образуются и зубы не покрыты эмалью.

У многих представителей отряда наблюдается развитие в коже защитного панциря. У броненосцев и у вымерших глиптонтонов мы видим костную броню, покрытую роговыми чешуями. У древесных ленивцев и муравьедов в коже нет никаких костей, но у некоторых вымерших наземных ленивцев кожа была укреплена многочисленными маленькими костными узелками, помещавшимися в толстом наружном слое.

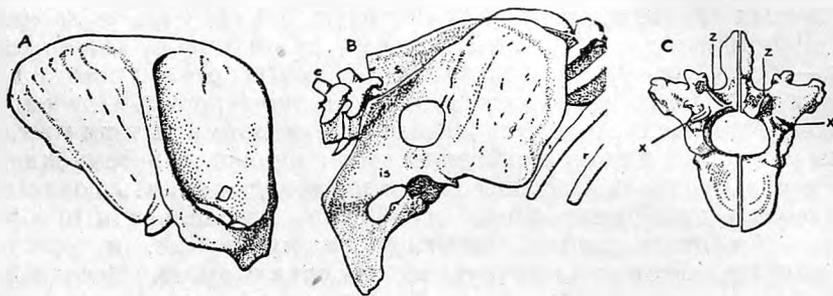


Рис. 335. *Mylodon*. А — лопатка. Виден мост, идущий от акромиона к коракоиду. В — область таза. Видно разрастание седалищной кости (is) кверху на соединение с крестцом (s). r — ребра; с — хвостовые позвонки. С — задний грудной позвонок, на котором видны, кроме нормальных зигапофиз (z), «ксенартральные» (x) сочленения; слева — вид с передней стороны; справа — вид с задней стороны. (По Стоку.)

Центром эволюционного развития этих форм является, несомненно, Южная Америка, представляющая в настоящее время область обитания почти всех представителей группы. Наземные ленивцы, глиптонтоны и броненосцы известны в ископаемом состоянии в верхнем кайнозое Соединенных Штатов, но, по общепринятому мнению, эти формы иммигрировали туда с юга. Весьма вероятно, что родоначальные неполнозубые проникли в Южную Америку, так же как и своеобразные южноамериканские копытные, в самом начале века млекопитающих и что там они в условиях обособленности от всего остального мира самостоятельно развивались в течение большей части третичного периода.

Palaeanodonta. Если предположить, что неполнозубые, подобно *Notoungulata*, достигли Южной Америки через Северную Америку, то можно думать, что нижнетретичные отложения этой последней должны содержать какие-нибудь остатки животных этой группы. И, действительно, от верхнего палеоцена до среднего эоцена мы встречаем два североамериканских рода — *Palaeanodon* и *Metacheiromys* (рис. 336), которые представляют, повидимому, примитивный ствол неполнозубых.

Эти формы были во многих отношениях гораздо более примитивными, чем какая-либо форма из более новых южноамериканских неполнозубых. У них не было никаких признаков присутствия кожного панциря, а череп и позвоночный столб были примитивными по своему строению. Но конечности во многих отношениях представляли, повидимому, переход от конечностей примитивных плацентарных к типичным конечностям неполнозубых и по своему строению они приближались к массивным, неуклюжим

конечностям *Edentata*. На передних ногах у них имелись длинные, сжатые с боков, когти, а на задних ногах когти были несколько короче и шире и наблюдается даже начавшееся уже выворачивание кисти.

Зубы имели много признаков, существование которых можно предполагать у родоначальных неполнозубых: так, резцы, за исключением обычного маленького нижнего, исчезли, щечные зубы представляли не более чем «колышки», а эмалевый покров почти совсем утрачен. Были, однако, и некоторые признаки специализации. Клыки были мощными режущими органами. В то время как у более древнего *Palaeonodon* все еще имелись четыре щечных зуба, у *Metacheiromys* они совершенно исчезли и, быть может, функционально заменялись роговыми подушками.

Снабженные когтями конечности и своеобразный зубной аппарат наводят на мысль, что эти животные питались мелкими наземными беспозвоночными, разрывали землю в поисках личинок, насекомых и червей так же, как это делают нынешние броненосцы.

Эти североамериканские рода по большинству своих характерных признаков, повидимому, представляют тот родоначальный тип неполнозубых, от которого произошли южноамериканские формы. Однако, жили они, не-

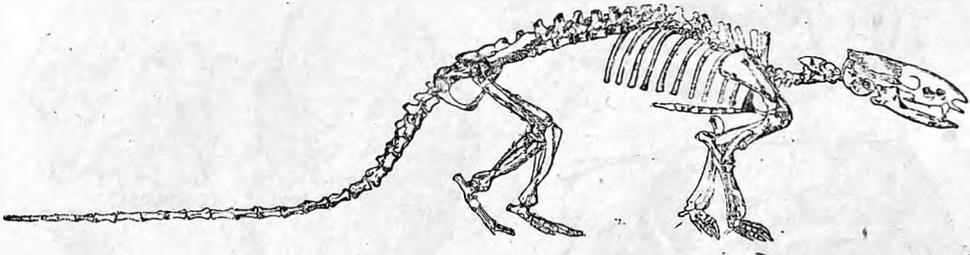


Рис. 336. *Metacheiromys*, небольшое эоценовое неполнозубое. Длина — около 46 см. (По Симпсону.)

сомненно, слишком поздно, для того, чтобы быть настоящими предками южноамериканских неполнозубых, так как ко времени появления этих североамериканских форм Южная Америка, повидимому, была уже обособлена. Они погибли вследствие конкуренции с многочисленными другими отрядами, тогда уже появившимися в Северной Америке. Из их дальнейшей истории неизвестно ничего, за исключением единственного черепа, найденного в олигоцене и принадлежащего, возможно, какому-то представителю этой группы; повидимому, они вскоре исчезли.

Xenarthra. Продолжения истории эволюционного развития неполнозубых можно искать в Южной Америке. Там неполнозубые представлены уже в самых древних из всех известных нам эоценовых отложений. Хотя остатки древнейших форм представляют обломки, все же вероятно, что эти формы имели многие признаки, отсутствующие у *Palaeonodonta*, но характерные для позднейших групп, в частности — дополнительные сочленения позвонков, соединение седалищной кости с позвоночным столбом и своеобразный тип черепа. На основании присутствия всех этих общих признаков, все более новые типы могут быть объединены в подотряд *Xenarthra*, который мы противопоставляем более примитивным древним североамериканским формам.

Среди *Xenarthra* развилось пять отдельных типов, которые могут быть распределены между двумя инфраотрядами. Одна группа *Loricata* (панцирные) включает «броненосные» формы — ныне живущих броненосцев и вымерших глиптодонтов; другая группа, которая может быть названной *Pilosa* (шерстистые), включает муравьедов, древесных ленивцев и вымерших наземных ленивцев — покрытые шерстью беспанцирные формы.

Loricata. Из признаков, которые объединяют броненосцев и вымерших глиптодонтов, наиболее бросается в глаза сильное развитие кожного панциря. Многочисленные кожные пластинки, покрытые роговыми щитками,

образуют защитную броню туловища; пластинки могут развиваться также на голове и хвосте. Зубы могут быть многочисленнее, чем у ленивцев; всегда присутствуют не менее семи щечных зубов, часто их бывает больше. Скуловая дуга обычно полная. Позвонки, находящиеся под броней, нередко срстаются, а из шейных позвонков — по крайней мере некоторые срстаются между собою.

У броненосцев, составляющих семейство *Dasypodidae*, панцырь никогда не превращается в один сплошной щит, как у глиптодонт. Вместо этого костные пластинки обычно образуют над плечевым поясом и над тазом сплошные щитки, между которыми имеются подвижные поперечные полосы. Под тазовыми пластинками имеется длинный массивный крестец, а срстшиеся шейные позвонки лежат под плечевым щитком. Щечные зубы

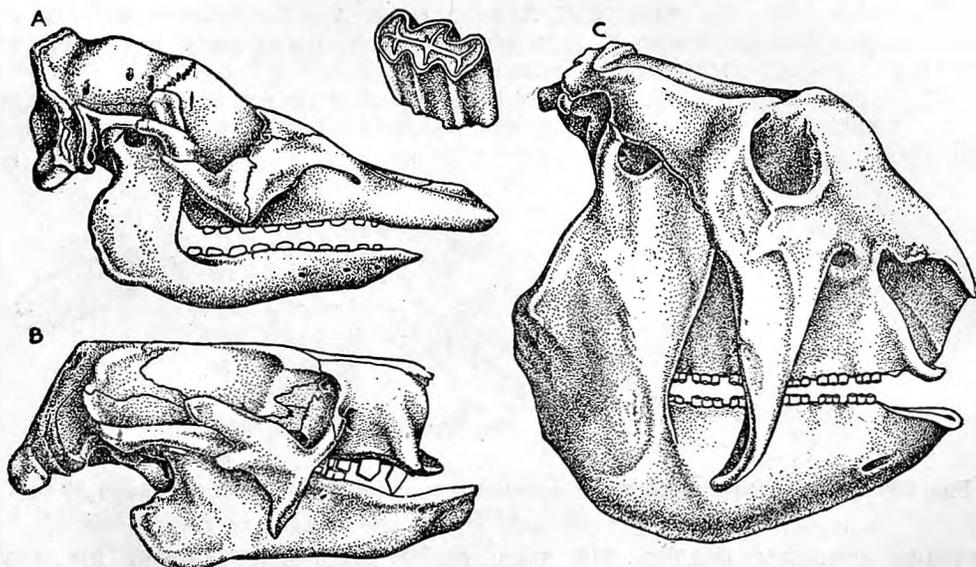


Рис. 337. Черепа неполнозубых. А — *Proeutatus*, миоценовый броненосец. Длина черепа — около 13 см. В — *Mylodon*, „наземный“ ленивец. Длина черепа — около 50 см. С — *Glyptodon*. Длина черепа — около 28 см. Сверху посредине помещен зуб глиптодонта (*Glyptodon*). (А — по Скотту, В — по Стоку, С — по Бурмейстеру.)

этих питающихся насекомыми и падалью животных представляют простые «колышки» (шпеньки), причем на каждой половине челюсти их обычно имеется от восьми до десяти. Таким образом, здесь наблюдается увеличение нормального для плацентарных числа, которое у одной ныне живущей формы достигает двадцати пяти.

Эти панцырные формы, на первый взгляд, могут показаться весьма своеобразными. Но любопытно, что они являются самыми древними из известных нам неполнозубых Южной Америки; они являются единственными типами, представленными в верхнеэоценовых пластах этого материка. Кроме того, особенности строения палеанодонтов, повидимому, связывают их более непосредственно с броненосцами, чем с другими неполнозубыми. Таким образом, вероятно, что броненосцы представляют главный ствол *Xenarthra*. Эоценовые формы изучены мало, — найдены лишь отдельные пластинки. К миоцену броненосцы, например *Proeutatus* (рис. 337 А, 338 А) и *Stegotherium*, были многочисленны и разнообразны. После того как Северная и Южная Америка вновь соединились, броненосцы вновь распространились к северу, достигнув в плейстоцене области, прилегающей к северной части Мексиканского залива; одна форма еще продолжает существовать в южном Техасе. В плейстоцене обоих материков встречаются вымершие гигантские броненосцы, один из которых был величиной с носорога.

Вымершие глиптодонты (*Glyptodon*, рис. 337 С, 339; *Panochthus*, рис. 338 В, и другие) были группой, родственной броненосцам; подобно этим послед-

ним, глиптодонты имели защитный панцырь, но иного типа. Первоначально костные пластинки на спине были, быть может, расположены поперечными рядами, как у примитивных броненосцев. Но у типичных глиптодонтов вся

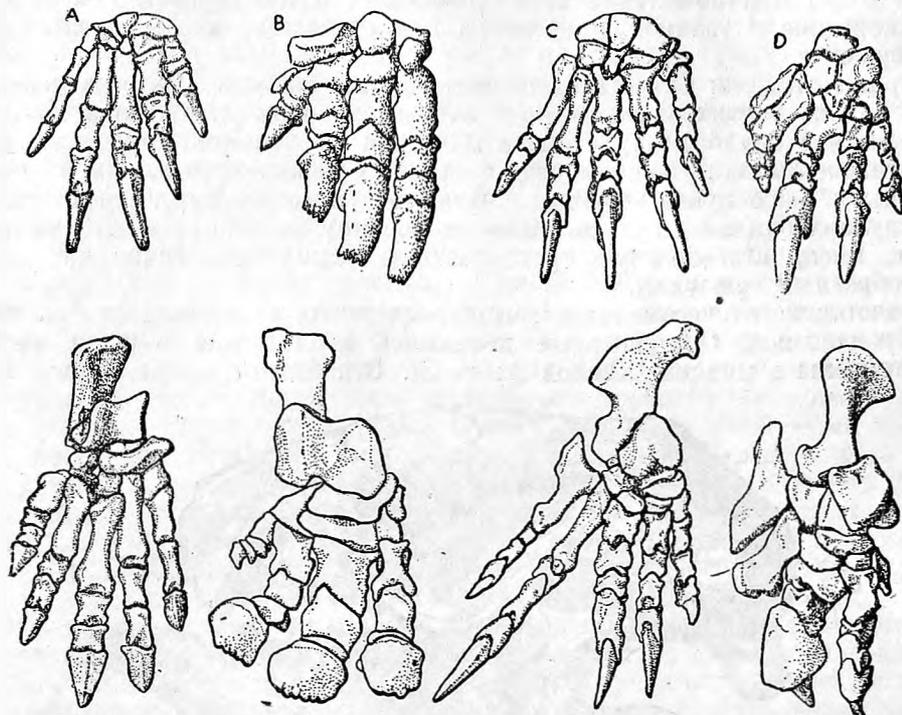


Рис. 338. Конечности неполнозубых: наверху — manus, внизу — pes. А — *Proeutatus*, миоценовый броненосец. В — *Panochthus*, плейстоценовый глиптодонт. С — *Hapalops*, примитивный миоценовый „наземный“ ленивец. D — плейстоценовые „наземные“ ленивцы: кисть *Mylodon*, стопа *Nothrotherium*. (А, С — по Слотту, В — по Бурмейстеру, D — по Стоку.)

масса костных пластинок срасталась в сплошной черепахообразный панцырь, представляющий мозаику из бесчисленных маленьких многоугольных пластинок. Широко развитое явление сращения позвонков находилось

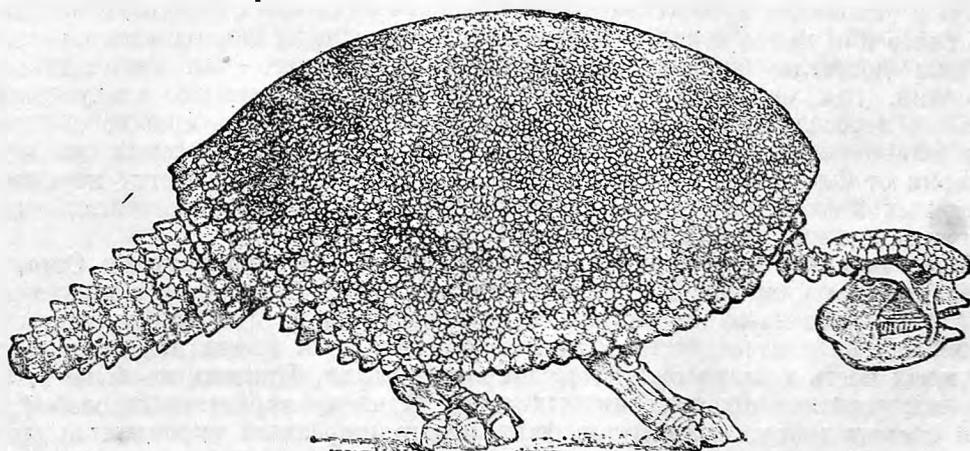


Рис. 339. *Glyptodon* из плейстоцена Южной Америки. Длина — около 2,75 м. (По Лейдеккеру.)

в связи, главным образом, с необходимостью поддержки щита. Срослось большинство шейных позвонков, за исключением первого; в одно сплошное образование срослось, далее, большинство грудных позвонков; последние

грудные, поясничные и крестцовые срослись между собою и соединялись с задней частью панцыря. Хвост был покрыт чехлом из панцырных пластинок, иногда имевших заостренные отростки. Подобно броненосцам, эти формы были обычно пятипальными животными и имели когти, но пальцы были короткие и толстые, а когти на них были широкие и довольно копытообразные.

Морда и нижняя челюсть были чрезвычайно высокие. Из всех неполнозубых только у этих форм имела заднеглазничная дуга (глазница была замкнутая), а скуловая дуга имела длинный нисходящий отросток *jugale*. В противоположность большинству остальных неполнозубых, они не имели ключицы. Число зубов, правда, было не более восьми, но в типичных случаях они имели очень высокую коронку, а некоторые из них, если не все, имели своеобразную трехлопастную форму аналогично некоторым крысообразным грызунам.

Представляется несомненным, что глиптодонты произошли от примитивных броненосцев. Они впервые появились в олигоцене и были хорошо представлены в миоцене Южной Америки. Эти более древние формы были

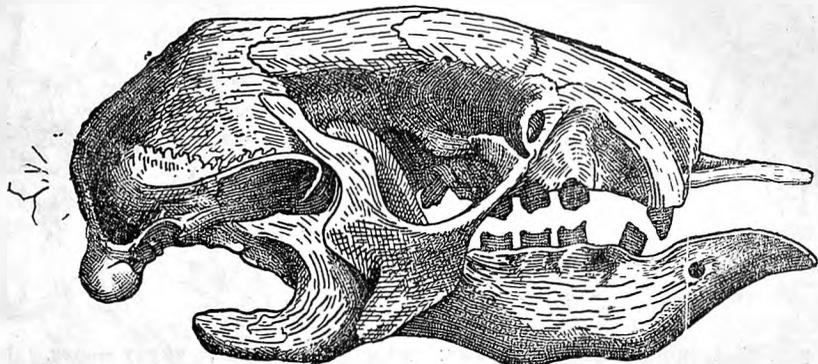


Рис. 339'. *Haralops*, „наземный ленивец“ из миоцена Патагонии. ($\times 1/2$). (По Скотту.)

малы в сравнении с позже появившимися членами рассматриваемой группы, но они были уже крупнее большинства современных им броненосцев. У них было еще много примитивных признаков, которые сближали их с броненосцами, например сравнительно длинный череп, низкие коронки зубов и устойчиво примитивное расположение некоторых передних пластинок более или менее поперечными рядами. К плиоцену формы описываемой группы достигли большой величины и характерного для глиптодонтов строения. Эти огромные панцырные формы еще в раннюю эпоху своей истории переселились на север, и один род достиг Техаса еще до окончания плиоцена. В плейстоцене глиптодонты были многочисленны на территории от Флориды до Аргентины. Однако, подобно большинству крупных наземных млекопитающих Западного полушария, вся группа глиптодонтов совершенно вымерла к концу плейстоцена.

Ныне живущие „волосатые“ (покрытые шерстью) неполнозубые. Остальные южноамериканские неполнозубые могут быть объединены в надсемейство *Pilosa*; это название указывает на имеющийся у этих животных волосяной покров и на отсутствие брони. Скуловая дуга всегда неполная, хотя скуловая кость обычно сильно расширяется кзади. Никогда не бывает более четырех-пяти простых печных зубов. К числу характерных особенностей скелета можно отнести тот факт, что расширенный акромион продолжается вперед на соединение с кораконидной областью (рис. 335 А). В состав этой группы входят муравьеды и древесные ленивцы; живущие в тропических лесах Южной Америки, а также вымершие ленивцы-тяжелодоходы.

Муравьеды. *Muttermophaga* и ее родичи имеют некоторые черты специализации, которые представляются лишь естественным следствием насе-

комоядного образа жизни палеанодонтов. На передних ногах развиты большие когти (особенно на среднем пальце), которыми животные разрывают гнезда термитов; боковые пальцы редуцированы. Вследствие отсутствия этих больших роющих органов, стопа уже не может плоско прилегать к поверхности почвы, и тяжесть тела выдерживает подушка на наружной стороне суставов, причем пальцы вывернуты внутрь. Когти задней ноги меньше, и у более примитивных форм нога является стопоходящей.

По своему посткраниальному скелету муравьеды, быть может, близки к предкам остальных групп неполнозубых; но с высокой степенью специализации в сторону питания термитами связаны значительные изменения в области головы. Имеется очень длинное трубковидное рыло с подвижным, высовывающимся хлыстовидным языком; челюсти слабые. Из всех настоящих неполнозубых только эти формы совершенно утратили зубы.

Современные древесные ленивцы Южной Америки входят в состав семейства *Bradypodidae*. Это — весьма любопытные животные. Сюда относятся небольшие древесные ночные формы; их серая шерсть нередко имеет зеленый оттенок из-за растущих на ней лишайников. Они очень малоподвижны и неуклюжи; значительную часть времени они проводят, вися вверх ногами на ветках, за которые они держатся своими длинными изогнутыми когтями; этих последних бывает два или три на каждой ноге. Передние ноги длиннее задних; тело — вытянутое в длину, а хвост рудиментарный. Эти формы, питающиеся листьями, имеют лишь четыре-пять цилиндрических щечных зубов, один из которых, находящийся впереди, быть может, представляет собою клык. Лицевая область черепа очень коротка; имеется лишь крошечная праемахилла. Скуловая кость сзади имеет отвороченный конец.

Мы ничего не знаем из истории муравьедов и древесных ленивцев, если не считать одного черепа, найденного в плейстоцене; впрочем, нельзя было рассчитывать найти остатки этих лесных форм в отложениях, развитых на аргентинских равнинах, где было найдено большинство более древних американских ископаемых. Но даже, несмотря на отсутствие окаменелостей, есть возможность получить некоторое представление о характере той примитивной группы *Pilosa*, от которой произошли эти два типа неполнозубых. Весьма вероятно, что этот предок был более или менее всеядным (что наблюдается теперь и у броненосцев), а озубление его состояло из небольшого числа шпильковидных зубов, череп же был умеренной длины. Этот предок, надо полагать, должен был быть роющей наземной формой с длинными когтями, по пропорциям тела и по положению ног близкой к наземным муравьедам. От этого типа муравьеды отклонились главным образом по тем особенностям строения черепа, которые связаны с их способом питания, а древесные ленивцы — по тем изменениям тела, которые связаны с их специализацией в сторону древесного образа жизни.

К такому гипотетическому примитивному предку очень близко подходят по своему строению некоторые из более примитивных наземных ленивцев.

Наземные ленивцы (тяжелоходы). Крупные и многочисленные формы этой группы из плейстоцена Северной и Южной Америки относятся к числу самых интересных ископаемых млекопитающих. Большинство этих форм входит в семейство *Megatheriidae*, представители которого известны уже из олигоцена Южной Америки. Древнейшие формы изучены слабо. Но сравнительно примитивные и небольшие тяжелоходы миоценового времени известны по хорошо сохранившемуся скелетному материалу. Наиболее изученная форма — *Hapalops* — имела небольшую (для тяжелохода) величину при длине всего лишь около 1,2 м, включая длинный хвост. Тело было умеренно вытянутое и довольно стройное. Присутствовал полный комплект снабженных когтями пальцев (рис. 338 С). Особенно хорошо были развиты когти на передней ноге, которая была вывернута так, что тяжесть тела приходилась на наружные суставы, в то время как массивная задняя нога была стопоходящей, с направленной назад подпоркой, образованной *calcaneum*. Череп был умеренной длины; тонкие праемахиллае наверху и

трубкообразный отросток нижней челюсти. повидимому, поддерживали роговые «щиплющие» пластинки. В щечной области было пять простых зубов наверху и четыре внизу, причем первый был, повидимому, клыком. Скуловая дуга была неполная, но огромная скуловая кость, которая продолжалась кнаружи и назад в несколько выступов, тесно подходила к переднему концу чешуйчатой кости.

Hapalops был, повидимому, недалеко от предковой, корневой группы надсемейства *Pilosa* и во многих отношениях приближался к гипотетическому предку описанных выше древесных ленивцев и муравьедов. Возможно, что настоящие предковые формы будут когда-нибудь обнаружены среди мало известных олигоценовых ленивцев. Однако к миоцену *Hapalops* и его известные нам современники, повидимому, уже стали наземными травоядными животными, настоящими тяжелоходами — предками позднее появившихся гигантских форм.

В течение плиоцена и плейстоцена происходило быстрое увеличение тела у большинства форм тяжелоходов. Это сопровождалось многими изменениями в строении тела. В связи с необходимостью поддержания тяжести тела это последнее становилось гораздо более массивно построенным. Эти крупные животные, повидимому, поднимались, как это делает медведь, на своих задних ногах, чтобы общипывать листья с ветвей деревьев. Задние ноги, которые в таком положении должны были выдерживать всю тяжесть тела, были короткие, но чрезвычайно массивные, причем уплощенная стопа широкой поверхностью прилегала к земле; передние ноги были более гибкими роющими и хватающими органами (рис. 338 D). Череп (рис. 337 B) был обычно значительно укорочен против первоначально удлиненного типа. Мы упомянем лишь несколько из многочисленных тяжелоходов, которые не только в изобилии населяли в верхнем кайнозое Южную Америку, но также были распространены (в плиоцене и плейстоцене) и в Северной Америке.

Megalonux из североамериканского плейстоцена был величиною с быка, череп его имел в длину около 0,3 м. Он был, повидимому, почти прямым потомком *Hapalops* и, будучи построен гораздо тяжелее, был похож на эту форму по многим признакам, например по сохранению переднего бивневидного зуба, который у *Megatherium* и *Mylodon* отсутствует. Однако череп был укорочен, и как в передней, так и в задней конечности два наружных пальца, которые выдерживали большую часть тяжести, лишились ногтей. Родичи этой формы, повидимому, обильно населяли область своего обитания и совершали значительные миграции: из всех тяжелоходов только они достигли в плиоцене Северной Америки, а некоторое число родственных родов было найдено в плейстоценовых отложениях Вест-Индии. Интересным, с точки зрения географического распространения, является вопрос, каким образом эти формы, величина которых колеблется от размеров кошки до размеров медведя, достигли островов Вест-Индии.

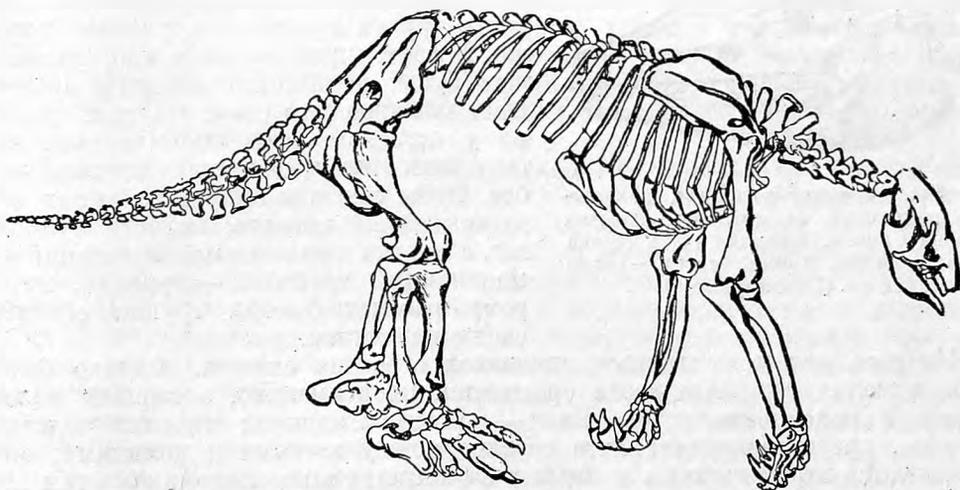
Nothrotherium (рис. 340), живший в плейстоценовое время как в Северной, так и в Южной Америке, был небольшой формой, родственной мегалоникусу. Он дожил до очень недавнего времени в юго-западной части Соединенных Штатов; в пользу этого говорит не только находка скелета с сохранившимися кусками кожи и сухожилий: эта форма, повидимому, была современником древнему человеку.

Megatherium, по которому названо семейство, включающее все описанные выше формы, населял территорию от Южной Америки до юго-восточной части Соединенных Штатов в плейстоценовое время. Этот крупнейший из тяжелоходов достигал величины слона, имея общую длину около 5,5 м. Как череп, так и скелет этого животного имели массивное строение. Сохранились полные скелеты; в больших музеях обычно имеются, по крайней мере, гипсовые слепки. На задней ноге только один палец — третий — имеет коготь.

Второе, позже появившееся семейство тяжелоходов представляют *Mylodontidae*. Представители этой группы встречаются в миоцене Южной Аме-

рики, но там они редки. В плейстоцене же *Mylodon* (рис. 337 В), который был в полтора раза больше мегалоникса, был широко распространен и Северной и в Южной Америке. У представителей этого семейства круглые косточки, сидящие глубоко в коже, служили, повидимому, для защиты против врагов. Челюсти были слабые и короткие. Передние ноги были довольно схожи с передними ногами мегалоникса, но на задней ноге исчез внутренний палец. *Mylodon* жил в юго-западной части Соединенных Штатов, повидимому, до недавнего времени, а в Патагонии один экземпляр родственной формы (*Glossotherium*) был, повидимому, загнан в пещеру и убит там человеком.

Тяжелоходы были чрезвычайно многочисленны в плейстоцене. Однако к концу этого времени они совершенно исчезли. Причины этого пока не установлены. В отличие от южноамериканских копытных, которые исчезли, очевидно, при столкновении с прогрессивными соперниками, тяжелоходы не только удержали свою территорию, но и совершили успешное вторжение



А

Рис. 340. Скелет *Nothrotherium*, небольшого плейстоценового „паземного“ ленивца. Длина — около 2,3 м. (Из Стока.)

в Северную Америку. Факторы, вызвавшие их вымирание, в настоящее время столь же неизвестны, как и причины уничтожения большинства других крупных млекопитающих Западного полушария.

Панголины, или ящеры. Так называемые «неполнозубые» Старого Света — ящеры и трубкозубы — не могут быть отнесены к отряду *Edentata*; все же мы их рассмотрим здесь.

Панголины или ящеры тропических областей Азии и Африки, составляющие род *Manis*, являются единственными представителями отряда *Pholidota*. Наиболее заметную особенность этих животных представляют налегающие друг на друга роговые чешуйки, которые сплошь покрывают тело. Этот покров есть, по всей вероятности, вторичное защитное приспособление и не является непосредственно унаследованным от пресмыкающихся предков млекопитающих. С переходом к питанию муравьями было связано развитие многих приспособлений в черепе, аналогичных соответствующим приспособлениям американских термитоедов. Зубы совершенно отсутствуют; рыло длинное, нижняя челюсть тонкая, язык длинный. Височная дуга неполная, а скуловая кость отсутствует. Глаза сильно редуцированы. Хвост обычно длинный, иногда хватательного типа (цепкий). Присутствуют все пальцы; однако передняя конечность является функционально трехпалой, с развитием мощных когтей роющего типа.

Представители современного рода были найдены в плиоцене и плейстоцене Южной Азии. Отдельные кости из миоцена и олигоцена Европы при-

нимались за принадлежащие животным этой группы, но это весьма сомнительно, и мы ничего не знаем о более древней истории ящеров. Нередко высказывалось предположение о их родстве с американскими неполнозубыми, но черты сходства между этими двумя группами явно связаны с роющим образом жизни и с питанием муравьями: нет никаких признаков, которые указывали бы на связь между панголинами и американскими неполнозубыми. Возможно, что панголины вполне самостоятельно развились от какой-то древней примитивной группы плацентарных млекопитающих.

Трубказубы. Совершенно изолированное положение занимает также трубказуб, *Orycteropus* — единственный современный представитель отряда *Tubulidentata*. Это африканское млекопитающее, весьма странного вида, питается термитами. У него длинное рыло, маленький рот и длинный

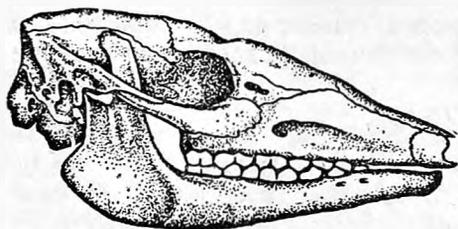


Рис. 341. *Orycteropus gaudryi*, ископаемый трубказуб из нижнего плиоцена острова Самоса. Передняя часть черепа реставрирована. Длина черепа — около 16 см. (По Эндрьюсу.)

язык, — как и у других млекопитающих, которые едят муравьев; однако челюсти редуцированы сравнительно незначительно, а височная дуга, в противоположность другим муравьедам, развита хорошо. У зародышей имеются многочисленные зубы, количество которых превышает обычное для плацентарных число, но у взрослого сохраняется только четыре-пять шпнековидных щечных зубов. Зубы лишены эмали, но имеют наружный слой цемента; полости пульпы нет, а дентин пронизан многочисленными маленькими трубками — признак, которому рассматриваемая группа обязана своим названием.

Имеется ряд примитивных признаков строения скелета. Однако большая и малая берцовые кости срастаются проксимально, а первый палец передней конечности исчез. Ноги — полустопоходящие; имеются толстые «ногти», представляющие нечто среднее между когтями и копытами; они помещаются в рассеченных концевых фалангах, сильно напоминая этим некоторых древних хищных.

Ископаемые трубказубы (рис. 341) жили в плиоценовое время в Евразии вместе с предками многих других нынешних африканских форм. В более древних отложениях Европы найдены лишь немногие сомнительные обломки, происходящие из олигоцена и миоцена. Недавно в нижнем эоцене Северной Америки были найдены обломочные остатки *Tubulidon*, — формы, которая показывает возникновение характерной трубчатой структуры зубов у трубказубов. Эта группа имела, повидимому, длинную историю, хотя она и не занимала видного места в животном мире. Каково бы ни было происхождение этой группы, оно не связывает ее с настоящими неполнозубыми.

КИТООБРАЗНЫЕ

Из всех млекопитающих, которые перешли к водному образу жизни, китообразные, составляющие отряд *Cetacea*, являются группой наиболее крупной и наиболее важной, а также наилучше приспособленной к существованию в воде. Как в отношении структурном, так и в отношении функциональном они решительно отошли от своего прежнего наземного образа жизни, а потому они совершенно беспомощны, когда попадают на сушу. От их прежнего наземного существования в их жизненных функциях сохранилось легочное дыхание.

Современные китообразные вновь приобрели торпедообразную обтекаемую форму примитивных водных позвоночных, что отчасти зависит от укорочения шейных позвонков и зависящего от этого отсутствия шеи. Однако тело у них толстое и округлое в поперечном сечении, а потому (в отличие от обычно более тонких рыб) органом движения вперед является почти исключительно хвостовой плавник. Как и у других водных млекопитающих, хвост у китообразных не вернулся к своему первоначальному строению рыбьего плавника, и (как и у сиреновых) функцию локомоции несут его горизонтальные лопасти, поддерживаемые волокнистой тканью.* Обычно вновь развивается спинной плавник. Не остается никаких наружных признаков задних конечностей, хотя могут присутствовать их рудименты внутри тела. Передние ноги преобразовались в короткие широкие ласты, управляющие движением. Добавочных пальцев нет, но может присутствовать до двенадцати добавочных фаланг. Волосистой покров исчез и может совершенно отсутствовать на коже животного; толстый слой подкожного жира служит защитой от холода.

Приспособление к морской жизни сопровождается многими изменениями внутреннего строения. Первобытные киты были, надо полагать, хищниками, питавшимися рыбой. Большинство современных китообразных состоит из форм, еще имеющих зубы, но зубы эти (как у тюленей) упростились, представляя собою обычно простые конусы. Число зубов во многих случаях значительно превышает сорок четыре — число, исходное для плацентарных млекопитающих; у других форм число зубов сократилось или эти последние совершенно исчезли, а их место занимает «фильтрующий аппарат» китового уса. С самого начала удлинилась передняя часть черепа. Однако, в связи с приспособлением к нырянию (у ныряющих форм) позвонки отодвинулись назад, и у нынешних китов они помещаются, в виде так называемого дыхала, на верхней стороне головы (рис. 342 B — D). В этом процессе *praemaxillae* и *maxillariae* были оттянуты назад поверх более задних элементов, часто асимметрично. В результате получается своеобразное налегание одних костей на другие, и это явление усиливается благодаря тому факту, что затылочные кости обычно надвигаются вперед на теменную область черепа. Таким образом, мы не видим верхней части черепа, — видны только передняя и задняя части.

В связи с этими своеобразными изменениями сильно видоизменилась и мозговая коробка; она у китообразных коротка, но широка и высока. Орбита всегда открыта сзади, хотя она типически покрыта широким надглазничным отростком лобной кости; скуловая кость мала. *Praemaxilla* у со-

временных китов обычно лишена зубов, и, будучи хорошо развита на крыше черепа, она все же не имеет расширения в области рта. Уши сильно изменились в связи с «подводным» образом жизни: наружная трубка и

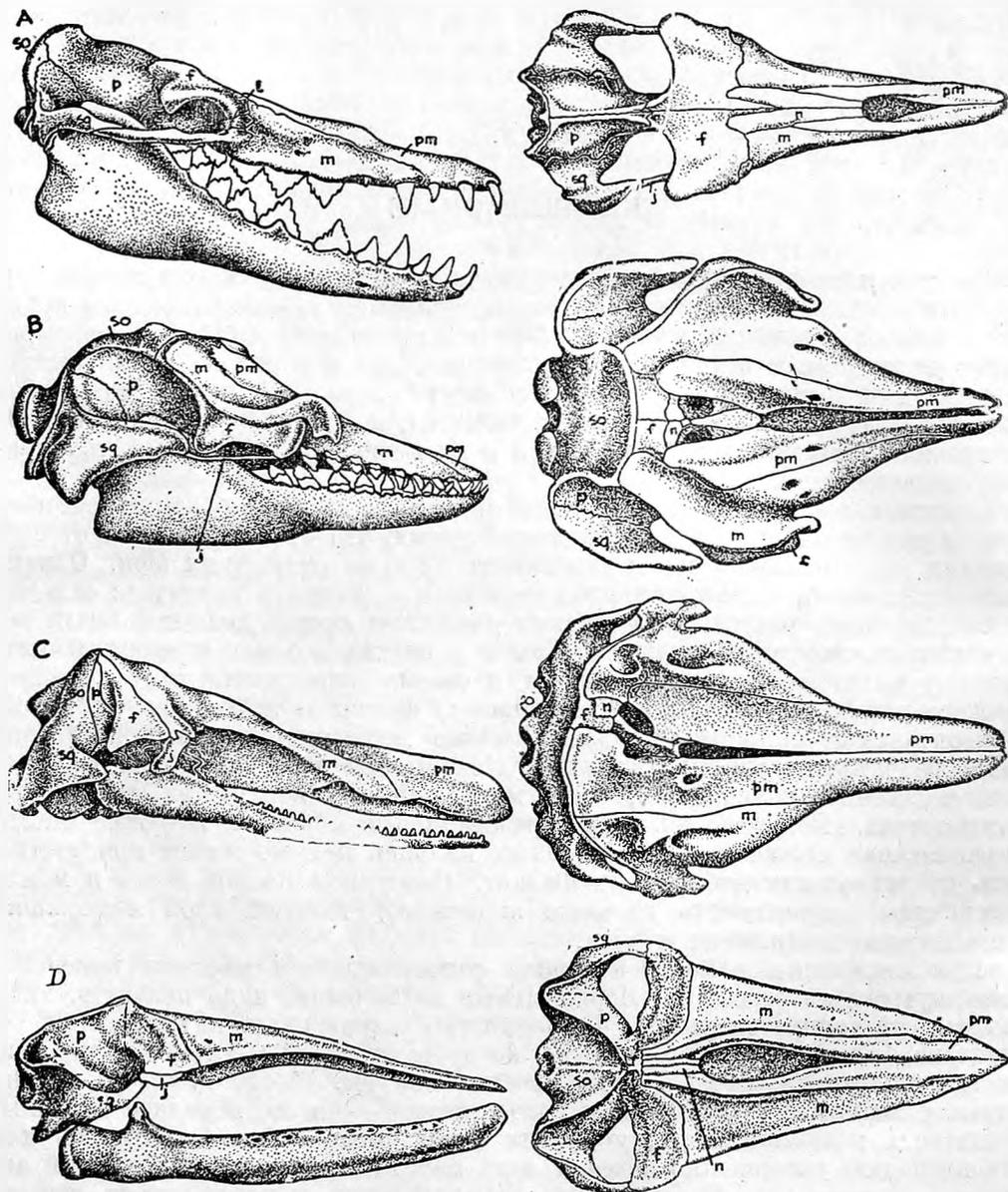


Рис. 342. Черепа китообразных сбоку и сверху. А — *Prozeuglodon atrox*, эоценовый древний кит (*Archaeoceti*). Длина черепа — около 60 см. В — *Prosqualodon*, миоценовый представитель семейства *Squalodontidae*. Длина черепа — около 46 см. С — *Aulophyseter*, миоценовый кит — кашалот. Длина черепа — около 1,22 м. Череп реставрирован. D — *Cetotherium samariense*, миоценовый беззубый кит. Длина черепа — около 56 см. f — frontale; j — jugale; m — maxilla; n — nasale; o — occipitale; p — parietale; pm — praemaxilla; s — squamosum. (А — по Эндрьосу, В — по Абелю, С — по Келлогу, D — по Капеллини.)

барабанная перепонка видоизменяются и редуцируются. Слух у китообразных, повидимому, острый (обоняние, наоборот, — утрачено); слуховые восприятия осуществляются, очевидно, посредством колебаний, вызываемых внутри толстостенного раковинного пузыря, который, срастаясь с *regioticum*, подвижно соединяется с остальной частью черепа.

Китообразные могут быть подразделены на три подотряда: *Archaeoceti* (древние киты), из нижнетретичных отложений, и две современные группы — *Odontoceti*, или зубастые киты, и *Mystacoceti*, или беззубые киты (рис. 345).

Примитивные китообразные. *Archaeoceti* (древние киты) являются древнейшей и самой примитивной из групп китообразных и впервые появляются в среднем эоцене. Все известные среднеэоценовые формы найдены в Северной Африке; это говорит в пользу того, что они (подобно полукопытным) впервые появились на этом материке. Многие черты их строения указывают на то, что по своему происхождению они являются ветвью примитивного ствола креодонтов, перешедшей к питанию рыбой. Но уже у *Protocetus* и *Prozeuglodon* (рис. 342 А) из верхнего эоцена наблюдается ряд важных изменений. Рыло у них было удлинненное (как это было раньше у многих рептилий, питавшихся рыбой), а ноздри уже наполовину совершили свое отступление к теменной области черепа. Впрочем, в других отношениях череп еще сохранял большое сходство с черепом примитивных креодонтов; мозговая коробка была длинная и низкая, и не было еще никаких признаков надвигания одних элементов на другие, которое стало самой выдающейся особенностью черепа у китов последующих геологических времен. Озубление в общем было также примитивное: передние зубы были конусовидные (колышковидные), но щечные зубы были по своему виду еще очень близки к зубам креодонтов, а общее количество зубов не превосходило ха-



Рис. 343. *Zeuglodon*, древнее эоценовое китообразное. Оригинал имеет длину около 17 м. (По Джидлей.)

актерного для примитивных плацентарных числа (сорок четыре). Но в то время как череп был еще совсем примитивным, скелет тела уже, повидимому, сильно изменился в сторону приспособления к водной жизни. Остатки костей встречаются редко; но не позже как к верхнему эоцену задние ноги были редуцированы до состояния рудиментов, которые не выступали на поверхности тела. Нет сомнения в том, что древнейшие киты были уже совершеннее приспособлены к морской жизни, чем теперешние тюлени, хотя процесс специализации далеко еще не достиг того уровня, который свойствен нынешним китам.

Высшую точку эволюции «древних китов» представляют *Zeuglodon* (рис. 343) и его родичи, которые были широко распространены и обычны в верхнеэоценовых морях. Это были гиганты среди примитивных китов. Длинный низкий череп (длина которого достигала 1,5 м) был еще примитивным во многих отношениях, но число зубов уже начало возрастать, а сильно сжатые с боков и зазубренные щечные зубы продолжали отклоняться от типа зубов примитивных хищных. В то время как современные китообразные имеют сравнительно короткое и толстое тело, некоторые из *zeuglodon* были тонкими и вытянутыми в длину формами, длиной до 21 м.

Zeuglodon и другие примитивные формы в общем не пережили конца эоцена. Лишь некоторые сравнительно небольшие, с коротким телом, представители «древних китов» (*Dorudon* и его родичи) продолжали существовать, в уменьшающемся количестве, в олигоцене и в начале миоцена.

Примитивные зубастые киты. *Odontoceti* (зубастые киты) включают в себе огромное большинство нынешних китообразных — от небольших морских свиней и дельфинов до огромного кашалота. Тело у них короткое и толстое, представляя этим контраст вытянутому в длину телу *Zeuglodon*. Зубы обычно имеют простую конусовидную или колышковидную форму и не дифференцируются на резцы, клыки и щечные, а число их значительно превосходит число зубов примитивных плацентарных (доходя у одной формы до трехсот). Однако наиболее выдающейся чертой специализации

является высокая степень упоминавшегося уже надвигания костей крыши черепа. Ноздри отодвинулись далеко назад на верхней стороне черепа, образуя единственное вертикально расположенное дыхало, не покрытое редуцированными носовыми костями. Этот процесс сопровождался удлинением *praemaxilla* и *maxilla*. Верхнечелюстная кость распространилась плащом по верх лобных костей, над орбитами и височной областью и, совершенно оттеснив теменные кости от средней линии крыши черепа, часто приходит в соприкосновение с *supraoccipitale*.

У известных нам «древних китов» не заметно никаких признаков этого процесса надвигания костей. Зубастые киты, надо полагать, не произошли от вытянутых в длину цевглодонтов, которые имели некоторый период расцвета, а ведут свое начало, вполне возможно, от более древних представителей *Archaeoceti*. Развитие новейшего типа китов происходило быстро. В верхнеэоценовых морях появились две предковые формы, современники *Zeuglodon*, из которых лучше известен *Agorophius*. Скелет их не известен, но на черепах можно определенно наблюдать одну из ранних стадий знакомого нам процесса надвигания костей, так как, хотя затылочные кости переместились незначительно и височная область оставалась еще открытой сверху, носовые отверстия уже занимали положение выше орбит, а верхнечелюстная кость уже начала вытягиваться назад и покрывать лобные кости.

Эти примитивные формы были, повидимому, предками *Squalodontidae*, которые, появившись впервые в верхнем олигоцене, сделались характерными китообразными нижнего миоцена, распространенными по всему земному шару. Такие формы, как *Squalodon* и *Prosqualodon* (рис. 342 B), по своему образу жизни и по своему наружному виду, вероятно, были очень похожи на современных дельфинов. Эти формы названы так потому, что в задней части их клювовидного рыла, которое часто бывало очень сильно удлинненным, находились треугольные зубы, напоминающие по форме зубы акул. У сквалодонтов специализация продвинулась значительно дальше, чем у их эоценовых родичей; процесс надвигания костей в черепе у них завершился, теменные кости были оттеснены из верхушечной области черепа, верхнечелюстные кости вошли в контакт с верхней затылочной, а дыхало достигло своего крайнего заднего положения выше и позади глаз. Однако височное отверстие не было еще покрыто, как это наблюдается у многих позднее появившихся зубастых китов.

Сквалодонтам недолго пришлось играть важную роль: только один их представитель доживает до плиоцена; уже к среднему миоцену они были в значительной степени вытеснены другими дельфиновидными формами.

Из ныне живущих китов наиболее близки к сквалодонтам, быть может, длиннорылые речные дельфины Южной Америки (*Inia*) и Китая (*Lipotes*). У этих форм, как и у большинства более новых зубастых китов (в противоположность сквалодонтам), все зубы являются простыми конусовидными образованиями, а предчелюстная кость становится беззубой. Но примитивной чертой этих дельфинов является то, что височная впадина у них, как у сквалодонтов, остается еще непокрытой. Распространение теперешних форм ограничивается низовьями рек, но предки их, несомненно, жили в море; некоторое количество предполагаемых родичей этих форм существовало в плиоцене, а один даже в нижнем миоцене.

Ziphiidae, или „острорылые“ киты. Если сквалодонты были первыми из зубастых китов, получившими большое распространение, то другие дельфиновидные зубастые киты приобрели большое значение в течение миоцена. К таким формам относятся предки новейших «острорылых» китов — *Ziphiidae*. У новейшего представителя этого рода, каким является *Mesoplodon* (рис. 343'), зубы исчезли, за исключением одного или двух «бивней» в нижней челюсти и нефункционирующих рудиментов в верхнечелюстной кости. На верхней стороне черепа с каждой стороны дыхала имеются глубокие впадины. Височная впадина прикрывается сверху верхнечелюстной костью как у представителей данного семейства, так и у других рассматри-

ваемых форм зубастых китов; кроме того, наблюдается некоторая асимметрия черепа — скручивание элементов около дыхала. У новейших представителей этого семейства мы видим начало сращения шейных позвонков, характерного для крупных китов.

Первый представитель семейства встречается уже в низах миоцена; это маленькое дельфинообразное животное *Diochotichus*, у которого появляются многие признаки этого семейства, но который все еще напоминает сквалодонтов тем, что у него сохраняется хорошо развитый комплект зубов, а также удерживаются и другие примитивные признаки строения. В течение миоцена развились также и настоящие, хотя и примитивные «острорылые» киты (например *Choneziphius*) с сильно редуцированной системой зубов, а к концу миоцена уже появился существующий ныне род *Mesoplodon*.

Delphinidae. К этому семейству относится большинство небольших ныне живущих китообразных — теперешние морские дельфины и их родичи. Это — вполне прогрессивные формы в отношении «надвигания» костей черепа, а также по строению височной области. Однако, в противоположность большинству других современных китов, дельфины большую часть сохраняют хорошо развитое озубление как в верхней, так и в нижней челюсти. Дельфины, повидимому, быстро развились из примитивной, «корневой» группы зубастых китов, так как в нижнем миоцене, когда сквалодонты переживали еще пору своего расцвета, было немало форм, в основном прогрессивных по своему строению, а к среднему миоцену семейство дельфинов стало наиболее многочисленной группой зубастых китов. Наиболее обычными в миоцене представителями семейства были такие длиннорылые формы, как *Eurhinodelphis*, у которых *rostrum* (весьма длинный и узкий) составлял до четырех пятых и более всей длины черепа. К концу миоцена и в плиоцене по-



Рис. 343'. Череп *Mesoplodon*, представителя *Ziphiidae* из миоцена Европы. (По Лоллю.)

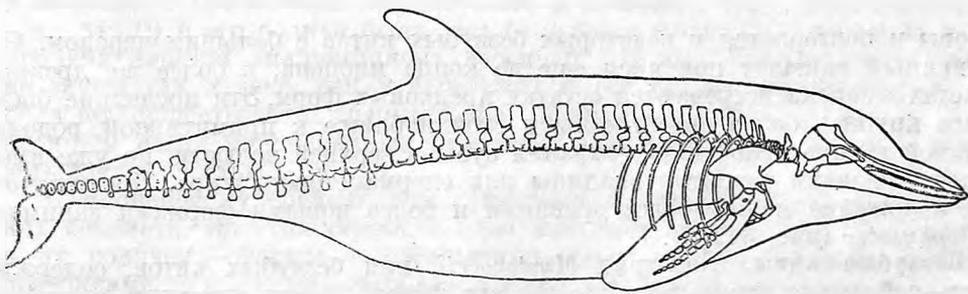


Рис. 344. *Kentriodon*, миоценовый дельфин. Длина — около 1,7 м. (По Келлогу.)

явились дельфины более нового типа строения, например *Kentriodon* (рис. 344). Кроме более или менее типичных дельфинов, семейство это содержит значительное количество более отклоняющихся форм, каковы *Orcinus* (который охотится на тюленей, пингвинов и даже на более крупных китообразных) и нарвал с его длинным «бивнем», в который превратился единственный сохранившийся у него зуб. Тонкорылая *Platanista* (рис. 344'), живущая в р. Ганг, является, повидимому, дальним родичем дельфинов, а не родичем других «речных дельфинов», упомянутых нами раньше. Впрочем возможно, что она имеет длинную особую историю, так как форма, быть может, родственная ей, была найдена в миоцене [*Platanista*, живущая в реках Индии: Ганг, Инд и Брампутра, имеет длинное рыло с острыми тонкими зубами. На черепе имеется своеобразный высокий гребень. Эти формы лишены зрения, что связано с их образом жизни: они разрыпают ил дна в поисках ракообразных и рыб, которыми они питаются; такой способ питания и жизнь в мутной воде делают зрение бесполезным].

Кашалоты. *Physeter*— типичный представитель семейства *Physcteridae*— является самым крупным из зубастых китов, и из всех животных уступает по величине лишь некоторым беззубым китам. Карликовый кашалот— *Kogia*— представляет собой гораздо менее крупную форму. Огромное рыло этих китов занято главным образом большим вместилищем головного жира, из которого добывается спермацет; верхняя челюсть— тонкая и сплюснутая, но по направлению назад череп подымается в большой поперечный гребень, который ограничивает сзади впадину, занятую спермацетовым жиром. У этих форм особенно заметно асимметрическое скручивание костей около дыхала, что выражается в особенности в большем расширении назад правой предчелюстной кости. В верхней челюсти имеются лишь немногие нефункционирующие рудименты зубов, скрытые в деснах, но нижняя челюсть сохраняет полный и хорошо развитый ряд зубов. Специализация части скелета, расположенной позади axis, заключается в том, что все короткие шейные позвонки (за исключением атланта) срастаются в сплошное образование. Эта особенность, повидимому, связана с огромной величиной

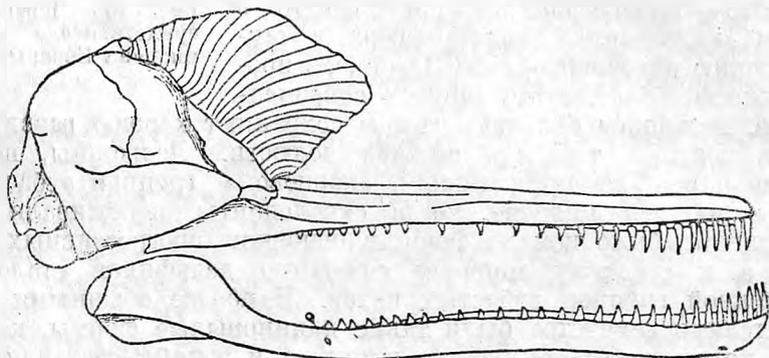


Рис. 344'. Череп *Platanista*, представителя семейства *Delphidae*. (По Ван-Бенедсуну и Жерве.)

голова и повторяется у некоторых беззубых китов с большим черепом. Современный кашалот появился еще до конца миоцена, в более же древних пластах миоцена встречаются остатки предковых форм. Эти последние были менее крупны, более примитивны и стояли ближе к примитивной, родоначальной группе дельфинов, сохраняя зубы в верхней челюсти, но уже имея явные признаки развития впадины для спермацетового жира. Промежуточное положение между более древними и более новыми формами занимает *Aulophyseter* (рис. 342 С).

Беззубые киты. Подотряд *Mystacoceti*, или беззубых китов, содержит лишь небольшое число форм, но все эти формы имеют огромную величину; сюда относятся крупнейшие из всех вымерших и современных позвоночных. Эти крупнейшие из китообразных питаются самыми мелкими организмами— крошечными планктонными беспозвоночными; для такого кита невозможно проглотить какой-либо большой объект, так как ширина глотки у него не превышает 23 см. Китовый ус состоит из гребней зафвердевшей кожи, которые спускаются от кровли рта параллельными поперечными рядами, наподобие листов книги. Эти гребни (пластинки) по своему краю имеют бахрому волокон, которые задерживают пищевые частицы, быстро слизываемые огромным языком. В связи с развитием этого своеобразного аппарата зубы исчезли; рот достиг огромных размеров, нижние челюсти отгибаются наружу и книзу (не образуя сращения), а rostrum иногда выгибается вверх. В этой группе также наблюдается описанное выше надвигание черепных костей, но оно происходит несколько иначе, чем у зубастых китов: в то время как даже у новейших форм дыхало (в данном случае двойное) находится все еще впереди орбит, нормальные кроющие элементы почти совсем не видны на дорзальной стороне вследствие перемещения впереди верхнечелюстной области. Верхнечелюстная кость упи-

рается в лобную, но не перекрывает этого элемента, хотя от нее отходит назад пальцевидный отросток вверх крыши черепа. В противоположность зубастым китам в черепе нет никаких признаков асимметрии.

Нет сомнения, что эти беззубые формы произошли от каких-то примитивных зубастых китообразных. Один фрагментарный верхнеэоценовый образец вместе с одной или двумя олигоценовыми формами, как *Patriocetus*, указывают, повидимому, на «надвигание» черепных костей такого типа, какой наблюдается у новейших беззубых китов. Во всяком случае история группы начинается в олигоцене первым появлением *Cetotheri-*

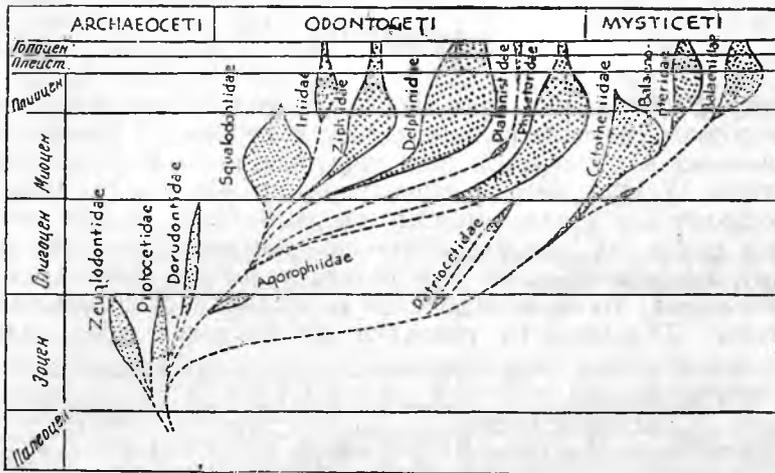


Рис. 345. Филогения китов.

idae — примитивных беззубых китов, которые были обычными формами в миоцене и продолжали существовать в плиоцене (рис. 345). *Cetotherium* (рис. 342 D) и его родичи были уже беззубыми формами с довольно далеко продвинувшимся «надвиганием» черепных костей. Однако этот процесс не зашел так далеко, как у нынешних форм: на дорзальной стороне продолжает существовать значительное пространство (брешь) между направленным назад пальцевидным отростком верхнечелюстной кости и верхнезатылочной костью.

К миоценовому времени уже существовали представители двух нынешних семейств. Из этих семейств одно включает полосатиков (*Balaenoptera*) и их родичей — формы с небольшими черепами, свободными шейными позвонками и с низким широким rostrum. В другое семейство входят настоящие киты (*Balaena*), ныне живущие только в Арктической и Антарктической областях — формы с большими черепами, слившимися шейными позвонками, с согнутым rostrum и с высокой нижней челюстью. Из полосатиков так называемый синий кит достигает, по расчетам, максимального веса в 150 т или более, будучи, таким образом, крупнее любого динозавра.

ГЛАВА XXII

ГРЫЗУНЫ

К отряду *Rodentia*, или грызунов, относятся белки, бобры, крысы и мыши, дикобразы, морские свинки, зайцы и кролики и множество других менее общеизвестных форм. Из всех живущих ныне млекопитающих грызуны достигли наибольшего распространения. По числу родов и видов они превосходят все другие отряды млекопитающих, вместе взятые; они встречаются почти на каждом обитаемом участке суши земного шара и, повидимому, процветают почти при всяких условиях, даже в создаваемых человеком городах. Их приспособления к условиям существования весьма разнообразны. Большинство грызунов представляет собою наземных и

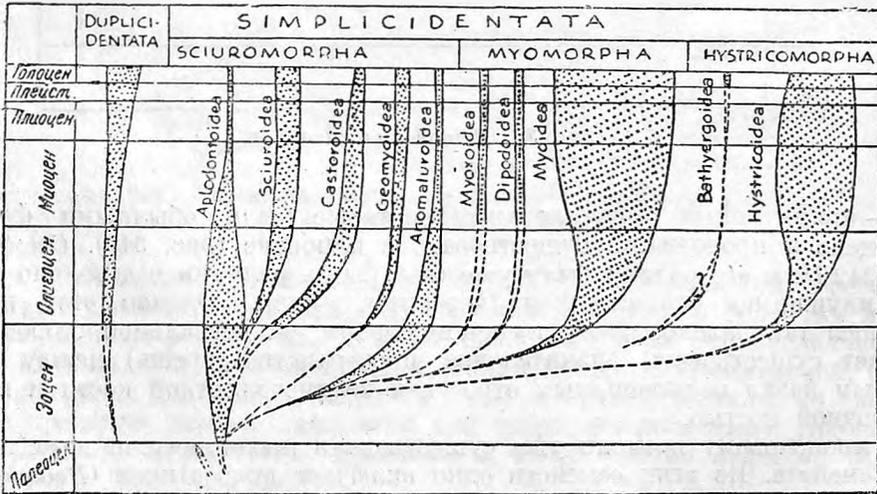


Рис. 346. Филогения грызунов.

часто роющих животных. Чисто водных форм среди них нет, но такие формы, как бобр и ондатра, значительно продвинулись в направлении приспособления к водной жизни. Другие, как например, белки, являются древесными животными, и хотя среди грызунов нет летающих животных, все же «летающие» белки представляют некоторое изменение в строении тела в направлении приспособления к летанию.

Грызуны — животные скромных размеров. Это в большинстве маленькие формы, и среди них крыса и белка могут считаться животными средней величины; южноамериканская водосвинка, величиною с небольшую свинью, является гигантом в этой группе.

Зубная система. Грызуны в основном — травоядные животные, хотя некоторые из них, например, крысы, могут питаться весьма разнообразными видами пищи; для этой группы весьма характерны своеобразная система грызущих и перемалывающих зубов и связанные с нею приспособления. В нижней челюсти имеется лишь одна пара резцов, которой в верхней челюсти противостоят два главных резца. В дополнение к этим последним у зайцев и кроликов есть вторая пара верхних резцов, чем эти формы и

подотряд *Duplicidentata* (четырёхрезцовые), в который они входят, отличаются от остальных грызунов, составляющих подотряд *Simplicidentata* (двурезцовые) (рис. 346). Эти огромные резцы не имеют корней, и их изогнутые основания уходят глубоко внутрь костей верхней и нижней челюсти (рис. 346'); их постоянный рост компенсирует снашивание, которому эти зубы подвергаются при их работе. Остальные резцы, клыки и некоторые предкоренные у всех известных нам грызунов исчезли, и между грызущими зубами, с одной стороны, и перемалывающими, с другой, образуется длинная диастема. У многих из более прогрессивных форм наблюдается сокращение числа предкоренных зубов, и многие из новейших крысообразных форм сохраняют в щечной области только коренные зубы. У большинства известных нам примитивных грызунов, как и у большинства всех травоядных млекопитающих, наблюдается трехбугорчатая основная схема коренных зубов.

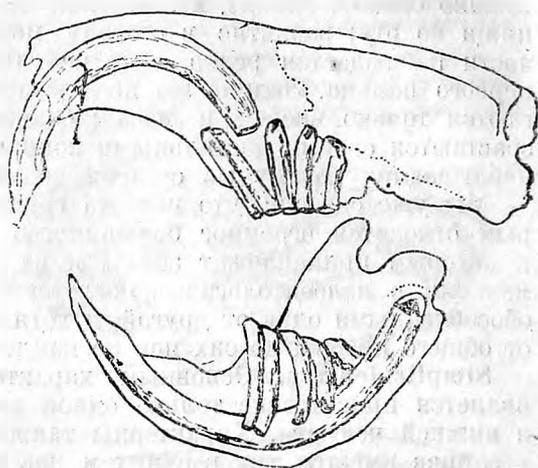


Рис. 346'. Озубление мешотчатой крысы *Geomys*, с резцами, лишёнными корней. (Из Кашкарова и Станчинского.)

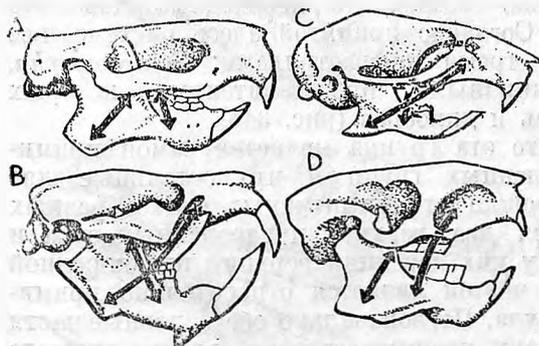


Рис. 347. Схема, показывающая развитие поверхностной и глубинной порций жевательной мышцы (*musculus masseter*) у грызунов различных типов. *A* — примитивный представитель *Sciuromorpha*; жевательная мышца (*musculus masseter*) начинается главным образом от нижнего края скуловой дуги. *B* — прогрессивная форма *Sciuromorpha*; поверхностная порция жевательной мышцы начинается от наружной стороны черепа впереди глазницы. *C* — представитель *Muromorpha*; поверхностная порция жевательной мышцы в общем такая же, как и в предыдущем случае, но глубинная ее порция, пройдя сквозь орбиту, выходит к углублению на лицевой стороне, образуемому подглазничным отверстием (*foramen infraorbitale*). *D* — представитель *Hystricomorpha*; поверхностная жевательная мышца осталась неспециализированной, но отверстие (*foramen*) чрезвычайно увеличилось, приспособляясь к глубинной порции жевательной мышцы.

места прикрепления этого мускула к черепу есть весьма важный признак для классификации отряда (рис. 347). Грызуны обычно имеют длинный и низкий череп, орбиты всегда открыты сзади.

Однако у многих позднейших развились формы такое строение значительно видоизменилось вследствие развития высококоронковых призматических коренных зубов, где первичные бугорки стали неясными и слились. Наряду с нередко наблюдаемым развитием высоких коронок щечных зубов во многих случаях замечается, что эти зубы не имеют замкнутых корней и продолжают расти всю жизнь.

Скелет. Вместе с этими приспособлениями для перемалывания и разгрызания развивается ряд своеобразных приспособлений черепа и челюстей. У большинства грызунов при перетирании пищи нижние челюсти движутся как в передне-заднем направлении, так и в поперечном. Вследствие этого гленоидная ямка черепа (в которую входит сочленованный отросток нижней челюсти) является длинной и неглубокой, обуславливая значительную свободу движения. Основным мускулом,двигающим нижнюю челюсть вперед, является жевательный мускул — *musculus masseter*; положение

Посткраниальный скелет имеет сравнительно мало признаков специализации. Ключица обычно сохраняется; всегда имеются когти. Передние ноги обычно бывают гибкие, и животные часто пользуются ими для поднесения пищи ко рту; развитие в сторону исчезновения пальцев передней конечности наблюдается редко, если не считать наблюдаемой иногда редукции первого пальца. Задние же ноги менее гибки в своих движениях и двигаются только вперед и назад; большая и малая берцовые кости часто срастаются своими дистальными концами; при приспособлении к прыганию наблюдаются различные степени редукции пальцев задней ноги.

Мы уже сказали, что вся эта группа делится на двурезцовых, к которым относится огромное большинство всех грызунов, и четырехрезцовых, к которым принадлежат зайцы и их родичи. Уже при первом своем появлении в палеонтологической летописи группы эти оказываются вполне обособленными одна от другой, и хотя вполне вероятно, что они произошли от общего предка, до сих пор не найдено ни одной связующей формы.

Simplicidentata. Основным характерным признаком этого подотряда является присутствие только одной пары резцов как в верхней, так и в нижней челюсти. Характерны также и щечные зубы. В то время как у зайцев имеется три верхних и два нижних предкоренных зуба, двурезцовые, даже древнейшие из них, никогда не имеют больше двух верхних предкоренных и одного нижнего. Далее, двурезцовые отличаются не только от зайцев, но и от всех почти млекопитающих тем, что у них щечные зубы двух верхних рядов сидят гораздо теснее, чем нижние щечные зубы, и жевательные поверхности верхних и нижних зубов встречаются друг с другом в наклонной плоскости.

Число форм у грызунов настолько велико, что необходима довольно сложная система классификации. Согласно принятой здесь системе, все двурезцовые распределяются между тремя инфраотрядами: *Sciuromorpha*, *Myomorpha* и *Hystricomorpha*, типичными представителями которых являются соответственно белка, мышь и динобраз (рис. 346).

Sciuromorpha. Обычно считают, что эта группа является самой примитивной из трех только что перечисленных групп и что остальные две группы, по всей вероятности, произошли от примитивных белкообразных форм. Лишь у сциуроморф имеются два верхних предкоренных зуба и один нижний предкоренной, и даже у них передний верхний предкоренной мал и часто исчезает. Характерной чертой является относительно примитивное положение жевательного мускула. Первоначально обе основные части этого мускула прикреплялись к черепу преимущественно вдоль нижнего края скуловой дуги (рис. 347 А). Это положение, повидимому, сохраняется у примитивных сциуроморф. У других представителей этой группы (рис. 347 В) верхняя поверхность кортика жевательного мускула идет вверх и вперед от нижней челюсти и прикрепляется к углублению или бороздке на боковой стороне рыла, впереди орбиты; никакая часть этого мускула не проходит через орбиту (как у двух других групп).

К этому отряду относятся многие из более примитивных современных грызунов, — включая сюда белок, речных бобров и мешотчатых крыс, — которые могут быть распределены между пятью надсемействами: *Aplodontoidea*, *Sciuroidea*, *Castoroidea*, *Geomyoidea* и *Anomaluroidea*.

Aplodontoidea. Самым примитивным из ныне живущих грызунов является, пожалуй, *Aplodontia* — «горный бобр» северо-запада Америки. Этот маленький наземный грызун примитивнее любой современной формы во многих отношениях: череп у него длинный и низкий, головной мозг мал, и мозговая коробка не вздутая. Нет никаких признаков заднеглазничного отростка лобной кости, и жевательный мускул прикрепляется к нижнему краю скуловой дуги, что также представляет собою примитивный признак.

Родичами этой формы являются примитивнейшие из известных нам грызунов *Paramys* (рис. 348 А, 350, 351), *Ischyromys* (рис. 349 А) и другие формы, переживавшие свой расцвет на северных материках в течение эоцена и олигоцена. По величине и по пропорциям частей тела, а также, вполне

возможно, и по общему виду и по образу жизни, эти животные довольно близки к белкам. Щечные зубы имели еще низкие коронки с четырехбугорчатым строением, которое легко вывести из типа строения примитивных плацентарных. Эти формы являются древнейшими из известных нам грызунов, если не считать одной плохо изученной азиатской палеоценовой формы, таксономическое положение которой сомнительно. Будучи во многих отношениях примитивными, формы эти, однако, являются уже

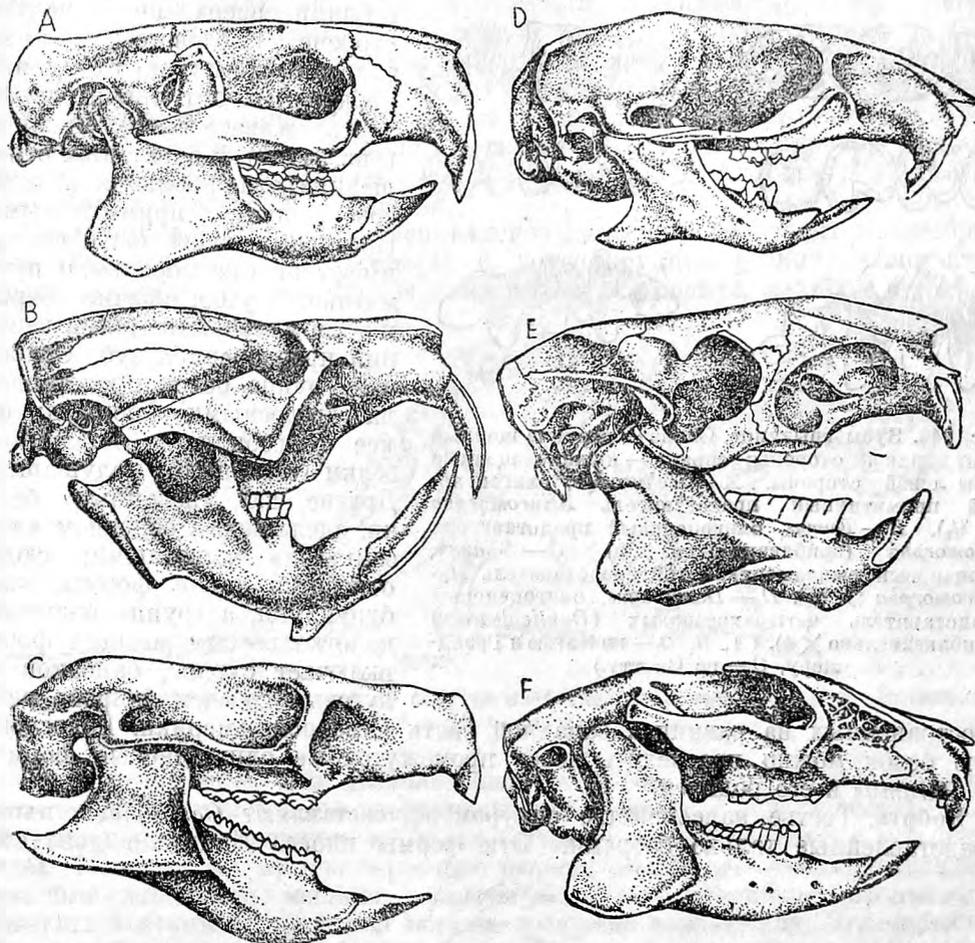


Рис. 348. Черепа грызунов. А — *Paramys*, примитивный эоценовый представитель *Sciuromorpha*. Длина черепа — около 9 см. В — *Palaeocastor*, нижнемiocеновый бобр. Длина черепа — около 7 см. С — *Pseudosciurus*, олигоценая форма из *Anomaluroidea*. Длина черепа — почти 6,5 см. D — *Cricetops*, третичный представитель *Myoidea*. Длина черепа — около 2,5 см. E — *Neoreomys*, миоценовый южноамериканский представитель *Hystricomorpha*. Длина черепа — около 10 см. F — *Palaeolagus*, олигоценый заяц. Длина черепа — около 5 см. (А — по Мэтью, В — по Петерсону, С — по Шлоссеру, D — по Шаубе, E — по Скотту, F — по Трокселю.)

настоящими грызунами и дают нам мало указаний относительно тех ранних стадий, через которые они проходили эволюцию от примитивных плацентарных. Эти примитивные формы дали начало не только современному «горному бобру», но и разнообразным другим рядам форм. Одна древняя специализированная боковая ветвь, рано достигшая специализации, содержит некоторые формы среднетретичных отложений Америки, как, например, *Mylagaulus*, у которого последний предкоренной зуб достиг огромной величины, а щечные зубы редуцировались, и *Ceratogaulus* и его родичи, которые были единственными грызунами, имевшими рога (рога были во всяком случае у самцов).

Белки. Белки и близкие к ним формы, образующие вторую группу — *Sciuroidea*, лишь незначительно изменились по сравнению с примитивной группой. Череп несколько вздувается кверху, головной мозг объемистее;

имеется заднеглазничный отросток; у белок и у остальных надсемейств сциуроморф имеется хорошо развитый желобок, идущий вверх по передней стороне скулового отростка впереди орбиты; по этому желобку проходит значительная часть жевательного мускула (рис. 347 В). В остальных отношениях эти формы являются совершенно примитивными грызунами: зубы почти всегда имеют низкие коронки и примитивный узор; обычно сохраняется маленький третий верхний предзоренный зуб. Основная группа белок представлена древесными формами; от нее обособились «летающие» белки северного полушария. Другие, как «наземные» белки, сделались в основном «наземными» животными; сюда относятся такие формы, как бурундуки, а группа больших короткохвостых роющих форм включает сурков, байбаков и луговых собачек, широко рас-

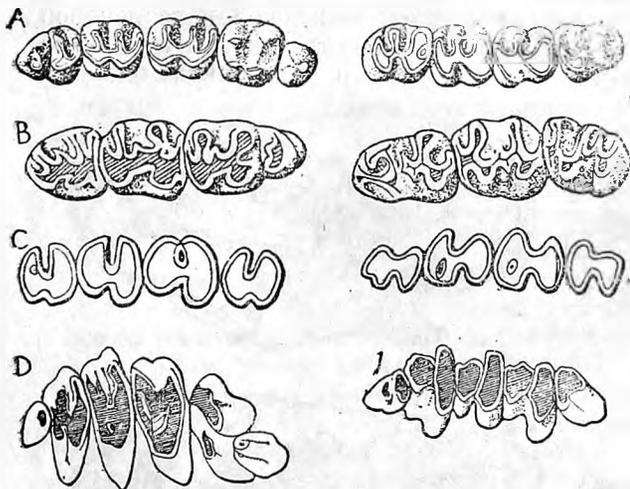


Рис. 349. Зубы грызунов. Слева — верхние щечные зубы правой стороны; справа — нижние щечные зубы левой стороны. А — *Ischyromys*, олигоценый примитивный представитель *Sciuromorpha* ($\times 1/2$). В — *Eutamias*, олигоценый представитель *Myomorpha* (приблизительно $\times 5$). С — *Sciurus*, миоценовый южноамериканский представитель *Hystricomorpha* ($\times 1/2$). D — *Desmolagus*, олигоценый представитель четырехрезцовых (*Duplicidentata*) (приблизительно $\times 4$). (А, В, D — по Мэтью и Гранджеру, С — по Скотту.)

пространенных на равнинах западной части Северной Америки. Родословную белок можно проследить через промежуточные олигоценовые формы до *Paramys* и его родичей.

Бобры. Третье надсемейство сциуроморф составляют *Castoroidea*, ныне представленные только бобрами. Эти формы иногда достигают довольно

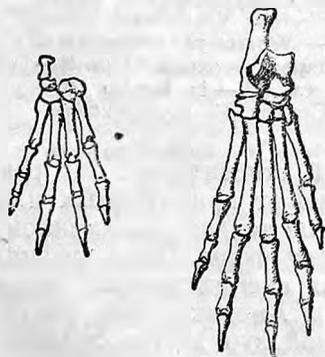


Рис. 350. Правая кисть (manus) и правая стопа (pes) *Paramys*, эоценового грызуна из *Sciuromorpha*. (По Мэтью.)



Рис. 351. *Paramys*, эоценовый грызун. Высота, в сидячей позе, около 40 см. (По Мэтью.)

значительной величины. У *Castoroidea* и всех ниже рассмотренных двурезцовых исчез третий предкоренной зуб, и коренные зубы стали гипсодонтными, как у многих грызунов, с которыми нам еще предстоит познакомиться. В противоположность белкам череп у рассматриваемых форм низок и заднеглазничный отросток не развивается. Здесь, как и у многих рассматриваемых ниже форм, большая и малая берцовые кости срастаются.

Castor — современный бобр — водная форма, но более древние представители группы были, по всей вероятности, роющими формами. *Palaeocastor* (рис. 348 B), *Steneofiber* и родичи этого последнего являются обычными ископаемыми грызунами миоцена Европы и Северной Америки; своеобразные вертикальные «чортовы штопоры», встречаемые в нижнемиоценовых пластах западной Небраски, считались заполненными породой норами этих животных. В плейстоцене обоих северных материков найдены гигантские бобры: *Castoroidea* (рис. 352) в Северной Америке и *Trogontherrum*, большая европейская форма.

Geomyoidea. В это чисто американское надсемейство входят мышеобразные «крысы-кенгуру» (*Heteromys*) и более крупные роющие мешотчатые крысы (*Geomys*); обе эти формы встречаются в Америке, начиная от олиго-

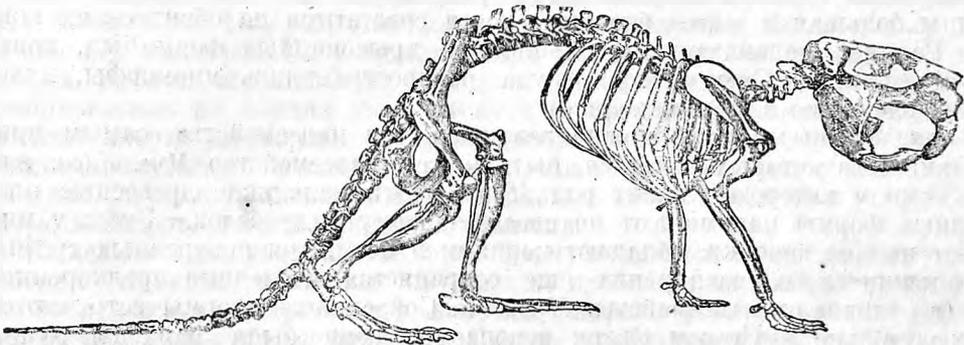


Рис. 352. *Castoroidea*, гигантский бобр из плейстоцена Северной Америки. Высота около 2,3 м. (По Хью.)

ценовых отложений. Из низкоронковых зубов олигоценовых предков постепенно развились высококоронковые зубы, которые у мешотчатых крыс лишены корней. Большая и малая берцовые кости срастаются и у этих форм. Мешотчатые крысы — роющие формы, обязанные своим названием большим защечным мешком; «крысы-кенгуру» — маленькие прыгающие грызуны с длинными задними ногами, живущие в пустынях. Эти «крысы-кенгуру» представляют собою первый из аналогичных типов прыгающих грызунов, которые развились независимо друг от друга в различных группах.

Anomaluroidea. Это надсемейство также представляет собою ветвь примитивной группы сиуруморф. Ныне живущие формы этой группы относятся к двум специализированным африканским родам: *Anomalurus*, который похож на летающую белку, и *Pedetes* — «прыгающий заяц», или долгоног. Ископаемые представители обоих этих родов мало изучены. Но эти формы имеют одну очень интересную черту строения. У всех млекопитающих имеется маленькое подглазничное отверстие, которое, начинаясь впереди орбиты, ведет вперед к лицу, неся нервы и кровеносные сосуды к области верхней губы. У миоморф и гистрикоморф это отверстие сильно увеличено, и в него почти всегда продвинута более глубокая порция жевательного мускула. У рассматриваемых здесь форм мы наблюдаем промежуточное состояние: отверстие велико, но мускул в него не входит.

Хотя эти современные африканские формы являются слишком специализированными, чтобы быть действительно предковыми, вполне вероятно, что они являются членами группы, промежуточной между примитивными грызунами, с одной стороны, и более «прогрессивными» группами, с дру-

гой. Такому предположению соответствует тот факт, что в верхнем эоцене Европы и в олигоцене Европы и Африки встречено значительное число небольших грызунов, у которых, как полагают, нет особенностей специализации, свойственных нынешним *Anomaluroidea*, но которые имеют подглазничный канал такого же строения, как и эти последние. Такими формами являются, например, *Pseudosciurus* (рис. 348 C) и *Theridomys*; они являются, повидимому, промежуточными между примитивным типом *Paramys*, с одной стороны, и миоморфами и гистрикоморфами — с другой. Представляется вероятным, что в Восточном полушарии была область высокого эволюционного развития грызунов, а присутствие в нижнем олигоцене Африки форм, повидимому, переходных к дикобразовым грызунам, говорит в пользу того, что *Hystricomorpha* могли развиваться на этом материке в нижнетретичное время.

Миоморфа. Второй из трех основных групп двурезцовых является инфраотряд *Миоморфа*, куда входят крысы и родственные им формы. У всех этих форм поверхностная порция жевательного мускула проходит впереди орбиты, а глубинная порция входит в орбиту и направляется оттуда вперед через сильно увеличенный подглазничный канал в ямку, лежащую на боковой стороне лица (рис. 347 C). У всех представителей группы большая и малая берцовые кости срастаются на обоих своих концах. Родинкой подавляющего большинства крысовидных форм был, повидимому, Старый Свет; центр, откуда распространились миоморфы, находился, очевидно, в Евразии.

Сони. Среди миоморф можно различать три надсемейства, самым примитивным из которых является, быть может, надсемейство *Myoxoidea*, или сонь, типом которого служит род *Myoxus*. Эти маленькие древесные плодоядные формы напоминают по своему общему виду белок. Зубы у них имеют низкие коронки, обладают корнями и несут три поперечных гребня. В большинстве случаев у них еще сохраняется последний предкоренной зуб (в отличие от надсемейства *Myoidea*). Современные формы встречаются исключительно в Старом Свете; ископаемые сони были найдены только в Европе, где они встречаются уже в миоцене, а, может быть, даже и в верхнем эоцене. Эти ныне живущие формы дают, вероятно, довольно хорошее представление о строении примитивных форм, от которых произошли крысы.

Тушканчики. Интересную боковую ветвь представляют *Dipodoidea*, типичными представителями которых являются прыгающие крысовидные формы, — например *Dipus* — тушканчик, — распространение которых почти полностью ограничивается Старым Светом. Их важнейшие особенности заключаются в удлинненности задних ног со сросшимися *metatarsalia* и в часто наблюдаемой редукции числа пальцев. Зубы имеют низкие коронки и снабжены корнями, в большинстве случаев сохраняется предкоренной зуб. История этих пустынных животных изучена мало, хотя один представитель группы встречен в миоцене Африки, где, быть может, находился центр их распространения. Одна современная форма имеет задние ноги нормальной длины, и таким образом представляет собою, очевидно, переход от примитивных миоморф к тушканчикам.

Крысы и мыши. Главной группой миоморф является надсемейство *Myoidea*, куда входят мыши, крысы и их родичи — наиболее распространенные и многочисленные из грызунов (рис. 348 D, 349 B). Исчез последний предкоренной зуб, и вся работа перетирания пищи ложится на коренные; первый из этих последних обычно крупнее остальных. У более примитивных форм зубы имеют низкие коронки и снабжены корнями; у других развиваются высококоронковые зубы, лишенные корней.

Главный центр распространения крыс и мышей находился, вероятно, в Старом Свете, хотя многочисленные формы проникли и в другие области. Формы, которые, повидимому, относятся к предковой группе мышей, встречаются не только в Евразии, но и в Северной Америке уже в верхнеэоценовых и олигоценых отложениях; у некоторых из этих древних форм

еще сохраняется маленький предкоренной зуб. Члены этой группы являются преимущественно «наземными» формами лесов и лугов. Некоторые, например американская крыса ондатра (*Fiber*), начинают приспосабливаться к водной жизни; немногие из форм Старого Света сделались роющими кроотообразными животными; имеются также и прыгающие формы. Обыкновенные крысы (*Epimys*) и мыши (*Mus*) сделались спутниками человека и передвигались вместе с ним во все части земного шара. *Myoidea* — наиболее космополитические из млекопитающих. Они, вероятно, были единственными млекопитающими суши, которым удалось без помощи человека проникнуть в Австралию уже после того, как этот материк обособился в конце мезозоя. Они, кроме того, являются единственными грызунами — если не считать кроликов, — которые достигли Южной Америки и там оспаривают господство у гистрикоморф.

Hystricomorpha. Эта группа является последним из трех основных подразделений двурезцовых (рис. 348 *E.* 349 *C.*). Название группы происходит от родового названия *Hystrix* (дикобраз); однако более типичным представителем является морская свинка. Особенность, которая отличает эти формы от всех остальных грызунов, заключается в том, что угол нижней челюсти начинается у них от наружной стенки ячейки резца, а не от нижнего края кости. Мы уже отмечали, что подглазничный канал сильно увеличился у миоморф. Но у гистрикоморф это расширение канала для глубокой порции жевательного мускула достигло необычайного развития; поверхностная же порция этого мускула (в противоположность крысам) не тянется вперед до морды. В противоположность многим крысообразным, всегда присутствует последний предкоренной зуб, и зубы обычно имеют высокие коронки. Большая и малая берцовые кости, сросшиеся у миоморф, здесь, наоборот, остаются самостоятельными.

Нынешнее распространение этих форм и данные о их геологической истории выдвигают некоторые интересные проблемы древней зоогеографии. Из современных гистрикоморф наиболее широко распространены разные дикобразы, например европейский *Hystrix* и американский *Erethizon*; они живут на всех континентах, кроме Австралии. Остальные же гистрикоморфы ограничены в своем распространении Африкой и тропической Америкой. Африканские формы не многочисленны; сюда относятся крупный *Thryonomys* — широко распространенный в более плодородной части этого материка, *Petromys* и многочисленные роющие пустынные формы, как *Otenodactylus*.

Южноамериканские же формы чрезвычайно многочисленны и, если не считать немногих пришельцев, проникших в плейстоценовое время, являются единственными грызунами этой области. Морская свинка — *Cavia* — достаточно типичный представитель гистрикоморф; но в Южной Америке живут также и разнообразные другие формы, относящиеся к поддоязине различных семейств. Из наиболее интересных форм можно упомянуть «водяную свинью» — *Myopotamus*, с копытовыми образованиями на ногах, — крупнейшего из современных грызунов, величиной с борова; шиншил, с шелковистым мехом; *Myocastor* — водное животное, похожее на бобра. Эта радиация южноамериканских гистрикоморф во многих отношениях напоминает радиацию копытных и неполнозубых Южной Америки, указывая на продолжительную изоляцию рассматриваемой группы на этом материке.

Своеобразна геологическая история этой группы. Мы уже указывали на присутствие в Европе и Африке ряда верхнеэоценовых и олигоценых форм, которые, по видимому, занимают переходное положение между примитивными сципуроморфами, с одной стороны, и гистрикоморфами — с другой; таким образом, родиной этих последних является, надо полагать, Старый Свет. Дикобразы появляются в Европе с олигоцена, и с этого времени, надо полагать, населяют Старый Свет (североамериканские дикобразы мигрировали из Южной Америки, по всей вероятности, в плейстоцене).

В Южной Америке гистрикоморфы появились внезапно в олигоцене; в отложениях этого времени встречаются примитивные предки дикобразов,

морских свинок и шиншилл. Эти формы являются переселенцами, так как в эоцене здесь не было никаких грызунов, но, по нашему предположению, сухопутная связь Северной Америки с Южной прекратилась в самом начале эоцена; в то же время гистрикоморфы совершенно не известны в Северной Америке в отложениях древнее плейстоцена. Приходится допустить, что эти грызуны должны были прийти из Африки, и для того, чтобы объяснить их проникновение в Южную Америку, высказывалось предположение о существовавшем некогда трансатлантическом «перешейке». Но у нас нет никаких данных о переселениях других групп млекопитающих, и возможность существования такого «перешейка», повидимому, исключается. Согласно более правдоподобию предположению, отдельные особи грызунов могли быть перенесены через узкую часть Атлантического океана на каком-нибудь скоплении пловучей растительности, на естественных «плотах», подобные которым можно иногда встретить и в настоящее время в сотнях километров от устьев больших рек. Такое случайно перенесенное животное могло стать предком южноамериканских грызунов; попав однажды на этот материк, гистрикоморфы встретили здесь широкие возможности для своего расселения.

В течение последующих геологических времен предки разнообразных форм, ныне существующих в Южной Америке, широко распространились в этой области, а также в Центральной Америке и в Вест-Индии; в последней из только что упомянутых областей в плейстоцене развился целый ряд любопытных островных форм.

Возможными родичами гистрикоморф являются *Bathyergus* и его родичи — африканские отклоняющиеся роющие формы, палеонтологическая история которых остается пока неясной; они близки к группе дикобразов по положению ангулярного отростка нижней челюсти, но в других отношениях они не обнаруживают близкой связи к каким бы то ни было из обычных форм грызунов.

Duplicidentata. Все рассмотренные уже формы относятся к подотряду двурезцовых; теперь мы можем познакомиться с подотрядом *Duplicidentata* — зайцев и их родичей, иногда выделяемых даже в особый отряд, так как они значительно отличаются по своему строению от других грызунов и мало чем напоминают этих последних, кроме присутствия грызущих резцов и перетирающих щечных зубов.

Как и у других грызунов, функционально важными грызущими зубами являются пара резцов в верхней челюсти и пара резцов в нижней, но позади главных резцов верхней челюсти у четырехрезцовых располагается пара маленьких резцов. У четырехрезцовых также имеется длинная диастема: в процессе эволюции исчезли наружные резцы, клыки и некоторые предкоренные зубы. Число щечных зубов больше, чем у какого бы то ни было двурезцового, так как, в дополнение к трем коренным зубам, всегда имеется три верхних предкоренных зуба и два нижних предкоренных. Щечные зубы (рис. 349 D) имеют высокие коронки и лишены корней; на них имеется два выдающихся поперечных гребня, которые, как полагают, развились из типичного для примитивных травоядных четырехбугорчатого узора. В противоположность прочим грызунам, зубы двух верхних рядов сидят менее тесно, чем зубы нижних рядов, причем зубы больше нарезают пищу, чем перетирают ее. Никогда не наблюдается расширения подглазничного канала или проникновения туда мускула. Своеобразной особенностью черепа является присутствие на боковой стороне морды впадин, образующих решетчатый узор. Хвост — короткий или совершенно отсутствует.

Наилучше известными формами являются *Leporidae*, куда относятся ныне живущие зайцы (*Lepus*) и кролики (*Oryctolagus*) с их родичами — прыгающие формы с сильно удлинненными задними ногами. Менее распространены пищухи с современным родом *Ochotona*, живущие в гористых областях Западной Америки и Азии, — с короткими ногами и короткими ушами. В ископаемом состоянии обе группы могут быть прослежены до олигоцена, первая (*Palaeolagus*, рис. 348 F) — в Северной Америке, а вто-

рая — в Европе. Но типичные особенности четырехрезцовых хорошо развиты уже у древнейших родов, и мы до сих пор не знаем форм, которые занимали бы положение, промежуточное между четырехрезцовыми и примитивными двурезцовыми. Остается нерешенным вопрос о том, в какой области совершалось эволюционное развитие четырехрезцовых в эоцене. Если когда-либо существовал общий предок обоих подотрядов, то разделение этих последних должно было произойти не позднее, чем в самом начале третичного периода, так как к олигоцену зайцы продвинулись весьма далеко вперед в своем эволюционном развитии.

Зайцы и кролики представляют собою процветающую группу, хотя развитие их совершалось почти исключительно на северных материках. Подобно большинству других грызунов, они не проникли в Австралию; однако, хорошо известно, что, после того как они были завезены туда человеком, они получили там чрезмерно большое распространение [сильно размножившийся в Австралии кролик сделался злостным вредителем полей].

ПРИМАТЫ

Особый интерес представляет отряд приматов — *Primates*, так как в него входят не только лемуры и разные обезьяны, но также и сам человек. Однако, к сожалению, ископаемые остатки этой группы встречаются гораздо реже остатков какой-либо другой большой группы млекопитающих. Причины такой скудости материала вполне очевидны. Приматы в большей своей части ведут древесный образ жизни, а отложения, в которых могли бы быть найдены остатки ископаемых позвоночных, редко образуются в лесистых местностях; кроме того, приматы живут главным образом в тропических областях, а большая часть изученных третичных отложений находится в теперешних умеренных зонах. В Европе и в Северной Америке остатки приматов встречаются только в отложениях эоцена, образовавшихся тогда, когда эти районы имели тропический климат.

Приматы могут быть разделены на три основные группы: 1) подотряд *Lemuroidea* (лемуров), куда относятся обычно небольшие четвероногие формы, несколько похожие на белку, в наше время встречающиеся в тропиках Старого Света, представленные в эоцене Европы и Северной Америки; 2) подотряд *Tarsioidea* (долгопятов), в который входят *Tarsius* (небольшое, удивительное, прыгающее, похожее на крысу, животное из Ост-Индии) и его ископаемые эоценовые родичи (этот подотряд занимает промежуточное положение между лемурами и высшими приматами); 3) подотряд *Anthropoidea*, охватывающий всех обезьян (южноамериканских обезьян; более прогрессивных обезьян — мартышек Старого Света; крупных человекообразных обезьян) и человека.

Приматы — в основном древесные животные, только немногие из них (как, например, собакоголовые обезьяны «бабуины» и человек) вернулись к жизни на земле. Имеются веские основания предполагать, что примитивные плацентарные вели древесный образ жизни, а приматы в этом отношении были продолжателями своих предков. От древесного образа жизни в значительной степени зависело прогрессивное развитие характерных признаков приматов. Древесный образ жизни предков человека оставил на нем глубокий отпечаток, и, повидимому, этому древесному образу жизни своих предков человек в значительной мере обязан тем положением, которое он сейчас занимает.

Приспособление к древесному образу жизни. Конечности. В связи со способом передвижения (лазание по деревьям) у приматов посткраниальный скелет остался гораздо более близким посткраниальному скелету примитивных плацентарных, чем у большинства других групп. Гибкость необходима для лазанья по деревьям, и поэтому у приматов нет никаких признаков ограничения движения конечностей только одной плоскостью, как мы это наблюдаем у копытных, а также и у многих хищных и грызунов. У приматов редукция или сращение костей в дистальных сегментах конечностей происходит очень редко. В противоположность бегающим животным, у них сохраняется ключица; когда животное повисает на конечностях, соединение ее с остальным плечевым поясом и туловищем уменьшает необходимое напряжение мускулов.

В противоположность таким древесным формам, как белки, у которых лазание сопровождается вонзанием когтей в древесную кору, приматы держатся на деревьях главным образом хватаясь за ветви. Прimitивные когти видоизменились в плоские ногти, служащие для защиты кончиков пальцев, хотя во многих случаях (в особенности у лемулов и игрунок) наблюдается возвращение к когтеобразному строению.

У примитивных плацентарных первый большой палец на передних и задних конечностях, по всей вероятности, был несколько отклонен от других. Этот характерный признак хватательной конечности у приматов в общем сохраняется и усиливается (рис. 234). В большинстве случаев сильнее развит и более отклоняется от других пальцев первый палец задних конечностей. В противоположность ему, первый большой палец передних конечностей иногда редуцируется и даже совсем исчезает у форм, которые обычно перебираются с ветви на ветвь, раскачиваясь на передних конечностях; эти животные повисают на ветке, обхватив ее четырьмя пальцами кисти, при этом большой палец был бы не только бесполезен, но и затруднял бы передвижение. В других случаях редукция пальцев наблюдается

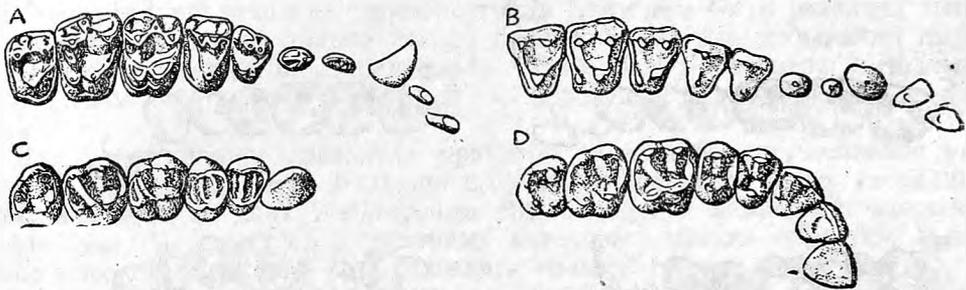


Рис. 353. Правые верхние зубы приматов. А — *Notharctus*, американский эоценовый лемурус; гипокон отделился от протокона (приблизительно $\times 3/2$). В — *Procyonicebus*, европейский эоценовый представитель *Tarsiodea*; гипокон произошел от *cingulum* (приблизительно $\times 5/2$). С — *Dryopithecus*, верхнетретичный представитель *Anthropoidea* (приблизительно $\times 2/3$). D — ископаемый человек, неандерталец, юная особь (приблизительно $\times 1/3$). (Главным образом по Грегори.)

у приматов редко и незначительна; в этом отношении приматы консервативнее большинства других групп млекопитающих.

Общим правилом для приматов является передвижение на четырех ногах; развитие же способа хождения на двух ногах в большинстве случаев наблюдается у высших представителей отряда. Однако, руки, хватательные приспособления которых первоначально выработались в связи со способом передвижения, хорошо приспособлены к схватыванию пищи и других предметов (почти единственный случай среди млекопитающих), и даже у лемулов наблюдается склонность к сидячему положению и к освобождению передних конечностей от функции поддержания тела.

Почти у всех низших приматов сохранился примитивно длинный хвост; повидному, он имеет большое значение для поддержания равновесия. У многих южноамериканских обезьян хвост развился в цепкую «нятую руку». Однако, во многих случаях хвост редуцирован или даже совсем отсутствует; у человекообразных обезьян и у человека наружного хвоста нет.

Зубы. Всеядность была, повидному, присуща древним приматам, она же характерна и для многих ныне живущих типов (хотя в эволюции приматов имел место интенсивный процесс приспособления к растительной пище). Поэтому озубление приматов (рис. 353, 354) обычно менее специализировано, чем у большинства групп млекопитающих. Уже у самых древних из известных приматов отсутствовал один резец. Остальные два сохранялись у всех обезьян, однако у лемулов эти резцы различным образом видоизменены и редуцированы. Клыки обычно не редуцированы, умеренно выступают над другими зубами; у самцов они часто бывают крупнее, чем у самок.

У немногих примитивных ископаемых форм предкоренных зубов было по четыре (на каждой половине челюсти). Но среди ныне живущих форм нет ни одной, у которой их было бы больше трех; высшие же представители отряда имеют только по два предкоренных. В связи с этим для всей группы в целом характерно укорочение зубного ряда, хотя иногда наблюдается вторичное его удлинение (как это имеет место у собакоголовых обезьян), вызванное удлинением коренных зубов. Предкоренные зубы никогда не моляризируются и всегда имеют типичное двухбугорчатое строение.

Коренные зубы большинства примитивных форм (рис. 227 А) часто очень похожи на коренные зубы примитивных плацентарных животных; на них видны ясные признаки треугольного (тригонального) рисунка; но первоначально острые бугорки, сглаживаясь, принимают бунодонтную форму. На верхнем коренном обычно прибавляется гипокон, а на нижнем, так же как и во многих других группах, исчезает параконид, и зуб стано-

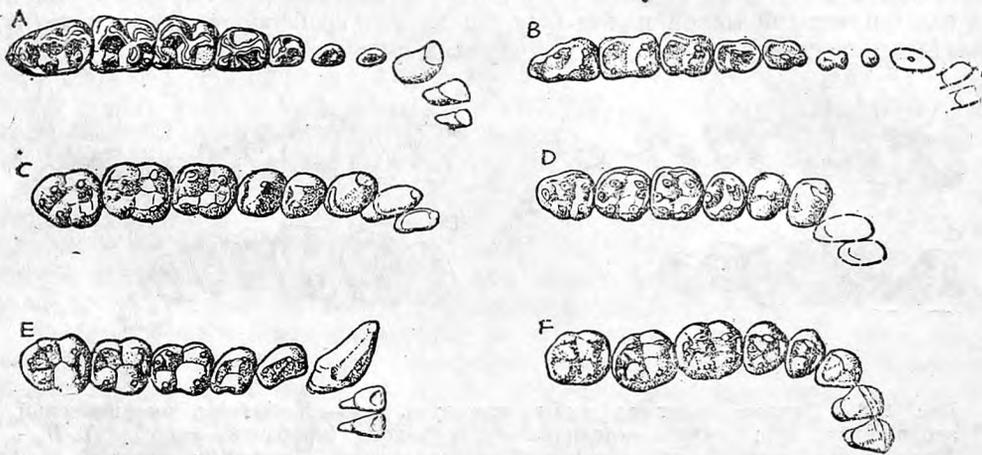


Рис. 354. Левые нижние зубы приматов. А — *Notharctus*, эоценовый лемур (приблизительно $\times 3/2$). В — *Procyonicebus* (приблизительно $\times 5/2$). С — *Parapithecus*, олигоценовая обезьяна Старого Света (приблизительно $\times 5/2$). D — *Propithecus*, олигоценовый представитель *Anthropoidea* (приблизительно $\times 3/2$). E — *Dryopithecus*, верхнетретичный представитель подотряда *Anthropoidea* (приблизительно $\times 2/3$). F — ископаемый человек, неандерталец, юная особь (приблизительно $\times 1/3$). (Главным образом по Грегори; С, D — по Шлоссеру.)

вится по существу четырехбугорчатым; но у заднего края нижнего коренного во многих случаях сохраняется гипоконид, и даже у человека часто имеется этот пятый бугорок. Так как лица приматов главным образом мягкая (плоды, почки), то изменчивость зубов в сторону гипсодонтного строения незначительна.

Органы чувств. Древесный образ жизни наложил глубокий отпечаток на органы чувств. Млекопитающие, ведущие наземный образ жизни, узнают окружающие их предметы в значительной степени через восприятие запахов, поэтому орган обоняния у них развит высоко, тогда как зрение обычно развито слабо. Обратное положение наблюдается у древесных форм. Для передвижения среди деревьев существенное значение имеет хорошее зрение, поэтому в эволюции приматов наблюдается прогрессивное развитие органов зрения. Даже у лемуру глаза большие, и они перемещаются от своего первоначального бокового положения вперед. В результате этого процесса у таких форм, как *Tarsius* (долгопят), образовались два идентичных поля зрения. Однако, хотя в данном случае зрение уже является бинокулярным, оно еще не сделалось стереоскопическим, так как через каждый глаз получается, по всей вероятности, отдельное зрительное восприятие. Однако даже у самых низших обезьян зрение настолько значительно усовершенствовалось, что оно, вероятно, подобно нашему. Зрительные восприятия, получаемые через оба глаза, совпадают одно с другим, а тонкие различия

между этими восприятиями дают впечатление глубины. Таким образом достигается стереоскопическое зрение. Кроме того, в сетчатке каждого глаза у *Anthropoidea* имеется особая центральная область — желтое пятно, в котором детали видны гораздо яснее, чем на остальной сетчатке.

С усилением зрения происходит соответственное ослабление обоняния. Даже у лемуров чувство обоняния ослаблено, а у человекообразных обезьян и у человека оно, вероятно, находится в более рудиментарном состоянии, чем у кого-либо из остальных наземных плацентарных.

Головной мозг. Головной мозг подвергся глубокому изменению в связи с древесным образом жизни. Для передвижения по деревьям необходимы большая ловкость и значительная координация мускулов, что уже требует развития центров головного мозга; интересно, что значительная часть высших психических способностей, повидимому, развивается в области, расположенной вдоль двигательных центров головного мозга. Развитие усовершенствованного зрения дает приматам возможность гораздо более широкого ознакомления с окружающей средой, чем это возможно для форм, которые знакомятся с окружающими предметами преимущественно через чувство обоняния. Возможно, что еще более важным моментом для совершенствования психических способностей у приматов было развитие хватательной руки. Это не только давало преимущество при добычании пищи, но, кроме того, несомненно, значительно содействовало развитию интеллекта посредством опыта, получаемого от манипуляции с различными предметами.

Для эволюционного развития приматов характерно прогрессивное увеличение головного мозга. Большие полушария головного мозга увеличивались, и у всех высших *Anthropoidea* они полностью покрывают мозжечок (*cerebellum*). Из всех млекопитающих некоторые мелкие обезьяны имеют самое высокое отношение веса головного мозга к общему весу тела.

Череп. Описанные выше изменения озубления, органов чувств и головного мозга были сопряжены с большими изменениями в строении черепа приматов. Ископаемые лемуры и некоторые из ныне живущих форм имеют удлинненный череп примитивного типа, с длинной лицевой частью и с длинной низкой мозговой коробкой. Но в связи с ослаблением чувства обоняния и с укорочением зубного ряда у большинства приматов морда значительно укоротилась, а лицевая часть черепа получила крутой наклон по направлению ко рту. Даже самые примитивные из лемуров имели довольно большие глазницы, и уже у нижнеэоценовых форм позади глазниц имелась дуга — признак, ставивший эти формы впереди почти всех известных нам млекопитающих того времени. У высших лемуров глазницы обращены вперед; их внутренние, срединные края тесно сближаются друг с другом и расположены над ноздрями; такое же положение занимают глазницы у всех высших приматов. Первоначально поверхностная дуга, отделявшая глазницу от височной впадины, у высших форм превращается в сплошную перегородку. У многих форм верхний край орбит лежит выше уровня мозговой коробки, выступая в виде надглазничного гребня, или валика.

Увеличившийся головной мозг, естественно, требует соответственного увеличения мозговой коробки; и действительно, у приматов, за исключением некоторых примитивных типов, мозговая коробка становится все более и более высокой и округлой. Сагиттальный и затылочный гребни, имевшиеся у древних лемуров, редко встречаются у более новых и более прогрессивных типов, так как с расширением мозговой коробки височные мускулы, между которыми образуются гребни, не сходятся друг с другом. Эти гребни существуют только у более крупных форм и у травоядных форм, обладающих более мощной мускулатурой. Затылочные мышечки обычно более или менее перемещаются с задней стороны черепа на нижнюю его сторону; возможно, что это отчасти зависит от развития сидячего положения или прямохождения, но первоначальной причиной этого изменения в положении затылочных мышечков было, повидимому, фактическое значительное расширение задней части черепа над мышечками. Первоначально

рыхло соединенные две половины нижней челюсти у высших типов срастаются.

Лемуры. Наиболее примитивными из приматов являются лемуры, которые в настоящее время живут в тропических областях Азии и Африки, но главным образом на острове Мадагаскаре; известны они также в ископаемом виде в нижнетретичных отложениях. Типичный мадагаскарский лемур — небольшое древесное, ведущее ночной образ жизни, животное с густым волосяным покровом, представляющим контраст довольно редкому волосяному покрову большинства высших приматов. Конечности — умеренной длины, уши заостренные, а глаза обращены более вбок, чем вперед. Общий вид лемуров совсем иной, чем у высших приматов, от которых они, кроме того, отличаются также некоторыми более важными признаками; поэтому некоторые авторы придерживаются мнения, что лемуров нельзя причислять к отряду приматов.

Хвост лемура, обычно длинный, никогда не бывает органом хватания. Первые пальцы кисти и стопы всегда значительно отодвигаются от других;

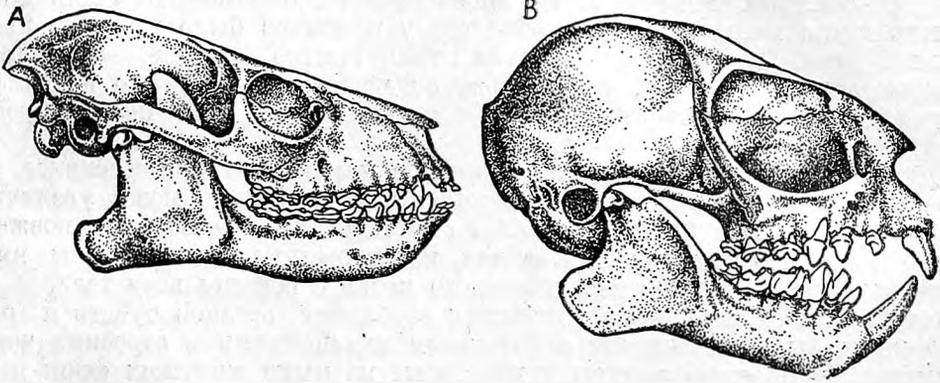


Рис. 355. Черепа эоценовых приматов. А. — *Notharctus*, эоценовый лемур. Длина черепа около 7,5 см. В — *Tetonius*, эоценовый представитель подотряда *Tarsioidae*; длина черепа около 25 см. (По Грегори.)

особенно хорошо развит большой палец стопы, который у всех форм имеет плоский ноготь; дистальные фаланги других пальцев покрыты либо ногтями, либо когтями. Типичные лемуры имеют когтевидный ноготь на втором пальце стопы, на остальных же пальцах — нормальные ногти.

У ныне живущих лемуров верхние резцы часто малы или отсутствуют, а нижние резцы вместе с похожим на резец клыком наклонены вперед, образуя как бы орган для расчесывания шерсти. Строение верхних коренных зубов варьирует от трехбугорчатого до четырехбугорчатого.

Лицевая часть у лемуров иногда несколько укорочена, но в большинстве случаев она сравнительно длинна и похожа на морду лисы. Мозговая коробка длинная и низкая у более примитивных ныне живущих форм, но она несколько более расширяется у более прогрессивных типов лемуров.

Эоценовые лемуры. Самые древние лемуры были найдены в эоцене северных материков; наиболее типичные формы относятся к семейству *Adapidae*; из наилучше изученных форм этого последнего можно упомянуть североамериканского *Notharctus* и европейских *Adapis* и *Pronycticebus* (рис. 234, 353 А и В, 354 А и В, 355 А). *Notharctus* был небольшим млекопитающим, длина черепа его составляла около 5 см; он своим общим видом был, вероятно, похож на обыкновенных нынешних лемуров. Он уже был совсем лемуобразным по пропорциям своего тела и по многим признакам строения. Однако озубление было более примитивным во многих отношениях. Хотя некоторые представители семейства и имели только три предкоренных зуба, у *Notharctus* сохранился весь комплект из четырех предкоренных зубов. Верхние резцы были развиты сравнительно нормально, клыки были примитивного типа, а нижние резцы были лишь немного на-

клонены вперед. У *Notharctus* на верхних коренных зубах уже был развит гипокон, но у некоторых эоценовых его родичей были только слабые признаки этого образования. Гипокон был развит также и у европейских форм; несмотря на то, что эти европейские и американские формы были близко родственны друг другу и приобрели упомянутый новый бугорок, у *Adapis* и *Pronycticebus* этот последний образовался за счет роста вверх соответствующей части *cingulum* (эмалевого ободка у основания коронки зуба), а у *Notharctus* он возник путем обособления некоторой части протокона.

Адапиды являются подлинными предками типичных лемурув. По многим признакам они представляются близкими вероятным предкам всех приматов. Однако, изученные формы жили слишком поздно для того, чтобы быть действительными предками высших приматов, так как представители высшего подотряда *Tarsiodea* (долгопятов) были найдены даже в более древних отложениях.

Обычно принято считать, что приматы произошли от тех древесных насекомоядных, которые представлены ныне тупайями. В палеоцене и эоцене было найдено много форм, промежуточных между этими двумя группами. Некоторые из них, быть может, окажутся настоящими промежуточными типами (расстояние между этими группами во всяком случае невелико). Другие, однако, представляют древние боковые ветви от этого основного ствола древесных животных, несомненно, далекие от главной линии эволюционного развития приматов. *Plesiadapis* и его родичи из палеоцена и эоцена северных материков образуют наиболее значительную из всех этих отклоняющихся (аберрантных) групп. Щечные зубы их были очень похожи на щечные зубы лемурув, но передняя часть озубления их была похожа на соответствующую часть зубной системы грызунов, так как у них была развита диастема, а одна пара резцов была увеличена и представляла собой долотообразные режущие органы.

Мадагаскарские лемуры. К концу эоцена ископаемые остатки лемурув перестают встречаться в третичных отложениях северной умеренной зоны, и дальнейшая их история вплоть до плейстоцена и нынешнего времени совсем не известна. После такого перерыва мы их находим в тропических областях Старого Света, где современные условия, вероятно, близки к условиям, господствовавшим на севере в эоцене. Основной областью распространения группы является остров Мадагаскар. Эта область была, по всей вероятности, отрезана от материка в течение большей части третичного периода; на Мадагаскаре мало хищников, — этим можно, повидимому, объяснить тот факт, что эти примитивные приматы (так же, как и многие насекомоядные) дожили здесь до нашего времени. Все мадагаскарские лемуры могут быть отнесены к семейству *Lemuridae*, в широком смысле этого термина. Это в большинстве довольно типичные лемуры (*Lemur* и др.) с длинным низким черепом; общее строение тела сходно со строением тела их эоценовых предков, конечности имеют нормальное строение. Эти формы представляют для нас интерес, так как изучение их позволяет нам подойти к вопросу об общем виде и образе жизни наших древнейших предков из отряда приматов.

Однако, в этом семействе имеются разнообразные типы, в частности — небольшая прыгающая форма *Indris* и некоторые другие довольно крупные типы.

Большинство нынешних типов лемурув было найдено и в плейстоценовых болотных отложениях Мадагаскара, причем некоторые из этих ископаемых форм довольно крупные. Кроме того, там были найдены и другие вымершие формы. Самым крупным из всех известных лемурув был *Megaladapis*, достигавший размеров свиньи; длина черепа его была 0,3 м, носовые кости у него были своеобразно удлинненные и изогнутые, глаза были маленькие. По многим признакам он был очень похож на эоценовых лемурув. Другая вымершая группа представлена родом *Archaeolemur* — формой, также крупной для лемура (длина черепа около 13 см), но большие ее глаза передвинулись значительно вперед; головной мозг у нее был большой,

сагиттального гребня не было. Лицо было значительно укорочено. Эта вымершая форма во многих отношениях представляла аналогию высшим приматам.

Представителем мадагаскарской фауны приматов является также айе-айе, *Chiromys* (руконожка). Это — ночное животное величиною с небольшую кошку, с коротким высоким черепом, своим видом напоминающим череп высших лемуров и обезьян. На всех пальцах, за исключением большого пальца стопы, имеются образования, похожие скорее на коготь, чем на ноготь. Средний палец кисти — очень длинный и тонкий, — по имеющимся сведениям, служит для извлечения личинок из-под коры. Единственная сохранившаяся пара резцов увеличена, как у грызунов, и служит для прогрызания коры в поисках насекомых, которыми это животное питается. Есть предположение, что айе-айе является потомком *Plesiadapidae*, но возможно, что она представляет только параллельную этому последнему семейству эволюционную ветвь среди лемуров мадагаскарской группы.

Высшие лемуры. Все лемуры, живущие ныне вне Мадагаскара, входят в более высокую группу, семейство *Lorisidae*, типичным представителем которого является лори, живущий в Индийской области. Мордочка у него довольно короткая, мозговая коробка высокая, глаза повернуты несколько вперед, число предкоренных зубов сократилось до двух; однако нижние передние зубы имеют типичное для мадагаскарских лемуров расположение. Второй палец кисти редуцирован, что способствует лучшему зажиму между первым и остальными пальцами. В Африке эта группа представлена потто и *Galago*.

Вполне очевидно, что группа лори стоит на более высоком уровне организации, чем примитивные ископаемые лемуры и их сравнительно мало изменившиеся мадагаскарские потомки. Вполне возможно, что эти ныне живущие формы являются потомками очень древних типов, переходных от низших лемуров к высокостоящим приматам, но мы, к сожалению, не имеем ни одной достоверной находки ископаемых представителей этих интересных форм.

Tarsius. В маленькую, но очень интересную группу приматов входят вместе с единственным современным родом *Tarsius* (долгопят) некоторые эоценовые формы. Эти формы часто причисляются к лемурам, от которых они, однако, отличаются своим определенно более прогрессивным строением. Целесообразнее поэтому выделить их в особый подотряд *Tarsiodea*, промежуточный между настоящими лемурами и *Anthropoidea*.

Tarsius — маленькое ночное древесное животное, живущее в Ост-Индии. Хвост у него очень длинный, а задние ноги приспособлены к прыганию. Мозговая коробка большая и округлая, а большое затылочное отверстие (*foramen magnum*) сдвинулось несколько вперед к нижней стороне черепа (в противоположность обычному для лемуров положению). Органы зрения имеют гораздо более прогрессивное строение, чем у лемуров. Глаза исключительно большие и обращены всецело вперед, орбиты их расположены очень близко друг к другу над носом. У обыкновенных лемуров имеется только поверхностная наружная дуга, отделяющая глазницу от височной впадины, а у *Tarsius alisphenoideum* разросся наружу под лобной и скуловой костями и закрыл большую часть отверстия, подобно тому, как это наблюдается у *Anthropoidea*.

В то время как зрение, таким образом, прогрессировало, чувство обоняния соответственно регрессировало. Исчезла лисообразная мордочка типичного лемура, а нос редуцировался до маленького возвышения ниже глаз и между ними. Мордочка мало выступает вперед (зубной ряд довольно короток): здесь мы уже имеем начало развития того типа лица, который обычен у обезьян и у человека.

Передние зубы несколько специализированы, но щечные зубы примитивны, коренные имеют строение довольно типичных тритуберкулярных и туберкуло-секториальных зубов.

Задние ноги явно специализировались для прыгания. Из всех приматов только у долгопята (*Tarsius*) частично срastaются малая и большая берцовые кости. Появился третий сегмент конечности, но он возник не путем удлинения плюсневых костей (*metatarsalia*), а вследствие удлинения *calcaneum* и *naviculare* (аналогичное развитие костей наблюдается также у мадагаскарских лемуров и у *Galago*). Такой необычный способ развития третьего сегмента конечности станет вполне понятным, если мы разберемся в этом случае. Животные, у которых образуется дополнительный сегмент конечности, ускоряющий прыганье или любой иной вид локомоции (например кенгуру, прыгающие мыши и типичные копытные), обычно являются наземными формами, и первый палец у них не служит для хватания. Для приматов же, живущих на деревьях, способность большого пальца ноги противопоставляться другим пальцам имеет огромное жизненное значение. Если бы удлинялись плюсневые кости (*metatarsalia*), то хватательная способность была бы утрачена; поэтому развитие такого приспособления в данном случае возможно лишь путем соответствующего изменения проксимальных предплюневых костей, расположенных проксимально от *metatarsale* большого пальца задней ноги.

За вычетом этой своеобразной специализации конечности, *Tarsius* по многим признакам близок к высшим приматам. Строение плаценты дает дополнительное доказательство того, что эта форма является реликтом примитивной группы, переходной от лемуров к *Anthropoidea*. У лемуров строение плаценты такое же, какое оно, вероятно, было у примитивных плацентарных, у долгопята же плацентная связь между матерью и ребенком сосредоточена в дискоидальном образовании, которое при рождении отпадает, как у высших приматов.

Эоценовые долгопяты. В истории долгопятов имеется большой пробел от эоцена до современной эпохи, но в эоценовых отложениях Европы и Северной Америки найдено много остатков маленьких форм, безусловно родственных долгопятам (*Tarsius*).

Некоторые из них известны только по зубам. Подобно *Tarsius*, эти формы часто оказываются близкими к примитивным плацентарным по морфологии коренных, на которых гипокон существует лишь в редких случаях. У двух родов все еще сохранялся в виде маленького зуба первый нижний предкоренной, но нормально, так же как у *Tarsius*, у них было только три предкоренных, а в одном случае было лишь два предкоренных. Но строение передних зубов было довольно изменчиво. У таких форм, как *Tetonius* (рис. 355 В) из нижнего эоцена Америки и *Necrolemur* из верхнего эоцена Европы, имелась увеличенная пара передних зубов, напоминающая соответствующие зубы грызунов, а также некоторых лемуров (но в данном случае нижний «бивень» был, вероятно, вильком).

По общему строению черепа *Tetonius* похож на нынешнего *Tarsius*: лицевой отдел очень короток, а огромные глазницы повернуты вперед; между ними развивается перегородка. Некоторые из остальных эоценовых долгопятов, например *Necrolemur*, были, повидимому, более похожи на лемура и имели несколько менее укороченную мордочку.

О посткраниальном скелете в большинстве случаев ничего не известно. Но мы знаем, что у одного или двух эоценовых типов уже существовала своеобразная специализация задних ног, характерная для нынешних форм.

Эти ископаемые формы впервые встречаются в среднем палеоцене Северной Америки, и уже здесь они оказываются специализированными, по крайней мере в некоторых случаях. Нет сомнения в том, что древнейшие долгопяты должны были появиться намного раньше, возможно, задолго до конца мелового периода.

***Anthropoidea*.** Все остальные приматы — обезьяны (включая и человекообразных обезьян) и человек — составляют подотряд *Anthropoidea* — человекоподобных приматов. У всех этих форм заметен совершенно определенный прогресс, по сравнению с рассмотренными уже типами. Глаза у них большие и обращены вперед, как у *Tarsius*, но, кроме того, у них

имеется настоящее стереоскопическое зрение, а желтое пятно (*macula lutea*) с центральной ямкой (*fovea centralis*) — местом наиболее ясного видения, дающим возможность лучше различать цвета и распознавать детали — развито даже у низших из обезьян. Орбита полностью отделена от височной ямки. Обоняние не играет значительной роли, и мордочка сильно укорочена.

Обезьяны нормально передвигаются по земле на четвереньках, но для многих обычно сидячее положение, которое освобождает руки для манипуляций с пищей и другими предметами. Хвост развит различно; у некоторых южноамериканских типов он цепкий, но у высших форм он часто редуцирован.

Никогда не бывает более трех двубугорчатых предкоренных зубов, а у высших форм Старого Света имеется только два предкоренных. Последний коренной зуб уменьшается, а у одного семейства обезьян даже отсутствует. У немногих из более примитивных форм верхние коренные зубы остаются тритуберкулярными, но обыкновенно коренные обеих челюстей имеют типичное четырехбугорчатое строение.

Головной мозг у всех членов группы сравнительно большой. Мозговая коробка в своем типичном развитии значительно расширена; гребни на черепе бывают лишь в исключительных случаях. Большое затылочное отверстие располагается скорее на нижней, чем на задней стороне черепа, а лицо обращено вперед и находится почти под прямым углом к позвоночному столбу. Обе половины нижней челюсти срастаются.

Этот подотряд может быть разделен на две группы, географически обособленные друг от друга в настоящее время, а также, насколько это нам известно, и в прошлом. Более примитивным является инфраотряд *Platyrrhini* — обезьяны Южной Америки; *Catarrhini* охватывают более прогрессивных мартишкообразных и человекообразных обезьян, а также человека; родиной всех этих форм является Старый Свет.

Южноамериканские обезьяны. *Platyrrhini* (широконосые обезьяны) содержат два семейства обезьян, живущих в Южной и Центральной Америке и только там встреченных в ископаемом состоянии. Многие из них имеют большое поверхностное сходство с обезьянами Старого Света, но они, повидимому, примитивнее этих последних во многих отношениях. В среднем они значительно менее крупны, чем их родичи, живущие в Старом Свете. Длинный хвост (примитивный признак) почти никогда не подвергается какой-либо редукции. Большой палец передней конечности лишь в незначительной степени может противопоставляться остальным пальцам. Во всех случаях сохраняются три предкоренных зуба, в то время как древнейшие ископаемые представители обезьян Старого Света уже утратили первый предкоренной зуб. Название группы («плоский нос») указывает на тот факт, что ноздри обычно отделены друг от друга широкой носовой перегородкой и обращены наружу.

Игрунки. Из двух семейств широконосых обезьян семейство *Hapalidae* содержит меньшее количество форм и представлено менее крупными животными. *Hapale* — обыкновенная игрунка — есть маленький зверек, напоминающий белку по величине и по общему виду и имеющий густую шерсть и пушистый хвост. Это животное напоминает белку также и тем, что пальцы (за исключением первого пальца задней конечности) имеют сжатые с боков и когтеобразные ногти, которые при своем передвижении оно обычно вонзает в кору; *hallux* в значительной степени утратил прежнюю способность противопоставляться другим пальцам. Свообразную особенность зубной системы представляет исчезновение последнего коренного зуба — единственный случай полной редукции этого последнего у приматов (впрочем, у человека этот зуб приближается к такому же состоянию). Резцы, а вместе с ними и нижний клык, наклонены вперед и напоминают соответствующие зубы лемуру. К сожалению, мы не знаем ископаемых игрунок из отложенный древнее плейстоцена. Некоторые ученые полагали, что эти животные являются самыми примитивными из обезьян; однако некоторые признаки,

например исчезновение заднего коренного зуба, говорят за то, что они представляют собою скорее специализированные формы, чем примитивные.

Cebidae. Более важной и более крупной группой является семейство *Cebidae*, к которому относятся типичнейшие южноамериканские обезьяны. Эти животные несколько крупнее, чем представители только что рассмотренного семейства. Волосистой покров у них несколько более редкий (поредение волосистого покрова гораздо резче выражено у обезьян Старого Света). Зубы у них слабо специализированные, сохраняется максимальный для обезьян комплект из трех предкоренных и трех коренных. Из всех приматов только у некоторых представителей этого семейства развит цепкий хвост.

Из всех нынешних представителей семейства наиболее примитивной является группа, представленная родом *Aotus* (*Nyctipithecus*) — «ночной обезьяной», или дурукули, — маленькой формой с густой шерстью (повидимому, примитивный признак) и с маленьким головным мозгом. Это — ночное животное, в то время как большинство обезьян ведет дневной образ жизни (в связи с этим, между прочим, возникает вопрос, не были ли примитивные приматы ночными животными, какими являются *Tarsius* и почти все лемуры). «Ночная обезьяна» очень похожа на игрунок, и возможно, что она стоит близко к корню широконосых обезьян. Это подтверждается тем фактом, что единственная более или менее древняя южноамериканская ископаемая обезьяна — миоценовый *Homunculus* — принадлежит к этой группе.

«Ночные обезьяны» и некоторые другие довольно примитивные формы не имеют цепкого хвоста. Эта «пятая конечность» развита у остальных представителей *Cebidae*. Представителем наиболее обычной группы этих животных является капуцин — *Cebus*. К ним близки паукообразные обезьяны — *Ateles*. Конечности у этих форм длинные и тонкие, первый палец передней конечности редуцированный или отсутствует, ногти более или менее когтеобразны. Эти обезьяны — ловкие акробаты, они виснут на деревьях, схватившись за ветку одной или более из своих пяти конечностей.

К этому семейству принадлежит, наконец, группа ревунов — *Alouatta*. Это — крупнейшие обезьяны Нового Света, некоторые достигают размеров довольно крупной собаки; они питаются листьями и имеют массивные коренные зубы.

Гортань у них расширяется в огромный костный пузырь, содержащий резонаторную камеру. С помощью этого резонаторного аппарата ревуны производят звуки, нарушающие ночную тишину в лесах Южной Америки.

О палеонтологической истории южноамериканских обезьян мы, к сожалению, знаем очень мало. Известно, что большинство групп существовало в плиоцене; из более древних отложений мы знаем только род *Homunculus*, представляющий примитивную группу семейства в миоцене Южной Америки. Как было уже отмечено, Южная Америка является областью, обособившейся с нижнего эоцена. Возможно, что родоначальные формы широконосых обезьян проникли в Южную Америку на заре третичного периода. Такие лесные формы, быть может, существовали и даже изобиловали в эоцене и олигоцене, хотя они и не сохранились в отложениях, развитых на равнинах Патагонии. Но возможно также, что эти животные, подобно гистрикоморфам из грызунов, каким-то образом попали на этот материк в более поздний момент геологической истории.

Catarrhini. Узконосые обезьяны Старого Света представляют собою отчетливо очерченную группу, в которую входят ныне живущие мартишкообразные обезьяны Азии и Африки, человекообразные обезьяны, а также близкие к тем и другим ископаемые формы, и, наконец, человек. Название указывает на один из тех признаков, по которым узконосые являются более прогрессивными, чем южноамериканские обезьяны: ноздри у них приближены одна к другой и открываются вперед и вниз. В пределах рассматриваемой группы нередко наблюдается увеличение размеров тела, которое достигает максимума у шимпанзе, гориллы и у человека. Первичный образ жизни — древесный, но некоторые из более специализированных форм, например бабуины, переходят к наземному образу жизни; к этому последнему

перешли некогда и предки человека. Хвост часто укорочен или отсутствует. Исходным способом передвижения является четырехногая локомоция, у некоторых, однако, для лазания служат преимущественно передние конечности; при таком передвижении тело занимает стоячее положение. Предки человека перешли к прямохождению. Хотя хождение по земле совершается обыкновенно на четвереньках, из-за длинных рук спина принимает наклонное положение; в состоянии же покоя обычной для узконосых позой является сидение. Первый палец передней конечности обычно хорошо развит и может противопоставляться остальным; ту же способность всегда имеет большой палец ноги, за исключением человека, у которого он вторично редуцирован. Волосяной покров всегда редок, а лицо — голое.

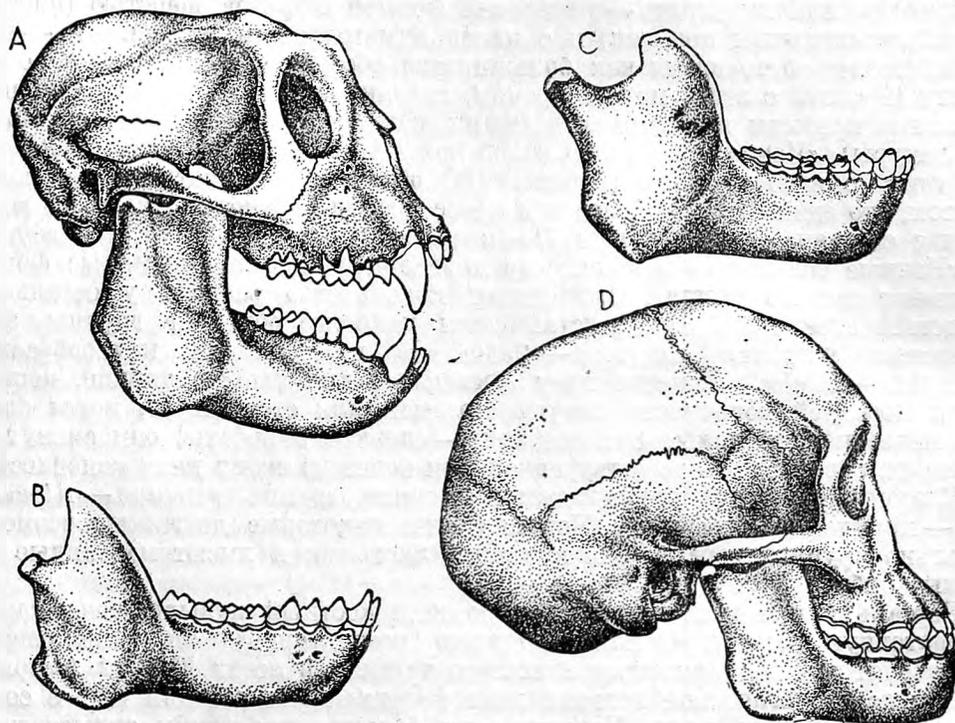


Рис. 356. А — череп *Mesopithecus*, плиоценовый представитель *Cercopithecidae* Старого света. Оригинал имеет длину около 7,5 см. В — челюсть *Parapithecus*, древнейшей из известных обезьян Старого Света из нижнего олигоцена Египта. Оригинал имеет длину около 3,8 см. С — челюсть *Propithecus*, древнейшей человекообразной обезьяны из нижнего олигоцена Египта. Оригинал имеет длину около 7 см. D — реставрированный череп *Australopithecus* (молодая особь), вымершей человекообразной обезьяны из Южной Африки. (А — по Годри, В, С — по Шлоссеру, D — по Дарту и Бруму.)

Головной мозг велик; однако у этих форм, которые в среднем крупнее южноамериканских обезьян, сагиттальный и затылочный гребни представляют более обычное явление. Лицевая часть черепа, первоначально короткая, во многих случаях удлиняется в связи с развитием растительноядного способа питания и с зависящим от этого увеличением зубов. Второй предкоренной зуб всегда отсутствует; во всех случаях бывает следующая зубная формула: $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$. Коренные зубы у них четырехугольные, с четырьмя основными бугорками.

Обезьяны Старого Света. Самым примитивным из известных представителей этой группы является *Parapithecus* (рис. 354 С, 356 В) из нижнего олигоцена Египта. Найдена только одна нижняя челюсть этой формы, и все же этого было достаточно для того, чтобы можно было узнать в этом маленьком животном предка обезьян. Клык у него был совсем маленький; первый

предкоренной зуб был еще простой, в противоположность обычно двухбугорчатому первому предкоренному узконосых. На коренных зубах было по четыре главных бугорка, но эти последние не соединялись поперечными гребнями, как у нынешних мартышек; на всех трех коренных зубах есть и пятый бугорок — гипоконюлид, а у ныне живущих обезьян Старого Света этот бугорок имеется лишь на последнем коренном зубе. Две половины нижней челюсти сходятся одна с другой под острым углом — примитивный признак, представляющий противоположность более округлому контуру «подбородка» у всех нынешних форм Старого Света. Пропорции нижней челюсти говорят за то, что это животное имело большие глаза и большой головной мозг. Согласно имеющимся данным, вполне возможно, что эта маленькая обезьяна была общим предком всех последующих узконосых. По своему общему виду она была, быть может, похожа на примитивных представителей нынешних африканских обезьян.

К ныне живущим обезьянам Старого Света, составляющим семейство *Cercopithecidae*, относится большое количество форм, значительно варьирующих по своему строению. При передвижении по земле они ходят на четвереньках, плоско ступая кистью и стопой. Более примитивные формы живут на деревьях, но у бабуинов и их родичей наблюдается прогрессивное развитие наземного образа жизни. На ладонях имеются участки затвердевшей кожи — седалищные мозоли. Как мы уже отметили, коренные зубы имеют по четыре бугорка, а гипоконюлид присутствует лишь на последнем из нижних коренных; в характерных случаях развиваются два поперечных гребня.

В пределах семейства можно различать две большие группы. Более крупная из них составляет подсемейство *Cercopithecinae*. К нему относятся многие примитивные африканские и азиатские древесные обезьяны и ряд форм, представляющих по своему строению переход к бабуинам. Примитивные типы имеют короткую лицевую часть, но у бабуинов морда длинная в связи с растениеядным способом питания и с зависящим от этого удлинением ряда зубов. Хорошо развиты защечные мешки, куда закладывается пища, а желудок имеет простое строение (в противоположность другому подсемейству).

К роду *Cercopithecus* относится большинство африканских мартышек, которые обычно содержатся в зоологических садах. Эти типичные древесные формы с короткой лицевой частью, по всей вероятности, стоят близко к корню ствола мартышкообразных обезьян. Макаки (*Macacus*) — довольно крупные обезьяны; живут они преимущественно в Азии, но одна форма живет в Северной Африке и на Гибралтаре (бесхвостый макак, или магот). Зубной ряд значительно удлинен, и морда соответственно выдается вперед. Эти формы являются лишь частично древесными, некоторые виды живут в значительной мере на земле. Некоторые промежуточные типы представляют переход от этих форм к бабуинам (*Papio*). Эти последние сделались совершенно наземными формами, со стопохождением на четырех ногах. Зубной ряд у этих исключительно травоядных типов сильно удлинен, и у них развилась морда, похожая на собачью. Хвост у них короткий, а у некоторых родственных форм он почти отсутствует. Бабуины встречаются в плиоцене и плейстоцене Северной Африки и Азии.

Второе подсемейство современных мартышкообразных обезьян Старого Света — *Semnopithecinae* — представляет собою сравнительно небольшую группу, к которой относится *Semnopithecus*, живущая в Индии «священная обезьяна» и ее родичи (преимущественно азиатские рода, один род — африканский). Лицевая часть черепа никогда не удлиняется. Тело тонкое, задние ноги особенно длинные, хвост обычно хорошо развитый. Вместо защечных мешков имеется сложный желудок, в который набивается пища. На коренных зубах сильно развиты поперечные гребни. Все представители этой группы — настоящие древесные формы. Остатки родоначальных форм широко распространены в плиоцене Старого Света; *Mesopithecus* (рис. 356 А, 357) изучен по почти полностью сохранившемуся скелету. Форма эта очень

похожа на ныне живущих представителей подсемейства, но тело было толще, а конечности короче, что указывает на связь с родоначальными церкопитецидами.

Человекообразные обезьяны. Эти геологически молодые формы мартышкообразных обезьян Старого Света представляют две специализированные линии, ни одна из которых не ведет к человекообразным обезьянам и к человеку. Чтобы проследить эволюционную историю человекообразных обезьян и человека, мы должны вернуться вновь к нижнеолигоценым пластам Египта, где был найден *Propiopithecus* (рис. 354 D, 356 C) — древнейший из известных предков этих высших приматов. В этом случае мы имеем опять-таки лишь нижнюю челюсть, но она является вполне характерной. Она имеет в длину не более 3,8 см, что указывает форму, которая была гораздо меньше любой из человекообразных обезьян. Нижние коренные зубы были определенно пятибугорчатыми, подобно человекообразным

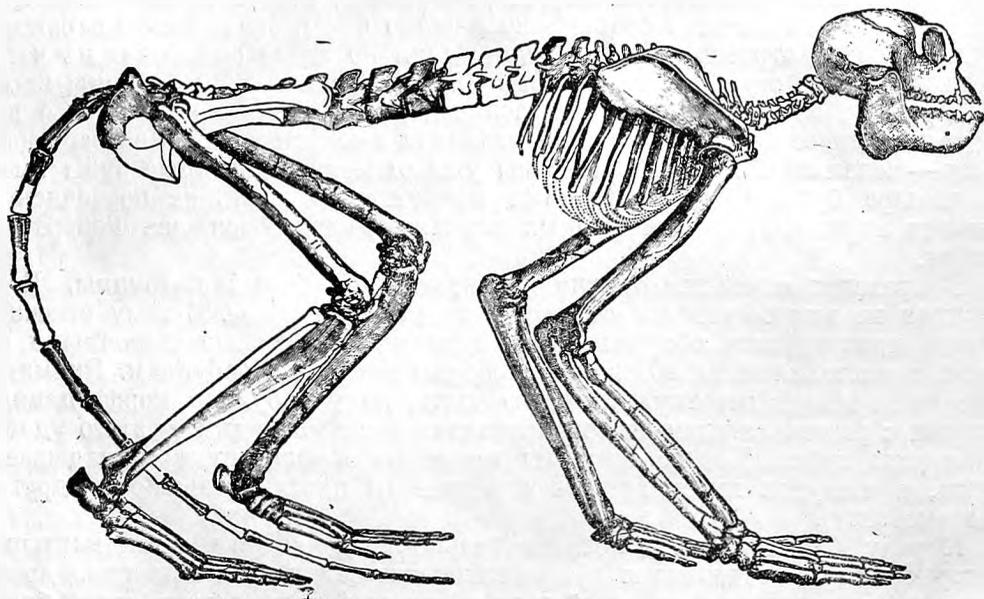


Рис. 357. *Mesopithecus*, плиоценовый родич ныне живущих мартышек. Около $\frac{1}{3}$ натуральной величины. (По Годри.)

обезьянам и в противоположность ныне живущим мартышкообразным обезьянам; челюсть была сравнительно высокой, как у высших форм.

Эта форма является древнейшим представителем семейства *Simiidae*, которое содержит четыре типа ныне живущих обезьян: гиббона, оранг-утана, шимпанзе и гориλλу. Это — животные крупные, варьирующие по величине от сравнительно небольших гиббонов до гориλλ, которые иногда бывают в несколько раз тяжелее человека. Коренные зубы четырехугольные; на нижних хорошо развит пятый бугорок (гипоконюлид), а на верхних гипокон сравнительно невелик, и можно еще видеть примитивный тригон. Коренные зубы становятся довольно длинными и несколько удлиняется лицевая часть черепа. По строению своего скелета эти обезьяны довольно близки к человеку. Грудная клетка широка, в противоположность мартышкообразным обезьянам. Подвздошные кости расширяются, как у человека. Кисти рук довольно похожи на кисти человека, но первый палец очень короток по сравнению с остальными. Руки очень длинные. Ноги, наоборот, коротки; hallux и остальные пальцы ноги гораздо лучше развиты и гораздо более похожи на пальцы кисти, чем у человека. Эти характерные особенности скелета развились, повидимому, в связи со свойственным человекообразным

обезьянам способом передвижения. По мере увеличения тела становилась все более затруднительной нормальная четырехногая локомоция по деревьям, поэтому представители этой группы бросаются с ветви на ветвь, раскачиваясь на руках. Ноги служат хватательными органами больше, чем у каких-либо других форм, и они в такой степени утратили свой первоначальный характер, что большинство больших человекообразных обезьян не может ходить плоско на плоской подошве своей стопы, а ходит на наружной стороне стопы.

При раскачивании на руках тело неизбежно принимает выпрямленное положение. Далее, при хождении на четвереньках тело неизбежно получает значительный наклон назад, так как передние ноги у всех форм гораздо длиннее задних. Таким образом, началось развитие двуногости у древесных форм.

Головной мозг велик, особенно у гориллы, но, как этого можно было ожидать, увеличение головного мозга отставало от увеличения веса тела. Мозговая коробка была относительно невелика; в связи с этим могли развиваться сагиттальный и затылочный гребни, а у большинства форм верхние края глазниц выступали в виде надбровных дуг у переднего края мозговой коробки. Как у большинства млекопитающих, у этих животных нет выступающего подбородка, и нижняя челюсть у симфизиса наклонена назад.

Гиббоны. Самыми маленькими и самыми примитивными из современных человекообразных обезьян являются гиббоны (*Hylobates*), живущие в Малайской области. Средний гиббон имеет в высоту около 90 см при прямостоянии. Это — единственная из человекообразных обезьян, обычно ходящая в выпрямленном положении, причем руками она пользуется для балансирования. Однако гиббон живет почти исключительно на деревьях и, имея длинные руки, которыми он может достигать земли при прямостоянии, он является очень ловким акробатом. Основная масса головного мозга гиббона занимает в среднем 90 см³. По сравнению с головным мозгом человека, эта величина кажется маленькой, но она значительно превышает среднюю величину головного мозга млекопитающего таких же размеров. Мозговая коробка гиббона — почти гладкая, а надбровные (надглазничные) дуги малы. У гиббона сохраняются рудиментарные седлищные мозоли.

Pliopithecus из верхнего миоцена Европы очень близок к нынешнему гиббону почти по всем изученным признакам; эта миоценовая форма в свою очередь весьма близка к нижнеолигоценовому *Propliopithecus*, от которого, вероятно, произошли гиббоны [плиопитека причисляют к гиббонам].

Оранг-утан. Оранг-утан — *Simia* — «лесной человек» Суматры и Борнео занимает следующую над гиббоном ступень в восходящем ряду современных приматов. Будучи гораздо крупнее (взрослые самцы достигают почти 1,5 м), оранг-утан является все же настоящей древесной формой, а по земле он неуклюже ходит на четвереньках. Руки у него несколько короче, чем у гиббона, и достигают лишь до голеностопного сустава. Головной мозг у него гораздо больше, чем у гиббона, достигая в объеме 550 см³. Мозговая коробка у него расширена, гребни на черепе редко развиваются, а надглазничные дуги ничтожны. Зубной ряд, однако, длинный, морда выступает вперед. Лицо имеет характерный вогнутый профиль. Единственными ископаемыми остатками, которые, быть может, принадлежали предкам орангутанов, являются коренные зубы, найденные в верхнем миоцене Индии и отнесенные к роду *Palaeosimia*; эти зубы имеют складчатую жевательную поверхность, похожую на соответствующую поверхность зубов ныне живущей формы.

Высшие человекообразные обезьяны. Высшими формами человекообразных обезьян являются шимпанзе (*Anthropopithecus* или *Pan*) и *Gorilla*; обе эти формы живут в тропической Африке. Обычно они считаются близко родственными формами. Их приспособления к древесной жизни выражены менее резко, чем у низших человекообразных обезьян и у мартишкообразных обезьян. Гориллы большую часть своего времени проводят на земле,

хотя ходят они скорее как четвероногие, чем как двуногие. И горилла и шимпанзе — крупные формы: шимпанзе достигают в высоту более 1,5 м, а старые самцы гориллы — более 1,8 м, при весе тела свыше 270 кг. По сравнению с низшими человекообразными обезьянами, руки у этих животных коротки. У шимпанзе руки спускаются чуть ниже колена, а у гориллы они несколько короче. Обе формы имеют большой головной мозг, объем которого у гориллы в некоторых случаях составляет от 500 до 600 см³, т. е. не менее половины минимального объема головного мозга у человека. Однако наблюдается развитие сагиттального и затылочного гребней, а также надглазничных дуг (валиков), что особенно резко выражено у старых самцов горилл. В связи с существованием длинного ряда зубов лицевой отдел черепа получает значительное развитие. Клыки у этих животных большие, зубная аркада U-образная, с коренными зубами, расположенными в два параллельных ряда (у человека ряд зубов имеет форму гиперболы). К числу интересных особенностей строения, по которым эти животные сходны с человеком, надо отнести отсутствие в запястье centrale — кости, которая почти всегда присутствует у других представителей отряда.

В миоцене и в плиоцене Европы и Индии было найдено значительное количество образцов, принадлежащих, повидимому, высшим человекообразным, которые, однако, были несколько менее крупны, чем нынешние шимпанзе и горилла. К сожалению, все эти образцы представляют собою обломки; даже наилучше изученная из этих форм — *Dryopithecus* (рис. 353 C, 354 E) — известна нам почти только по неполной нижней челюсти и по верхним щечным зубам. Эти формы были безусловно человекообразными обезьянами, а не людьми, так как сохранившиеся клыки их велики, а зубная аркада имеет U-образную форму, как у человекообразных обезьян. Признаки этих форм, повидимому, позволяют нам считать их возможными предками шимпанзе и гориллы, и весьма вероятно, что они стоят близко также и к родословной линии человека. [Еще ближе к человеку стоит *Ramapithecus*, остатки которого найдены в миоцене и плиоцене Индии.]

Australopithecus. Другой весьма интересной ископаемой человекообразной обезьяной является *Australopithecus* (рис. 356 D), известный по почти полному скелету, найденному в отложениях предположительно плейстоцевого возраста в Южной Африке. К сожалению, череп принадлежал юной особи. Нет сомнения в том, что эта форма — не горилла и не шимпанзе, а какой-то другой тип высших человекообразных обезьян. Контуры черепа указывают на то, что взрослое животное должно было иметь более короткое лицо и более высокий лоб, чем нынешние большие человекообразные обезьяны, и по зубам оно было также ближе к человеку, чем шимпанзе и горилла. [Изучение остатков взрослого австралопитека, недавно найденных опять-таки в Южной Африке, выяснило, что эта обезьяна занимает место между рамапитеком и древнейшим человеком.]

Анатомические признаки человека. Современный человек и ископаемые люди обычно выделяются в особое семейство. Человек сильно отличается от человекообразных обезьян прежде всего по развитию своего головного мозга. Средний объем головного мозга современного человека — около 1500 см³ — значительно превышает двойной объем мозга любой из человекообразных обезьян. Это увеличение происходит главным образом за счет разрастания неопаллиума — «серого вещества» больших полушарий головного мозга. Здесь развиваются новые центры, например центр речи; особенное развитие получают участки, отсутствующие у обезьян и являющиеся местонахождением высших способностей. В связи с таким увеличением головного мозга значительно расширилась мозговая коробка, и в зависимости от этого исчезли гребни и надглазничные валики. Клыки у человека редуцированы. Зубной ряд (рис. 353 D, 354 F) короче, а лицо менее выдается вперед, чем у человекообразных обезьян, в то время как нос и носовые кости выступают значительно. В связи с укорочением зубного ряда, при менее значительном уменьшении длины челюстей, нижняя челюсть выдается вперед в виде подбородка.

Другие важные отличия связаны с изменением способа передвижения. Уже у высших человекообразных обезьян мы видели изменения в сторону приспособления к наземной жизни; человек же живет на земле и является двуногим существом. Руки у человека короче, чем у человекообразных обезьян; ноги у него длинные. Невероятным представляется происхождение человека от такой длиннорукой и коротконогой формы, как оранг-утан; нынешние человекообразные обезьяны и человек произошли, вероятно, от общего предка, причем у человекообразных обезьян в течение миллионов лет жизни на деревьях руки в той или иной степени удлинялись, а у человека первоначальные соотношения изменились сравнительно мало. Пальцы человеческой кисти, вероятно, более или менее сохранили соотношения длины, существовавшие у наших предков из человекообразных обезьян, но человеческая кисть сделалась шире и гибче, а у нынешних больших человекообразных обезьян пальцы кисти, за исключением первого, удлинялись в связи со способом передвижения по деревьям (при котором эти животные хватаются за ветви руками). Стопа человека весьма значительно отличается от обезьяньей. Стопа примата обычно похожа на его кисть. Такая стопа, однако, является неуклюжим органом при наземном образе жизни. У человека пальцы ноги сильно укоротились, первый, большой палец утратил способность противопоставляться другим, а calcaneum расширился, образовав опору в задней части стопы (этот последний признак наблюдается также у высших человекообразных обезьян). В результате дальнейшего приспособления к двуногому хождению позвоночный столб у человека имеет гораздо лучше выраженные изгибы, чем позвоночный столб у человекообразных обезьян, причем центр тяжести переместился кверху в область второго крестцового позвонка, а голова приняла более высокое положение.

Приведенные выше признаки относятся к числу признаков, которыми современный человек отличается от человекообразных обезьян. В значительной степени промежуточное положение занимают древние ископаемые типы человека; однако наши сведения о предках современного человека еще весьма несовершенны, и мы почти ничего не знаем об эволюции посткраниального скелета у наших ближайших предков.

Родословная линия человека отклонилась от линии больших человекообразных обезьян, по всей вероятности, приблизительно в то время, когда эволюция человекообразных обезьян проходила стадию, представленную родом *Dryopithecus* в верхнем миоцене. В плиоцене, однако, не найдено достоверных остатков человека; такие остатки начинают встречаться лишь с нижнего плейстоцена, где мы уже видим несколько типов. В Старом Свете были сделаны три интересные находки скелетных остатков, происходящих, повидимому, из нижней части отложений ледникового периода.

Pithecanthropus. *Pithecanthropus erectus* (рис. 358 А) был найден в начале девяностых годов прошлого столетия на острове Ява, близ небольшой деревни Триниль, совместно с обильной фауной млекопитающих, повидимому, ниже- или среднеплейстоценового возраста (первоначально предполагался более древний возраст). Остатки эти представляют собою лишь черепную крышу, бедренные кости, несколько зубов и, быть может, обломок нижней челюсти. Бедренная кость прямая, как у человека, что указывает (согласно видовому названию) на выпрямленное положение, уже достигнутое этой формой. Зубы, повидимому, имеют в основном характер человеческих зубов; обломок нижней челюсти (найденный в другой местности и лишь с сомнением относимый к этой форме) не имеет, правда, подбородочного выступа, но в остальном соответствует типу нижней челюсти человека. Мозговая коробка была низкая, особенно в лобной области, заметно выступали надглазничные дуги. Вместимость мозговой полости составляла около 940 см³, и, таким образом, в этом отношении *Pithecanthropus* занимает промежуточное положение между высшими человекообразными обезьянами и современным человеком. Слепки мозговой полости показывают, что строение мозга было «человеческое», хотя и чрезвычайно примитивное: возможно

даже, что была развита способность речи. Таким образом, питекантропус был уже определенно человеком, но примитивным и во многих отношениях обезьяноподобным.

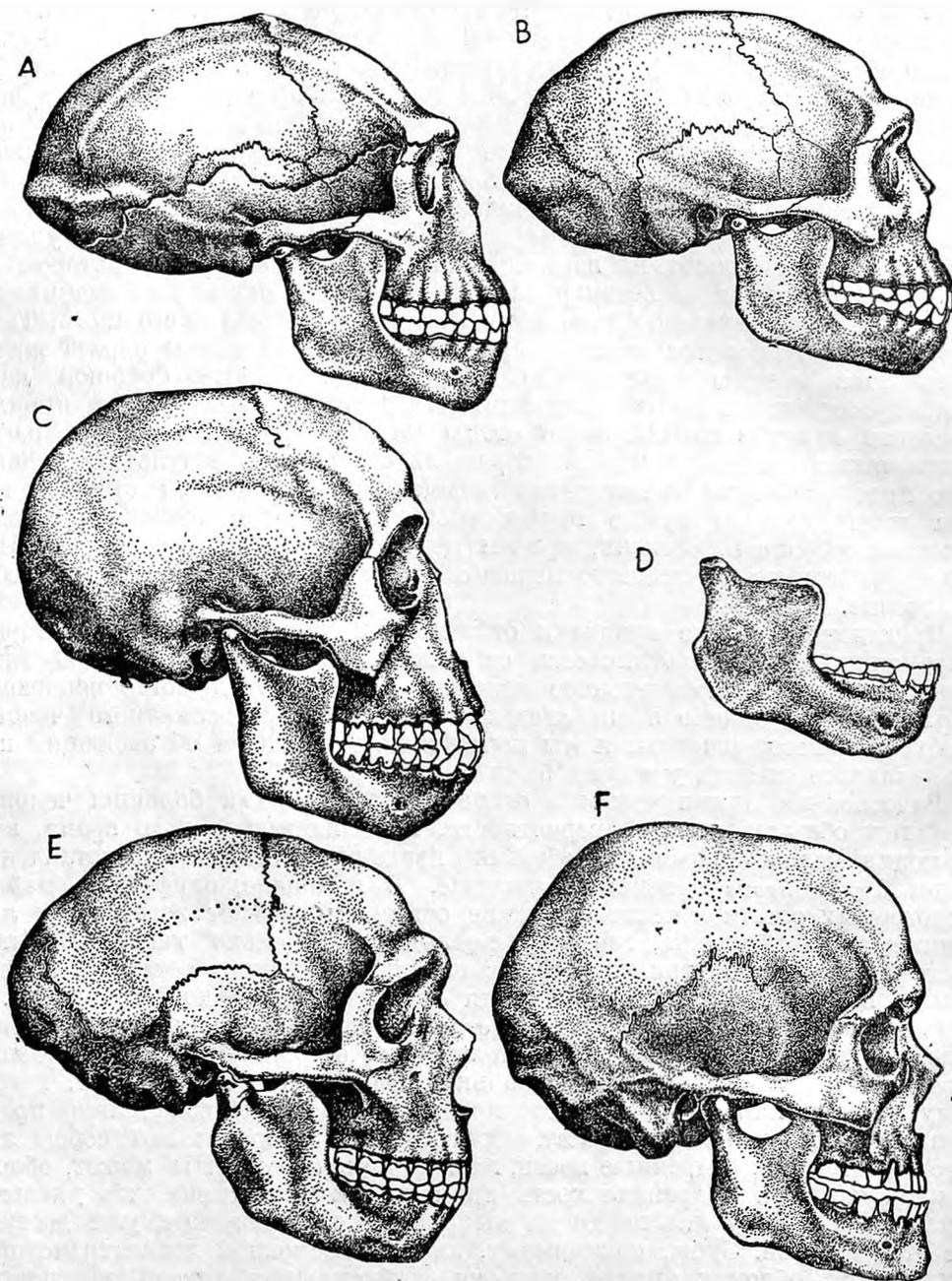


Рис. 358. Черепа ископаемого человека. *A* — *Pithecanthropus*. Лицо, мозговая коробка ниже жирной линии и большая часть нижней челюсти реставрированы. *B* — *Sinanthropus*. Лицо и задняя часть челюсти реставрированы. *C* — *Eoanthropus*. Лицо, некоторые небольшие участки мозговой коробки и передний конец нижней челюсти реставрированы; принадлежность нижней челюсти данному черепу — сомнительна. *D* — челюсть гейдельбергского человека. *E* — череп неандертальского человека. *F* — череп кроманьонского человека из Гримальди. (*A*, *E*, *F* — по Мак-Грегори, *B* — по Вейнеру, *C* — по Эллиот-Смиту.)

«Пильтдаунский человек». От питекантропуса во многих отношениях отличается «пильтдаунский человек» — *Eoanthropus* (рис. 358 С), остатки которого найдены в Пильтдауне, в южной Англии. Эти остатки происходят из слоя галечника, который, повидимому, отложился в нижнем плейстоцене, но содержит некоторые перетолженные плиоценовые ископаемые. Сохранились лишь обломки черепа. Тем не менее есть возможность довольно точно восстановить череп, за исключением, однако, лицевой части. Череп имел высокий лоб и был толстостенным; надглазничные дуги были почти так же слабо развиты, как у нынешнего человека. Вместимость мозговой полости — не менее 1200 см³ — не выходит за пределы колебаний, наблюдаемых у нынешнего человека, но зато челюсть была весьма обезьяноподобная, с отступающим подбородком, с клыком, который выступал над остальными зубами, и с другими признаками «обезьяньего» строения; на этом основании некоторые авторы пришли к заключению, что челюсть эта принадлежит не пильтдаунскому человеку, а какому-то ископаемому виду шимпанзе. Однако в плейстоцене Европы нет ископаемых шимпанзе; кроме того, неподалеку от места первой находки был найден обломок второго черепа, похожего на первый, вместе с зубом, сходным с зубами первоначально найденной челюсти; это говорит в пользу того, что найденные первоначально нижняя челюсть и череп принадлежали одной и той же форме. [Некоторые исследователи продолжают, однако, настаивать на том, что пильтдаунская нижняя челюсть принадлежала древнему шимпанзе. И действительно, сочетание мозгового черепа типа нынешнего человека с обезьяньей челюстью представляется совершенно невероятным; поэтому правильность реконструкции черепа пильтдаунского человека на рис. 358 С весьма сомнительна.]

«Бейпинский человек». Несколько лет тому назад в нижнеплейстоценовых отложениях в одной пещере близ Бейпина, в Китае, были найдены кости черепа и зубы «бейпинского человека» — *Sinanthropus* (рис. 358 В). Хотя нижняя челюсть не имела выступающего подбородка, она ближе к челюсти человеческого типа, чем челюсть, найденная в Пильтдауне. Череп был толстостенный, подобно черепу *Eoanthropus*, но свод был лишь немного выше, чем у питекантропуса; имелись хорошо развитые надглазничные дуги. Головной мозг синантропуса по своему объему был промежуточного типа: вместимость мозговой полости составляла приблизительно от 1000 до 1100 см³. Некоторые обломочные остатки костей кисти указывают на то, что эта последняя была скорее человеческого типа, а не типа кисти человекообразных обезьян.

Эти находки указывают нам на то, что в Старом Свете в начале плейстоцена уже существовали первобытные люди, которые развивались по различным линиям. Мы почти ничего не знаем об их посткраниальных скелетах, и даже черепа изучены пока несовершенно. Нет сомнения в том, что в ближайшем будущем будут добыты новые данные. В настоящее же время было бы преждевременно высказать окончательное суждение об отношениях между этими первобытными людьми и людьми последующих времен.

Древние человеческие культуры. Человек производит орудия и пользуется ими. Излюбленным материалом, из которого первобытные люди предпочитали делать свои орудия, был кремь, потому что он легко раскалывается и легко поддается обработке, а в то же время чрезвычайно крепок. Имеются сведения о найденных в третичных отложениях кусках кремня, которыми, по мнению некоторых ученых, древние человекообразные существа якобы пользовались как орудиями. Находки эти представляются, однако, весьма сомнительными. Зато нет сомнения в том, что кремневые орудия выделялись в нижнеплейстоценовое время; примитивные орудия были найдены в слоях, из которых происходят костные остатки пильтдаунского и бейпинского человека. В средне- и верхнеплейстоценовых отложениях Европы был установлен целый ряд последовательно сменявших друг друга культур, составляющих палеолитовый (или древний каменный) век. Это были те времена, когда человек уже умел делать полезные орудия и

оружие из кремня и кости, но еще не употреблял металлов и даже не имел никакого представления о земледелии, о гончарном искусстве и об одомашнении животных. Среднеплейстоценовые культуры древнего каменного века — шелльская и ашельская — характеризуются присутствием хорошо отделанного орудия, ручного рубила. Мы почти ничего не знаем о морфологических особенностях творцов этих орудий, так как они жили преимущественно в открытых стоянках, а не в пещерах.

Гейдельбергская челюсть. К этим древним временам относится, вероятно, нижняя челюсть (рис. 358 D), найденная в галечнике близ города Гейдельберга, в Германии. Строение зубов и многие другие признаки этого образца являются типично человеческими, так что форма эта обычно относится к нынешнему роду *Homo*; но челюсть эта чрезвычайно массивна

(в отличие от челюсти нынешнего человека), на ней еще нет выступающего подбородка, передний ее край круто спускается от ряда зубов. На основании этих отличий этот образец относят к особому виду *Homo heidelbergensis*, но если оставить в стороне величину этой челюсти, то она довольно сходна с челюстью неандертальского человека.

Неандертальский человек. Последней ледниковой эпохе и предшествовавшей ей межледниковой эпохе соответствует по времени мустьерская культура, которая характеризуется орудиями, отлично сделанными из осколков. С этой культурой определенно связан неандертальский человек — *Homo neanderthalensis* (рис. 358 E, 359). Форма эта известна не только из того германского местонахождения, по которому она названа, но также и из многих других областей Европы. Вместимость мозговой полости была не меньше, чем у большинства нынешних людей (у мужчин в среднем около 1550 см³). Такой большой объем зависел главным образом от расширения головного мозга в затылочной области, так как лоб был низок, а надглазничные дуги были сильно развиты. Только что указанные особенности, а также более удлиненное, чем у современного человека, лицо и неразвитый подбородок, должны были придавать этому существу весьма обезьяноподобный облик.

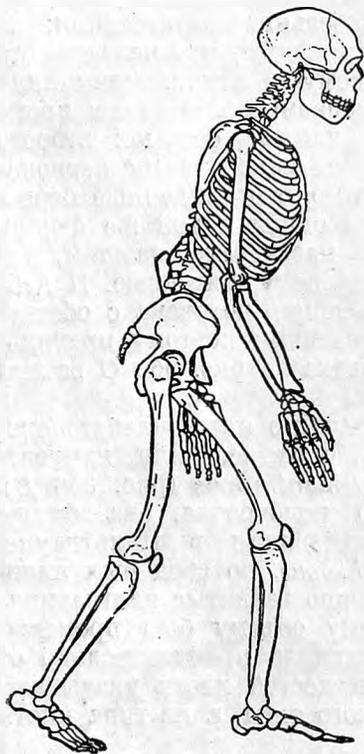


Рис. 359. Скелет неандертальского человека. (По Вейнерту.)

В данном случае мы впервые имеем полные скелетные остатки древнего человека. Тело было слегка наклонено вперед, ноги всегда были несколько согнуты в коленных суставах; эти и некоторые другие признаки определенно указывают на происхождение неандертальского человека от обезьян. В Палестине был недавно найден один неандерталоидный тип, который, по имеющимся сообщениям, стоит несколько ближе к нынешнему человеку по развитию выступающего подбородка и по другим признакам.

Новейший тип человека. В то время как последняя ледниковая эпоха в Европе приближалась к своему концу, развивались новые культуры — культуры верхнего палеолита: ориньякская, вскоре сменившаяся солютрейской и магдаленской. Орудия, сохранившиеся от этих культур, нередко оказываются сделанными из кости; люди этих времен были одарены большим художественным талантом, о котором свидетельствуют разнообразные рисунки на стенах пещер.

В это сравнительно недавнее время (не более 20 000 лет тому назад) мы впервые встречаем в Европе человека новейшего типа, несомненно, принадлежащего к одному с нами виду — *Homo sapiens*. У человека так называе-

мого кроманьонского типа (рис. 358 F), который связан с ориньякской культурой, лоб был высокий, вместимость мозговой полости составляла около 1500 см³, надглазничных валиков не было, лицо было короткое, нос был хорошо развит, а подбородок выступал вперед.

Эти люди, по всей вероятности, не были потомками типичного неандертальского человека. Оба типа, одновременно населявшие Европу, представляют, повидимому, две волны миграции из азиатского (или африканского) центра эволюции и распространения человека. Однако вполне вероятно, что предок новейшего человека был существом со многими неандерталоидными признаками, и упомянутый выше палестинский человек стоял, быть может, близко к общему корню этих двух форм.

С появлением этого человека истинно современного типа мы можем, пожалуй, кончить нашу историю. Дальнейшая история принадлежит скорее к области археологии и антропологии, чем к области палеонтологии.

Внеевропейские типы. Новейшую историю эволюционного развития человека мы изложили главным образом на основе европейских находок. Объясняется это просто тем, что Европа была более тщательно изучена, чем другие области Старого Света; другие части Евразии и Африка до сих пор мало исследованы, но и там уже делаются многие интересные находки.

В Азии и в Африке были широко распространены древние палеолитовые культуры, хотя до сих пор не найдено почти никаких скелетных остатков, связанных с этими культурами. В Африке у Брокен-Хилл, в Родезии, был найден череп, повидимому, весьма примитивного типа; по своим толстым надглазничным валикам, по массивному лицу и челюстям этот ископаемый человек напоминает неандертальца. В Восточной Африке были найдены остатки людей, похожих на европейских ориньякских людей; эти африканские люди, связанные с той же самой культурой, существовали, повидимому, задолго до их появления в Европе. Условия, в которых были найдены эти остатки, повидимому, определенно указывают на то, что эти люди были современниками человека мустьерской культуры. Это говорит в пользу того, что центр эволюции человека находился в Африке. Многие, впрочем, думают, что более вероятный центр распространения человека представляет Азия.

Некоторый интерес представляет вопрос о времени появления человека в Америке. В Америке нет такого ряда последовательно сменявших друг друга культур, какой мы видели в Старом Свете; не найдено также и остатков скелетов, которые значительно отличались бы от скелета человека новейшего типа. Весьма вероятно, что человек проник в Америку лишь после последнего отступления ледникового покрова. Но его появление должно было иметь место в начале послеледниковой эпохи, так как находки, сделанные в юго-западной части Соединенных Штатов и в Южной Америке, показывают, что человек был уже тогда, когда в Западном полушарии еще продолжали существовать наземные ленивцы, лошади, верблюды и другие, впоследствии вымершие, формы. [Давая краткое описание палеонтологических находок людей и их предков, автор не рассматривает самого процесса очеловечения обезьяны, который освещен в бессмертном произведении Ф. Энгельса «Роль труда в процессе очеловечения обезьяны».]

Инд. 2274

ВІСЬОБЩИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ
ІНСТИТУТ ім. С. М. КІРОВА

КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Приведенная ниже классификация содержит как семейства, так и высшие таксономические единицы, за исключением тех групп, в которых семейства чрезвычайно многочисленны и сравнительно маловажны с палеонтологической точки зрения. Мы перечисляем также некоторое количество часто встречающихся или общеизвестных родов. При названии семейств (или более крупных групп) мы указываем геологическое и географическое распространение. Те же сведения даются в нужных случаях и относительно родов; если мы не указываем в отношении рода географических или стратиграфических границ, то это значит, что эти последние соответствуют границам распространения семейства (или более крупной группы), к которому принадлежит данный род.

Сокращения

Геологические: в. — верхний (в. сил. — верхний силур); готл. — готландий; дев. — девон; карб. — карбон (каменноугольный); мел. — меловой; мисц. — миоцен; мисс. — миссисипский; н. — нижний; ныне — нынешний; олиг. — олигоцен; орд. — ордовичийский; палеоц. — палеоцен; пенс. — пенсильванский; пермь — пермский; плейст. — плейстоцен; плиоц. — плиоцен; сил. — силур; с. — средний; трет. — третичный; триас — триасовый эоц. — эоцен; юра — юрский.

Географические: Австр. — Австралия; Аз. — Азия; Ант. — Антарктика; Афр. — Африка; В.-Инд. — Вост-Индия; Гренл. — Гренландия; Евр. — Европа; косм. — космополитический; Мад. — Мадагаскар; Н. Зел. — Новая Зеландия; О.-Инд. — Ост-Индия; ок. — океаны; С. Ам. — Северная Америка; Ю. Ам. — Южная Америка; Ю. Афр. — Южная Африка.

КЛАСС AGNATHA

Отряд Heterostraci. Семейство *Pteraspidae* — в. готл. — н. дев. Евр., в. готл. С. Ам.: *Palaeaspis* — в. готл., *Pteraspis*, *Cyathaspis*. Семейство *Drepanaspidae* — дев. Евр., С. Ам., Австр.: *Drepanaspis* — н. дев. Евр., *Phyllolepis* — в. дев. Семейство *Thelodontidae* — в. готл. — дев. Евр., дев. С. Ам.: *Lanarkia* — в. готл., *Thelodus*.

Отряд Osteostraci. Семейство *Cephalaspidae* — в. готл. — в. дев. Евр., дев. С. Ам., Австр.: *Cephalaspis* — Евр., С. Ам. Семейство *Tremataspidae* — в. готл. Евр.: *Tremataspis*. Семейство *Ateleaspidae* — в. готл. Евр.: *Ateleaspis*.

Таксономическое положение неопределенно: Семейство *Astraspidae* — с. орд. С. Ам.: *Astraspis*.

Отряд Anaspida. Семейство *Birkeniidae* — в. готл. Евр., С. Ам.: *Birkenia*, *Pterolepis*, *Pharyngolepis*, *Rhyncholepis* — Евр. Семейство *Lasaniidae* — в. готл. Евр.: *Lasanius*

Отряд Palaeospondyloidea — с. дев. Евр., *Palaeospondylus*.

Отряд Cyclostomata.

Подотряд *Petromyzontia* — ныне: *Petromyzon*.

Подотряд *Muxinoidea* — ныне: *Muxine*, *Bdellostoma*.

КЛАСС PLACODERMI

Отряд Arthrodira.

Подотряд *Acanthaspidoidea* — н. — с. дев. Евр., С. Ам.: *Phlyctaenaspis*, *Jaekelaspis* — н. дев., *Acanthaspis* — с. дев. — в. дев.

Подотряд *Cocosteoidea* — с. дев. Евр., С. Ам.: *Brachydirus*, *Pachyosteus* — в. дев. Евр., *Dimichthys*, *Titanichthys*, *Mylostoma*, *Dinomylostoma* — в. дев. С. Ам., *Cocosteus*.

Подотряд *Homosteoidea* — с. дев. Евр., Аз.: *Homosteus*, *Heterosteus*, *Angarichthys*.

Подотряд *Ptyctodontoidea* — в. дев. — н. мисс. С. Ам., в. дев. Евр.: *Rhynchodus* — в. дев., *Ptyctodus*.

Отряд Antiarchi. Семейство *Asterolepidae* — с. — в. дев. Евр., в. дав. Аз., С. Ам., Австр., Ант.: *Pterichthys*, *Asterolepis* — с. дев., *Bothriolepis* — в. дев. Семейство *Remigolepidae* — в. дев. Гренл.: *Remigolepis*.

КЛАСС CHONDRICHTHYES

Отряд Acanthodii. Семейство *Diplacanthidae* — в. готл. — н. дев. Евр., С. Ам.: *Diplacanthus*, *Parexus* — дев. Евр., *Climacanthus* — дев., *Onchus*. Семейство *Acanthodidae* — н. дев. — н. пермь Евр., в. дев. — пермь С. Ам., в. дев. Австр., Ант.: *Cheiracanthus* — дев. Евр., Ант., *Acanthodes* — пермь. Семейство *Ischnacanthidae* — н. дев. Евр.: *Ischnacanthus*.

Таксономическое положение неопределенно: Семейство *Gyracanthidae* — дев. — карб. С. Ам., карб. Евр., Австр.: *Gyracanthus* — карб. Семейство *Onychodontidae* — с. дев. Евр., С. Ам., Ант.: *Onychodus*.

Отряд Stegoselachii. Семейство *Stegoselachidae* — с. дев. С. Ам., Евр., мисс. Евр.: *Macropetalichthys* — с. дев., *Craioselache* — мисс.

Отряд Cladoselachii. Семейство *Ctenacanthidae* — в. дев. — н. пермь С. Ам., карб. Евр.: *Ctenacanthus*. Семейство *Cladoselachidae* — в. дев. — карб. С. Ам., карб. Евр.: *Cladoselache* — в. дев. Семейство *Symmoriidae* — карб. С. Ам., Евр.: *Symmorium* — С. Ам., „Cladodus“ — Евр.

Отряд Pleuracanthodii. Семейство *Pleuracanthidae* — в. дев. — н. пермь С. Ам., карб. — н. пермь Евр.: *Pleuracanthus* — карб. — пермь.

Отряд Elasmobranchii.

Подотряд Selachii.

Надсемейство Heterodontoidea. Семейство *Heterodontidae* — карб. — мел С. Ам., карб. — зоц. Евр., карб. Ат., Австр., мел С. Ам., триас — мел Афр., ныне Тихий ок.: *Orodus*, *Edestus* — карб., *Helicoprion* — пермь Евр., *Hybodus* — триас — н. мел Евр., *Acrodus* — триас — в. мел Евр., триас Аф.; в. мел С. Ам., *Heterodontus* (*Cestracion*) — юра — зоц. Евр., мел Афр., ныне.

Надсемейство Notidanoidea. Семейство *Chlamydoselachidae* — плиоц. Евр., ныне ок.: *Chlamydoselachus*. Семейство *Notidanidae* — с. юра — трет. Евр., юра Н. Зел., ныне ок.: *Notiodon*.

Надсемейство Lamnoidea. Семейство *Scylliidae* — в. юра — трет. Евр., мел — трет. Аз., С. Ам., трет. Афр., ныне ок.: *Scyllium* — мел — ныне. Семейство *Lamnidae* — с. юра — трет. Евр., мел Аз., мел — трет. С. Ам., Афр., ныне ок.: *Lamna*, *Oxyrhina* — мел — ныне, *Odontaspis*, *Carcharodon* — трет. — ныне. Семейство *Carchariidae* — трет. Евр., С. Ам., Аз., Афр., ныне ок.: *Carcharias*, *Galeocerdo*, *Sphyrna*.

Надсемейство Squaloidea. Семейство *Squalidae* — в. юра — трет. Евр., мел Аз. миоц. Н. Зел., ныне ок.: *Squalus* — мел — ныне. Семейство *Pristiophoridae* — в. юра Евр., мел Аз., ныне ок.: *Pristiophorus* — мел — ныне.

Подотряд Batoidea. Семейство *Squatinae* — в. юра — трет. Евр., в. мел Аз., ныне ок.: *Squatina*. Семейство *Rhinobatidae* — в. юра — трет. Евр., в. мел Аз., ныне ок.: *Rhinobatis*. Семейство *Pristidae* — в. мел С. Ам., Аз., Афр., зоц. Афр., трет. Евр., С. Ам., ныне ок.: *Sclerorhynchus* — в. мел Аз., *Propristis* — Афр., *Pristis* — трет. — ныне. Семейство *Rajidae* — в. юра — трет. Евр., в. мел — трет. Аз., трет. С. Ам., Ю. Ам., ныне ок.: *Raja*. Семейство *Torpedinidae* — трет. Евр., ныне ок.: *Torpedo*. Семейство *Trygonidae* — в. мел, трет. Аз., Евр., С. Ам., трет. Афр., ныне ок.: *Ptychodus* — мел, *Xiphotrygon* — зоц. С. Ам., *Trygon* — трет. Евр., ныне, *Alysiobatis*.

Отряд Rhenanida — н. дев. Евр.: *Gemundina*.

Отряд Bradyodonti. Семейство *Petalodontidae* — в. дев. — карб. С. Ам., карб. — пермь Евр.: *Petalodus*, *Dactyiodus* — карб., *Janassa* — пермь. Семейство *Cochliodontidae* — карб. — в. пермь Евр., в. дев. — карб. С. Ам.: *Cochliodus*, *Deltodus* — карб., *Menaspis* — пермь. Семейство *Psammodontidae* — карб. Евр., С. Ам.: *Psammodon*. Семейство *Copodontidae* — карб. Евр., С. Ам.: *Copodus*.

Отряд Holocephali. Семейство *Squalorajidae* — с. триас — н. юра Евр.: *Squaloraja* — н. юра. Семейство *Muriacanthidae* — юра — мел Евр.: *Muriacanthus*, *Acanthostoma* — юра, *Ischyodus*. Семейство *Chimaeridae* — с. юра — трет. Евр., мел С. Ам., Н. Зел., ныне ок.: *Ganodus*, *Edaphodon* — в. юра — трет., *Chimaera* — зоц. — ныне.

КЛАСС OSTEICHTHYES

Подкласс Actinopterygii

Отряд Chondrostei.

Подотряд Palaeoniscoidea. Семейство *Palaeoniscidae* — с. дев. — н. мел Евр., в. дев. — н. пермь С. Ам., с. пермь — н. триас Ю. Афр., триас Австр.: *Cheirolepis* — дев., *Euryotus* — мисс., *Rhadinichthys*, *Eloichthys* — карб., *Amblypterus* — н. пермь Евр., *Palaeoniscus* — в. пермь Евр., *Gyrolepis* — триас Евр. Семейство *Platysomidae* — мисс. — в. пермь Евр., пенс. — н. пермь С. Ам., пермь Ю. Афр., Мал.: *Cheiroodus* — пенс. Евр., *Platysomus* — пенс. — пермь. Семейство *Dorypterygidae* — в. пермь Евр.: *Dorypterus*. Семейство *Catopteridae* — триас С. Ам., Ю. Ам., Австр.: *Catopterus* — С. Ам. Семейство *Perleididae* — триас Евр., Ю. Афр., Австр., С. Ам.: *Helichthys* — Ю. Афр., *Perleides* — Евр.

Подотряд Polypterini — зоц. — ныне Афр.: *Polypterus*, *Calamoichthys* — ныне.

Подотряд Belonorhynchoidea — триас — н. юра Евр., триас Австр.: *Saurichthys* — триас Евр., *Belonorhynchus*.

Подотряд *Acipenseroides*. Семейство *Chondrosteidae* — н. юра Евр.: *Chondrosteus*. Семейство *Acipenseridae* — эоц. — ныне Евр., ныне Аз., С. Ам.: *Acipenser*. Семейство *Polyodontidae* — в. мел. Евр., эоц. — ныне С. Ам., ныне Аз.: *Crossopholis* — эоц., *Polyodon* — ныне С. Ам.

Отряд *Ho'osteii*.

Подотряд *Semionotoidea*. Семейство *Semionotidae* — в. пермь — н. мел Евр., триас С. Ам., триас — юра Австр., триас — мел Афр., мел Ю. Ам., Аз.: *Acentrophorus* — пермь, *Semionotus* — триас, *Dapedius* — в. триас — н. юра Евр., в. триас Аз., *Lepidotus* — юра — мел. Семейство *Pycnodontidae* — юра — эоц. Евр., мел С. Ам., Ю. Ам., Аз.: *Gyrodus* — юра — мел Евр., *Microdon* — юра Евр., н. мел С. Ам., *Mesodon* — юра Евр., *Pycnolus* — в. мел — эоц. Евр. Семейство *Lepidosteidae* — эоц. — миоц. Евр., эоц. — ныне С. Ам., эоц. Аз.: *Lepidosteus*.

Подотряд *Amioidea*. Семейство *Macrosemidae* — в. триас — в. мел Евр., в. мел Аз.: *Macrosemius* — юра. Семейство *Eugnathidae* — с. триас — в. мел Евр., в. триас — н. мел. С. Ам., н. юра Аз.: *Caturus*, *Eugnathus* — юра. Семейство *Amiidae* — в. юра — миоц. Евр., мел Ю. Ам., эоц. — ныне С. Ам.: *Amiopsis*, *Megalurus* — юра, *Amia* — эоц. — ныне. Семейство *Pachycormidae* — н. юра — в. мел Евр., в. мел С. Ам., Ю. Ам.: *Pachycormus*, *Hypsocormus* — юра, *Protosphyraena* — мел.

Подотряд *Pholidophoroidea*. Семейство *Pholidophoridae* — с. триас — н. мел Евр., триас Австр., юра Н. Зел.: *Pholidophorus* — с. триас — н. мел Евр., *Pleurapholis* — юра Европы. Семейство *Oligopleuridae* — в. юра — н. мел Евр., в. мел Аз.: *Oligopleurus* — юра.

Таксономическое положение неопределенно: Семейство *Aspidorhynchidae* — юра — мел Евр., мел Аз., Австр., С. Ам., Ю. Ам.: *Aspidorhynchus* — Евр., *Belonostomus* — мел.

Отряд *Teleostei*.

Подотряд *Isospondyli* — в. триас — ныне Евр., юра — ныне Аз., мел — ныне С. Ам., Ю. Ам., Австр., эоц. — ныне Афр., ныне ок.: *Leptolepis* — в. юра — мел Евр., *Portheus* — мел С. Ам., *Osmerodes* — мел Евр., *Clupea* — трет. Евр., ныне ск. *Diplomystus* — эоц. С. Ам., *Albula* — эоц. Евр. — ныне.

Подотряд *Ostariophysi* — эоц. — ныне Евр., С. Ам., трет. — ныне Ю. Ам., плиоц. — ныне Аз., Афр.: *Silurus* — миоц. — ныне Евр., ныне Аз., *Leuciscus* — миоц. — ныне Евр., *Arius* — эоц. Евр., эоц. — ныне Афр., *Amiurus* — эоц. — ныне С. Ам., ныне Аз.

Подотряд *Apodes* — в. мел — ныне Евр., Аз., ныне ок.: *Urenchelys* — в. мел Аз., *Anguilla* — эоц. — миоц. Евр., ныне.

Подотряд *Percesoces* — мел — ныне Евр., Аз., С. Ам., ныне ок.: *Sphyraena* — эоц. — миоц.

Подотряд *Hemibranchii* — мел — ныне Аз., эоц. — ныне Евр., ныне ок.: *Amphisyle* — олиг. Евр., ныне ок., *Siphonota* — миоц. Евр., ныне ок.

Подотряд *Anacanthini* — эоц. — ныне Евр., С. Ам., ныне ок.: *Gadus*, *Merluccius*.

Подотряд *Acanthopterygii* — мел — ныне Евр., Аз., С. Ам., эоц. — ныне Афр., ныне Ю. Ам., ок.: *Beryx* — мел — ныне, *Trigla*, *Serranus* — эоц. — миоц. Евр., ныне, *Lbrodon* — эоц. — плиоц. Евр., *Thynnus* — эоц. — ныне Евр., *Scorpaenidae* — эоц. Евр., ныне, *Coelorhynchus* — эоц. Евр., Афр., *Solea* — миоц. Евр., ныне.

Подкласс *Crossopterygii*

Отряд *Rhipidistia*. Семейство *Osteolepidae* — ?н. дев., с. дев. — карб. Евр., ?н. дев. С. Ам., дев. Ант.: *Osteolepis* — с. дев. Евр., *Megalichthys* — карб. Семейство *Holoptychidae* — в. дев. Евр., С. Ам., Ант.: *Glyptolepis*, *Dendrodus* — Евр., *Holoptychius*. Семейство *Rhizodontidae* — с. дев. — карб. Евр., в. дев. — н. пермь С. Ам.: *Sauripterus*, *Eusthenopteron* — в. дев. С. Ам., *Rhizodus* — карб. — н. пермь С. Ам.

Отряд *Coelacanthini* — в. дев. — мел Евр., карб. — триас С. Ам., н. триас Ю. Афр.: *Diplorcercides* — дев., *Coelacanthus* — карб. — триас, *Wimania*, *Alexia* — триас Евр., *Undina* — юра, *Macropoma* — мел Евр.

Подкласс *Dipnoi*

Семейство *Dipteridae* — с. — в. дев. Евр., С. Ам.: *Dipterus*. Семейство *Ctenodontidae* — в. дев. — пермь Евр., С. Ам.: *Phaneropleuron* — в. дев. Евр., *Scaumanacia* — в. дев. С. Ам., *Ctenodus*, *Sagenodus* — карб. — н. пермь. Семейство *Ceratodontidae* — триас — мел Евр., Аз., Афр., С. Ам., триас — ныне Австр.: *Ceratodus* — триас — мел, *Neoceratodus* — ныне. Семейство *Uronemidae* — карб. — пермь Евр., С. Ам.: *Uronemus* — карб. Семейство *Lepidosirenidae* — трет. — ныне Афр., ныне Ю. Ам.: *Lepidosiren* Ю. Ам., *Protopterus* — Афр.

КЛАСС AMPHIBIA

Отряд *Labyrinthodontia*.

Подотряд *Embolomeri*. Семейство *Otocratiidae* — в. мисс. Евр.: *Otocratia*. Семейство *Palaeogyrimidae* — пенс. Евр.: *Palaeogyrimus*. Семейство *Cricotidae* — мисс. — н. пермь Евр., пенс. — н. пермь С. Ам.: *Anthracosaurus* — мисс., *Eogyrinus* —

пенс. Евр., *Cricotus* — в. пенс. — н. пермь С. Ам., *Diplovertebron* — в. пенс. Евр. Семейство *Pholidogasteridae* — в. мисс. Евр.: *Pholidogaster*. Семейство *Loxommatidae* — мисс. — пенс. Евр., пенс. С. Ам.: *Loxomma* — мисс., *Orthosaurus*, *Varphetes* — пенс.

Подотряд Rhachitomi. Семейство *Eryopidae* — в. пенс. — н. пермь Евр., С. Ам.: *Eryops* — С. Ам. Семейство *Rhinesuchidae* — с. пермь — н. триас Ю. Афр., н. триас Евр.: *Rhinesuchus* — пермь. Семейство *Dissorhophidae* — н. пермь С. Ам.: *Cacops*, *Dissorhophus*. Семейство *Trematopsidae* — н. пермь С. Ам.: *Trematops*. Семейство *Archegosauridae* — н. пермь Евр., С. Ам.: *Archegosaurus* — Евр. Семейство *Trimerorhachidae* — н. пермь С. Ам.: *Trimerorhachis*. Семейство *Micropholidae* — н. триас Ю. Афр.: *Micropholis*. Семейство *Cochliosauridae* — в. пенс. Евр.: *Cochliosaurus*. Семейство *Dvinasauridae* — в. пермь Евр.: *Dvinasaurus*.

Подотряд Stereospondyli. Семейство *Capitosauridae* — триас Евр., Ю. Афр., Австр.: *Capitosaurus* — Евр., Ю. Афр., *Cyclotosaurus*. Семейство *Trematosauridae* — триас Евр., Ю. Афр.: *Trematosaurus* — Евр. Семейство *Metoposauridae* — в. триас Евр., с. — в. триас С. Ам.: *Metoposaurus* — Евр., *Anaschisma* — С. Ам. Семейство *Mastodontosauridae* — триас Евр.: *Mastodontosaurus*. Семейство *Brachyopidae* — триас Евр., Аз., Австр., Ю. Афр.: *Brachyops* — Аз., *Plagiosternum*, *Plagiosaurus* — Евр.

Отряд Lepospondyli.

Подотряд Micramphibia — пенс. Евр., С. Ам.: *Microbrachis* — Евр.

Подотряд Lysorophia — в. мисс. Евр., пенс. — н. пермь С. Ам.: *Adelogyrinus* — в. мисс., *Lysorophus* — н. пермь.

Подотряд Aistopoda. Семейство *Ophiderpetontidae* — ? в. мисс. — пенс. Евр., пенс. С. Ам.: *Ophiderpeton* — пенс. Семейство *Dolichosomidae* — пенс. Евр., С. Ам.: *Dolichosoma* — Евр.

Подотряд Nectridia. Семейство *Urocordylidae* — пенс. Евр., пенс. — н. пермь С. Ам.: *Urocordylus* — Евр., *Sauroplerua* — пенс. С. Ам. Семейство *Ceraterpetontidae* — пенс. Евр., С. Ам.: *Ceraterpeton* — Евр. Семейство *Diploaulidae* — н. пермь С. Ам.: *Diplocaulus*.

Отряд Phyllospondyli. Семейство *Ichthyostegidae* — в. дев. Гренл.: *Ichthyostega*, *Ichthyostegopsis*. Семейство *Colosteidae* — пенс. С. Ам.: *Colosteus*, *Erpetosaurus*. Семейство *Peliontidae* — пенс. Евр., С. Ам.: *Eugyrinus* — Евр., *Pelion* — С. Ам. Семейство *Brachiosauridae* — пенс. — н. пермь Евр.: *Brachiosaurus*. Семейство *Zatrachyidae* — пенс. — н. пермь С. Ам., н. пермь Евр.: *Stegops* — пенс., *Zatrachys* — пермь С. Ам.

Отряд Urodela (Caudata).

Подотряд Cryptobranchioidea. Семейство *Hynobidae* — ныне Аз.: *Hynobius*. Семейство *Cryptobranchidae* — олиг. — миоц. Евр., плиоц. — ныне С. Ам., ныне Аз.: *Megalobatrachus* (*Andrias*) — Евр., Аз., *Cryptobranchus* — ныне С. Ам.

Неопределенного положения: *Hylaebatrachus* — н. мел Евр.

Подотряд Amblystomoidea. Семейство *Amblystomidae* — ныне С. Ам.: *Amblystoma*.

Подотряд Salamandroidea. Семейство *Salamandridae* — олиг. — ныне Евр., ныне Аз., Афр., С. Ам.: *Salamandra* — Евр., *Triturus* — миоц. Евр., ныне. Семейство *Amphiumidae* — ныне С. Ам.: *Amphiuma*. Семейство *Plethodontidae* — ныне С. Ам., Ю. Ам., Евр.: *Plethodon* — С. Ам.

Подотряд Proteida. Семейство *Proteidae* — ныне Евр., С. Ам.: *Proteus* — Евр., *Necturus* — С. Ам.

Подотряд Meantes. Семейство *Sirenidae* — ныне С. Ам.: *Siren*.

Отряд Anura (Salientia).

Подотряд Amphicoela. Семейство *Lipelmidae* — ныне С. Ам., Н. Зел. Таксономическое положение неопределенно: *Montsechobatrachus* — в. юра Евр., *Eobatrachus* — в. юра С. Ам.

Подотряд Opisthocoela. Семейство *Discoglossidae* — олиг. — ныне Евр., ныне Аз.: *Discoglossus* — ? миоц. — ныне. Семейство *Pipidae* — ныне Афр., Ю. Ам.: *Pida* — Ю. Ам.

Подотряд Anomocoela. Семейство *Pelobatidae* — олиг. — ныне Аз., миоц. — ныне Евр., ныне С. Ам.: *Pelobates* — Евр.

Подотряд Procoela. Семейство *Palaeobatrachidae* — ? юра — миоц. Евр.: *Palaeobatrachus* — миоц. Семейство *Bufo* — зоц. — ныне Аз., миоц. — ныне Евр., плеист. — ныне Ю. Ам., ныне С. Ам., Афр., Австр.: *Bufo* — ныне Евр., Аз., Афр., С. и Ю. Ам. Семейство *Brachycephalidae* — ныне Ю. Ам. Семейство *Hylidae* — миоц. — ныне Евр., ныне косм.: *Hyla*.

Подотряд Diplasiocoela. Семейство *Ranidae* — миоц. — ныне Евр., ныне косм.: *Rana*. Семейство *Polypedetidae* — ныне Аз., Афр. Семейство *Breviceptidae* — ныне Аз., Афр., Австр., С. Ам., Ю. Ам.

Отряд Apoda (Gymnophiona) — ныне Аз., Афр., Ю. Ам.: *Ichthyophis* — Аз., *Typhloectes* — Ю. Ам.

КЛАСС REPTILIA

Подкласс Anapsida

Отряд Colylosauria.

Подотряд Seymouriamorpha. Семейство *Seymouriidae* — в. пенс. Евр., н. пермь С. Ам.: *Seymouria* — С. Ам. Семейство *Kotlassiidae* — в. пермь Евр.: *Kotlassia*.

Семейство *Sphenodontidae* — триас Евр., Ю. Афр., в. юрз Евр., С. Ам., ныне Н. Зел.: *Palaeocodon* — Ю. Афр., *Homoiosaurus* — юрз Евр., *Sphenodon* — ныне. Семейство *Champsosauridae* — в. мел — н. эоц. Евр., С. Ам.: *Champsosaurus*.

Отряд Squamata.

Подотряд Lacertilia.

Надсемейство *Kionocrania*. Семейство *Geckonidae* — н. мел Евр., ныне косм.: *Arctosaurus* — н. мел., *Gecko* — ныне. Семейство *Agamidae* — олиг. Евр., плейст. — ныне Австр., ныне Афр.: *Agama* — Евр., Аз., Афр. Семейство *Iguanidae* — эоц. — ныне С. Ам., эоц. Евр., ныне Ю. Ам.: *Iguana*. Семейство *Xantusiidae* — ныне С. Ам.: *Xantusia*. Семейство *Lacertidae* — миоц. — ныне Евр., ныне Аз., Афр.: *Lacerta*. Семейство *Tejidae* — в. мел — ныне С. Ам., ныне Ю. Ам.: *Tupinambis* — ныне. Семейство *Scincidae* — эоц. — ныне Евр., ныне косм.: *Scincus* — Аз., Афр. Семейство *Helodermatidae* — эоц. — ныне С. Ам., эоц. Евр., ныне О.-Инд.: *Heloderma* — ныне С. Ам. Семейство *Anguinidae* — в. юрз — ныне Евр., ныне С. Ам., Ю. Ам., Аз., Афр.: *Euposaurus* — в. юрз., *Anguis* — миоц. — ныне Евр.

Надсемейство *Platynota*. Семейство *Varanidae* — эоц. Евр., С. Ам., плейст. — ныне Аз., Австр., ? миоц. — ныне Афр.: *Saniva* — С. Ам., *Megalania* — плейст. Аз., Австр., *Varanus* — плейст. Аз. — ныне. Семейство *Dolichosauridae* — мел Евр.: *Adriosaurus* — н. мел., *Dolichosaurus* — в. мел. Семейство *Aigialosauridae* — н. мел Евр.: *Aigialosaurus*, *Opetiosaurus*. Семейство *Mosasauroidea* — в. мел Евр., С. Ам., Ю. Афр., Н. Зел.: — *Mosasaurus* — Евр., *Platecarpus*, *Chidastes*, *Tylosaurus* — С. Ам., *Globidens* — С. Ам., Евр.

Надсемейство *Amphisbaenia*. Семейство *Amphistaenidae* — олиг. — ныне С. Ам., ныне Ю. Ам., Афр., Аз., Евр.: *Rhineura* — олиг.

Надсемейство *Rhoptoglossa*. Семейство *Chamaeleontidae* — оц. С. Ам., Евр., ныне Афр., Аз.: *Prochamaleo* — эоц., *Chamaeleo* — ныне.

Подотряд *Ophidia*. Семейство *Typhlopidae* — миоц. С. Ам., ныне Ю. Ам., Афр., Аз., Австр.: *Typhlops* — ныне. Семейство *Paleophidae* — в. мел — эоц. Евр., эоц. С. Ам. *Paleophis* — эоц. Семейство *Boidae* — в. мел — ныне Ю. Ам., эоц. — ныне С. Ам., Евр., плиоц. — ныне Аз., ныне Афр.: *Python* — плиоц. Аз., ныне Афр., Аз., Австр., *Boa* — ныне Ю. Ам.: Семейство *Viperidae* — в. мел — ныне С. Ам., миоц. — ныне Евр., ныне Аз., Афр., Ю. Ам.: *Crotalus* — плейст. — ныне С. Ам., *Vipera* — миоц. — ныне Евр., ныне Аз., Афр. Семейство *Elapidae* — трет. Евр., ныне Аз., Афр., Австр., С. Ам.: Ю. Ам.: *Naja* — ныне Аз., Афр. Семейство *Colubridae* — эоц. — ныне Евр., С. Ам., ныне косм.: *Coluber* — плейст. — ныне Евр., С. Ам.

Подкласс Archosauria

Отряд Thecodontia.

Подотряд *Pseudosuchia*. Семейство *Ornithosuchidae* — триас Евр., Ю. Афр., *Euparkeria* — н. триас Ю. Афр., *Ornithosuchus*, *Scleromochlus* — с. триас Евр., *Saltoposuchus* — н. триас Евр. Семейство *Aelosauridae* — в. триас Евр., С. Ам.: *Aelosaurus* — Евр., *Stegomus* — С. Ам. Семейство *Herpetosuchidae* — с. триас Евр., в. триас Ю. Афр., С. Ам.: *Herpetosuchus* — Евр., *Sphenosuchus*, *Notochampsa* — Ю. Афр.

Подотряд *Phytosauria*. Семейство *Stagonolepidae* — с. триас Евр.: *Stagonolepis*. Семейство *Phytosauridae* — триас Евр., Аз., С. Ам.: *Phytosaurus* — Евр., *Machaeoroprosopus*, *Rutiodon*, *Mystriosuchus*, *Palaeorhinus* — С. Ам. Семейство *Desmatosuchidae* — в. триас С. Ам.: *Desmatosuchus*. Семейство *Erythrosuchidae* — н. триас Ю. Афр.: *Erythrosuchus*.

Отряд *Crocodylia*. Семейство *Teleosauridae* — н. — с. юрз Евр., юрз Мал., ? эоц. Афр.: *Teleosaurus* — Евр., *Steneosaurus* — юрз. Семейство *Metriorhynchidae* — с. — в. юрз Евр., в. юрз Ю. Ам., С. Ам.: *Metriorhynchus* — Евр., Ю. Ам., *Geosaurus* — Евр. Семейство *Atoposauridae* — в. юрз Евр.: *Atoposaurus*, *Alligatorium*, *Alligatorellus*. Семейство *Goniopholidae* — с. юрз — мел Евр., мел С. Ам., Ю. Ам.: *Pholidosaurus* — в. юрз — н. мел Евр., *Goniopholis* — мел Евр. Семейство *Crocodylidae* — в. мел. — ныне С. Ам., мел — миоц. Евр., трет. — ныне Ю. Ам., Афр., Аз.: *Hylaeochampsa* — н. мел Евр., *Allognathosuchus* — палеоц. — олиг. С. Ам., *Alligator* — миоц. — ныне С. Ам., ныне Аз., *Crocodylus* — трет. Евр., трет. — ныне Афр., Аз., трет. С. Ам., ныне Ю. Ам.

Отряд Pterosauria.

Подотряд *Rhamphorhynchoidea* — юрз Евр.: *Dimorphodon*, *Rhamphorhynchus*, *Campylorhynchus*.

Подотряд *Pterodactyloidea*. Семейство *Pterodactylidae* — в. юрз Евр., Афр.: *Pterodactylus*, *Ornithodesmus*, *Ctenochasma* Евр. Семейство *Ornithocheiridae* — н. мел. Евр.: *Ornithocheirus*. Семейство *Pteranodontidae* — в. мел. Евр., С. Ам.: *Pteranodon*, *Nyctosaurus* С. Ам., *Ornithostoma* — Евр.

Отряд Saurischia

Подотряд *Theropoda*. Семейство *Hallopodidae* — в. триас С. Ам. Евр.: *Hallopus* — С. Ам., *Procompsognathus* — Евр. Семейство *Podokesauridae* — триас Евр., С. Ам.: *Podokesaurus* — С. Ам.: *Saltopus* — Евр. Семейство *Coeluridae* — в. юрз — н. мел Евр., С. Ам., мел Аз., Ю. Ам.: *Compsognathus* — в. юрз Евр. *Ornitholestes* — в. юрз С. Ам., *Velociraptor* — Аз. Семейство *Ornithomimidae* — в. юрз Афр., мел С. Ам., Аз.: *Struthiomimus*, *Ornithomimus* — С. Ам., *Oviraptor* — Аз. Семейство

Zanclodontidae — триас Евр.: *Zanclodon*. Семейство *Megalosauridae* — юра — н мел Евр., С. Ам., юра Афр.: *Allosaurus*, *Ceratosaurus* — в. юра С. Ам., *Megalosaurus* — Евр. Семейство *Deinodontidae* — в. мел С. Ам., Евр., Аз., Ю. Ам.: *Tyrannosaurus*, *Deinodon* (*Gorgosaurus*) — С. Ам. Семейство *Spinosauridae* — в. мел Афр.: *Spinosaurus*. Семейство *Thecodontosauridae* — в. триас Евр., Ю. Афр., Аз., Австр., С. Ам.: *Anchisaurus* — С. Ам., *Thecodontosaurus*. Семейство *Plateosauridae* — в. триас Евр., Ю. Афр.: *Plateosaurus* — Евр., *Melanorosaurus* — Ю. Афр.

Подотряд *Sauropoda*. Семейство *Cetiosauridae* — с. юра — н. мел Евр., н. юра Австр., с. юра Мад., в. юра Афр., в. юра — н. мел С. Ам.: *Cetiosaurus* — Евр., *Brachiosaurus* — С. Ам., Афр. Семейство *Camarasauridae* — в. юра С. Ам., Афр., н. мел Аз.: *Camarasaurus*, *Brontosaurus*, *Morosaurus* — С. Ам. Семейство *Diplodocidae* — в. юра С. Ам.: *Diplodocus*. Семейство *Titanosauridae* — мел Евр., в. мел Аз., Австр., Мад., Ю. Ам., С. Ам.: *Titanosaurus* — Евр., Аз., Австр., Мад., Ю. Ам.

Отряд *Ornithischia*.

Подотряд *Ornithopoda*. Семейство *Hypsilophodontidae* — ? в. триас, в. юра — в. мел С. Ам., в. триас Ю. Афр., н. мел Евр.: *Nannosaurus* — в. триас С. Ам., *Laosaurus* — в. юра С. Ам., *Hypsilophodon* — н. мел Евр., *Thescelosaurus* — в. мел С. Ам. Семейство *Iguanodontidae* — в. юра — н. мел С. Ам., в. юра — в. мел Евр., в. юра Афр., Ю. Ам.: *Campiosaurus* — в. юра — н. мел Евр., С. Ам., *Iguanodon* — н. мел. Евр. Семейство *Trachodontidae* — в. мел С. Ам., Евр., Аз., Ю. Ам.: *Trachodon*, *Mandschuosaurus*, *Edmontosaurus*, *Parasaurolophus*, *Saurolophus*, *Corythosaurus*, *Lambeosaurus*, *Hypacrosaurus* — С. Ам. Семейство *Psittacosauridae* — мел Аз.: *Psittacosaurus*, *Protiguanodon*.

Подотряд *Stegosauria*. Семейство *Scelidosauridae* — н. юра Евр.: *Scelidosaurus*. Семейство *Stegosauridae* — с. юра — н. мел Евр., в. юра С. Ам., Афр.: *Stegosaurus* — С. Ам., *Omosaurus* — Евр., *Kentruosaurus* — Афр.

Подотряд *Ankylosauria*. Семейство *Troodontidae* — в. мел С. Ам.: *Troodon*. Семейство *Acanthopholidae* — мел Евр., Ю. Ам.: *Acanthopholis*, *Struthiosaurus* — в. мел. Евр. Семейство *Nodosauridae* — мел С. Ам., Евр.: *Polacanthus* — н. мел Евр., *Ankylosaurus*, *Nodosaurus*, *Palaeoscincus* — С. Ам.

Подотряд *Ceratopsia*. Семейство *Protoceratopsidae* — в. мел Аз., С. Ам.: *Protoceratops* — Аз., *Leptoceratops* — С. Ам. Семейство *Ceratopsidae* — в. мел С. Ам.: *Brachyceratops*, *Triceratops*, *Torosaurus*, *Monoclonius*.

Подкласс *Synapsida*

Отряд *Pelycosauria*. Семейство *Poliosauridae* — в. пенс. — н. пермь С. Ам., н. пермь Евр.: *Varanops*, *Varanosaurus*, *Mycterosaurus* — н. пермь С. Ам., *Palaeohatteria* — н. пермь Евр. Семейство *Ophiacodontidae* — в. пенс. — н. пермь С. Ам.: *Ophiacodon*, *Theropleura*. Семейство *Sphenacodontidae* — в. пенс. — н. пермь С. Ам., н. пермь Евр., *Sphenacodon*, *Dimetrodon* С. Ам., *Pantelosaurus* — Евр. Семейство *Edaphosauridae* — в. пенс. — н. пермь С. Ам., н. пермь Евр.: *Edaphosaurus*, *Naosaurus*. Семейство *Caseidae* — н. пермь С. Ам.: *Casea*.

Отряд *Therapsida*.

Подотряд *Anningiamorpha* — с. пермь Ю. Афр.: *Anningia*.

Подотряд *Dromasauria*. Семейство *Galechiridae* — с. пермь Ю. Афр.: *Galechirus*, *Galepus*. Семейство *Galeopidae* — с. пермь Ю. Афр.: *Galeops*.

Подотряд *Dinocephalia*. Семейство *Deuterosauridae* — с. пермь Евр.: *Deuterosaurus*. Семейство *Tarinocephalidae* — с. пермь Ю. Афр.: *Moschops*, *Delphinognathus*, *Tarinocephalus*. Семейство *Titanosuchidae* — с. пермь Ю. Афр.: *Jonkeria*, *Titanosuchus*, *Dinophoneus*. Семейство *Burnetidae* — с. — в. пермь Ю. Афр.: *Burnetia* — в. пермь.

Подотряд *Dicynodontia* — с. пермь — н. триас Ю. Афр., в. пермь Евр., триас Аз., С. Ам.: *Dicynodon* — пермь Ю. Афр., Евр., *Cisticephalus*, *Endothiodon*, *Lystrosaurus* — в. пермь Ю. Афр., *Kannemeyeria* — н. триас Ю. Афр.

Подотряд *Theriodontia*.

Инфраотряд *Gorgonopsia* — с. — в. пермь Ю. Афр., в. пермь Евр.: *Cynarioides*, *Lycanops*, *Scymnognathus* — Ю. Афр.

Инфраотряд *Cynodontia* — в. пермь — н. триас Ю. Афр., в. пермь Евр., н. триас Ю. Ам.: *Thrinaxodon* — в. пермь Ю. Афр., *Gomphognathus*, *Cynognathus*, *Cynidiognathus*, *Diademodon* — н. триас Ю. Афр.

Инфраотряд *Therocephalia* — с. — в. пермь Ю. Афр.: *Scymnosaurus*, *Lycosuchus*, *Scylacosaurus*, *Scaloposaurus*, *Whaitsia*.

Инфраотряд *Bauriamorpha* — н. триас Ю. Афр.: *Bauria*, *Sesamodon*, *Microgomphodon*.

Подотряд *Ictidosauria* — в. триас Ю. Афр.: *Karroomys*.

Подотряд *Protodonta* — в. триас С. Ам.: *Dromatherium*, *Microonodon*.

КЛАСС *AVES*

Подкласс *Palaeornithes*

Отряд *Archaeopterygia* — в. юра Евр.: *Archaeopteryx*, *Archaeornis*.

Подкласс *Neornithes*

Надотряд *Odontognathae*. **Отряд *Ichthyornithiformes*** — в. мел С. Ам.: *Ichthyornis*.

- Отряд Hesperornithiformes* — в. мел С. Ам.: *Hesperornis*.
- Надотряд Palaeognathae.** *Отряд Struthioniformes* — миоц. — ныне Ю. Ам.: *Rhynchotus* — ныне. *Отряд Struthioniformes* — плиоц. — плейст. Евр., Аз., ныне Афр.: *Struthio*. *Отряд Rheiformes* — плейст. — ныне Ю. Ам.: *Rhea*. *Отряд Casuariiformes* — плейст. — ныне Австр., ?плиоц. Аз.: *Casuarius*, *Dromaeus* — Австр. *Отряд Aepyornithiformes* — ?зоц. Афр., плейст. Мад., *Stromeria* — зоц. *Aepyornis* — Мад. *Отряд Dinornithiformes* — плейст. Н. Зел.: *Dinornis*. *Отряд Apterygiformes* — плейст. — ныне Н. Зел., плейст. Австр., *Apteryx* — Н. Зел.
- Надотряд Neognathae.** *Отряд Sphenisciformes* — олиг. Н. Зел., остров Сеймур, олиг. — миоц. Ю. Ам., ныне ок.: *Cladornis* — олиг. Ю. Ам. *Отряд Columbiformes* — зоц. — ныне Евр., олиг. — ныне С. Ам., ныне косм. *Отряд Procelariiformes* — ?зоц. Афр., олиг. — ныне Евр., миоц. — ныне С. Ам., плейст. Австр., Н. Зел., ныне ок. *Отряд Pelicaniformes* — зоц. — ныне Евр., С. Ам., миоц. — ныне Ю. Ам., плиоц. — ныне Аз., плейст. Австр., ныне косм.: *Cyphornis* — зоц. С. Ам., *Peladornis* — миоц. Евр. *Отряд Ciconiiformes* — ? в. мел Евр., эоц. — ныне Евр., С. Ам., миоц. — ныне Ю. Ам., плиоц. — ныне Аз., ныне косм.: *Odontopteryx* — зоц. Евр. *Отряд Anseriformes* — зоц. — ныне Евр., миоц. — ныне С. Ам., Ю. Ам., плейст., Австр., Н. Зел., ныне косм.: ?*Gastornis* — зоц. Евр. *Отряд Falconiformes* — зоц. — ныне Евр., С. Ам., миоц. — ныне Ю. Ам., плейст. Австр., Н. Зел., ныне косм. *Отряд Galliformes* — зоц. — ныне Евр., С. Ам., миоц. — ныне Ю. Ам., плейст. Австр., ныне косм.: *Palaeortyx* — зоц. — миоц. Евр., *Gallinuloides* — зоц. С. Ам. *Отряд Gruiformes* — ? в. мел С. Ам., эоц. — ныне С. Ам. Евр., олиг. — ныне Ю. Ам., плейст. Австр., Н. Зел., ныне косм.: *Phororhacos*, *Pelycornis* — миоц. Ю. Ам., *Diatrypa* — зоц. С. Ам. *Отряд Charadriiformes* — ? мел С. Ам., эоц. — ныне Евр., С. Ам., миоц. — ныне Ю. Ам., плейст. Австр., ныне косм. *Отряд Columbiformes* — зоц. — ныне Евр., плейст. Австр., ныне косм.: *Didus* — плейст. — ныне (вымерший) остров Маврикия. *Отряд Cuculiformes* — олиг. — ныне Евр., ныне косм. *Отряд Psittaciformes* — ?олиг. Евр., плейст. — ныне Ю. Ам., Афр. *Отряд Coraciiformes* — зоц. — ныне Евр., С. Ам., ныне косм. *Отряд Passeriformes* — зоц. — ныне Евр., С. Ам.: *Palaeospiza* — зоц. С. Ам.

КЛАСС MAMMALIA

Подкласс Prototheria

- Отряд Monotremata.* Семейство *Ornithorhynchidae* — плейст. — ныне Австр.: *Ornithorhynchus*. Семейство *Echidnidae* — плейст. — ныне Австр.: *Echidna*.

Подкласс Allotheria

Отряд Multituberculata.

Подотряд Tritylodontoidea. Семейство *Tritylodontidae* — в. триас. — с. юра Евр., в. триас Ю. Афр.: *Tritylodon* — Ю. Афр.

Подотряд Plagiaulacoidea. Семейство *Plagiulacidae* — в. юра — в. мел Евр., в. юрз С. Ам.: *Plagiulax*. Семейство *Ptilodontidae* — в. мел — палеоц. Евр., в. мел — в. эоц. С. Ам., в. мел Аз.: *Ptilodus* — в. мел — палеоц. С. Ам., *Eucosmodon* — палеоц. — н. эоц. С. Ам. Семейство *Taeniolabidae* — палеоц. С. Ам., Аз.: *Taeniolabis (Polymastodon)* — С. Ам.

Подкласс Trituberculata

Отряд Pantotheria. Семейство *Amphitheriidae* — с. юра Евр.: *Amphitherium*. Семейство *Paurodontidae* — в. юра Евр., С. Ам., Афр.: *Paurodon*. Семейство *Dryolestidae* — в. юра Евр., С. Ам.: *Dryolestes*, *Melanodon* — С. Ам. Семейство *Docodontidae* — в. юра Евр., С. Ам.: *Docodon*.

Отряд Symmetrodonta. Семейство *Spalacotheriidae* — в. юра Евр., С. Ам.: *Spalacotherium* — Евр. Семейство *Amphidontidae* — в. юра С. Ам.: *Amphidon*, *Eurylambda*.

Отряд Triconodonta (подкласс не установлен). Семейство *Triconodontidae* — с. юра — в. юра Евр., в. юра С. Ам.: *Priacodon* — С. Ам., *Triconodon*.

Подкласс Didelphia (Metatheria)

Отряд Marsupialia.

Подотряд Polyprotodontia. Семейство *Didelphiidae* — в. мел — зоц. миоц. — ныне С. Ам., палеоц. — миоц. Евр., зоц. — ныне Ю. Ам.: *Eodelphys* — в. мел *Didelphys* — зоц. — ныне. Семейство *Borhyaenidae* — зоц. — плиоц. Ю. Ам.: *Prothylacinus*, *Borhyaena* — миоц. Семейство *Dasyuridae* — плейст. — ныне Австр.: *Dasyurus*, *Thylacinus*. Семейство *Notoryctidae* — ныне Австр.: *Notoryctes*. Семейство *Peramelidae* — плейст. — ныне Австр.: *Perameles*.

Подотряд Caenolestidea. Семейство *Caenolestidae* — зоц. — ныне Ю. Ам.: *Abderites* — миоц., *Caenolestes* — ныне. Семейство *Polydolopidae* — зоц. Ю. Ам.: *Polydolops*.

Подотряд *Diprotodontia*. Семейство *Phalangeridae* — плиоц. — ныне Австр. *W. nyrdia* — плиоц., *Phalanger* — глейст. — ныне. Семейство *Phascologomidae* — плейст. — ныне Австр.: *Thylacoleo* — плейст., *Phascalomys*. Семейство *Macropodidae* — плейст. — ныне Австр.: *Macropus*. Семейство *Diprotodontidae* — плейст. Австр.: *Diprotodon*, *Nototherium*.

Подкласс *Monodelphia (Placentalia)*

Отряд *Insectivora*.

Подотряд *Deltatheridioides*. Семейство *Deltatheridiidae* — в. мел. Аз., н. эоц. С. Ам.: *Deltatheridium* — мел., *Didelphodus* — эоц.

Подотряд *Zalambdodonta*. Семейство *Centetidae* — палеоц. — олиг. С. Ам., плейст. — ныне Мад., ныне Афр.: *Palaeocrytes* — палеоц., *Apternodus* — олиг., *Centetes* — ныне Мад., *Potomogale* — Афр. Семейство *Solenodontidae* — плейст. — ныне В.-Инд.: *Solenodon*. Семейство *Chrysochloridae* — ныне Афр.: *Chrysochloris*.

Подотряд *Erinaceomorpha*. Семейство *Zalambdalestidae* — в. мел. Аз.: *Zalambdalestes*. Семейство *Leptictidae* — в. мел. — олиг. С. Ам., палеоц. — олиг. Аз.: *Diacodon* — эоц. С. Ам., *Leptictis* — олиг. С. Ам. Семейство *Erinaceidae* — эоц. — ныне Евр., олиг. — плиоц. С. Ам., олиг. — ныне Аз., ныне Афр.: *Erinaceus* — олиг. — ныне Евр., плиоц. — ныне Аз., ныне Афр., *Gymnura* — ныне Аз. Семейство *Dimylidae* — олиг. — миоц. Евр.: *Dimylus*.

Подотряд *Soricomorpha*. Семейство *Soricidae* — олиг. — ныне Евр., С. Ам., ныне Аз., Афр.: *Protosorex* — олиг. С. Ам., *Sorex* — олиг. — ныне Евр., плейст. — ныне С. Ам. Семейство *Talpidae* — эоц. — ныне Евр., олиг. — ныне С. Ам., ныне Аз.: *Talpa* — олиг. — ныне Евр., *Proscalops* — олиг. С. Ам. Семейство *Nyctitheriidae* — палеоц. — эоц. С. Ам., эоц. Евр.: *Nyctitherium* — эоц. С. Ам.

Подотряд *Menotyphla*. Семейство *Anagalidae* — олиг. Аз.: *Anagale*. Семейство *Tupaidae* — ? эоц. С. Ам., ныне О.-Инд.: *Tupaia* — ныне. Семейство *Macroscelididae* — ныне Афр.: *Macroscelides*.

Подотряд не установлен. Семейство *Mixodectidae* — палеоц. — эоц. С. Ам.: *Mixodectes* — палеоц. Семейство *Pantolestidae* — палеоц. — эоц. С. Ам., н. эоц. Евр.: *Pantolestes* — эоц. С. Ам. Семейство *Apheliscidae* — н. эоц. С. Ам.: *Apheliscus*.

Отряд *Dermoptera*. Семейство *Galeopithecidae* — ныне Аз.: *Galeopithecus*. Семейство *Plagiomenidae* — палеоц. — эоц. С. Ам.: *Plagiomena*.

Отряд *Chiroptera*.

Подотряд *Megachiroptera*. Семейство *Pteropodidae* — олиг. Евр., ныне Ю. Ам., Афр., Аз., Австр.: *Archaeopteronus* — олиг.

Подотряд *Microchiroptera*. Семейство *Emballonuridae* — олиг. Евр., ныне Ю. Ам., Афр., Аз., Австр.: *Vespertiliavus* — олиг. Семейство *Rhinolophidae* — эоц. — ныне Евр., плейст. — ныне Аз., ныне Ю. Ам., Афр., Австр.: *Pseudorhinolophus* — эоц. — миоц. Евр., *Rhinolophus* — эоц. — ныне Евр., *Palaeonycteris* — миоц. Евр. Семейство *Phyllostomatidae* — палеоц. С. Ам., олиг. Афр., плейст. — ныне Ю. Ам.: *Zanycteris* — палеоц. Семейство *Vespertilionidae* — олиг. — ныне Евр., плейст. — ныне С. Ам., Ю. Ам., ныне Аз., Афр., Австр.: *Nyctinomus* — миоц. — ныне Евр., ныне космоц. Семейство *Notalidae* — ныне Ю. Ам., Мад. Семейство *Archaeonycteridae* — с. эоц. Евр.: *Archaeonycteris*. Семейство *Palaeochiropterygidae* — с. эоц. Евр.: *Palaeochiropteryx*.

Отряд *Tillodontia*. Семейство *Esthonychidae* — н. эоц. Евр., С. Ам.: *Esthonyx*. Семейство *Tillotheriidae* — с. — в. эоц. С. Ам.: *Tillotherium*.

Отряд *Taeniodonta*. Семейство *Stylinodontidae* — палеоц. — эоц. С. Ам.: *Conoryctes*, *Onychodectes*, *Psittacotherium* — палеоц., *Camalodon* — н. эоц., *Stylinodon* — с. эоц.

Отряд *Carnivora*.

Подотряд *Creodonta*.

Инфраотряд *Procyonidi*. Семейство *Arctocyonidae* — палеоц. — н. эоц. С. Ам., Евр., палеоц. Аз.: *Oxyclaemus*, *Claenodon* — палеоц. С. Ам., *Arctocyon* — палеоц. Евр.

Инфраотряд *Acreodi*. Семейство *Mesonychidae* — палеоц. — эоц. С. Ам., Евр., эоц. — олиг. Аз.: *Trisodon* — палеоц. С. Ам., *Dissacus* — в. палеоц. — н. эоц., *Pachyaena* — н. эоц. С. Ам., *Mesonyx* — с. эоц. С. Ам., *Synoplotherium* — в. эоц. С. Ам., *Andrewsarchus* — н. олиг. Аз.

Инфраотряд *Pseudocryonidi*. Семейство *Oxyaenidae* — эоц. С. Ам., Евр.: *Oxyaena*, *Palaeonictis* — н. эоц. С. Ам., Евр., *Patriofelis*, *Thinoscyon* — с. эоц. С. Ам., *Limpocyon* — с. — в. эоц. С. Ам. Семейство *Hyaenodontidae* — эоц. — олиг. Евр., С. Ам., ? палеоц., эоц. — н. миоц. Аз., олиг. — н. миоц. Афр.: *Sinora* — н. — с. эоц. С. Ам., с. эоц. Евр., *Tritemnodon* — с. эоц. С. Ам., *Pterodon*, *Apterodon* — в. эоц. — олиг. Евр., олиг. — миоц. Афр., *Hyaenodon* — олиг. С. Ам. Евр.

Инфраотряд *Eucrodi*. Семейство *Miacidae* — эоц. Евр., С. Ам.: *Didymictis*, *Viverravus* — н. эоц. С. Ам., *Miacis*, *Uintacyon*, *Vulpavus* — С. Ам.

Подотряд *Fissipedia*.

Инфраотряд *Arctoidea*. Семейство *Canidae* — в. эоц. — ныне С. Ам., Евр., олиг. — ныне Аз., плейст. — ныне Афр., Аз., Австр., ныне Ю. Ам.: *Procyonictis* — в. эоц. С. Ам., *Cynodictis* — олиг. Евр., С. Ам., *Daphoenus* — олиг. С. Ам., *Temnocyon*, *Cynodesmus*, *Daphnocnodon* — н. миоц. С. Ам., *Amplicyon* — в. олиг. — миоц. Евр., миоц. С. Ам., *Tomarctus (Tephrocyon)* — миоц. — плиоц. С. Ам., *Borophagus*, *Plio-*

суон — плиоц. С. Ам., *Dinosуон* — плиоц. Евр., *Hyаenognathus* — плейст. С. Ам., *Canis* — плейст. — ныне косм., *Vulpes* — плейст. — ныне Евр., ныне Аз., Афр., С. Ам., *Суон* — плейст. Евр., ныне Аз., *Otocуон* — ныне Афр. Семейство *Procyonidae* — миоц. — ныне С. Ам., плиоц. Евр., плиоц. — ныне Ю. Ам., плейст. — ныне Аз., *Phlaосуон*, *Alletосуон* — миоц. С. Ам., *Procyon* — плейст. — ныне С. Ам., Ю. Ам., *Ailurus* — ныне Аз. Семейство *Ursidae* — плиоц. — ныне Евр., Аз., С. Ам., плейст. — ныне Ю. Ам.: *Ursavus* — миоц. Евр., *Hemicyon* — миоц. Евр., С. Ам., *Hyаenarctus* — в. миоц. — плиоц. Евр., Аз., *Ailuropus* — плейст. — ныне Аз., *Arctotherium* — плейст. С. Ам., Ю. Ам., *Ursus* — плейст. — ныне Евр., Аз., Афр., С. Ам., *Tremarctos* — ныне Ю. Ам. Семейство *Mustelidae* — олиг. — ныне Евр., Аз., С. Ам., плиоц. — ныне Афр., плейст. — ныне Ю. Ам.: *Bunaelurus*, *Oligobunis* — олиг. С. Ам., *Plesictis* — олиг. Евр., *Potamotheium* — олиг. — миоц. Евр., *Megalictis* — миоц. С. Ам., *Gulo* — плейст. Евр., ныне С. Ам., Аз., *Mellivora* — глиоц. — ныне Аз., ныне Афр., *Mustela* — миоц. — ныне Евр., Аз., С. Ам., *Taridea* — плейст. — ныне С. Ам., *Mephitis* — плейст. — ныне С. Ам., *Lutra* — миоц. — ныне Евр., С. Ам., плиоц. — ныне Аз., ныне Ю. Ам., Афр.

Инфраотряд *Aeluroidea*. Семейство *Viverridae* — ?олиг. — миоц. — ныне Евр., плиоц. — ныне Аз., ныне Афр.: *Progenetta* — миоц. Евр., *Viverra* — миоц. Евр., ныне Аз., Афр., *Herpestes* — миоц. — ныне Евр., плиоц. — ныне Афр. ныне Аз., *Cryptoprocta* — ныне Мад., *Proteles* — ныне Афр. Семейство *Hyаenidae* — плиоц. — плейст. Евр., плиоц. — ныне Аз. Афр.: *Ictitherium* — плиоц. Аз., *Hyаena* — плиоц. — ныне Афр., Аз., плейст. Евр. Семейство *Felidae* — олиг. — ныне Евр., С. Ам., миоц. — ныне Афр., Аз., плейст. — ныне Ю. Ам.: *Dimictis*, *Hoplophonus* — олиг. С. Ам., *Pseudaelurus* — миоц. Евр., Афр., С. Ам., *Metailurus* — плиоц. Евр., Аз., *Machairodus* — плиоц. — плейст. Евр., плиоц. Аз., *Smilodon* — плейст. С. Ам., Ю. Ам., *Felis* — плиоц. — ныне Евр., Аз., С. Ам., плейст. — ныне Ю. Ам., Афр.

Подотряд *Pinnipedia*. Семейство *Otariidae* — миоц. — ныне С. Ам., Ю. Ам., плейст. — ныне Австр.: *Allodesmus* — миоц. С. Ам., *Otaria* — плейст. — ныне Ю. Ам. Семейство *Odobenidae* — плиоц. — ныне Евр., плейст. — ныне С. Ам., *Progomarus* — плиоц. С. Ам., *Odobenus* — плиоц. Евр., плейст. — ныне С. Ам. Семейство *Phocidae* — миоц. — ныне Евр., С. Ам., плиоц. Афр., ныне ок.: *Phoca*.

Отряд *Condylarthra*. Семейство *Meniscotheriidae* — палеоц. — н. эоц. С. Ам., палеоц. Евр.: *Meniscotherium* — С. Ам., *Pleuraspidotherium* — Евр. Семейство *Phenacodontidae* — палеоц. — н. эоц. С. Ам., н. эоц. Евр.: *Tetraclaenodon* (*Euprotogonia*) — палеоц. *Ectocion*, *Phenacodus* — н. эоц. Семейство *Hyopsodontidae* — палеоц. — эоц. С. Ам. *Mioclaenus* — палеоц., *Hyopsodus* — эоц.

Отряд *Litopterna*. Семейство *Didolodontidae* — эоц. — олиг. Ю. Ам.: *Didolodus* — эоц. Семейство *Protheriidae* — олиг. — плиоц. Ю. Ам.: *Thoatherium* — миоц., *Diadaphorus* — миоц. Семейство *Macrauchenidae* — олиг. — плейст. Ю. Ам., *Protheosodon* — олиг., *Theosodon* — миоц., *Macrauchenia* — плейст.

Отряд *Amblypoda*. Семейство *Pantolambidae* — палеоц. С. Ам.: *Pantolambda*. Семейство *Periptychidae* — палеоц. С. Ам., *Periptychus*. Семейство *Coryphodontidae* — палеоц. — н. эоц. С. Ам., эоц. Евр., Аз.: *Coryphodon* — н. эоц. С. Ам., Евр., *Eudinoceras* — в. эоц. Аз. Семейство *Uintatheridae* — в. палеоц. — эоц. С. Ам., эоц. Евр., Аз.: *Uintatherium*, *Loxolophodon* — эоц. С. Ам.

Отряд *Notoungulata*.

Подотряд *Entylonychia*. Семейство *Arctostylopidae* — палеоц. Аз., н. эоц. С. Ам.: *Palaeostylops* — Аз., *Arctostylops* — С. Ам. Семейство *Notostylopidae* — эоц. Ю. Ам.: *Notostylops*. Семейство *Isotemnidae* — эоц. — олиг. Ю. Ам.: *Isotemnus*, *Pleurostylydon* — эоц. Семейство *Homalodontotheriidae* — эоц. — миоц. Ю. Ам.: *Homalodontotherium* — миоц.

Подотряд *Typotheria*. Семейство *Notopithecidae* — эоц. — олиг. Ю. Ам.: *Notopithecus*, *Oldfieldthomasia* — эоц. Семейство *Archaeopithecidae* — эоц. Ю. Ам., *Archaeopithecus*. Семейство *Archaeohyracidae* — олиг. Ю. Ам.: *Archaeohyrax*. Семейство *Typotheriidae* — олиг. — плейст. Ю. Ам.: *Typotherium* — плейст. Семейство *Hegetotheriidae* — олиг. — миоц. Ю. Ам.: *Hegetotherium* — миоц., *Pachyrhynchus* — плейст. Семейство *Interatheriidae* — олиг. — плейст. Ю. Ам.: *Protypotherium* — миоц., *Interatherium* — миоц. — плиоц.

Подотряд *Toxodontia*. Семейство *Toxodontidae* — олиг. — плейст. Ю. Ам.: *Proadimotherium* — олиг., *Adimotherium*, *Nesodon* — миоц., *Toxodon* — плиоц. — плейст. Семейство *Notohippidae* — олиг. — миоц. Ю. Ам.: *Notohippus* — олиг. Семейство *Leoniniidae* — олиг. — миоц. Ю. Ам., *Leontinia* — олиг.

Отряд *Astropotheria*. Семейство *Trigonostylopidae* — эоц. — олиг. Ю. Ам.: *Trigonostylops* — эоц. Семейство *Astrapotheriidae* — эоц. — миоц. Ю. Ам.: *Albertogaudrya* — эоц., *Astrapotherium* — миоц.

Отряд *Pyrotheria*. Семейство *Pyrotheriidae* — эоц. — олиг. Ю. Ам.: *Carolozittelia* — эоц., *Pyrotherium* — олиг.

Отряд *Perissodactyla*.

Подотряд *Equioidea*. Семейство *Equidae* — эоц. — плейст. С. Ам., эоц., миоц. — ныне Евр., плиоц. — ныне Аз., Афр., плейст. Ю. Ам.: *Hyracotherium* — в. эоц. Евр., *Eohippus* — н. эоц. С. Ам., *Orohippus* — с. эоц. С. Ам., *Epihippus* — в. эоц. С. Ам., *Mesohippus* — олиг. С. Ам., *Anchitherium* — миоц. С. Ам., Евр., *Parahippus* — миоц. С. Ам., *Hurohippus* — в. миоц. — плиоц. С. Ам., Аз., *Merychippus* — в. миоц. —

плиоц. С. Ам., *Hipparion* — в. миоц. — плиоц. С. Ам., в. миоц. — н. плейст. Евр., Аз., *Pliohippus*, *Plesippus* — плиоц. С. Ам., *Hippidium*, *Onohippidium* — плейст. Ю. Ам., *Equus* — плейст. — ныне. Семейство *Palaeotheriidae* — зоц. — олиг. Евр., зоц. Аз.; *Propalaeotherium*, *Paloplotherium* — зоц. Евр., *Palaeotherium* — зоц. — олиг. Евр.

Подотряд Tapiroidea. Семейство *Tapiridae* — зоц. — плейст. С. Ам., олиг. — плиоц. Евр., плейст. — ныне Ю. Ам., Аз.: *Homogalax* (*Systemodon*) — зоц., *Tapirus* — олиг. — ныне. Семейство *Lophiodontidae* — зоц. С. Ам., Аз., Евр.: *Lophiodon* — Евр. Семейство *Helatellidae* — зоц. — олиг. Евр., С. Ам., Аз.: *Heptodon*, *Helatelles* — зоц. С. Ам., *Colodon* — олиг. С. Ам.

Подотряд Rhinocerotidea. Семейство *Hyracodontidae* — зоц. — олиг. С. Ам., Аз.: *Hyrachyus* — зоц. С. Ам., *Hyracodon* — олиг. С. Ам. Семейство *Amyrnodontidae* — зоц. — олиг. С. Ам., Аз., олиг. Евр.: *Amyrnodon* — в. зоц. С. Ам., *Metamyrnodon* — олиг. С. Ам., *Cadurcotherium* — олиг. Евр. Семейство *Rhinocerotidae* — олиг. — ныне Аз., олиг. — плиоц. С. Ам., зоц. — плейст. Евр., миоц. — ныне Афр.: *Prothyracodon* — зоц. Евр., С. Ам., *Trigonias*, *Caenopus* — олиг. С. Ам., Евр., *Diceratherium* — в. олиг. — миоц. С. Ам., миоц. Евр., плиоц. Аз., *Baluchitherium*, *Indricotherium* — олиг. Аз., *Aceratherium* — миоц. Евр., плиоц. Аз., *Aphelops* — миоц. — плиоц. С. Ам., *Teleoceras* — миоц. Евр., миоц. — плиоц. С. Ам., *Chilotherium* — плиоц. Евр., Аз., *Rhinoceros* — плиоц. — ныне Аз., *Coelodonta* — плейст. Евр., Аз., *Diceros* — плиоц. — плейст. Аз., плиоц. Евр., плейст. — ныне Афр., *Ceratotherium* — ныне Афр., *Dicerorhinus* — в. миоц. — плейст. Евр., плейст. — ныне Аз., *Elasmotherium* — плейст. Аз.

Подотряд Brontotherioidea. Семейство *Brontotheriidae* — зоц. — н. олиг. С. Ам., Евр., Аз.: *Lambdotherium*, *Eotitanops* — н. зоц. С. Ам., *Palaeosoyops* — с. зоц. С. Ам., *Dolichorhinus*, *Limnonyx* — в. зоц., *Brontops* — олиг. С. Ам., Аз., *Brontotherium*, *Megacerops* — олиг. С. Ам., *Embolotherium* — олиг. Аз. Семейство *Chalicotheriidae* — зоц. — миоц. С. Ам., олиг. — плиоц. Евр., в. зоц. — плейст. Аз., плиоц. — ? плейст. Афр.: *Eomoropus* — зоц. С. Ам., *Schizotherium* — олиг. Евр., Аз., *Moropus* — н. миоц. С. Ам., *Macrotherium* — миоц. Евр., *Chalicotherium* — плиоц. — плейст.

Отряд Artiodactyla.

Подотряд Ruminantia.

Инфраотряд Protoclenodontia (условно выделенная группа). Семейство *Homacodontidae* — зоц. С. Ам., ?Евр.: *Diacodexis* (*Trigonolestes*) — н. зоц. С. Ам., *Homacodon* — с. зоц. С. Ам. Семейство *Dichobunidae* — зоц. — олиг. Евр.: *Dichobune*. Семейство *Anoplotheriidae* — зоц. — олиг. Евр., зоц. ?Аз.: *Dacrytherium* — зоц. Евр., *Diplobune*, *Anoplotherium* — зоц. — олиг. Евр. Семейство *Caenotheriidae* — в. зоц. — миоц. Евр.: *Caenotherium* — олиг. — миоц. Семейство *Oreodontidae* — в. зоц. — плиоц. С. Ам.: *Protoreodon* — в. зоц., *Oreodon* (*Merycoidodon*) — олиг., *Promerycochoerus*, *Merycochoerus*, *Merychyuus* — миоц., *Pronomotherium* — плиоц. Семейство *Agriochaeiridae* — в. зоц. — олиг. С. Ам.: *Protagriochaeirus* — в. зоц., *Agriochaeirus* — олиг.

Инфраотряд Tylopoda. Семейство *Camelidae* — в. зоц. — плейст. С. Ам., плиоц. — ныне Аз., плейст. Евр., плейст. — ныне Ю. Ам., Афр.: *Protylops* — в. зоц., *Rozbrotherium* — олиг., *Oxydactylus*, *Stenomylus* — миоц., *Alticamelus*, *Pliauchenia* — миоц. — плиоц. С. Ам., *Camelops* — плейст. С. Ам., *Camelus* — плиоц. — ныне Аз., плейст. — ныне Афр., *Auchenia* плейст. — ныне Ю. Ам. Семейство *Xiphodontidae*, зоц. — олиг. Евр.: *Xiphodon*.

Инфраотряд Pecora. Семейство *Amphimerycidae* — зоц. — олиг. Евр., зоц. Аз.: *Amphimeryx* — Евр., *Archaeomeryx* — Аз. Семейство *Tragulidae* (включая *Hypertragulidae*) — в. зоц. — плиоц. С. Ам., олиг. — плиоц. Евр., миоц. — ныне Аз., Афр.: *Leptomeryx*, *Hypisodus*, *Protoceras* — олиг. С. Ам., *Hypertragulus* — олиг. — миоц. С. Ам., *Synthetoceras* — плиоц. С. Ам., *Gelocus* — олиг. Евр., *Dorcatherium* (*Hyaemoschus*) — миоц. — плиоц. Евр., Аз., миоц. — ныне Афр., *Tragulus* — плиоц. — ныне Аз. Семейство *Cervidae* — миоц. — ныне Аз., Евр., С. Ам., плейст. — ныне Ю. Ам., Афр.: *Blastomeryx*, *Dromomeryx* — в. миоц. С. Ам., *Dicrocerus* — в. миоц. Евр., *Cervus* — плиоц. — ныне Евр., плейст. — ныне С. Ам., ныне Аз., *Cervulus* — плиоц. Евр., ныне Аз., *Capreolus* — плиоц. — ныне Евр., Аз., *Megaceros* — плейст. Евр., *Cervalces* — плейст. С. Ам., *Ales* — плиоц. — ныне Евр. плейст. — ныне Аз., С. Ам., *Rangifer* — плейст. — ныне Евр., Аз., С. Ам., *Odocoileus* — плейст. — ныне С. Ам., *Mazama* — Ю. Ам. Семейство *Giraffidae* — миоц. — плиоц. Евр., Аз., плиоц. — ныне Афр.: *Palaeomeryx* — миоц. Евр., *Samotherium* — плиоц., *Svatherium* — плиоц. Аз., *Giraffa* — плиоц. — ныне, *Okapia* — ныне Афр. Семейство *Antilocapridae* — миоц. — ныне С. Ам.: *Merycolus* — миоц. — плиоц., *Aletomeryx* — плиоц., *Capromeryx*, *Tetrameryx* — плейст., *Antilocapra* — плейст. — ныне. Семейство *Bovidae* — миоц. — ныне Евр., Аз., Афр., плейст. — ныне С. Ам.: *Tragocerus* — миоц. — плиоц. Евр., Аз., *Gazella* — плиоц. Евр., плиоц. — ныне Аз., плейст. — ныне Афр., *Oreamnos* — плейст. — ныне С. Ам., *Capra* — плиоц. — ныне Аз., плейст. — ныне Евр., ныне Афр., *Ovis*, *Ovibos* — плейст. — ныне Евр., Аз., С. Ам., *Symbos* — плейст. С. Ам., *Bos* — плиоц. — ныне Аз., плейст. — ныне Евр., Афр., *Bison* — плейст. — ныне Евр., Аз., С. Ам.

Подотряд Suina. Семейство *Cebochoeridae* — зоц. Евр.: *Cebochoerus*. Семейство *Entelodontidae* — олиг. — в. миоц. С. Ам., олиг. Евр., Аз.: *Archaeotherium* — олиг. С. Ам., *Entelo-*

сон — олиг. Евр., *D. nohyus* — н. миоц. Семейство *Anthracotheriidae* — в. эоц. — миоц. Евр., Аз., олиг. С. Ам., миоц. Афр.: *Anthracotherium* — эоц. — олиг., *Ancodus* (*Hypopotamus*) — олиг., *Blachyodus* — олиг. — миоц. Евр., миоц. Аз., Афр. Семейство *Hippopotamidae* — плиоц. — ныне Афр., плиоц. — плейст. Аз., плейст. Евр.: *Hippopotamus*. Семейство *Suidae* — олиг. — ныне С. Ам., Евр., миоц. — ныне Аз., Афр., плейст. — ныне Ю. Ам.: *Choerotherium* — миоц. Евр., *Lystriodon*, *Hypotherium* — миоц. Евр., Аз., *Sus* — миоц. — ныне Евр., Аз., плиоц. — ныне Афр., *Cheleuastocherus* — плиоц. Аз., *Perchoerus* (*Thinohyus*) — олиг. С. Ам., *Prosthenops* — миоц. — плиоц. С. Ам., *Mylohyus*, *Platygonus* — плейст. С. Ам., *Dicotyles* — плейст. — ныне С. Ам., Ю. Ам.

Отряд Hyracoidea. Семейство *Sagatheriidae* — олиг. Афр., плиоц. Евр.: *Megalohyrax*, *Sagatherium* — олиг., *Pliohyrax* — плиоц. Семейство *Myohyracidae* — н. миоц. Афр.: *Myohyrax*. Семейство *Hyracidae* — миоц. — ныне Афр., ныне Аз.: *Hyrax*.

Отряд Embrithopoda. Семейство *Arsinoitheriidae* — олиг. Афр.: *Arsinoitherium*.

Отряд Barytheria. Семейство *Barytheriidae* — эоц. Афр.: *Barytherium*.

Отряд Proboscidea. Семейство *Moeritheriidae* — в. эоц. — олиг. Афр., ?олиг. Аз.: *Moeritherium*. Семейство *Dinotheriidae* — миоц. — плейст. Афр., миоц. — плиоц. Евр., Аз.: *Dinotherium*. Семейство *Trilophodontidae* — олиг. — плейст. Афр., олиг. — плиоц. Аз., миоц. — плиоц. Евр., миоц. — н. плейст. С. Ам., плейст. Ю. Ам.: *Phomia* — олиг. Афр., *Trilophodon* — миоц., *Tetralophodon* — плиоц., *Rhynchotherium*, *Ambelodon* — плиоц. С. Ам., *Platybelodon* — миоц. Евр., плиоц. Аз. Семейство *Mastodontidae* — олиг. Афр., миоц. — плиоц. Евр., миоц. — плейст. С. Ам.: *Palaeomastodon* — олиг., *Mastodon* — миоц. — плейст. Семейство *Elephantidae* — плиоц. — ныне Аз., плиоц. — плейст. Евр., плейст. С. Ам., Ю. Ам., плейст. — ныне Афр.: *Stegodon* — плиоц. — плейст. Аз., *Archidiskodon* — плиоц. — плейст., *Parelephas* — плейст. С. Ам., *Elephas* — плейст. — ныне Аз., *Mammonteus* — плейст. Евр., Аз., С. Ам., *Palaeloxodon* — плейст. Евр., Афр., *Loxodonta* — плейст. — ныне Афр.

Отряд Sirenia. Семейство *Prorastomidae* — с. эоц. Афр., эоц. В.-Инд.: *Prorastomus* — В.-Инд., *Eotheroides* (*Eotherium*) Афр. Семейство *Halicoridae* — эоц. Афр., эоц. — плиоц. Евр., олиг. — плиоц. С. Ам., олиг. Мад., ныне Индийский ок., Великий или Тихий ок.: *Eosiren* — в. эоц. Афр., *Halitherium* — олиг. Евр., *Metatherium* — плиоц. Евр., *Felsinotherium* — плиоц. Евр., *Halicore* — ныне Индийский ок., *Ahytina* — глейст. — ныне (вымершие) Тихий ок. Семейство *Manatidae* — плейст. — ныне Атлантический ок.: *Manatus*. Семейство *Desmostylidae* — миоц. Тихий ок.: *Desmostylus*.

Отряд Edentata (Xenarthra).

Подотряд Palaeanodonta. Семейство *Metacheiromyidae* — в. палеоц. — эоц. С. Ам.: *Palaeanodon* — палеоц. — н. эоц., *Metacheiromys* — с. эоц. Семейство *Epoicotheriidae* — олиг. С. Ам.: *Epoicotherium*.

Подотряд Pilosa.

Инфраотряд Gravigrada. Семейство *Megatheriidae* — олиг. — плейст. Ю. Ам., плиоц. — плейст. С. Ам.: *Haralops* — миоц., *Megalonyx* — плиоц. — плейст. С. Ам., *Megatherium*, *Nothrotherium* — плейст. Семейство *Mylodontidae* — миоц. — плейст. Ю. Ам.: *Mylodon* — плейст., *Scelidotherium*, *Glossotherium* — плейст. Ю. Ам.

Из инфраотряд Vermilingua. Семейство *Myrmecophagidae* — плейст. — ныне Ю. Ам. *Myrmecophaga*.

Инфраотряд Tardigrada. Семейство *Bradypodidae* — плейст. — ныне Ю. Ам.: *Bradypus*.

Подотряд Loricata. Семейство *Dasipodidae* — эоц. — ныне Ю. Ам., плейст. — ныне С. Ам.: *Proeutatus*, *Stegotherium*, *Paltephilus* — миоц., *Chlamydotherium* — плиоц., *Tatu* — плейст. — ныне, *Dasypus* — ныне Ю. Ам., Семейство *Glyptodontidae* — олиг. — плейст. Ю. Ам., плиоц. — плейст. С. Ам.: *Propalaeocephalus* — миоц., *Glyptodon* — плиоц. — плейст. Ю. Ам., *Fanochthus* — плейст. Ю. Ам.

Отряд Pholidota. Семейство *Manidae* — ?олиг. — миоц. Евр., плейст. — ныне Аз., ныне Афр., *Manis* — плейст. — ныне.

Отряд Tubulidentata. Семейство *Tubulodontidae* — н. эоц. С. Ам., *Tubulodon*. Семейство *Orycteropodidae* — ?олиг. — миоц. — плиоц. Евр., плиоц. Аз., ныне Афр., *Orycteropus* — плиоц. — ныне.

Отряд Rodentia.

Подотряд Simplicidentata.

Инфраотряд Sciuroomorpha.

Надсемейство Aplodontioidea. Семейство *Ischyromyidae* — эоц. — олиг. С. Ам., эоц. Евр., олиг. Аз.: *Paramys* — эоц., *Ischyromys* — олиг. С. Ам. Семейство *Mylagaulidae* — миоц. — плиоц. С. Ам.: *Mylagaulus*, *Ceratogaulus*. Семейство *Aplodontiidae* — миоц. — ныне С. Ам.: *Mylagaulodon* — миоц., *Aplodontia* — ныне.

Надсемейство Sciuroidea. Семейство *Sciuridae* — олиг. — ныне Евр., С. Ам., ныне Аз., Афр.: *Sciurus*.

Надсемейство Castoroidea. Семейство *Castoridae* — олиг. — ныне С. Ам., миоц. — ныне Евр., ныне Аз.: *Palaeocastor* — миоц. С. Ам., *Steneofiber* — миоц. Евр., *Castor* — плиоц. — ныне Евр., плейст. — ныне С. Ам., ныне Аз., *Trogontherium* — плейст. Евр., *Castoroides* — плейст. С. Ам.

Надсемейство Geomyoidea. Семейство *Heteromyidae*—олиг.—ныне С. Ам.: *Adjudanto*—олиг. Семейство *Geomyidae*—олиг.—ныне С. Ам.: *Entoptychus*—миоц., *Geomys*—миоц.—ныне.

Надсемейство Anomaluroidea. Семейство *Anomaluridae*—ныне Афр.: *Anomalurus* Семейство *Pseudosciuridae*—эоц.—олиг. Евр., олиг.—миоц. Афр.: *Sciuroides*—эоц., *Pseudosciurus*—олиг. Евр. Семейство *Theridomyidae*—эоц.—миоц. Евр.: *Theridomys*. Семейство *Pedetidae*—миоц.—ныне Афр.: *Pedetes*.

Инфраотряд Myomorpha.

Надсемейство Myoxoidea. Семейство *Myoxidae*—?в. эоц.—миоц.—ныне Евр., ныне Аз., Афр.: *Myoxus*—Евр., Аз.

Надсемейство Dipodoidea. Семейство *Dipodidae*—миоц.—ныне Афр., плиоц.—ныне Аз., плейст.—ныне Евр.; С. Ам.: *Zapus*—плейст.—ныне С. Ам., *Diprus*—ныне Афр., Аз.

Надсемейство Myoidea. Семейство *Spalacidae*—миоц.—ныне Евр., ныне Аз., Афр.: *Spalax*. Семейство *Muridae*—эоц.—ныне С. Ам., Аз., олиг.—ныне Евр., плейст.—ныне Ю. Ам., ныне Афр., Австр.: *Eumys*—олиг. С. Ам., *Cricetodon*—олиг.—миоц. Евр., *Mus*—плиоц.—нын. Евр., ныне косм., *Microtus*—плиоц.—ныне Евр., плейст.—ныне Аз., С. Ам., *Fiber*—плейст.—ныне С. Ам., *Peromyscus*—плиоц.—ныне С. Ам. Семейство *Cricetopidae*—олиг. Аз., *Cricetops*.

Инфраотряд Hystricomorpha.

Надсемейство Bathyergoidea. Семейство *Bathyergidae*—олиг. Аз., ?миоц.—ныне Афр.: *Bathyergus*—ныне.

Надсемейство Hystricoidea. Семейство *Hystricidae*—олиг.—ныне Евр., плиоц.—нын. Аз., ныне Афр.: *Hystrix*. Семейство *Erethizontidae*—олиг.—ныне Ю. Ам., плейст.—ныне С. Ам.: *Eosteirromys*—олиг., *Steiromys*, *Sciomyus*—миоц., *Erethizon*—С. Ам. Семейство *Dinomysidae*—плейст. В.-Инд., ныне Ю. Ам.: *Dinomys*—Ю. Ам. Семейство *Dasyproctidae*—плейст.—ныне Ю. Ам.: *Dasyprocta*. Семейство *Caviidae*—олиг.—ныне Ю. Ам., плейст. С. Ам.: *Cavia*—плиоц.—ныне Ю. Ам., *Hydrochoerus*—глиоц.—ныне Ю. Ам., плейст. С. Ам. Семейство *Chinchillidae*—олиг.—ныне Ю. Ам.: *Megamys*—плейст. Семейство *Capromyidae*—миоц.—ныне Ю. Ам., ныне В.-Инд.: *Neoromys*—миоц., *Myopotamus*—плейст.—ныне Ю. Ам. Семейство *Octodontidae*—миоц.—ныне Ю. Ам.: *Stenomys*. Семейство *Ctenodactylidae*—ныне Афр.: *Ctenodactylus*. Семейство *Petromysidae*—ныне Афр.: *Petromys*. Семейство *Thryonomysidae*—? миоц.—плейст.—ныне Афр., *Thryonomys*. Семейство *Heptaxodontidae*—плейст. В.-Инд.: *Heptaxodon*.

Инфраотряд не установлен: Семейство *Eurymylidae*—палеоц. Аз.: *Eurymylus*.

Подотряд Duplicidentata. Семейство *Leporidae*—олиг.—ныне С. Ам., Аз., плиоц.—ныне Евр., ныне Ю. Ам., Афр.: *Palaeolagus*—олиг. С. Ам., *Desmolagus*—олиг. Аз., *Lepus*—миоц.—ныне, *Oryctolagus*—плейст.—ныне Евр., Афр. Семейство *Ochotonidae*—олиг.—ныне Евр., плейст.—ныне С. Ам., миоц. Афр., ныне Аз. *Titanomys*—олиг.—миоц. Евр., *Prolagus*—миоц.—плейст. Евр., *Ochotona*—плиоц.—ныне.

Отряд Cetacea.

Подотряд Archaeoceti. Семейство *Protocetidae*—с.—в. эоц. Афр.: *Protocetus*, *Prozeuglodon*. Семейство *Dorudontidae*—в. эоц. С. Ам., олиг. Евр., Н. Зел.: *Dorudon*—эоц. Семейство *Zeuglodontidae*—с. эоц. Афр., в. эоц. Евр., С. Ам.: *Zeuglodon*.

Подотряд Cdontoceti. Семейство *Agorophiidae*—в. эоц. С. Ам.: *Agorophius*. Семейство *Squalodontidae*—миоц. Евр., С. Ам., Австр., Н. Зел., миоц.—плиоц. Ю. Ам.: *Squalodon*, *Prosqulodon*. Семейство *Iniidae*—миоц. С. Ам., плиоц.—ныне Ю. Ам., ныне Аз.: *Inia*—ныне Ю. Ам. Семейство *Ziphiidae*—миоц.—плиоц. Евр., миоц. С. Ам., Ю. Ам., ныне ок.: *Mesoplodon*—миоц. Евр., *Ziphius*—ныне. Семейство *Delphinidae*—миоц.—плейст. Евр., С. Ам., Ю. Ам., Аз., миоц. Афр., плейст. С. Ам., ныне ок.: *Kentriodon*—миоц. С. Ам.: *Delphinus*. Семейство *Platanistidae*—миоц.—плейст. С. Ам., ныне Аз.: *Platanista*—ныне. Семейство *Physeteridae*—миоц.—плейст. Евр., Австр. С. Ам., Аз., миоц. Ю. Ам., ныне ок.: *Physodon*—миоц., *Aulophyseter*—миоц.—С. Ам., *Physeter*—ныне.

Подотряд Mysticeti. Семейство *Cetotheriidae*—олиг.—плиоц. Евр., миоц. С. Ам., Ю. Ам.: *Cetotherium*. Семейство *Balaenopteridae*—миоц.—плейст. С. Ам., глиоц.—плейст. Евр., ныне ок.: *Plesiocetus*—миоц., *Balaenoptera*—миоц.—ныне. Семейство *Balaenidae*—миоц.—плейст. Ю. Ам., плиоц.—плейст. Евр., ныне ок.: *Balaena*—ныне.

Подотряд не установлен: Семейство *Patriocetidae*—олиг. Евр.: *Patriocetus*.

Отряд Primates.

Подотряд Lemuroidea. Семейство *Adapidae*—эоц. Евр., С. Ам.: *Adapis*, *Pronycticebus*—Евр., *Pelycodus*, *Notharctus* С. Ам. Семейство *Lemuridae*—плейст.—ныне Мад.: *Megaladapis*, *Archaeolemur*—плейст., *Lemur*, *Indris*, *Chiromys*. Семейство *Lorisidae*—ныне Афр., Аз.: *Loris*—Аз., *Galago*—Афр. Семейство *Plesiadapidae*—палеоц.—эоц. Евр., С. Ам.: *Plesiadapis* (*Nothodectes*).

Подотряд Tarsioida. Семейство *Tarsiidae*—палеоц.—эоц. Евр., С. Ам., ныне О.-Инд.: *Tetonius* (*Anaptomorphus*), *Omymys*—эоц. С. Ам., *Necrolemur*—эоц. Евр., *Tarsius*—ныне.

Подотряд Anthropoidea.

Инфраотряд Platyrrhini. Семейство *Cebidae* — миоц. — ныне Ю. Ам.: *Homunculus* — миоц., *Cebus* — ныне. Семейство *Hapalidae* — плейст. — ныне Ю. Ам.: *Hapale*.

Инфраотряд Catarrhini. Семейство *Cercopithecidae* — олиг. — ныне Афр, плиоц. — ныне Аз., плиоц. — плейст. Евр.: *Parapithecus* — олиг., *Macacus* — плиоц. — плейст. Евр., плиоц. — ныне Аз., ныне Афр., *Papio* — плиоц. — плейст. Аз., плейст. — ныне Афр., *Libypithecus* — плиоц. Афр., *Mesopithecus* — плиоц. Евр., *Semnopithecus* — плиоц. Евр., плиоц. — ныне Аз. Семейство *Simiidae* — олиг. — ныне Афр., миоц. — ныне Аз. миоц. — плиоц. Евр., *Propliopithecus* — олиг. Афр., *Pliopithecus* — миоц. — плиоц. Евр., миоц. Афр., *Dryopithecus* — миоц. — плиоц. Аз., Евр., миоц. Афр., *Hylobates* — ныне Аз., О.-Инд., *Simia* — плиоц. — ныне Аз., *Anthropopithecus*, *Gorilla* — ныне Афр., *Australopithecus* — ? плейст. Афр. Семейство *Hominidae* — плейст. Евр., Аз., Афр., О.-Инд., ныне косм., *Pithecanthropus* — плейст. Явы, *Sinanthropus* — плейст. Китая, *Eoanthropus* — плейст. Англии, *Homo* — плейст. — ныне.

РУССКИЙ АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Адаптивная радация 10
 Акулы 16, 37, 48, 52, 60
 Аллантоис 109
 Альбатрос 207
 Амнион 109
 Амфибии 107
 Амфицельные позвонки 114
 Анапсидный тип черепа (у рептилий)
 113, 116
 Антилопы 304, 312, 318
 Архиптеригиальное строение плавника 39
 Архозавры 127, 146
 Айе-айе 372

Б

Бабуины 366, 377
 Бакланы 207
 Барабанная перепонка 94, 215
 Бараны 318
 Байбак 235, 360
 Барсук 258
 Бедренная кость 93, 112, 147, 153, 190
 Бейпинский человек 383
 Белки 358, 360
 Бесхвостый макак 377
 «Бесчелюстные» 24, 25, 37
 Бесщитковые 30
 Бивни 296, 353
 Бизон 318
 Биопедализм (у архозавров) 146
 Бобры 358, 360
 Большая берцовая кость 92, 153, 199, 212
 Броненосцы 339, 345
 Брызгальце 19, 38, 63 (рис. 53)
 Бунодонтные зубы 220
 Буревестники 207
 Буряндук 360
 Буйвол 319
 Быки 264, 304, 318
 Бычки 79

Венечная кость 65
 Верблюд 304, 310
 Вертлужная впадина 91, 112, 135, 147
 Верхнечелюстная кость 64, 70, 73 и
 рис. 53
 Верхняя челюсть 17
 Виверры 258
 Вилороги 318
 Височная кость 65
 Воибаат 235
 Вонючка 258

Воронка 17, 18
 Выдра 258, 263

Гагары 207
 Газели 319
 Ганоидные чешуи 61
 Ганоин 61
 Гемальная дуга 15, 77, 87
 Гемальный отросток 15
 Гетероцеркальный тип хвоста рыб 12
 Гейдельбергский человек 382, 384
 Гиббоны 378
 Гиены 254, 258
 Гиоидные дуги 16, 37, 38
 Гиомандибулярный хрящ рыб 38, 47, 66
 и рис. 53

Гипердактилия 130
 Гитокон 218, 276, 287
 Гипоконид 219, 276
 Гипоконюлид 220
 Гипоконюль 219
 Гиполофид 220
 Гипостиль 287
 Гипопотамы 304
 Гипофиза 18
 Глаз 17, 18
 Гленоидная впадина 91, 112, 135, 183
 Глотка 20, 67
 Глухари 208
 Гну 319
 Гоацин 208
 Голуби 209
 Гориллы 375, 378
 Грифельные косточки 267
 Грифы 208
 Грызуны 366

Даманы 267, 325
 Двоякодышащие 60, 67, 82
 Дельфины 352
 — морские 353
 — речные 352
 Диапсидный тип черепа у рептилий
 113, 116
 Диастема 266
 Диафизы 212
 Дикобразы 279, 358, 363
 Динозавры 114, 159
 Дифицеркальный хвост 12
 Додо 206, 209
 Долгопяты 366, 372
 Древесные ленивцы 339 344
 Дрофы 208

Дупеля 209
Дурукули 375
Дыхательная система 19
Дюгоня 334
Дятлы 209

Е

Евстихиева труба 214, 215
Европейская серна 319
Ежи 239
Ехидна 225, 226

Ж

Жаберная область 15, 65
— крышка 64, 65
— предкрышка 63
— подкрышка 63
Жаберные дуги 15, 16 37
— лучи 63 (рис. 53)
— щели 16, 20, 28
Жабры 19, 28, 38
Жабы 85, 106
Жирафы 8, 304, 312, 317
«Жирафы-верблюды» 312
Жиры 325
Журавли 208

З

Задневисочная кость 63 (рис. 53)
Заднеглазничная кость 63 (рис. 53)
Заднекрышечная кость 65
Заднелобная кость 63 (рис. 53)
Заднеслуховая кость 63 (рис. 63)
Замещающие кости 14
Затылочная кость нижняя 63 (рис. 53).
— — верхняя 63 (рис. 53)
— — боковая 63 (рис. 53)
— — кожная 63 (рис. 53)
Затылочный гребень 38, 214
— мышелок 38, 66, 214
Зайцы 364
Земноводное 23, 85
Землеройка 239, 242
«Земляной волк» 259, 339
Зигапифизы 87, 129
Зимородки 209
Змеи 141, 142
Зрительное отверстие 214
Зубная кость 65
— формула 218, 237, 376
Зубр 319
Зубы 250, 276, 284, 305, 331, 357
— брахиодонтные 265
— бунодонтные 265
— гипсодонтные 265
— клыки 217, 219
— коренные 217, 218, 220, 229, 232, 271, 329
— молочные 217
— предкоренные 217
— резцы 217
— щечные 218, 219, 230, 240, 271, 272, 286

И

Игрушки 367, 374
Индейки 208
Исполинская гагарка 206, 209
Ихтиозавры 114, 127, 128

К

Кабарга 317
Казуары 205
Каменистая кость 215
Каменисто-сосцевидная кость 214
Каратакс 120
Кариамы 208
Карп 78
Кашалоты 350, 354
Квадратно-скуловая кость 64, 201
Квадратная кость 66, 89, 201
Кенгуру 234
Кивии 205
Кистеперые рыбы 60, 63 (рис. 53), 80
Китообразные 349
Киты 211, 349
Клювоголовые 127, 139
Ключица 63 (рис. 53), 65, 112, 135, 147
Клыки 217
Кожный зубик 19, 40
Козы 318
Колибри 209
«Колумбийский» мамонт 334
Колочеперые рыбы 79
Копчик 199
Копытные 267
Коракоид 163, 183, 199
Космин 61
Космоидные чешуи 61
Кости кожные 14, 17, 19
— замещающие 14
Костистые рыбы 69, 73, 76
Костнопузырные 78
Костнощитковые 27
Костные рыбы 45, 60
Котилозавры 110, 116
Кошки 247, 258, 259
Крачки 209
Крестец 147, 199, 221
Кровеносная система 18
Крокодилы 114, 127, 152
Кролики 364
Кроманьонский человек 382
Крот 239, 242
Круглое отверстие 214
Крыловидная кость 63 (рис. 53), 201
— — наружная 63 (рис. 53)
Крыло-клиновидная кость 214
Крысы 357, 363
Крыса-кенгуру 361
Крышечная кость (крышка) 63 (рис. 33), 65
Кукушки 209
Кубовидная кость 223, 302
Кулики 209
Куницы 254, 258
Куры 208

Л

Лабиринтодонты 87, 97
Ламантины 334
Ланцетник 20
Ластоногие 262
Лев 259
Легкие 67
Легочные рыбы 60, 67, 82
Лемуры 223, 360, 370
Ленивец 345
«Лесной человек» 379
Летучая рыба 79
«Летучие мыши» 244

Летучие маки («летучие лемуры») 243
— мышцы 211, 243
«Летающая» белка 360
Летающие рептилии 127, 154
«Листоужие» летающие мыши 244
Лобковая кость 91, 112, 147, 160
Лобные кости 63 (рис. 53), 64, 214
Лори 372
Лосось 77
Лось 317
Лофоодонтные зубы 220
Лофы 220, 264
Лошади 264
Лучевая кость 91, 92, 153, 157
Лучеперые рыбы 60, 69
Лысухи 208
Лягушки 85, 106

М

Магот 377
Макаки 371
Макрель 79
Мамонты 334
Мангусты (ижневмоны) 258
Мартышки 366, 377
Мастодонты 328, 333
Медведе-собаки 256
Медведи 257
Медоед 258
Межключица 9, 112, 147
Межкрышечая кость (межкрышка) 63
(рис. 53)
Мезаксонические (непарнопалые) 267
Мезозавры 127
Мезостиль 287
Меритерии 326, 330
Метакон 218, 276, 287
Метаконид 219, 276
Метаконюль 218, 276, 287
Металоф 220, 264
Металофид 220
Метастиль 287
Мешотчатые крысы 357
Миксины 25
Миноги 25
Млекопитающие 11, 23, 211, 225
Многобугорчатые 225, 227
Моа 205
Мозг передний 18, 28
— средний 18, 28
— продолговатый 18, 28
Мозговая коробка 15, 16, 18, 38, 48, 63
(рис. 53), 66
Мозговые полушария 17, 18, 212
Мозжечок 17, 18, 28, 212
Моржи 262
Морская игла 79
Морские коньки 77, 79
— коровы 264, 267, 325, 334
— свинки 279, 363
Муравьеды 339, 344
Мускульная система 19
Мышелок затылочный 38

Н

Надвисочная кость 63 (рис. 53), 65
Надглазичная кость 63 (рис. 53)
Надугловая кость 65
Наковальня 215
Нанду 205, 206

Нарвал 353
Нервы 18
Насекомоядные 239
Неандертальский человек 382, 384
Нёбная кость 63 (рис. 53), 65, 201
Нёбное отверстие заднее 214
— — переднее 214
Нёбноквадратный хрящ 38
Небо 201
Невральная дуга 17, 87, 112
Нервная система 17
Нервный тяж 17, 20, 112
Неопалиум 211
Непарнокопытные 264, 284
Нильгау 319
Новозеландская нелетающая пастушка 206
Ноздри 17, 18, 63 (рис. 53), 68
Носовая капсула 15, 63 (рис. 53)
Носороги 294
Нотозавры 136

О

Обезьяны 374
Оболочники 20, 21
Овальное окошечко 214
Овцебык 318
Овцы 319
Однопроходные 225, 226
Окапи 312
Окунешуковые рыбы 78
Окунь 79
Олени 304, 312, 314
Оленьки 304, 312
Ондатра 363
Олистоцельные позвонки 114
Опоссум 10, 221, 225, 231
Оранг-утан 379
Орбита 48, 89
Органы чувств 18
Ореодонты 306
Орлы 208
Осевой скелет 14, 114
Основная клиновидная кость 63 (рис. 53)
Остистые отростки нижние (гемальные) 15
— — верхние (невральные) 15
Отоцист 20

П

Палеолитовый век 384
Палеотерии 292
Панголины 347
Пантотерии 229
Панцырные 25
Панцырь 25, 41, 120
Паракон 218, 276, 287
Параконид 287
Параксонические (парнопалые) 267
Парапсидный тип черепа у рептилий 113
Парастиль 287
Парасфеноид 65
Парейзавры 118
Парнокопытные 266, 302
Пастушки 208
Пахистозис 128, 335
Пекари 304, 306, 323
Пеликаны 207
Пеликозавры 183
Переднеслуховая кость 63 (рис. 53)
Перелела 208
Песочники 209

Пещерный медведь 257
 Пигостиль 199
 Пила-рыба 55
 Пильштаунский человек 383
 Пингвины 207
 Пинеальное отверстие 17, 18, 28, 41, 48,
 63 (рис. 53)
 Питон 144
 Литуитарная железа 18, 212
 Плавники рыб 12, 38, 66
 Плавник гетероцеркальный 12
 — гомоцеркальный 13
 — дифицеркальный 12
 Плавниковые лучи 67
 Плакоидные чешуи 34, 49
 Пластрон 120
 Пласты Карру 186
 Платицельные позвонки 114
 Плезиозавры 127, 133
 Плечевая кость 189
 Плечевой пояс 58, 91, 112, 122, 135, 147,
 163, 183
 Поганки 207
 Подвздошная кость 91, 112, 135, 147
 Подглазничное отверстие 214
 Подкрышечная кость (подкрышка) 63
 (рис. 53), 65
 Позвонки 15, 87, 102, 112, 129, 148,
 184, 221
 Полорогие 318
 Полукопытные 267, 325
 Покукружные каналы 18
 Поперечный затылочный гребень 214
 Попугаи 209
 Потто 372
 Пояса конечностей 16, 90, 122
 Предкрышечная кость (предкрышка) 63
 (рис. 53), 64, 65
 Предлобная кость 63 (рис. 53), 64
 Предплюсна 92, 199, 223
 Предсочленовая кость 63 (рис. 53), 65
 Предсошник 63 (рис. 53), 65, 261
 Предчелюстная кость 63 (рис. 53), 64
 Пресмыкающиеся 23
 Преспиракулярный жаберный мешок 28
 Приматы 366
 Продолговатый мозг 17
 Протозавры 132
 Протокон 218, 276, 287
 Протококонид 218, 276
 Протококонюль 219, 276, 287
 Протолоф 220, 264
 Протостиль 300
 Процельные позвонки 114
 Прыгунчики 239, 242
 Птерозавры 154
 Птица-слон 205
 Птицетазовые 160, 173
 Птицы 23
 Пятка 219
 Пяточная кость 114, 223

Р

Радиация рептилий 115
 Разнозубые акулы 52
 Разнощитковые 32
 Рваное отверстие заднее 214
 — — переднее 214
 — — среднее 214
 Ребра 15, 114
 Рептилии 109
 Решетчатая кость 66, 215

Ринхозавры 141
 Россомаха 258
 Ростральная кость 63 (рис. 53)
 Рукокрылые 243
 Руконожка 372
 Рыба-пила 55
 «Рыбоящеры» 128
 Рыбы 23

С

Саблезубые «кошки» 253, 260
 Сагиттальный гребень 214
 Сайга 319
 Саламандра 85, 102, 106
 Свины 304, 320
 Селенодонтные зубы 220
 Сельди 78
 Синдактилия 232
 Симметродонты 229
 Симфиз 92
 Синантропус 382
 Синапсоидный тип черепа у рептилий
 113, 116
 Сирены 211, 325, 335
 Скаты 54
 Скелет 61, 87, 121, 155, 199
 Склеротические пластинки 47
 Скуловая кость 63 (рис. 53), 64, 89, 214
 Слезная кость 63 (рис. 53), 64, 89, 214
 Слои Моррисон 164, 166, 172, 175, 178
 — Ниобрара в Канзасе 77, 144, 203
 Слоны 266, 325, 333
 Слуховая кость 66
 Слуховой аппарат 215
 — пузырь 20, 215
 Слуховые косточки 215
 Собаки 255
 Совы 209
 Соколы 208
 Сом 78
 Сосцевидная кость 215
 Сочленовая кость 65, 66
 Спинная струна 13, 20, 112
 Стеллерова морская корова 337
 Стили 220
 Страус 205, 206
 Стремечко 94, 215
 Стрижи 209
 Судак 79
 Сумчатый барсук 234
 — муравьед 234
 Сумчатые 225, 235
 — «белки» 234
 Сурки 360

Т

Тазовый пояс 91, 122, 147, 190
 Таксономия 11
 Талонид 219
 Тапир 293
 Таранная кость 114, 223, 284
 «Тасманский дьявол» 234
 Тасманский «волк» 10, 224
 Тело позвонка 14, 87, 112, 222
 Теменные кости 63 (рис. 53), 64
 Тенрек 241
 Тигр 259
 Тинамы 205, 206
 Тресковые 79
 Тригон 219, 232
 Тригонид 219
 Трикодонты 228

Тритоны 85, 104
Тритуберкулярная теория 218, 220
Трохантеры 147, 190
Трубкозубы 347
Тупайи 239, 242
Тюлени 211, 262
Тяжелоходы 345

У

Угловая кость 65
Угорь 78
Утконос 225, 226
Ухо 17, 18, 38, 94, 215
Ушная вырезка 89

Ф

Фазаны 208
Фаланговая формула 93, 112, 123, 192,
194, 195, 196, 197, 223
Форель 78

Х

Хамелеон 143
Халикотерий 288, 301
Химеры 57
Хоаны 84
Хоботные 325
Хоботок 20
Хордовые 11, 20
Хорьки 258
Хрящ 14
Хрящевые рыбы 45

Ц

Цевка 198

Ч

Чайки 209
Человек 380
Челюсти 16, 37, 38, 63 (рис. 53), 65, 89,
188, 214, 328
«Челюстноротые» 37
Череп 17, 58, 63 (рис. 53), 63, 84, 88, 90
113, 122, 123, 130, 132, 134, 135, 136,
138, 139, 140, 141, 144, 149, 152, 155,
177, 184, 185, 186, 191, 192, 200, 213,
229, 231, 240, 288, 304, 321, 328, 350
Черепahi 120
Чешуи 40, 61
Чешуйчатая кость 63 (рис. 53), 64

Ш

Шимпанзе 375, 380
Шиншиллы 363

Э

Эктолоф 220, 264
Электрический орган 28
Энтоконид 219, 276
Эпифизы 212

Я

Яремные пластинки 63 (рис. 53), 65
Ящерицы 127, 141, 142
Ящеротазовые 160

ЛАТИНСКИЙ АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

A

- Abderites 231, 235
 Acanthaspidoidea 386
 Acanthaspis 43
 Acanthodes 47, 63
 Acanthodii 46, 50, 51, 61, 66, 70
 Acanthopholis 180
 Acanthopterygii 79
 Acentrophorus 73
 Aceratherium 297
 Acetabulum 91, 112, 135, 147, 160
 Achaenodon 321
 Acipenser 72
 Acipenseroidea 72
 acreodi 394
 Acrodus 53
 Acromion 183
 Actinopterygii 61, 66, 94
 Adapis 370
 Adinotherium 277
 Adriosaurus 143
 Aeluroidea 255
 Aepyornis 205
 Aepyornithiformes 205
 Aëtosaurus 147
 Agnatha 24, 25, 37, 61
 Agorophius 352
 Agriochoerus 307
 Ailuropus 257
 Ailurus 257
 Aistopoda 102
 Albertogaudrya 280
 Alces 209
 Alisphenoideum 214
 Alligator 391
 Alligatorellus 153
 Alligatorium 391
 Allodesmus 262
 Allosaurus 160, 163
 Allotheria 392
 Alouatta 375
 Alticamelus 306, 312
 Amblipoda 268, 270
 Amblystoma 389
 Amblystomoidea 389
 Amebelodon 328
 Amia 73, 75
 Amioidea 387
 Amiopsis 75
 Amphibia 23, 85
 Amphichelydia 124
 Amphicoela 389
 Amphicyon 256
 Amphilestes 228
 Amphioxus 20
 Amphisbaenia 142
 Amphisile 387
 Amphitherium 229
 Amphitragulus 317
 Amyda 122, 126
 Amynodon 295
 Amynodontidae 295
 Anacanthini 79
 Anagale 240
 Anapsida 116, 120, 132
 Anaspida 30
 Anchisaurus 163
 Anchitherium 290
 Ancodus 307, 321
 Andrewsarchus 249
 Andrias 107
 Angulare 66, 89
 Ankylosauria 173, 179
 Ankylosaurus 160
 Annelida 21
 Anningia 196
 Anningiamorpha 392
 Anomaluroidea 358, 361
 Anomalurus 361
 Anomocoela 389
 Anoplotherium 306
 Anthracotherium 306, 321
 Anthroidea 366, 373
 Anthropopithecus 379
 Antiarchi 37, 40, 44
 Antilocarpa 318
 Antilocarpidae 312
 Anura 106
 Aotus 375
 Apherops 297
 Aplodontia 358
 Aplodontioidea 358
 Apoda 106
 Apodes 78
 Aptyerygiformes 205
 Aptyeryx 392
 Arachnida 22,
 Araeoscelis 129, 132, 138
 Archaeoceti 350
 Archaeolemur 371
 Archaeomeryx 305, 313
 Archaeopterygia 392
 Archaeopteryx 201
 Archaeornis 201
 Archaeotherium 306, 321
 Archegosaurus 388
 Archelon 122, 124
 Archidiskodon 334
 Archosauria 138, 146, 159
 Arctocyon 249
 Arctoidea 255
 Arctostyleps 217

Arctotherium 250, 257
Arsinoitherium 325
Arthrodira 37, 40
Articulare 65, 89
Artiodactyla 266, 302
Aspidorhynchus 76
Asterolepis 44
Astragalus 114, 223, 284
Astrapotherium 275, 280
Ateles 375
Atlas 148, 184, 222
Auchenia 312
Aulophyseter 350
Australopithecus 376, 380
Aves 23, 198
Axis 148, 184, 222

Balaena 355
Balaenoptera 355
Balanoglossus 20, 21
Baluchitherium 288, 293, 297
Baphetes 91
Barytheria 396
Barytherium 330
Basibranchialia 16
Basioccipitale 63 (рис. 53), 66, 89, 214
Basisphenoideum 63 (рис. 53), 66, 89, 214
Bathyergoidea 397
Bathyergus 364
Baoidea 54
Batria 193, 196
Bauriamorpha 190, 193, 196
Bdellostoma 25
Belonorhynchoidea 72
Belonorhynchus 72
Belthosuchus 99
Birkenia 30
Bison 319
Blastomeryx 314
Boreaspis 29
Borhyaena 231
Borophagus 256
Bos 319
Bovidae 312, 318
Bothriolepis 44
Brachauchenius 135
Brachiosaurus 172
Branchiostegalia 63 (рис. 53)
Brachyodus 323
Brachyops 101
Bradyodonti 56
Bradyopodidae 345
Bradysaurus 118
Branchiosaurus 102, 104
Branchiostegalia 70
Brontops 299
Brontosaurus 169
Brontotherium 299
Bulla tympani 214, 226

C

Cacops 100
Caenolestes 235
Caenolestoidea 235
Caenopus 286, 296
Caenotherium 306
Calamoichthys 72
Calcaneum 114, 223
Camalodon 246
Camarasaurus 163, 170
Camelidae 310

Camelops 305, 311
Camelus 312
Camptosaurus 173
Canalis caroticus 214
Canini 217
Canis 10, 214, 256
Capitosaurus 100
Capitulum 87, 112, 129, 148 184
Capra 319
Captorhinomorpha 119
Captorhinus 119
Carcharias 54
Carcharodon 54
Carnivora 11, 247
Carapax 120
Carpale 153, 223
Carpus 92
Casea 186
Castor 361
Castoroides 358, 360, 361
Casuariiformes 205
Casuarius 392
Catarrhini 374
Catopterus 71
Caturus 75
Caudata (см. Urodela) 107
Cavia 363
Cebidae 375
Cebochoerus 321
Cebus 375
Centetes 241
Centetidae 240
Centralia 92, 223
Centrum 14, 87, 112, 222
Cephalaspis 19, 27
Cephalochorda 20
Ceratobranchialia 16
Ceratodus 66, 85
Ceratohiale 16, 38
Ceratogaulus 359
Ceratopsia 173, 180
Ceratopsidae 180
Ceratopsaurus 166
Ceratotherium 298
Cercopithecidae 376
Cercopithecus 377
Cerebellum 17, 18, 28, 212
Cerebrum 211
Ceresiosaurus 136
Cervidae 312
Cervulus 396
Cervus 396
Cestracion (см. Heterodontus) 53
Cetacea 349
Cetiosaurus 172
Cetotherium 350, 355
Chalicotherium 288, 301
Champsosaurus 140
Charadriiformes 20
Cheirodus 71
Cheirolepis 62, 70
Cheleuastrochoerus 321
Chelone 125
Chelonia 120, 125
Chelydra 124
Chilotherium 297
Chimaera 58
Chimaera (см. Holocephali) 58
Chiromys 372
Chiroptera 243
Chlamydoselachus 53
Chondrichthyes 24, 37, 45, 60
Chondrostei 69, 71, 72
Chondrosteus 71

Choneziphius 353
Chordata 11, 20
Chrysochloris 241
Cingulum 367
Circumorbitalia 63 (рис. 53)
Cladodus 39, 49
Cladoselache 39, 49, 66
Cladocelachii 46
Clavicula 63 (рис. 53), 91, 147, 183, 199
Cleithrum 63 (рис. 53), 65, 70, 91, 112, 183
Clidastes 141
Climatius 46
Clupea 387
Coccosteoidea 386
Coccosteus 40, 41
Cochliodus 57
Coelacanthini 74, 82
Coelacanthus 82
Coelodonta 298
Colodon 294
Colosteus 105
Columbiformes 209
Columella (см. Stapes) 94
Colymbiformes 207, 392
Compsognathus 161
Condylarthra 266, 268
Condylus occipitalis 214
Coniophis 129
Conoryctes 246
Coraciiformes 209
Coracoideum 163, 183, 199
Coronare 65, 89, 217
Coryphodon 271, 273
Corythosaurus 176
Costalia 121
Cotylosauria 116
Cratoselache 49
Creodonta 248
Cricetops 359
Cricotus 87, 98
Crocodylia 152
Crocodylus 152
Crossopterygii 60, 80, 95
Crossotelos 102
Cryptobranchoidea 388
Cryptobranchus 388
Cryptocleidus 129
Cryptodira 124, 126
Crypturiformes 205
Ctenacanthus 50
Ctenodactylus 363
Ctenodus 84
Cuboideum 223, 302
Cuculiformes 209
Cuneiforme 302
Cuon 255
Cyathaspis 33
Cyclostomata 25
Cynarioides 188
Cynodesmus 254
Cynodictis 250, 254
Cynodontia 187, 190, 194
Cynognathus 187, 190, 194

D

Dactylodus 57
Dapedius 74
Daphnoenodon 190, 256
Daphoenus 189, 222, 252, 256
Dasybus 342
Dasyurus 234, 236
Deinodon 163
Delphinidae 353

Delphinognathus 192
Deltatheridioidea 239
Deltatheridium 240
Deltodus 57
Dentale 65, 89
Dermatemys 124
Dermochelys 125
Dermoptera 243
Desmatosuchus 151
Desmolagus 360
Desmostylus 337
Deuterosaurus 193
Diacodexis 305
Diacodon 240
Diadectes 112, 117
Diadectomorpha 117
Diademodon 189
Diadiaphorus 269, 281
Diapsida 138
Diatryma 208
Diceratherium 286, 293, 297
Dicerorhinus 298
Diceros 288, 298
Dichobune 306
Dicotyles 304, 324
Dicrocerus 306, 315
Dicynodon 193
Dicynodontia 193
Didelphia 225
Didelphys 183, 190, 231
Didolodus 269, 281
Didus 392
Didymictis 252
Dimetrodon 184
Dinichthys 40
Dinictis 250, 260
Dinocephalia 192
Dinohyus 307, 322
Dinophoneus 192
Dinornis 205
Dinornithiformes 205
Dinotherium 330
Diochotichus 353
Diplobune 304, 307
Diplocaulus 102
Diplocercides 82
Diplodocus 164, 169
Diplovertebron 86, 92, 97
Dipnoi 60, 67, 82
Diprotodon 231, 234
Diprotodonta 231
Dipterus 82
Dolichorhinus 300
Dolichosaurus 143
Dolichosoma 102
Doreatherum 314
Dorudon 351
Drepanaspis 33
Dromasauria 192
Dromatherium 195
Dryolestes 229
Dryopithecus 367, 380
Dugong 336
Duplicidentata 358, 364
Dvincosaurus 101
Dvinia 196

E

Echidna 226
Ectocion 269, 395
Ectocuneiforme 223, 302
Ectopterygoideum 63 (рис. 53), 65, 89
Edaphosaurus 185, 187.

Edentata 339, 347
 Edesius 52
 Edmontosaurus 176
 Elasmobranchii 50
 Elamosaurus 130, 135
 Elasmotherium 298
 Elephas 334
 Embolomeri 86, 98
 Embolotherium 299
 Embrithopoda 326
 Emys 124
 Entelodon 321
 Entepicondylus 91
 Entocuneiforme 223
 Entoplastron 121
 Entylonichia 274
 Eoanthropus 382
 Eogyrinus 86, 91, 97
 Eohippus 285, 288
 Eomoropus 301
 Eosiren 336
 Eosuchia 138, 149
 Eotheroides 335
 Eotitanops 300
 Epibranchialia 16
 Epihippus 289
 Epimys 363
 Epiphysis 212
 Epiplastra 121
 Epipterygoideum 63 (рис. 53), 66, 89
 Equidae 278, 281
 Equoidea 12, 285, 292
 Equus 12, 285, 288, 292
 Erethizon 363
 Ericiolacerta 190
 Erinaceomorpha 239, 241
 Erinaceus 241
 Erpetosaurus 105
 Eryops 87, 91, 99
 Erythrosuchus 151
 Esthonix 246
 Ethmoidale 66, 215
 Eucreodi 394
 Eumys 360
 Eunotosaurus 126
 Euparkeria 147, 149
 Eurhinodelphis 131, 353
 Eurylambda 229
 Eurylepis 64
 Eurypterida 22
 Eurypterygius 131
 Eusthenopteron 63 (рис. 53), 66, 81
 Eutheria 225
 Exoccipitalia 63 (рис. 53), 66, 89, 214

F

Falconiformes 208
 Felidae 260
 Felinae 260
 Felis 259
 Felsinotherium 336
 Femur 93, 112, 153, 190, 199
 Fenestra ovalis 215
 Fiber 363
 Fibula 92, 153, 199, 223
 Fibulare 92, 153, 223
 Fissipedia 248
 Foramen condyloideum anterius 214
 — ectepicondylare 114, 189
 — entepicondylare 112, 114, 189, 222
 — infraorbitale 214, 357
 — lacerum anterius (sphenorbitale) 214
 — lacerum medium 214

Foramen lacerum posterius 214
 — magnum 38, 66, 89, 214
 — obturatorium 91, 112
 — opticum 214
 — ovale 214
 — palatinum anterius 214
 — palatinum posterius 214
 — postglenoideum 214
 — rotundum 214
 — stylo-mastoideum 214
 Fossa glenoidea 214
 Frontale 63 (рис. 53), 64, 89, 214
 Fulcra 39, 69



Galago 372
 Galeopithecus 243
 Galepus 191
 Galliformes 208
 Gazella 315, 319
 Gelocus 314
 Gemundina 48, 55, 57
 Geomyoidea 358
 Geomys 357
 Geosaurus 152
 Giraffidae 312
 Globidens 144
 Glossotherium 347
 Glyptodon 342
 Gnathostomata 37, 44
 Goniopholis 154
 Gorgonopsia 190, 195
 Gorgosaurus 167
 Gorilla 379
 Gruiformes 208
 Gryposaurus 176
 Gularia 63 (рис. 53), 70
 Gulo 258
 Gymnophiona 108
 Gymnura 241
 Gyracanthus 47

H

Halicore 336
 Halitherium 336
 Hallux 169, 247
 Hapalops 345
 Hegetotherium 279
 Helateles 294
 Helicoprion 52
 Helodus 57
 Hemichordata 21
 Hemicyon 250
 Heptodon 266
 Hesperornis 200, 203
 Heterodontoidea 52
 Heterodontus 52
 Heterostraci 32, 34
 Hipparion 291
 Hippidium 291
 Hippopotamus 306, 323
 Holocephali 58
 Holoptychius 81, 83
 Holostei 69, 73
 Homacodon 266, 305
 Homaeosaurus 140
 Hamalodontotherium 274
 Homo heidelbergensis 384
 — neanderthalensis 384
 — sapiens 384
 Homogalax 286, 293
 Homosteoidea 44
 Homosteus 44

Homunculus 375
Hoplophoneus 252, 260
Hoplopteryx 79
Humerus 91, 92, 112, 153, 199
Hyaemoschus 313
Hyaena 250

Hyaenarctos 250
Hyaenodon 251
Hyaenidae 259
Hyaenognathus 256
Hybodus 16, 39, 52
Hylobates 379
Hyomandibulare 16, 37, 38, 63 (рис. 53), 66
Hyoplastra 121
Hyopsodus 269
Hyperodapedon 140
Hypertragulidae 313
Hypertragulus 314
Hypisodus 314
Hypocentrum 88
Hypohippus 290
Hypophysis 18
Hypoplastra 121
Hypsilophodon 174
Hypsiprimnodon 234
Hypuralia 77
Hyrachyus 286, 288, 294
Hyracodon 288, 293, 294
Hyracoidea 325
Hyracotherium 218, 289
Hyrax 325
Hystricomorpha 357, 363
Hystrix 363

I

Ichthyodorulites 57
Ichthyopterygia 132
Ichthyornis 203
Ichthyosaurus 131
Ichthyostega 96, 105
Ichthyostegopsis 105
Ictidosauria 196
Ictitherium 259
Iguanodon 174
Ilium 91, 112, 135, 147, 160, 199
Indricotherium 297
Infundibulum 17, 18, 31
Inia 352
Incisivi 217
Incus 215
Indris 371
Inostrancevia 195
Insectivora 239
Interatherium 279
Intercentrum 87, 112, 129, 148
Interclavicula 91, 112, 147
Intermedium 92, 153, 223
Internasale 89
Interoperculum 63 (рис. 53)
Intertemporale 65, 89
Ischium 91, 112, 135, 160, 193
Ischnacanthus 47
Ischyromys 358, 360
Isospondyli 77

J

Jaekelaspis 43
Jonkeria 192
Jugale 63 (рис. 53), 64, 89, 214

K

Kannemeyeria 183, 194
Kentriodon 353

Kentrurosaurus 179
Kiaeraspis 28
Kionocrania 142
Kogia 354
Kotlassia 117

L

Labidosaurus 112, 119
Labyrinthodontia 96
Lacertilia 141, 142
Lacrimale 63 (рис. 53), 64, 89, 214
Lambdotherium 300
Lambeosaurus 177
Lamnoidea 54
Lamna 53
Lanarkia 33
Lariosaurus 130
Lasanius 30
Lemur 371
Lemuroidea 366, 371
Leontinia 277
Lepidosauria 138
Lepidosiren 84
Lepidosteus 73
Lepidotus 74
Lepospondyli 96, 101
Leptictidae 241
Leptobos 319
Leptolepis 77
Leptomeryx 314
Lepus 364
Limnocyon 253
Limnohyops 288, 300
Lipotes 352
Litopterna 269
Lophiodon 294
Loricata 341
Loris 372
Lorisidae 372
Loxodonta 334
Loxomma 98
Lunatum 223
Lutra 258
Lycaenops 190
Lycosuchus 193
Lysorophia 103
Lysorophus 103
Lystrosaurus 194

M

Machaeroprotopus 150
Machairoodus 260
Macrauchenia 281
Macropetalichthys 17, 48
Macropoma 82
Macropus 234
Macrosclerides 242
Magnum 223, 287
Malleus 215
Mammalia 11, 23, 183
Mammonteus 328, 329, 334
Manatus 337
Mandibula 16, 38
Mandschurosauros 175
Manis 347
Manus 93, 95, 153, 190, 223, 252, 270, 272, 276, 284, 293, 307, 310, 314
Marginalia 121
Marsupialia 183, 235
Marsupium 235
Mastodon 328, 333
Mastodonsaurus 87, 101
Mastoideum 215

- Maxilla 63 (рис. 53), 64, 70, 73, 89, 214
 Meatus auditorius (acusticus) externus 214
 Medulla oblongata 17, 18, 28, 212
 Megacerops 299
 Megaceros 315
 Megachiroptera 244
 Megaladapis 371
 Megalichthys 63, 65, 82
 Megalohyrax 326
 Megalonyx 346
 Megalosaurus 166
 Megatheriidae 345
 Megatherium 346
 Melanodon 229
 Meles 258
 Membrana tympani 215
 Meniscotherium 269
 Menodus 293, 299
 Menotyphla 239, 242
 Mephitis 258
 Merriamia 130
 Merychippus 285, 287, 291
 Merychyus 309
 Merycochoerus 305
 Merycodus 314, 318
 Mesenosaurus 186
 Mesocuneiforme 223, 310
 Mesodon 75
 Meshippus 284, 287, 289
 Mesonyx 249
 Mesoplastra 121
 Mesoplodon 352
 Mesopithecus 376
 Mesosauria 127
 Mesosaurus 127
 Metacarpalia 92, 199, 223
 Metacheiromys 340
 Metaailurus 250, 260
 Metamynodon 295
 Metapterygoideum 63 (рис. 53), 66
 Metatarsalia 92, 199, 223
 Metatheria 225
 Metaxytherium 336
 Metazoa 21
 Metriorhynchus 154
 Miacidae 249, 250, 251
 Micramphibia 102
 Microbrachis 102
 Microchiroptera 244
 Microcleidus 135
 Microconodon 196
 Microdon 75
 Mioclaenus 270
 Miohippus 285, 289
 Miolania 124
 Miosiren 326, 336
 Mixosaurus 131
 Moeritherium 326, 330
 Molares 217
 Monoclonius 160, 174
 Monodelphia 225
 Monotremata 183, 226
 Moropus 286, 288, 293, 300
 Morosaurus 147, 160
 Moschops 193, 222
 Multituberculata 196, 225, 227
 Muraenosaurus 134
 Mus 363
 Musculus masseter 357
 Mustela 250, 258
 Mustelidae 258
 Mycterosaurus 184
 Mylagaulus 359
 Myliobatis 54
 Mylodon 340, 346
 Mylodontidae 346
 Mylohyus 307
 Mylostoma 43
 Myohyrax 363
 Myocastor 363
 Myoidea 359, 363
 Myomorpha 357, 360
 Myopotamus 363
 Myriacanthus 58
 Myrmecophagus 344
 Mystacoceti 351
 Mystriosuchus 151
 Myxine 25
- N**
- Nasale 89, 214
 Naviculare 223
 Necrolemur 373
 Nectridia 102
 Nematoptychius 65
 Neoceratodus 84
 Neognathae 201, 207
 Neopallium 211
 Neoreomys 359
 Neornithes 203
 Nesodon 275
 Neurale 121
 Nodosaurus 179
 Notharctus 367, 370
 Nothosauria 136
 Nothosaurus 136
 Nothrotherium 346
 Notidanoidea 53
 Notidanus 53
 Notohippus 278
 Notostylops 276
 Notoungulata 268, 272
 Nuchale 121
 Nyctinomus 244
 Nyctipithecus 375
- O**
- Occipitale 214
 Ochotona 364
 Odoabaenus 262
 Odontaspis 54
 Odontoceti 350
 Odontognathae 204
 Odontopteryx 207
 Olecranon 92
 Oldfieldthomasia 276
 Oligopleurus 76
 Omomys 218
 Omphalosaurus 131
 Ouohippidium 291
 Onychodectes 246
 Onychodus 47
 Operculum 58, 63 (рис. 53), 65
 Ophiacodon 184, 190
 Ophiderpeton 102
 Ophidia 142, 144
 Ophthalmosaurus 129
 Opisthocomus 208
 Opisthoticum 63 (рис. 53), 66, 89, 120, 215
 Orbitosphenoideum 214
 Orcinus 353
 Oreamnus 319
 Oreas 319
 Oreodon 306
 Oreotragus 319
 Ornithischia 159, 172

Ornithodelphia 225
Ornitholestes 161
Ornithomimus 164
Ornithopoda 173
Ornithorhynchus 183, 226
Ornithosuchus 149
Orodus 52
Orohippus 289
Orthosaurus 86, 90, 98
Orycteropus 348
Oryctolagus 364
Os cannon 304
Ostariophysi 78
Osteichthyes 24, 37, 41, 44, 45, 60
Osteolepis 63 (рис. 53), 80
Osteostraci 27, 30
Ostracodermi 25, 38, 47, 61
Otariidae 262
Otocyon 255
Ovibos 319
Ovis 319
Oxyaena 250
Oxyclaenus 249
Oxydactylus 311
Oxyrhina 54

P

Pachyrhinos 278
Pachycormus 75
Pachyostosis 335
Palaeonodon 340
Palaeonodonta 340
Palaeocastor 359
Palaeochiropteryx 245
Palaeognathae 204
Palaeogyrinus 86, 89, 98
Palaeolagus 359
Palaeoloxodon 334
Palaeomastodon 331
Palaeonictis 250
Palaeoniscidae 64, 66, 72
Palaeoniscoidea 71
Palaeoniscus 71
Palaeophis 145
Palaeornithes 203
Palaeoryctes 240
Palaeoscincus 179
Palaeosimia 379
Palaeospondyloidea 31
Palaeospondylus 31, 33
Palaeosyops 286, 300
Palaeotherium 292
Palatinum 63 (рис. 53), 201, 214
Palaeotherium 292
Palatoquadratum 16
Pan 379
Panochthus 342
Pantolambda 271
Pantotheria 229
Papio 377
Parahippus 287, 291
Paramys 358
Parapithecus 368, 376
Parasauropodus 177
Parasphenoidem 63 (рис. 53), 65, 89, 214
Pareiasaurus 118
Parexus 46
Parietale 63 (рис. 53), 64, 89, 214
Paroccipitale (см. Opisthoticum) 66
Passeriformes 209
Patriocetus 355
Patriofelis 253
Pecora 304, 308, 312, 314

Pedetes 361
Pelicaniformes 207
Pelycosauria 183
Perameles 234
Perceosoces 78
Perchoerus 324
Perioticum 214, 261
Periptychus 270
Perissodactyla 267, 284
Permocynodon 196
Pes 93, 153, 174, 191, 223, 232, 252, 270, 272, 276, 281, 285, 293, 307, 310, 314
Petalodus 57
Petromys 363
Petromyzon 25
Petrosum 215, 226
Phalanger 234
Phaneropleuron 84
Pharyngobranchialia 16
Pharyngolepis 30
Pharynx 20
Phascolarctos 235
Phascolumys 235
Phenacodus 266, 268
Phiomia 328, 331
Phlaocyon 250, 257
Phocidae 263
Pholidophorus 76
Pholidota 347
Phororhacos 201, 202, 209
Phyllolepis 33
Phyllospondyli 96, 102, 104
Phyllostomatidae 244
Physeter 354
Phytosauria 150
Phytosaurus 151
Pilosa 341, 345
Pinnipedia 248
Pisces 23, 24
Pisiforme 153, 223
Pithecanthropus 381
Placenta 211
Placochelys 137
Placodermi 24, 37, 61
Placodus 136
Plagiaulax 227
Plagiomene 243
Plastron 120
Platanista 353
Platecarpus 141, 144
Plateosaurus 162, 168
Platybelodon 328, 333
Platygonus 306, 324
Platynota 143
Platyrhini 374
Platysomidae 71, 77
Platysomus 71
Plautus 209
Plesiadapis 242, 371
Pleuracanthodii 18, 49, 50, 67
Pleuracanthus 38, 50
Pleurocentrum 88
Pleurodira 124
Pleurostylodon 276
Plianchenia 312
Pliohippus 287, 293
Pliopithecus 379
Pliosaurus 135
Podokesaurus 161
Poebrotherium 310
Polacanthus 180
Polex 92, 247
Polydolops 235

Polymastodon (см. Taeniolabis) 227
 Polyodon 72
 Polyprotodonta 232
 Polypterus 66, 72
 Polypterini 70
 Portheus 73, 78
 Postfrontale 63 (рис. 53), 64
 Postminimus 93
 Postorbitale 63 (рис. 53), 64
 Postrostrale 63 (рис. 53)
 Postspleniale 65
 Posttemporale 63 (рис. 53), 91
 Potomogale 241
 Praearticulare 65
 Praeoracoideum 112
 Praefrontale 63 (рис. 53), 64, 89
 Praemaxilla 63 (рис. 53), 64, 214
 Praemolares 217
 Praeoperculum 63 (рис. 53), 64, 65
 Praepollex 93
 Praepubis 156
 Praevomer 63 (рис. 53), 65, 89, 201
 Priacodon 228
 Primates 366
 Prioniodus 26
 Pristis 54
 Proadinothierium 276
 Proatlas 184
 Proboscidea 325
 Procamelus 310, 312
 Procellariformes 207
 Processus odontoideus 222
 Processus paroccipitalis 214
 Processus transversus 112, 129, 148
 Procolophon 117
 Procompsognathus 161
 Procoracoideum 114, 147, 183
 Procreodi 394
 Procyon 256
 Proeutatus 342
 Proganosauria 127
 Promerycochoerus 309
 Pronomotherium 309
 Pronycticebus 367, 370
 Prooticum 63 (рис. 53), 66, 89, 215
 Propliopithecus 368, 376, 379
 Prorosmarus 263
 Proscalops 40, 243
 Prosqualodon 350
 Proteles 259
 Prothylacinus 233
 Protoceras 314
 Protoceratops 181
 Protocerotidae 313
 Protocetus 351
 Protohippus 291
 Protopterus 84
 Protoreodon 309
 Protorosauria 132, 138
 Protorosaurus 132
 Protoselenodontia 307
 Protospinax 54
 Protostega 124
 Prototheria 225
 Protylopus 311
 Protypotherium 275, 279
 Prozeuglodon 350
 Psammodus 57
 Pseudosciurus 359
 Pseudosuchia 149
 Psittaciformes 209
 Psittacotherium 245
 Pteranodon 147, 158

Pteraspis 32
 Pterichthys 44
 Pterodactyloidea 157
 Pterodactylus 157
 Pterosauria 154
 Pterygoideum 63 (рис. 53), 65, 89, 201, 214
 Ptilodus 227
 Ptychodus 54
 Ptyctodus 44
 Pubis 91, 112, 147, 199
 Pycnodontidae 75, 77
 Pycnodus 75
 Pygale 121
 Pygostyle 199
 Pyrotheria 282
 Pyrotherium 282

Q

Quadratojugale 64, 89, 201
 Quadratum 66, 89, 201

R

Radiale 15, 39, 92, 153, 223
 Radius 91, 92, 153, 157
 Raja 54
 Ratitae 205
 Reptilia 23
 Rhachitomi 99
 Rhamphorhynchoidea 157
 Rhamphorhynchus 154
 Rheiformes 205
 Rhenanida 55
 Rhinobatis 54
 Rhinoceros 220, 298
 Rhinocerotidae 295
 Rhinocerotoidae 294
 Rhipidistia 80
 Rhipitoglossa 143
 Rhizodontidae 81
 Rhynchocephalia 139, 146
 Rhyncholepis 30
 Rhynchosaurus 141
 Rhytina 337
 Rodentia 356
 Rostrale 63 (рис. 53), 89
 Rostrum 38, 58, 72
 Ruminantia 304
 Rupicapra 319

S

Sacrum 147
 Sagenodus 65, 84
 Saghatherium 326
 Saliencia (см. Anura) 107
 Saltoposuchus 149
 Samotherium 306, 315, 317
 Sarcophilus 234
 Saurichthys 72
 Sauripterus 95
 Saurischia 159
 Sauropleura 102
 Sauropoda 147, 159, 169, 224
 Sauropterygia 133, 136, 138
 Scaphoideum 223
 Scaphyrhynchus 66
 Scapula 91, 112, 183, 199
 Scapulo-coracoideum 91
 Scaumenacia 84
 Scelidosaurus 179
 Sciамys 360
 Sciuroides 360
 Sciuroidea 358, 360
 Sciuromorpha 357, 360

Sclerorhynchus 55
Scolopodus 26
Scutosaurus 118
Scyllium 54
Scymnognathus 194
Semantor 263
Semionotoidea 74
Semionotus 74
Semnopithecus 377
Septomaxillare 89
Seymouria 110, 112
Seymouriamorpha 117
Simia 379
Simiidae 378
Simosaurus 135
Simplicidentata 357
Sinanthropus 382
Sinopa 250
Sirenia 325, 335
Sivatherium 317
Smilodon 250, 260
Solenodon 241
Sorex 242
Soricomorpha 239, 242
Spalacotherium 229
Sphenacodon 184
Sphenethmoideum 89
Sphenisciformes 207
Sphenodon 139, 184
Spinosaurus 167
Spiraculum 19, 28, 38, 70
Spleniale 65, 89
Squalodon 352
Squaloidea 54
Squalus 53
Squamata 129, 141
Squamosum 63 (рис. 53), 64, 89, 214
Squatina 54
Stapes 89, 94, 215
Stegodon 329, 333
Stegosauria 173, 178
Stegosaurus 160, 178
Stegoselachii 49
Stegotherium 342
Steneofiber 361
Steneosaurus 147, 152
Stenomylus 312
Stenopterygius 130, 131
Stereospondyli 101
Sternum 15, 198
Struthio 206
Struthiomimus 163
Struthioniformes 205
Struthiosaurus 180
Stylinodon 245
Subungulata 267
Suina 304, 320, 324
Suboperculum 63 (рис. 53), 65
Subungulata 325
Supraangulare 63, 89
Supracleithrum 63 (рис. 53), 91
Supraoccipitale 65, 89, 214
Supraoccipitale dermale 63 (рис. 53), 89
Supraorbitale 63 (рис. 53), 89
Suprapterygoideum 63 (рис. 53)
Supratemporale 63 (рис. 53), 65, 89
Sus 306, 324
Symmetrodon 229
Symplecticum 66, 70
Synapsida 161, 182
Synaptosauria 138
Syndyceras 314
Synoplotherium 252

Synsacrum 199
Synthetoceras 314
Systemodon (см. Homogalax) 293

T

Tabulare 63 (рис. 53), 65, 89
Taeniodontia 245
Taeniolabis 227
Talpa 242
Tanystrophaeus 132
Tapinocephalus 193
Tapiroidea 286, 293
Taurus 286, 288, 293
Tarsalia 92, 199, 223
Tarsioidea 218, 366, 370
Tarsius 366, 370, 372
Tarsus 92, 199, 223
Taxidea 258
Teleosaurus 154
Teleoceras 287
Teleostei 15, 69, 73, 76
Temnocyon 250, 255
Teratornis 208
Testudo 121
Tetonius 373
Tetraclaenodon 269
Tetralophodon 329
Tetrameryx 306
Tetrapoda 24, 67, 89, 95
Thallosaurus 141
Thaumatosauros 134
Thecodontia 147, 148, 159, 162, 202
Thelodus 33
Theosodon 281
Therapsida 183, 186, 195
Theriodontia 194
Therocephalia 193, 196
Theromorpha 183
Theropoda 161
Thescelosaurus 160
Thrinohyus (см. Perchoerus) 324
Thoatherium 281
Thryonomys 363
Thylacinus 234
Thylacoleo 235
Tibia 92, 153, 199, 212, 223
Tibiale 92
Tillodontia 246
Tillotherium 245
Titanichthys 43
Titanophoneus 193
Titanosaurus 172
Titanosuchus 193
Tomarctus 256
Torpedo 55
Toxochelys 122
Toxodon 277
Toxodontia 275
Trachelosaurus 137
Trachodon 147, 174
Tragoceras 306, 319
Tragulidae 312
Traguluna 304
Tragulus 313
Trapezium 223
Trapezoideum 223
Trematops 93
Trematosaurus 101
Triassocheilus 122
Tricentes 249
Triceratops 163, 177
Triconodon 228
Triconodontia 228

Trigonias 293, 296
Trigonostylops 280
Triisodon 249
Trilophodon 328
Trimerorachis 101
Trionychidae 122
Trionyx 125
Trituberculata 230
Tritylodon 227
Troödon 180
Trygon 55
Tuba Eustachii 214, 215
Tuberculum 87, 112, 129, 148
Tubulidentata 348
Tubulidon 348
Tunicata (cm. Urochorda) 21
Tupaia 221
Tylopoda 304, 310
Tylosaurus 141, 144
Tympanicum 212, 215
Typotheria 275, 278
Typotherium 278
Tyrannosaurus 166, 171

U

Uintatherium 271
Ulna 91, 92, 112, 153, 157
Ulnare 92, 153, 223
Unciforme 223
Undina 82
Urochorda 21

Urodela 104, 106
Ursus 257

V

Varanops 183
Varanus 143
Viverra 258
Viverravus 253
Viverridae 258
Vomer 214
Vulpavus 250, 253
Vulpes 256

X

Xenarthra 341
Xiphiplastra 121
Xiphodon 306, 312

Y

Youngina 138

Z

Zalambdolestes 240
Zalambdodonta 239
Zanclodon 166
Zanycteris 244
Zeuglodon 351
Ziphius 352
Zygapophys anterior 112, 129, 148
Zygapophys posterior 112, 129
Zygantrum 129
Zygosphene 129

Виндский педагогический
институт им. С. М. Кирова

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора русского издания	5
Глава I. Введение	7
Глава II. Прimitивные бесчелюстные позвоночные	25
Глава III. Акулоподобные рыбы	37
Глава IV. Костные рыбы	60
Глава V. Земноводные	85
Глава VI. Прimitивные пресмыкающиеся	109
Глава VII. Различные группы рептилий	127
Глава VIII. Архозавры	146
Глава IX. Динозавры	159
Глава X. Звероподобные пресмыкающиеся	182
Глава XI. Птицы	198
Глава XII. Строение млекопитающих	211
Глава XIII. Прimitивные млекопитающие	225
Глава XIV. Происхождение плацентарных. Насекомоядные и рукокрылые	237
Глава XV. Хищные	247
Глава XVI. Архаические группы копытных	264
Глава XVII. Непарнокопытные	284
Глава XVIII. Парнокопытные	302
Глава XIX. Полукопытные	325
Глава XX. Неполиозубые	339
Глава XXI. Китообразные	349
Глава XXII. Грызуны	356
Глава XXIII. Приматы	366
Классификация позвоночных	386
Русский алфавитный указатель	400
Латинский алфавитный указатель	405

LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF TORONTO

