

Д. В. ГАЗУНОВ

ВЫМИРАНИЕ
ДРЕВНИХ РЕПТИЛИЙ
И МЛЕНОПИТАЮЩИХ

АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ

Л. К. ГАБУНИЯ

568

1914

ВЫМИРАНИЕ
ДРЕВНИХ РЕПТИЛИЙ
И МЛЕКОПИТАЮЩИХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ — 1969



56(C41)
568.1 (47.922)
Г 121

Книга содержит научный анализ данных палеобиологии, охватывающих ряд крупных групп рептилий и млекопитающих мезо-кайнозоя, логически приводящий к заключению, что плодотворное изучение этой сложной проблемы возможно лишь в свете дарвиновского эволюционного учения. Рассмотрение ярких случаев вымирания динозавров и некоторых широко распространенных групп млекопитающих позволяет установить тесную зависимость их исчезновения от хода исторического развития всего биоса.

Предисловие

Всем известно, что на Земле некогда существовали организмы видов и родов, которые совершенно вымерли. Каждый невольно задумывается о причинах полного исчезновения таксонов, которые в свое время имели широчайшее распространение.

Многочисленные ученые — геологи, палеонтологи, биологи разных специальностей, иногда даже химики, физики и астрофизики — высказывались о факторах вымирания органических форм и их групп. Поначалу эта проблема обычно представляется легко разрешимой. Мало ли было изучено всевозможных пертурбаций земного и космического порядка, которые могли уничтожать виды животных и растений: разные события горообразования, вулканическая деятельность, временами достигавшая колоссального размаха, сильные изменения климата и т. д.

И вот появилось великое множество объяснений причин вымирания разных групп органических форм. Однако, вдумавшись в каждую из таких теорий вымирания, мы быстро убеждаемся в ее несостоятельности и оказываемся вынужденными отбросить ее. Так было отвергнуто большинством геологов, палеобиологов и биологов других специальностей множество теорий вымирания организмов.

Однако оставался один путь решения этой проблемы, путь, по моему глубокому убеждению, вполне надежный и верный. Это — тот путь, который был указан более ста лет назад Ч. Дарвином.

Около тридцати лет я усердно старался разъяснять дарвиновское понимание эволюции в своих статьях, учебниках и теоретических книгах, посвященных эволюции организмов. Не могу, однако, сказать, что мои старания увенчались успехом, хо-

тя отдельные специалисты и поддержали меня. Поэтому представлялось необходимым более обстоятельное специальное теоретическое исследование о причинах вымирания организмов.

Мне было очень приятно, когда Л. К. Габуня выразил желание написать книгу о процессах и причинах исчезновения как раз тех классов организмов, вымирание которых особенно заинтересовывало и озадачивало эволюционистов, — классов пресмыкающихся и млекопитающих. В этой книге автор выступает как убежденный дарвинист, и его книга, надо надеяться, будет способствовать восстановлению престижа дарвинизма в целом. Одновременно и я написал книгу, где, не вдаваясь в рассмотрение причин вымирания отдельных таксонов только что названных групп, пытаюсь рассмотреть причины вымирания в целом.

Тот факт, что только учение Дарвина дает ключ к изучению этой проблемы, которую многие ученые уже объявили неразрешимой загадкой, является одним из триумфов дарвинизма, и мы — Л. К. Габуня и я — стараемся показать это непредубежденным читателям.

Л. Ш. Давиташвили

Введение

Изучение ископаемых организмов с полной несомненностью показывает, что подавляющее большинство их видов исчезло без потомства. Можно было бы назвать много вымерших групп животных и растений, но здесь достаточно, нам кажется, ограничиться ссылкой на некоторые примеры из числа наиболее широко известных и ярких. В морях мезозойской эры были исключительно широко распространены головоногие моллюски — аммониты. Известно огромное число видов этих ископаемых моллюсков, и все они несомненно вымерли уже в мезозойское время. Совершенно вымерли такие группы мезозойских пресмыкающихся, как ихтиозавры, плезиозавры, мозазавры, птерозавры, динозавры и другие. В раннетретичное время было много разнообразных групп копытных, но лишь очень немногие из них могут рассматриваться предковыми для современных форм. Подавляющее большинство этих древних групп копытных полностью вымерло. Исчезли из геологической летописи также многочисленные хоботные, среди которых особенно выделялись плоскобивневый платибелодонт и огромный динотерий, имевший большие загнутые вниз бивни нижней челюсти, вымерли своеобразные саблезубые кошки и многие другие.

Палеонтология дает, таким образом, неопровержимые доказательства вымирания видов и групп организмов. Однако она же и позволяет подойти к выяснению условий и причин этого сложного процесса. Проблеме вымирания посвящены целые книги. Она затрагивается в той или иной мере во многих статьях и палеонтологических монографиях, и это естественно, так как геологи и палеонтологи, часто сталкивающиеся с явлением вымирания отдельных форм и групп организмов, вынуждены в своей повседневной работе искать решения проблемы вымира-

ния. Между тем в нашей науке и по сей день пользуется широким распространением пессимистическая оценка возможности выяснить причины вымирания животных и растений и установить закономерности этого процесса. Особенно загадочным представляется многим ученым весьма быстрое вымирание больших групп растений и животных.

Действительно, как объяснить вымирание больших групп организмов, имевших почти всесветное распространение? На этот вопрос пытались ответить многие ботаники, зоологи, палеонтологи, геологи.

Не останавливаясь здесь на рассмотрении истории изучения проблемы вымирания, отметим лишь, что неутешительные выводы в отношении перспектив изучения этой проблемы были связаны главным образом с почти полным забвением основных принципов учения Дарвина о вымирании (Давиташвили, 1948, стр. 463). В наше время отказ от дарвиновской концепции вымирания по-прежнему приводит к возникновению многочисленных и явно несостоятельных попыток свести вымирание тех или иных групп организмов к непосредственному результату изменения физико-географических условий. Чтобы убедиться в этом, можно вкратце коснуться ряда таких попыток, содержащихся в новейших исследованиях.

Значительная часть гипотез вымирания, пользующихся в настоящее время широкой известностью, апеллирует к таким, якобы, универсальным факторам, охватывающим весь земной шар со всеми видами местообитаний, как космическая радиация (Шиндевольф, 1954, 1962; Кларк, 1953; Красовский и Шкловский, 1957; Нейман и др.), заражение атмосферы радиоактивными элементами, содержащимися в продуктах вулканических извержений (Дысса, Нестеренко, Стюарт и Широков, 1960), миграция радиоактивных элементов из недр земли (Иванова, 1955), возникновение больших температурных скачков между днем и ночью (Штехов, 1954), непродолжительный жар (Лаубенфельс, 1956), резкое увеличение солнечной активности (Линигер, 1961) и др. Все эти гипотезы, как и ранее выдвигавшиеся гипотезы катастрофического воздействия на органический мир, страдают одним общим недостатком: они не объясняют избирательности процесса вымирания; не объясняют, как при допущении столь пагубного воздействия упомянутых факторов на

одни группы животных, могли выжить прочие, в том числе явно менее защищенные от действия различных радиаций, чем те, которые вымерли.

Многие придают решающее значение воздействию на организмы изменений климата. О климате, как о важнейшем факторе вымирания, пишут Экснер (1955), Э. Казье (1962), Г. Бинге (1964), Р. Пирсон (1964), Л. Рассел (1965) и другие. Конечно, нельзя отрицать значения такого общего условия вымирания, как изменения климата, однако ухудшением климата невозможно объяснить повсеместное вымирание широко распространенных организмов в определенные геологические эпохи. Климаты земли не изменялись внезапно и повсюду одинаково, а следовательно и вымирание, вызванное непосредственно климатическими изменениями, должно было носить местный характер. По той же причине не могут быть признаны удовлетворительными гипотезы, объясняющие вымирание больших групп организмов действием горообразовательных явлений (Личков, 1956; Эскола, 1956; Вашичек, 1959 и др.), эвстатических колебаний уровня моря (Ньюэлл, 1963; Гинзбург, 1964; Симон, 1958), великих приливов и отливов (Вильфарт, 1949), падения метеоритов, якобы, менявших температуру поверхности земли (Лаубенфельс, 1956), и других изменений физико-географической обстановки. Все эти гипотезы, наряду с упомянутыми уже модными гипотезами, основывающимися на действии различных радиаций, могут быть отнесены к числу неокатастрофических теоретических построений, обстоятельная критика которых дается в недавно опубликованной книге Л. Ш. Давиташвили (1969). Некоторые из этих гипотез подробнее рассматриваются также в настоящей работе, в конце главы о динозаврах.

Надо заметить, кроме того, что до сих пор продолжают пользоваться успехом среди естествоиспытателей теории «старения» и «умирания» видов, подвергшиеся в свое время резкой критике со стороны Л. Ш. Давиташвили (1948, стр. 64). Идея старения и смерти филогенетических ветвей лежит в основе концепций вымирания, выдвигаемых Г. Г. Госсаном (1953, 1959), С. Дж. Стаблфилдом (1959), Р. Токе (1961), А. и И. Термье (1956), Р. Дэм (1963) и др. Едва ли следует доказывать, что гипотезы старения видов и групп организмов не выдерживают на-

учной критики. Они ни в кой мере не подтверждаются фактами из истории органического мира. Правда, сторонники идеи старения обычно указывают на признаки «усталости», якобы, возникающие у представителей филогенетических ветвей, которые приближаются к своему окончанию, однако при ближайшем рассмотрении этих старческих признаков оказывается, что они в действительности являются адаптивными особенностями, связанными с определенными условиями существования. Палеонтология не дает нам также оснований для уподобления истории развития видов жизненному циклу особей. Дело в том, что начало родословной линии любого современного организма теряется в глубине далекого геологического прошлого, и все же ныне существующие виды продолжают развиваться и проявлять склонность к неограниченному размножению и расширению ареала.

Нередко делаются попытки привлечения, наряду с внутренними причинами, также и внешних факторов. Характерна в этом отношении гипотеза вымирания Г. Э. Кайзера (1961), который считает, что у динозавров увеличивалась в филогенезе дисгармония — нарушение корреляции, однако первоначальное возникновение децентрализованных форм могло быть вызвано, по его мнению, экзогенным воздействием (излучение и т. д.). Смешанные гипотезы вымирания, исходящие из совместного действия внутренних и внешних факторов, развивают также Т. Г. Джордж (1958), А. Мейер-Абих (1964) и др. Однако привлечение внешних причин не меняет сущности этих гипотез, основанных на автогенетической концепции вымирания.

Таким образом, большинство современных теорий ничем существенным не отличается от ранее развивавшихся концепций вымирания. Коснувшись некоторых из них, мы ставили себе целью показать, что односторонний подход к решению проблемы вымирания и забвение дарвиновской концепции вымирания по-прежнему приводят ученых к ошибочным выводам.

Сознавая несостоятельность гипотез, объясняющих вымирание некоторых широко распространенных в геологическом прошлом групп организмов только теми или иными абиотическими факторами, некоторые видные ученые Запада (Ромер, Симпсон, Колберт, Арамбур и др.) стали усматривать причину вымирания в воздействии на организмы сложного комплекса ус-

ловий как биотических, так и абиотических, приближаясь в этом отношении к дарвинистскому толкованию проблемы вымирания. Однако и эти ученые затрудняются дать объяснение причин, как они полагают, почти внезапного и повсеместного исчезновения заврисхий, орнитисхий и ряда других больших групп рептилий. Еще Р. Лолл (1929, стр. 419), касаясь всесветного вымирания гигантских рептилий, писал, что драматическое вымирание этого могущественного племени есть одно из самых необъяснимых событий. Вымирание динозавров на грани мела и палеогена А. Ромеру (1966, стр. 330) также представляется одним из самых драматических событий в истории позвоночных. Причины этого вымирания весьма сложны, и если исчезновение наземных форм все же может быть связано с последствиями ларамийской фазы горообразования, то факторы вымирания морских групп рептилий остаются, по его мнению, почти необъяснимыми. По Э. Колберту (1965, стр. 213), исчезновение господствующих в мезозое рептилий было внезапным и драматичным, и пока не виден ответ на вопрос об его причинах. На этот вопрос не решается ответить также видный теоретик палеонтологии Д. Г. Симпсон. Используя дарвиновскую концепцию вымирания для объяснения причин исчезновения многих групп ископаемых млекопитающих Южной Америки, Австралии и других областей, он находит ее неприменимой к случаю вымирания динозавров. Симпсон считает, что эти мезозойские рептилии не могли испытывать конкуренции со стороны более прогрессивных групп животных, так как млекопитающие, по его мнению, быстро распространились лишь после исчезновения динозавров и некоторых других групп пресмыкающихся мезозоя. Он склонен даже думать, что скорее динозавры задерживали развитие плацентарных млекопитающих (Симпсон, 1960, стр. 49). К такому же выводу приходит советский палеонтолог А. К. Рождественский (1966, стр. 55), по мнению которого динозавры и другие рептилии тормозили развитие более высокоорганизованных, но малочисленных птиц и млекопитающих. Он полагает, что птицы и млекопитающие получили очень быстрое развитие непосредственно после вымирания мезозойских рептилий.

Однако даже такие труднообъяснимые случаи вымирания, как исчезновение в конце мела динозавров, становятся понят-

ными в свете дарвиновской концепции вымирания, что и было показано в свое время Л. Ш. Давиташвили (1940, 1941, 1948), придававшим решающее значение изменяющейся биологической среде, в которой жили рептилии позднего мела. Этот ученый сумел, несмотря на почти полное отсутствие в литературе сороковых годов сведений о древнейших млекопитающих, выявить несомненную связь с их развитием вымирания типично мезозойских рептилий.

Тем не менее дарвинистский путь изучения вопроса о факторах так называемого великого мезозойского вымирания до сих пор игнорируется наукой. Причина этого кроется главным образом с незыблемости укоренившегося взгляда, согласно которому динозавры и прочие мезозойские группы организмов всесветного распространения внезапно исчезли с лица земли в конце мела. Неудивительно, что такого масштаба катастрофическое вымирание не поддается объяснению с дарвиновских позиций. Поэтому, принимая в геологическом смысле мгновенное вымирание динозавров, мы вынуждены либо признать его загадочным событием, как это делают Ю. А. Елецкий (1962, стр. 1010) и другие, и успокоиться на этом, либо встать на путь поисков факторов универсального значения, неизбежно ведущий к созданию различных катастрофических гипотез. Так поступает подавляющее большинство исследователей, объясняющих вымирание динозавров и других больших групп организмов изменениями физико-географических условий.

Между тем накопившийся за последние годы палеобиологический материал все больше убеждает нас в несостоятельности идеи о внезапном исчезновении таких широко распространенных групп животных, как амmonoидеи, белемноидеи, динозавры и другие. Теперь уже раздаются голоса в пользу довольно значительной продолжительности процесса вымирания некоторых групп мезозойских рептилий. Нередко пишут о том, что существующее представление о внезапном вымирании динозавров сильно преувеличено против реальной действительности. Однако почти никто не делает из этого соответствующих выводов о характере и возможных причинах вымирания пресмыкающихся мезозоя.

Из изложенного явствует, что в этой книге нам придется ответить по меньшей мере на два важных вопроса.

Первый вопрос: можно ли принимать за доказанную истину положение о геологически мгновенном исчезновении динозавров и других групп мезозойских рептилий? И второй: доказана ли независимость вымирания динозавров от процесса развития млекопитающих?

Ставя себе целью приблизиться к выяснению геохронологии исчезновения динозавров и прочих мезозойских рептилий, а также некоторых групп мезо-кайнозойских млекопитающих, мы пытались обосновать, в свете новейших данных палеобиологии, дарвинистское толкование причин их вымирания. Если мы ограничили свою задачу рассмотрением вопроса о вымирании только мезозойских рептилий и преимущественно третичных млекопитающих, это не означает, конечно, что другим группам организмов мы придаем меньшее значение для исследования проблемы вымирания: нам казалось, что вымирание некоторых групп позвоночных и, в особенности, динозавров, как наиболее демонстративное и едва ли не самое головоломное, породившее множество фантастических гипотез вымирания, заслуживало специального рассмотрения.

Вполне сознавая всю сложность поставленной перед нами задачи, мы отнюдь не претендуем на окончательное решение вопроса о факторах вымирания мезозойских пресмыкающихся и третичных млекопитающих. Нам бы не хотелось оказаться в числе тех ученых, к которым могут быть обращены следующие слова Дарвина: «Нам нечего изумляться вымиранию, если и есть чему изумляться, то это нашей самонадеянности, позволяющей нам вообразить, хотя бы на минуту, что мы понимаем всю эту совокупность сложных условий, от которых зависит существование каждого вида» (Дарвин, 1939, стр. 545).

Сочтем опубликование настоящего исследования оправданным, если оно, как мы надеемся, позволит подойти к пониманию некоторых трудных вопросов вымирания.

*Пояснения к схемам
стратиграфического расчленения
мезозоя и кайнозоя*

В предлагаемом исследовании нам часто приходится упоминать, помимо главнейших стратиграфических подразделений мезозоя и кайнозоя, стратиграфические единицы регионального значения, устанавливаемые в большинстве случаев для солончатых и континентальных отложений, имеющих относительно ограниченное распространение. Поэтому, чтобы облегчить чтение основного текста работы, мы решили предпослать ей, наряду с общепринятыми схемами стратиграфических подразделений (табл. I и II), также таблицы корреляции меловых и третичных отложений (табл. III—VI). Вполне понятно, что в этих таблицах, как и, впрочем, в схемах главнейших стратиграфических подразделений, немало спорного: общей стратиграфической схемы мезозоя и кайнозоя еще не выработано не только для всего земного шара, но даже для Евразии. Спорными являются, как известно, не только названия и положение многих ярусов, но и границы отделов и даже систем. Здесь неуместно, конечно, касаться спорных вопросов, связанных с отсутствием общепринятых удовлетворительных стратиграфических схем, но если мы все же нашли нужным упомянуть об этом, то лишь с той целью, чтобы напомнить о больших затруднениях, которые возникают при датировке и синхронизации ископаемых фаун позвоночных отдаленных областей (Европы, Индии, Китая, Северной Америки и т. д.).

Схема стратиграфического подразделения мезозоя

Мезозойская группа	Мел	Отделы	Ярусы (и др. подразд.)		
		Верхний	Датский		
			Сенон	Верхний	Маастрихтский Кампанский
				Нижний	Сантонский Коньякский
		Туронский Сеноманский			
	Нижний	Альбский Аптский			
		Неоком	Барремский Готеривский Валанжинский		
	Юра	Верхний, или мальм	Титон	Верхний волжский Нижний волжский	
			Кимериджский Оксфордский Келловейский		
		Средний, или доггер	Лузитанский		
			Батский Байосский Ааленский		
			Верхний	Тоарский	
	Нижний, или лейас	Средний	Домерский Плинсбахский		
		Нижний	Лотарингский Снемюрский Геттангский		
	Триас	Верхний	Рэтский Норийский Карнийский		
Средний		Ладинский Анизийский			
Нижний, или скифский		Кампильский Сейсский			

Таблица II

Схема корреляции континентальных юрских отложений (по Колберту)

	Сев. Америка	Азия	Европа		Африка	Австралия
Верхняя юра	Моррисон	Уейян Куангюян (Китай)	Мальм	Пурбек Портланд Кимеридж Оксфорд	Золленгофен	Тендагуру
Средняя юра			Доггер	Форест-Мейрбл Стонфилд-Слейтс	Марокко Мадагаскар	
Нижняя юра	Навайо	Кота (Индия)	Лейас	Верхний Средний Нижний	Гольмаден Марокко	Телбреггер Нижний Велун Дэрхам-Даунс

Таблица III

Схема корреляции нижнемеловых континентальных отложений (по Колберту)

	Ю. Америка	С. Америка	Азия	Европа	Африка	Австралия
Нижний мел	Неквен	Вашита	Шантунг	Верхние зеленые пески	Гольт	
		Фредериксбург	Синкианг (Китай)			
		Тринити	Ирен-Дабасу	Нижние зеленые пески	Вельд	
		Эрундел	Оших Ондаи-Саир Он-Гонг (Монголия)			
		Северная Африка	Уйтинхаге (Юж. Африка)	Тамбо Роолинг-Даунс		

Корреляция верхнемеловых континентальных толщ по позвоночным (по Колберту)

	Южная Америка	Северо-западная часть Северной Америки	Юго-западная часть Северной Америки	Восточная часть Северной Америки	Азия	Европа	Африка	Австралия
Верхний мел	Патагония	Ленс Хелл-Крик	Энимас	Монмаут	Байн-Шур (Монголия)	Трансильванские слои	Бахария (Египет)	Оупел-Бедс
		Эдмонтон	Кертленд Фрутленд	Мейтвен	Ламета (Индия)			
	Оулдмэн	Мейса Веад Энгюа Дифюнта	Мейтвен		Нэмегету (Монголия)			
	Фомоуст Милк Ривер			Мейдоти	Кансу Шантунг Синкиан (Китай)			
	Джудит-Ривер Ту медисин Пиар	Мейдоти	Амур					
	Бауру (Бразилия)		Нюбрара	Ренрит	Диadoxта (Монголия)			
	Бинтон							

Схема стратиграфического деления кайнозоя

Группа	Система	Отделы		Ярусы и др. подразделения
Кайнозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный	
		Плейстоцен	Верхнечетвертичный	
			Среднечетвертичный	
			Нижнечетвертичный	
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний
			Миоцен	Верхний Средний Нижний
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний
			Эоцен	Верхний Средний Нижний
			Палеоцен	Верхний Нижний

Схема корреляции третичных отложений (по Колберту)

		В е к а (ярусы)							
Эпохи (отделы)		В. Европа	З. Европа	Индия	Монголия Китай	С. Америка			
Третичный период	Неоген	Плиоцен	в. Апшерон Акчагыл	Виллафранк	Пинджор Татрот	Ниховань (санмень)	Бланк		
			ср. Куяльник Киммерий	Астий Плезанс		Эртемете	Хемпхилл		
			н. Понт Мэонис	Паннон	Док-Патан Нагри	Баоде	Кларендон		
		Миоцен	в. Сармат	Сармат	Чинжи		Барстов		
			ср. Тортон Гельвет		Камлиал	Тунг-Гур	Хемингфорд		
			н. Бурдигал			Лу	Арикарий		
		Олигоцен	в. Аквитан Хат				Уитней		
			ср. Рупель (Стампий)			Хзанда-Гол	Орелл		
			н. Латторф (Саннуаз)			Эргиль-Обо Улан-Гошу	Чадрон		
			в. Веммель (Людий) Лед (Бартон)			Шара-Мурун Ирдын-Манга	Дюшезний Уинта		
			ср. Лютет			Аршанто	Бриджер		
		Палеоген	Зоцен	н. Ипр (Кюиз)			Наран-Булак Улан-Булак	Вазач	
				Палеоцен	в. Танет			Хашату (Гашато)	Кларкфорд Торреджон
					н. Монс				Драгон Пуэрко

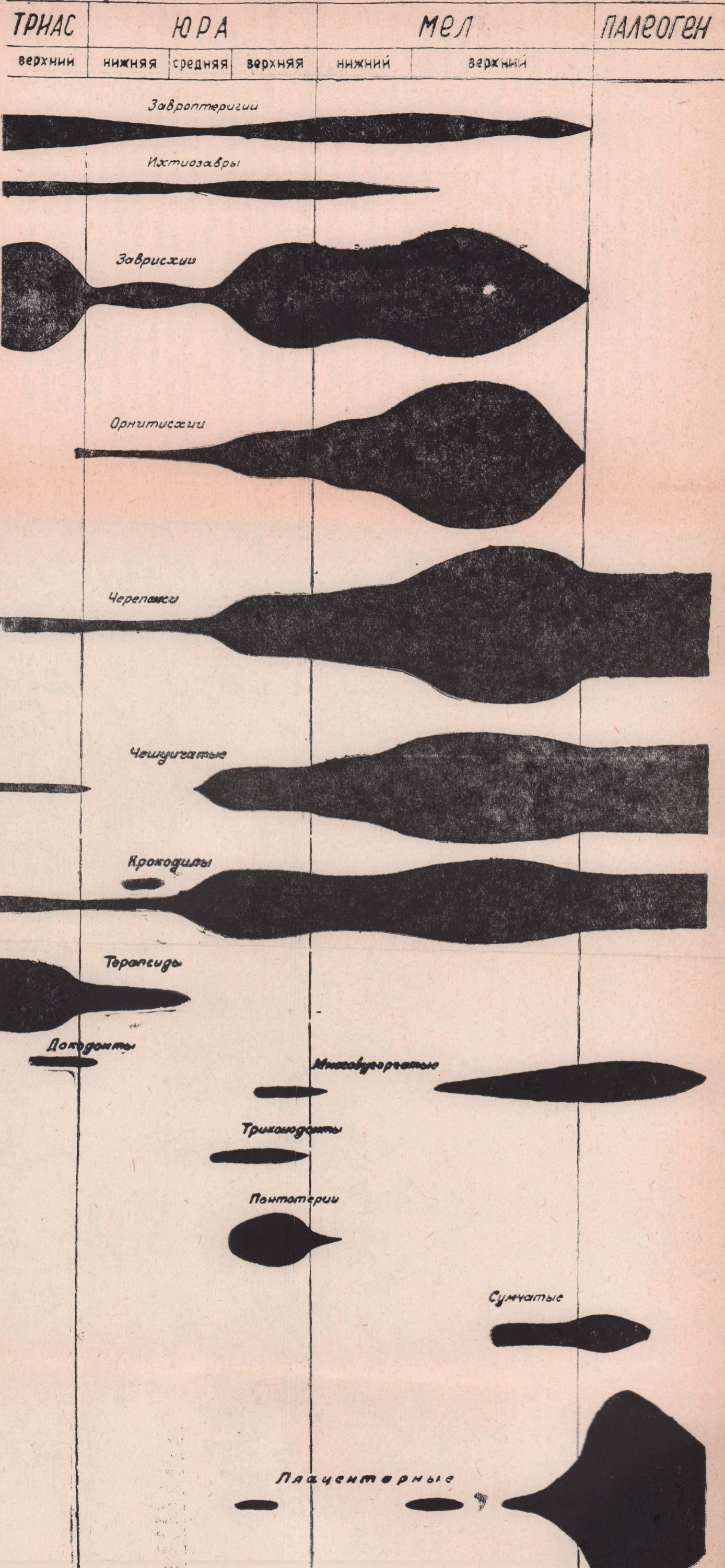
Условия и факторы вымирания отдельных крупных групп рептилий

Завроптеригии

Завроптеригии составляют своеобразную группу водных пресмыкающихся, история развития которой целиком связана с мезозойской эрой. Появившись в триасе, откуда нам известны самые мелкие и слабо специализированные представители этого отряда, они значительно эволюировали в течение мезозоя и достигли кульминации в развитии к началу позднего мела. В самом конце мезозоя завроптеригии полностью прекратили свое существование (табл. VII). Так как эта группа представляется нам исключительно важной для выяснения некоторых существенных черт процесса вымирания позвоночных животных вообще, прежде чем коснуться хронологии существования ее представителей, мы считаем нужным привести некоторые данные по систематике и эволюции завроптеригий.

В отряде *Sauropterygia* имеются два подотряда: *Nothosauria* и *Plesiosauria*. В первом из этих подотрядов известны семейства *Nothosauridae* и *Pachypleurosauridae*, во втором—*Pistosauridae*, *Pliosauridae*, *Polycolitidae*, *Plesiosauridae* и *Elasmosauridae*.

Вопрос о происхождении завроптеригий остается пока нерешенным, хотя мнение Ромера (1956, стр. 653) о том, что их предков следует искать среди протерозавров типа ареосцелид, не встречает существенных возражений со стороны специалистов. Напротив, если не считать относительно крупные размеры височных ямок у *Areoscelis*, то этот род, по Сен-Сену (1955, стр. 442), вполне может рассматриваться в качестве предка такого нотозавра, как *Pachypleurosaurus*.



Не совсем ясен также вопрос о родственных связях нотозавров и плезиозавров. Правда, близкое сходство в строении черепа отдельных представителей обоих подотрядов совершенно очевидно, но отсутствие у нотозавров характерной для плезиозавров фенестрации неба, принимаемой обычно за примитивную особенность, ставит все же под сомнение наличие непосредственного родства между этими группами завроптеригий. Вполне вероятно, однако, что у них были общие предки, к которым нотозавры, как более архаические завроптеригии, стояли ближе, чем плезиозавры. Что же касается фенестрации неба, то, может быть, прав Вилис (1943, стр. 27), который считает, что она могла возникнуть у плезиозавров в процессе эволюции подобно тому, как у пресмыкающихся анапсидного типа развились на черепе две пары височных ямок.

Нотозавры (*Nothosauria*) характеризуются относительно крупными размерами черепа, заметно отодвинутыми назад, по направлению к глазницам, ноздрями, слившимися по всей длине птеригоидами, отсутствием интерптеригоидных впадин, массивными ключицами, коротким срединным симфизом коракоидов, сильно раздвинутыми лопатками, почти одинаковыми размерами относительно тонких и длинных передних и задних конечностей. Хотя предплечье и голень соответственно несколько короче плеча и бедра, относительная удлиненность этих дистальных отделов конечностей указывает, скорее, на характер свойственной нотозаврам локомоции—промежуточный между передвижением по суше и плаванием. Подобная локомоция, безусловно, соответствует земноводному образу жизни этих животных, с чем вполне согласуется приуроченность их остатков преимущественно к лагунным отложениям (Сен-Сен, 1955, стр. 46).

Об амфибийности нотозавров свидетельствует, по-видимому, также морфофункциональный анализ признаков их плечевого пояса, позволивший Уотсону (1924, стр. 44) выделить две группы мускулов, приводящих в движение передние конечности этих животных. Первая группа мускулов служит выдвиганию всего плеча вперед и поддержанию его в горизонтальной плоскости, вторая же—тянет дистальный конец плеча назад, способствуя использованию его в качестве лапы; при этом действие мышц, вызывающих ротацию и опускание плеча вниз, уравнивается противодействием их антагонистов. Мускулатура плечевого поя-

са у нотозавров в целом служит только проталкиванию животного вперед. Она почти не допускает ни движения назад, ни быстрого поворота на месте. Обладатели такой мускулатуры едва ли могли выходить в открытое море.

Иначе обстоит дело у плезиозавров (*Plesiosauria*). Хотя эта обширная группа испытала, в отличие от нотозавров, довольно значительную адаптивную радиацию, можно все же выделить в ее эволюции два основных направления, определившиеся почти в самом начале их истории. Одно из этих направлений, которому следовали плиозавры (*Pliosauroides*), находит свое выражение в постепенном увеличении и удлинении черепа, укорочении шеи, развитии неодинаковой формы крупных зубов, укорочении позвонков, утрате ключиц и редукции межключиц, удлинении проксимальных сегментов конечностей и в некоторых других признаках. Другое направление, выраженное у собственно плезиозавров (*Plesiosauroides*), характеризуется укорочением и уменьшением размеров головы, удлинением шеи, одинаковой формой мелких зубов, удлинением позвонков, утратой межключиц и медиальным соединением ключиц, укорочением и утолщением проксимальных отделов конечностей и другими особенностями.

В целом плечевой пояс плезиозавров отличается от того же пояса нотозавров расширенным задним отделом коракоидов, благодаря чему клювовидно-плечевой мускул прикреплялся под прямым углом к длинной оси плечевой кости и увеличивал, таким образом, силу проталкивающего действия этой мышцы. Кроме того у плезиозавров расширяется кпереди лопатка и удлиняется гленоидальный отдел, с чем связаны изменения в ориентации клювовидно-плечевого и подлопаточного мускулов, обеспечивающие движение вперед плечевой кости. Не менее важно то, что эти мускулы у плезиозавров прикрепляются около головки плеча: их совместное действие дает возможность животному двигаться назад и относительно быстро поворачиваться на месте.

Весьма примечательны изменения в строении скелета, которым подверглись плезиозавры в течение мелового периода, когда возникли и быстро эволюировали наиболее специализированные представители подотряда *Plesiosauria*, образующие семейство эласмосавриды (*Elasmosauridae*). Эти изменения выразились, прежде всего, в совершенно необычайном для позвоночных (ис-

ключение составляют лишь некоторые птицы) удлинении шеи, достигаемом как за счет весьма значительного увеличения числа шейных позвонков (76 у *Elasmosaurus*), так и в удлинении тел позвонков среднего отдела шеи. Если у архаических плезиозавров, как и у их возможных предков (Вилис, 1943, стр. 31) — нотозавров, шея, судя по тесному сближению и черепитчатому налеганию прутьевидных шейных ребер, относительно слабо сгибалась (преимущественно вниз и в гораздо меньшей степени вбок), то у эласмозавров, благодаря превращению тех же ребер в короткие и уплощенные боковые отростки, она приобрела исключительную сгибаемость.

Значительно уменьшились у эласмозавров в процессе эволюции размеры головы, а зубы приобрели форму сильно заостренных конусов, скошенных и скрещенных в переднем отделе челюстей.

Сохранив и даже, быть может, увеличив, несмотря на относительное сокращение общей массы мускулатуры, силу передвижения, свойственную их предкам, эласмозавры, таким образом, приобрели в то же время способность двигаться назад и поворачиваться на месте, а также очень длинную и легко сгибаемую шею. Благодаря малым размерам легко построенного черепа, эти животные могли быстро выбрасывать голову вбок, чтобы схватить добычу. Эласмозавры охотились не на ходу, как китообразные и, вероятно, ихтиозавры, а оставаясь на месте, почти не двигая тела. Все это указывает на весьма своеобразную и совершенную приспособленность эласмозавров к жизни в открытом море, где они, по-видимому, успешно охотились на головоногих и рыб. У плиозавров, как уже было отмечено, в процессе эволюции постепенно укорачивалась шея и удлинялась, увеличиваясь в то же время в размерах, голова.

Однако плечевой пояс, если исключить удлинение коракоидов и плечевых костей, не испытывал у них особых изменений. Это указывает на то, что у плиозавров так и не развилась способность двигаться назад и поворачиваться на месте. Зато удлинение плеча и коракоида, свидетельствующие о значительной мощности плечевых мускулов, безусловно, связано у них с увеличением силы передвижения и обслуживанием крупных ластов. Эти особенности плиозавров, в сочетании с общим обликом их

тела, несколько приближают их к гидродинамическому профилю ихтиозавров, указывая на то, что они были хорошими пловцами и вели активную охоту в открытом море.

Обратимся теперь к данным по хронологии исчезновения завроптеригий и попытаемся выяснить причины вымирания отдельных групп этого отряда. При этом коснемся подробнее угасания эласмосаврид (Elasmosauridae), последние представители которых исчезли в самом конце мезозоя.

Нотозавры — исключительно триасовая группа. Из десяти более или менее полно охарактеризованных родов семейства Nothosauridae, по данным Хюне (1956, стр. 390—406), один относится к нижнему триасу, восемь — к среднему и один — к верхнему. Пахиплеврозавриды (сем. Pachypleurosauridae) в среднем триасе были представлены тремя или четырьмя родами, в верхнем — одним родом. Остатки представителей обоих этих семейств нотозавров распространены преимущественно на территории Европы (только по одному роду указывается из триаса Азии и Северной Америки).

Сведения о стратиграфическом и географическом распространении представителей подотряда Plesiosauria, почерпнутые нами у Хюне (1956) и Пирсона (1963), позволяют наметить следующую картину распределения родов по эпохам.

Пистозавриды представлены только одним родом Pistosaurus, известным из среднего триаса Франконии. Это — наиболее архаический род Plesiosauria, занимающий по некоторым признакам черепа и костей конечностей промежуточное положение между нотозаврами и настоящими плезиозаврами.

Плезиозавры впервые появляются на территории Европы в позднем триасе, в рэтический век. Представленные в рэте одним родом Plesiosaurus, в лейасе они достигают довольно значительного развития (из раннего лейаса известны два рода, а из позднего — четыре), но их подлинный расцвет наступает в оксфордский век (около десяти родов), когда намечается также явственная адаптивная радиация группы. В частности, такие оксфордские роды, как Muraenosaurus и Tremamesacleis, обнаруживающие тенденцию к удлинению шеи и уменьшению размеров черепа, ведут к кимериджскому Colymbosaurus и к эласмосавридам: Cryptocleidus и Apractocleidus развиваются в сторо-

ну крайнего дистального расширения плеча и своеобразной специализации конечностей. Наконец, *Tricleidus* и близкие к нему формы образуют группу мелких плезиозавров, характеризующихся значительной редукцией ключиц и увеличением роли межключицы. В кимериджское время намечается упадок в развитии плезиозаврид: *Cryptocleidus* и близкие к нему роды вымирают, а мелкие *Tricleidus* и другие находятся на пути к угасанию. В целом семейство представлено в это время четырьмя или пятью родами, существовавшими на территории Европы. В раннемеловую эпоху переходит лишь один род (*Brancaesaurus*), с исчезновением которого заканчивается в это время история существования плезиозаврид.

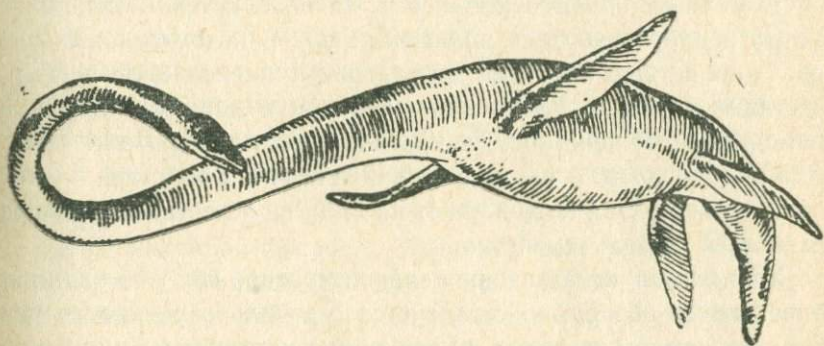


Рис. 1. *Elasmosaurus*. По Колберту.

Начиная с раннего мела быстро распространяются эласмозавриды (рис. 1). Если в раннемеловое время существовало два или три рода этого семейства, в позднем меле число родов достигло пятнадцати. Однако не все эти роды просуществовали до самого конца мезозоя. В коньяке известно три или четыре рода, в сантоне — четыре, в кампане — два, в раннем маастрихте — четыре или пять и в позднем — один род. Следует отметить при этом, что кульминации в развитии (максимальное удлинение шеи и увеличение размеров черепа) достигли коньякские, сантонские и кампанские формы (*Thalassomedon*, *Elasmosaurus*, *Macuisaurus* и др.). Те же роды, которые дожили до маастрихта, характеризуются скорее сравнительно мощными проксимальными сегментами конечностей (например, *Morenosaurus* из низов маастрихта), свидетельствующими о дальнейшем усовер-

шенствовании в плавании. Тем не менее, это преимущество перед их предшественниками, по-видимому, только одному из них дало возможность пережить ранний маастрихт. Единственный род, достоверно известный из позднего маастрихта — *Leugospondylus* — относится, однако, также не к самому концу века (формация Эдмонтон в Канаде).

Большеголовые и короткошеи плиозавры появляются в лейасе (три рода), продолжают развиваться в средне- и позднеюрское время (четыре или пять родов), приходят в упадок в раннемеловое время (один или два рода) и исчезают из геологической летописи к концу этой эпохи. Их остатки встречаются главным образом на территории Европы.

В меловое время появились и, начиная с ценомана, стали быстро распространяться поликотилиды — потомки плезиозавров, приобретшие короткие дистальные сегменты конечностей в сочетании с сильно удлинненным черепом и короткой слабосгибаемой шеей. В ценомане и коньяке известны три или четыре рода поликотилид, в сантоне — два или три, в кампане — один род. До маастрихта не доживает ни один из известных нам представителей этого семейства.

Хронология исчезновения завроптеригий, как это видно из приведенного обзора, не согласуется с довольно распространенным мнением о внезапном вымирании некоторых из них (нотозавров) на грани триаса и юры, а других (плезиозавров) в самом конце мелового периода. Действительно, в истории почти каждой из рассмотренных групп прослеживаются кульминация в развитии и последующее угасание, завершающееся полным исчезновением ее последних представителей. У нотозаврид и пахиплеврозаврид кульминация намечается в среднем, а угасание и исчезновение — в позднем триасе. У плезиозаврид кульминация наступает в оксфордское время; упадок намечается в кимеридже, продолжается в титоне и приводит к полному вымиранию группы в раннемеловое время.

Если не разобраться в деталях хронологии исчезновения эласмозаврид, то может создаться впечатление, что эта группа завроптеригий вымерла действительно внезапно. В маастрихте указывают обычно четыре или пять родов эласмозаврид и не один из них не переходит в даний. Но как уже было отмечено,

кульминации в развитии эти завроптеригии достигли еще в кампане, а роды, перешедшие в маастрихт, представляли собой формы, либо относительно слабо эволюировавшие, либо несколько отклонившиеся от кульминационного типа (*Fresnosaurus* и *Leugospondylus*). Поэтому, хотя из кампана пока известно меньшее число родов, чем из маастрихта, особенности строения и относительно ограниченное распространение большинства маастрихтских родов (маастрихт Калифорнии) указывают, по нашему мнению, на начало упадка в их развитии. Впрочем, об этом в достаточной мере свидетельствует, как нам кажется, выживание до позднего маастрихта только одного рода и его полное исчезновение до окончания этого века. Таким образом, совершенно очевидно, что эласмозавры вымирают не внезапно, но их угасание происходит быстрее, чем это наблюдается в истории нотозавров и плезиозавров.

Наконец, постепенно исчезают также плезиозавриды и поликотилиды. При этом история их существования завершается уже в кампане (расцвет поликотилид совпадает, по-видимому, с коньяком).

Рассматривая вопрос о причинах вымирания нотозаврид, мы должны заметить, что довольно резкий упадок в их развитии наметился уже на грани среднего и верхнего триаса. Учитывая относительно ограниченное распространение этой группы завроптеригий (главным образом территория Центральной Европы), мы бы могли думать, что указанный упадок в их истории находится в зависимости от каких-то существенных физико-географических изменений. Однако такое предположение не может быть в достаточной мере подтверждено данными геологии. Правда, в среднетриасовое время морские ингрессии достигали максимума в пределах эпиконтинентальных морей Центральной Европы, что в конечном счете должно было в какой-то степени отразиться на населении амфибий и таких рептилий земноводного образа жизни, как нотозавры, но едва ли это могло послужить непосредственной причиной их угасания. Гораздо важнее, нам кажется, то обстоятельство, что в течение триаса претерпела существенные изменения фауна рыб, представлявших, по всей вероятности, основную добычу для нотозавров. В частности, начиная с середины триаса господство-

вавшую до тех пор группу Chondrostei быстро вытесняют более высокоорганизованные и гораздо более активные Subholostei (Ромер, 1962, стр. 91). Для таких плохих пловцов и мало приспособленных к охоте на быстро ускользящую добычу завроптеригий, какими несомненно были довольно неповоротливые нотозавры, это событие могло оказаться роковым. Пospеть за эволюцией ихтиофауны и «научиться» быстро плавать нотозавры уже не могли: по-видимому, быстро приобретенные признаки своеобразной специализации плечевого пояса, адаптированного преимущественно к проталкиванию уплощенного тела нотозавра вперед, в сочетании с особенностями шейных позвонков, указывающими на отсутствие у этого животного необходимой для ловкого охотника гибкости шеи, препятствовали дальнейшей эволюции в сторону усовершенствования в плавании и развития способности преследовать такую добычу, каковой были представители Subholostei.

Нотозавры питались, конечно, не только рыбой. Различные моллюски, вероятно, также составляли их пищу. Однако не следует забывать, что и моллюсковая фауна испытала в триасе весьма значительное обновление. В частности, в среднетриасовое время, как известно, широко распространились цератиды и некоторые другие группы аммоноидей, с возникновением которых должны были быть связаны глубокие изменения в распределении биоценологических группировок. Не говоря уже о том, что аммоноидеи не могли служить легкой добычей для нотозавров, они, вероятно, сами охотились на менее активных моллюсков и прочих беспозвоночных, успешно конкурируя в этом отношении с рассматриваемыми завроптеригиями. Наконец, следует отметить возможную конкуренцию в среднем и позднем триасе также со стороны плезиозавров и, в особенности, пистозавридов, занимавших, по-видимому, экологические ниши, близкие к тем, которыми владели нотозавры. Правда, пистозавриды и сами не дожили до конца триаса, когда их, по всей вероятности, окончательно вытеснили настоящие плезиозавры, но будучи явно более подвижными и менее тесно связанными с сушей, чем нотозавры, они должны были быть опасными для них соперниками.

Судя по тому, что нотозавры мало эволюировали в течение триаса, ведя до конца своего существования земноводный образ

жизни, к числу их конкурентов можно отнести предположительно и таких преуспевавших в триасе крупных амфибий, какими были Trematosauridae из отряда Stereospondyli (Пивто и Дешазо, 1955, стр. 166 — 167; Колберт, 1958, стр. 55; Ромер, 1945, стр. 155). Не исключено также, что в экологическую область, занимаемую нотозаврами, время от времени проникали появившиеся в среднем триасе ихтиозавры (см. стр. 30). Эти активные хищники мезозойских морей могли охотиться, как нам кажется, не только на головоногих и рыб, но и на мелких нотозавров, для которых единственной возможностью спастись от преследования ихтиозавров было, вероятно, выползание на сушу.

Вымирание плезиозаврид, очевидно, тесно связано с возникновением и расцветом эласмозавров. Удалившись от берега и выйдя в открытое море, эти завроптеригии оказались поначалу в гораздо более выгодных условиях, чем их предшественники — нотозавры. В течение довольно значительного времени они оставались едва ли не единственными обладателями экологических ниш, ранее принадлежавших трематозаврам и нотозаврам. Однако история развития плезиозаврид показывает, что они эволюционировали в направлении дальнейшего приспособления к жизни в пелагической области и питанию быстро плавающими рыбами и моллюсками, с чем, естественно, должно было быть связано и все большее усложнение условий их обитания. Надо думать, что указанные выше черты своеобразной специализации, приобретенные плезиозавридами в процессе эволюции, не всегда приносили им успех в борьбе за существование. В условиях пелагической зоны с начала мелового периода стали преуспевать отделившиеся от плезиозаврид эласмозавры, исключительно гибкая хлыстообразная шея которых была в совершенстве приспособлена к ловле быстро ускользящей добычи. Рассмотренные нами данные о строении плечевого пояса эласмозаврид указывают на то, что эта группа завроптеригий развивалась не столько в направлении увеличения скорости плавания, сколько усложнения способов передвижения. По сравнению с нею плезиозавриды производят впечатление инадаптивной ветви, у предков которой, благодаря некоторым менее сложным, чем впоследствии у эласмозавров, преобразованиям в строении плечевого пояса, относительно быстро была достигнута способность пла-

вания. Однако у них на этом дело и остановилось. У эласмозавров же, наряду с развитием необычайно гибкой и сильно удлиненной шеи, выработалась способность быстро поворачиваться на месте при плавании. Кроме того, значительное расширение у них передней части лопатки, связанное с адаптацией к движению назад, производимому при действии относительно сильно развитых переднего лопаточного и подлопаточного мускулов, также указывает на большую, чем у плезиозавров, подвижность.

Все это говорит за то, что эласмозавры могли сравнительно быстро вытеснить плезиозаврид, которым приходилось в то же время выдерживать конкуренцию и со стороны ихтиозавров. Последним, вероятно, также принадлежит немаловажная роль в истории угасания плезиозавров, к которым они стояли экологически несколько ближе, чем к нотозаврам. Такое предположение как будто подтверждается и тем, что упадок плезиозавров начался в конце юры, когда ихтиозавры продолжали еще преуспевать. На этом основании можно было бы даже допустить, что широкое расселение ихтиозавров положило начало угасанию плезиозавров, эласмозавры же привели к их окончательному вымиранию.

Наконец, как и в случае нотозавров, мы обязаны учитывать и прогрессивную эволюцию животных, составлявших добычу плезиозавров, прежде всего рыб и моллюсков. Особенно важную роль в вымирании плезиозавров играли, как нам кажется, рыбы. Вполне вероятно, что отсутствие в триасе и в течение значительной части юры голостей было одним из самых существенных условий, благоприятствовавших адаптивной радиации плезиозавров, которые, можно сказать, «воспользовались» тем, что моря были ещё свободны от совершенных рыб. Среди рыб господствовавшие в морях юрского периода голостеи к концу этого времени достигли максимума развития, а среди моллюсков широко распространились белемноидеи и новые группы аммоноидей и в их числе многие быстро плавающие хищники.

Однако изменения в составе ихтиофауны и, быть может, моллюсков должны были иметь особенно важное значение для эласмозаврид. Занимая довольно резко ограниченные экологические ниши, эти своеобразные охотники пелагических областей,

пережившие ихтиозавров и плиозавров, не имели, казалось, соперников среди обитателей поздне меловых морей. И тем не менее упадок в их истории наметился уже в сантоне, а в позднем маастрихте, судя по имеющимся данным, они совершенно вымерли. Конечно, важно выяснить, что привело эласмозавров к упадку. Вымирание же в конце мезозоя одного или двух родов этой некогда повсеместно распространенной группы завроптеригий нам представляется уже вполне естественным завершением процесса угасания, не требующим особых пояснений.

По-видимому, у поздне меловых эласмозавров действительно не было серьезных соперников среди пресмыкающихся, но не могли ли быть их конкурентами костистые рыбы, занявшие к этому времени господствующее положение в морях всего земного шара? Однако, прежде чем ответить на этот вопрос, мы найдем нужным коснуться роли костистых, как добычи эласмозавров. Нетрудно себе представить, что охота на костистых рыб должна была представлять гораздо более сложную задачу, чем преследование голостей. То, что в процессе эволюции эласмозаврам все больше приходилось переключаться на преследование костистых, вероятно, стимулировало постепенное усовершенствование организации этих животных, но не облегчало, как нам думается, их участи. А охотиться на костистых рыб эласмозавры были, по-видимому, вынуждены. Примечательна в этом отношении находка скелета эласмозавра, у которого в той области тела, которая соответствует желудку, были найдены остатки *Euchodus* и *Protosphyraena* (Сен-Сен, 1955, стр. 453).

Надо полагать, однако, что костистые рыбы могли быть и прямыми конкурентами поздне меловых завроптеригий. Будучи весьма активными хищниками, они, вероятно, нещадно уничтожали различных беспозвоночных и, в особенности, наиболее распространенных среди них головоногих моллюсков, ставя, таким образом, эласмозавров, безусловно питавшихся также этими моллюсками, в весьма трудное положение. Можно думать, что с широким расселением костистых рыб прежнее экологическое равновесие было окончательно нарушено, и вскоре это сказалось на эласмозаврах, начавших постепенно приходить в упадок. В том, что маастрихтские эласмозавриды, как уже было отмечено, оказались менее специализированными формами, чем их предшественники, мы усматриваем подтверждение высказан-

ного предположения о причинах вымирания этих завроптеригий: весьма крупные и крайне специализированные эласмозавры в борьбе с костистыми рыбами нам представляются более беспомощными, чем их относительно быстроплавающие и короткошеенные приемники.

Появление и распространение костистых рыб могло послужить также причиной вымирания плиозавров. Эти завроптеригии, плававшие быстрее плезиозавров, были лишены, однако, способности поворачиваться при плавании или двигаться назад. Может быть, этим несовершенством в их строении и следует объяснить то, что плиозавры вымерли раньше эласмозавров. Последние, очевидно, были их ближайшими конкурентами, соперничество с которыми, вероятно, ускорило угасание плиозавров.

Ихтиозавры

Ихтиозавры (Ichthyosauria) — хорошо известные мезозойские рептилии, приспособленные к водному образу жизни. Древнейшие, среднетриасовые, ихтиозавры уже обладали почти всеми существенными особенностями более поздних форм. Надо думать поэтому, что ихтиозавры возникли задолго до середины триаса, скорее всего в самом начале этого периода. Полное отсутствие сведений о непосредственных предках среднетриасовых родов является одним из наиболее ярких примеров неполноты наших знаний и, возможно, геологической летописи, к сожалению, не учитываемой в должной мере при рассмотрении проблемы вымирания.

Все же триасовые формы были заметно архаичнее юрских и меловых. Рыло у них было короче, конечности — несколько менее специализированные, хвост — выпрямленный, хвостовой плавник — относительно слабо развитый. В юре эти животные достигли чрезвычайно высокой степени адаптации к жизни в море и исключительного многообразия типов. Юра — время подлинного расцвета ихтиозавров, среди которых появляются формы как с высоким, так и тонким телом, с широкими плавниками и узкими, с удлинённой нижней челюстью и короткой и пр. Сравнительно немногочисленные меловые ихтиозавры характеризуются признаками, указывающими на дальнейшее

усиление у них мускулатуры конечностей и хвоста (развитие шероховатостей и бугров на плечевой и бедренной костях, увеличение относительных размеров хвостовых позвонков и др.).

Исследования Эмихена (1938, стр. 1—27), посвященные локомоции ихтиозавров, убедительно показали, что эти животные могли глубоко нырять и очень быстро плавать. Их адаптация к водному образу жизни заключалась, главным образом, в приобретении способности свободно держаться на поверхности воды. Однако в процессе эволюции у ихтиозавров все же увеличилась скорость плавания, о чем свидетельствуют наблюдения Уотсона над изменением у них во времени формы, объема и площади поверхности тела. Исходя из того, что скорость плавания зависит от энергии, которую способна развивать мускулатура, а также, конечно, от формы тела животного, этот автор вычислил объем тела, площадь всей его поверхности, площадь поверхности хвостового плавника и затем отношения:

$$\frac{\text{объем}}{\text{поверхность тела}} \quad \text{и} \quad \frac{\text{объем}}{\text{поверхность плавника}}$$

для триасового *Symbospondylus*, лейасового *Ichthyosaurus* и оксфордского *Ophthalmosaurus* (Уотсон, 1951, стр. 180—181). Особенно показательным явилось отношение объема к поверхности тела, которое колеблется от 1,83 у триасового рода до 3,19 у оксфордского, свидетельствуя, таким образом, о большей способности к быстрому плаванию у позднеюрского ихтиозавра. Кроме того, сопоставление контуров тела упомянутых трех родов (рис. 2) показывает, что у оксфордского офталмозавра форма тела наиболее совершенно приспособлена к преодолению сопротивления воды. Как морские пресмыкающиеся, полностью утратившие связь с сушей, ихтиозавры перешли к живорождению. Точнее, находки изолированных эмбрионов *Stenopterygius quadriscissus* в свернутом положении, захороненных, по-видимому, в яйцевой капсуле (Бранка, 1908, стр. 94), свидетельствуют о том, что у ихтиозавров выработалось, скорее, яйцеживорождение. На живородность ихтиозавров, возможно, указывают также частые находки скелетов молодых экземпляров внутри скелетов взрослых. Следует учесть, однако, что скелеты юных особей, находимые внутри взрослых, иногда принад-

лежат, как убедительно показал Бранка (там же, стр. 97), не эмбрионам, а заглоченным особям.

По данным Ромера (1956) и Хюне (1956), число родов ихтиозавров геологически распределяется следующим образом. В среднем триасе существовали семь или восемь родов (Европа, Азия, Северная Америка), в лейасе — четыре или пять (Европа, Северная Америка), в средней юре — четыре (Европа, Азия, Северная и Южная Америка), в поздней юре — семь (Европа, Азия, Северная и Южная Америка, Австралия), в ран-

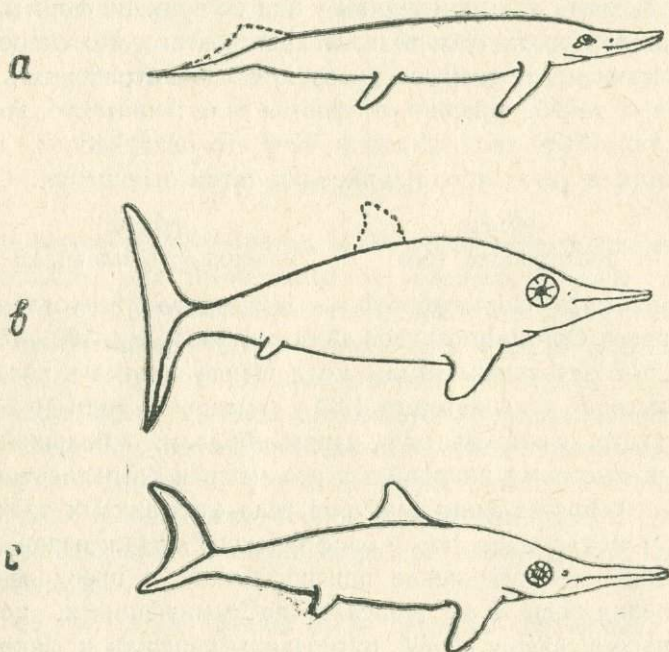


Рис. 2. Изменение пропорций тела ихтиозавров: а — *Cymbospondilus*, в — *Ichthiosaurus*, с — *Ophthalmosaurus*. По Уотсону.

нем меле — четыре или пять и в позднем — два (Евразия, Северная и Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия).

Как показывают эти данные, история исчезновения ихтиозавров не представляет картины постепенного угасания. Чтобы ближе разобраться в этом процессе, обратимся к новейшей схеме филогении ихтиозавров, предложенной Хюне (1956, стр.

141). Если судить по этой схеме, группа ихтиозавров испытала две эпохи расцвета, что, впрочем, в достаточной мере явствует и из приведенной хронологии исторического изменения числа ее форм (см. также нашу табл. VII). Действительно, во второй половине среднего триаса число родов ихтиозавров достигает семи или восьми, и распространены они не только в Евразии, но и в Северной Америке; при этом весьма значительна уже и диверсификация типов ихтиозавров. В это время возникают, в частности, два основных направления в эволюции ихтиозавров: одно, ведущее к юрским широкоплавниковым формам, а второе — к длиноплавниковым. Однако в позднем триасе явно сокращается число родов ихтиозавров, и на грани триаса и юры большинство их вымирает. По-видимому, две или три формы, дожившие до конца триаса, продолжают существовать и в лейасе. К концу лейаса намечается повторная радиация группы, достигающей в средней и поздней юре небывалого расцвета. Особенно преуспевают представители семейства *Macropterygiidae*, некоторые из них продолжают жить в раннем меле, а один (*Myopterygius*) доживает до позднего мела, точнее до начала позднего мела (формация Бинтон) Северной Америки. Другое семейство (*Stenopterygiidae*) имело гораздо более ограниченное распространение (его роды известны только из Европы), а его последний представитель не пережил раннего мела.

Таким образом, на протяжении своего существования ихтиозавры дважды оказывались в состоянии угасания. Первый период упадка наступил у них в начале позднего триаса, а к концу этого времени вымерли, наряду с плакодонтами, стереоспондилными, ринхозаврами и другими, почти все триасовые роды ихтиозавров (*Californosaurus*, *Toretienemus*, *Shastasaurus* и др.). Затем из вновь распространившихся двух групп одна, характеризующаяся наличием длинных ластов, закончила свое существование в конце раннего мела, а другая, более богатая родами и характеризующаяся развитием широких ластов, окончательно вымерла в начале позднего мела.

Вероятно, трудно или даже невозможно указать конкретно какую-нибудь общую причину вымирания группы ихтиозавров. Среди триасовых форм существовала, например, группа семейства *Omphalosauridae*, обладавшая своеобразно специализированным зубным аппаратом, указывающим на его приспособлен-

ность к раздроблению раковин моллюсков. Эта группа не пережила среднего триаса. Ее недолговечность могла зависеть, по нашему мнению, от конкуренции со стороны таких моллюскоядных рептилий, как плакодонты (Placodontidae), населявшие, по-видимому, те же прибрежные участки морей, в которых обитали, судя по некоторым архаическим признакам скелета, омфалозавры.

В упадке и вымирании других триасовых ихтиозавров немаловажную роль могли играть отношения внутри группы. Так, *Symbospondylus*, с его относительно длинными и равновеликими передними и задними конечностями, едва ли мог соперничать в плавании с современным ему *Pessosaurus*, обладавшим явно редуцированными задними конечностями и более мощным хвостом (Дешазо, 1955, стр. 380). Надо думать, что, благодаря явному преимуществу в плавании, песозавр, занимавший, по всей вероятности, ту же экологическую нишу, что и цимбоспондилус, легко отбивал у него добычу. Наряду с другими факторами (конкуренция со стороны нотозавров и *Holostei*, изменение состава моллюсковой фауны и др.), это могло в значительной мере способствовать окончательному вытеснению цимбоспондилусов в конце среднего триаса. Песозавры же продолжали существовать почти до конца триаса.

Заслуживает внимания явное преобладание в триасе форм с длинными конечностями над ихтиозаврами с относительно короткими широкими лапами. Мы склонны это объяснить не столько тем, что относительно длинные лапы давали ихтиозаврам существенные преимущества перед формами, у которых конечности стали расширяться, сколько большей скоростью развития у них длинных лап. Действительно, превращение относительно длинных конечностей предков ихтиозавров в более или менее длинные лапы должно было быть связано с менее глубокими изменениями в строении конечностей, чем их укорочение и расширение. С другой стороны, вполне вероятно, что для архаических триасовых форм, не выработавших еще полностью профиля относительно быстро плавающих юрских ихтиозавров, наличие более длинных лап, которые, должно быть, действовали не только в качестве органа управления движения, но и как своего рода весла, представляло известную выгоду. Но в дальнейшем, в средне- и позднеюрское время, вопреки мнению Де-

шазо (1955, стр. 381), большего распространения достигли формы с широкими лапами, у которых, кроме расширения и относительного укорочения конечностей, осуществляется и упрочение сочленений как между запястными и пястными костями, так и фалангами (например, к расширенной *os intermedium* у них, в отличие от форм с длинными лапами, причленяются две пястные, а не одна). Нет сомнения, что широкие и упругие лапы ихтиозавров рассматриваемой ветви должны были быть лучше приспособлены к функции управления движения, чем длинные и легко сгибающиеся лапы другой ветви. Первая из этих групп, более совершенно приспособленная к плаванию, нам представляется адаптивной, противопоставляемой инадаптивной группе форм с относительно длинными лапами. Конкуренция между представителями этих ихтиозавров должна была способствовать, по нашему мнению, как первоначальному процветанию обеих групп, так и последующему угасанию одной из них, а именно той, которую мы можем условно назвать инадаптивной (группа с длинными лапами). Однако и первая, адаптивная, ветвь не намного пережила вторую. Следовательно, причину угасания юрских ихтиозавров в целом следует искать в воздействии на них каких-то иных факторов. Одним из таких факторов, как нам кажется, могла быть прогрессивная эволюция животных, служивших добычей ихтиозавров, и, возможно, уменьшение, вследствие этого, их пищевых ресурсов. Нет сомнения, что эти морские хищники питались, в основном, рыбой и моллюсками (известны случаи нахождения в области желудка хорошо сохранившихся экземпляров юрских ихтиозавров белемнитов). Однако рыбы и моллюски, особенно головоногие, претерпели на протяжении мезозоя весьма значительные изменения, связанные с усовершенствованием их организации и отвоевыванием ими у своих предшественников господствующего положения в морях. Если цельнокостные лучеперые, несмотря на их высокую организацию, представляли собою более или менее доступную для ихтиозавров добычу, то охота на костистых рыб, достаточно распространившихся в конце юры и быстро развивавшихся начиная с мела, должна была быть сопряжена у них с большими трудностями. Дело в том, что ихтиозавры в процессе эволюции не выработали способности нырять, о чем свидетельствует, в частности, вертикальное, а не горизонтальное, как у китообраз-

ных и ластоногих, положение их хвостового плавника (Эмихен, 1938, стр. 17). Если добавить к этому также то, что даже самые поздние из них плавали, по-видимому, не очень быстро, легко можно будет представить себе затруднительное положение, в которое поставило ихтиозавров возникновение и широкое распространение костистых рыб, обладавших способностью быстро плавать как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях. То же следует отметить и в отношении охоты на головоногих, в частности, на белемнитов, явно обладавших способностью быстро спускаться на значительную глубину.

Таким образом, несмотря на то, что ихтиозавры в свое время были несомненно лучшими среди водных рептилий пловцами, приспособленность к жизни преимущественно или даже исключительно на поверхности воды заметно ограничивала возможности охоты этих хищников на животных морей; их добычей могли быть лишь организмы, обитавшие в поверхностных слоях открытого моря. Этим можно объяснить то, что некоторые морские рептилии, в частности плезиозавры и мозазавры, пережили ихтиозавров. Некоторой ограниченностью их поля охоты объясняется, быть может, и то, что в отдельных случаях ихтиозавры, по-видимому, заглатывали своих детенышей.

Наконец, обращает на себя внимание резкое сокращение ареала распространения и, по всей вероятности, уменьшение плотности популяций ихтиозавров (чрезвычайная редкость и разрозненность находок их ископаемых остатков) в конце раннемелового и в начале позднемелового времени (Дешазо, 1955, стр. 396), что, безусловно, вело их к окончательному вымиранию: уменьшение нормальной плотности популяции, как известно, значительно уменьшает шансы репродукции у двуполых животных вообще и у водных в особенности.

В заключение следует отметить, что из-за пренебрежения более или менее точными сведениями о хронологии исчезновения ихтиозавров и некоторых других групп пресмыкающихся, при выяснении возможных причин их вымирания нередко делаются неудачные догадки. В качестве характерного примера можем привести мысли, развиваемые Квирингом (1959, стр. 42—48). В конце мела, по мнению этого автора, сильно сократилась площадь суши — только половина нынешней суши возвыша-

лась над морем. Морские ящеры стали терять места откладки яиц на суше. Увеличившиеся морские испарения, сырость, облачность, быстрота ветра препятствовали своевременному выупливанню яиц. Поэтому, заключает он, ихтиозавры перешли к живорождению.

Получается, таким образом, что в конце мела, когда ихтиозавров уже не было, они перешли к живорождению, т. е. приобрели преимущество перед крокодилами, которые, однако, не только пережили их, но существуют поныне.

Совершенно очевидно, что ихтиозавры исчезли задолго до окончательного вымирания динозавров. Поэтому нельзя связывать их вымирание с так называемым великим вымиранием динозавров и прочих рептилий на грани мела и палеогена.

Мозазавры

Палеонтологическая история морских Squamata (чешуйчатых рептилий), объединяемых в семейство Mosasauridae, связана исключительно с поздним мелом. Пользовавшиеся всесветным распространением мозазавры представляют собой одну из тех групп мезозойских пресмыкающихся, которые относительно очень быстро и повсеместно исчезли в самом конце мела.

Мозазавры — преимущественно крупные (длина их тела иногда превышает 10 м), хищные водные пресмыкающиеся, состоящие в основном из двух экологических группировок, выделенных еще Долло (1924). Одна из этих группировок (*Mosasaurus* и близкие к нему формы) представлена обитателями поверхностных вод, другая (*Plioplatecarpus* и связанные с ним роды) — глубоководными и ныряющими формами.

Мозазавры питались преимущественно рыбами и моллюсками. К питанию моллюсками и, возможно, ракообразными были, по-видимому, специально приспособлены представители рода *Globidens*, обладавшие шаровидными зубами.

В целом группа мозазавров слабо изучена и среди многочисленных ее представителей более или менее полно охарактеризованы три рода: *Mosasaurus*, *Platecarpus* и *Tylosaurus* (рис. 3). Тем не менее существование в позднемеловое время множества самостоятельных родов мозазаврид не подлежит сомнению. К сожалению, весьма затруднительно выяснение точного стратигра-

фического положения многих находок, датируемых обычно сенонем или терминальным мелом (Хоффштеттер, 1955, стр. 635—637; Хюне, 1956 и др.). В общих чертах хронология исчезновения мозазавров может быть изображена следующим образом.

Древнейший представитель семейства относится к ценоману (род *Taniwhasaugus* из позднего ценомана Новой Зеландии). Затем присутствие мозазаврид устанавливается в туроне Северной Америки, Европы и Африки (7 или 8 родов) и сеноне тех же материков (8 или 9 родов, из коих, по крайней мере, 3 относятся к маастрихту). Возможно также присутствие мозазавров в дании Пиренеев (Годри, 1892).

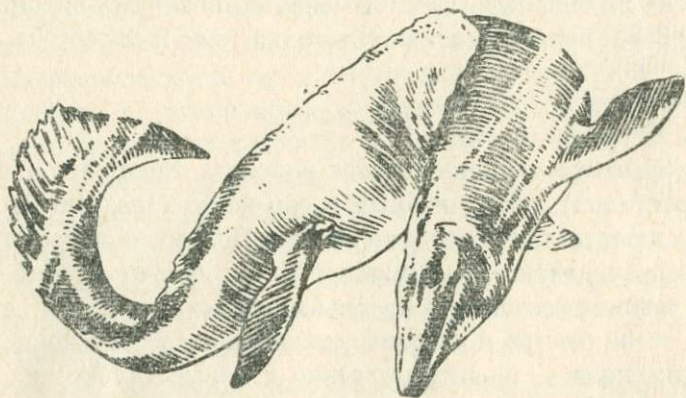


Рис. 3. Мозазавр. (*Tylosaurus*). По Колберту.

Мы видим, таким образом, что расцвет мозазавров падает на турон и сенон. В маастрихте они все еще пользуются всесветным распространением, но число родов, по-видимому, несколько сократилось. В самом конце маастрихта группа исчезает, если не считать датского *Leiodon* из Пиренеев, датировка которого представляется, однако, спорной.

Так или иначе создается впечатление, что упадок и угасание мозазавров происходили в быстром темпе. Трудно усомниться в том, что в наших знаниях об этой группе имеется значительный пробел, но попытаемся все же выяснить, чем могло быть вызвано, по-видимому, относительно быстрое исчезновение мозазавров, пользовавшихся всесветным распространением? Для того, чтобы дать более или менее удовлетворительный ответ на этот вопрос, следует учесть одно важное, как нам кажется, обстоя-

тельство, подмеченное в свое время С. У. Виллистоном (1898). Мы имеем в виду полное отсутствие среди весьма многочисленных ископаемых остатков мозазавров экземпляров, принадлежащих молодым особям. Это навело Виллистона на безусловно правильную мысль, что местообитания молодых особей мозазавров резко отличались от обстановки открытых морей, в которой приходилось жить взрослым особям. По нашему мнению, близко к истине также заключение этого автора о том, что для кладки яиц мозазавры заходили в эстуарии и дельты рек и что юные и молодые особи этих животных обитали в пресных водах. Надо заметить, что в пользу толкования Виллистона могут быть приведены следующие теоретические соображения: мозазавры, как известно, несут знаки своего происхождения от наземных сквamat, от которых они не так сильно удалились, как, например, ихтиозавры или китообразные от своих наземных предков. Поэтому сохранение у них более близкой к наземному образу жизни молодежи, как и откладывание яиц на суше, вполне вероятно. Здесь может быть проведена некоторая аналогия с современными морскими черепахами, с раком-пальмовым вором и многими другими животными морей, у которых близость образа жизни молодежи к таковому предков носит характер рекапитуляции.

В связи с этим позволительно, нам кажется, высказать предположение о том, что у юных особей мозазавров появились в самом конце мела какие-то неизвестные нам пока грозные враги, не пренебрегавшие, возможно, также яйцами пресмыкающихся. Можно думать, что таковыми были отдаленные предки китообразных, вероятность существования которых в позднемеловое время подсказывается всем последующим ходом развития этих водных млекопитающих. Конечно, опасными врагами молодых особей мозазавров могли быть в это время и настоящие крокодилы (представители семейства *Crocodylidae*), достигшие как раз в позднем сеноне широкого распространения (Келин, 1955, стр. 714). Истребляя молодежь и поедая яйца мозазавров, млекопитающие и крокодилы должны были способствовать вытеснению морских ящеров из занимаемых ими экологических ниш.

Надо думать, кроме того, что угасание мозазавров должно было быть обусловлено также упадком в конце мела относитель-

льно примитивных видов головоногих моллюсков (аммоноидей и белемноидей), составлявших, по всей вероятности, существенную часть их пищи, с одной стороны, и дальнейшим усовершенствованием костистых рыб, охота на которых становилась все более трудной, с другой.

Заврисхий

Среди рептилий мезозоя, причины вымирания которых представляются особенно загадочными, видное место принадлежит динозаврам отряда Saurischia. Потому мы считаем уместным уделить здесь особое внимание этим ископаемым пресмыкающимся.

Согласно общепринятой классификации (А. Лаппаран и Р. Лавока, 1955, стр. 787—788), отряд Saurischia делится на два подотряда: Theropoda и Sauropoda. По вопросу о подразделении подотрядов заврисхий имеются некоторые разногласия между специалистами. Мы не можем вдаваться здесь в детали этих разногласий, но отметим, что если схема Ф. Хюне (1952, 1956, 1959) слишком сложна и во многом спорна (возведение таких родов, как *Halticosaurus* и др., в ранг семейства), то классификация Лаппарана и Лавока (1955), по-видимому, несколько упрощена. Наиболее обоснованной нам представляется классификация А. Ромера (1956), хотя в отдельных случаях, кажется, и она грешит тенденцией к упрощению. Тем не менее, мы предпочитаем придерживаться этой классификации, так как она, по нашему мнению, более четко, чем классификация Хюне, отражает филогенетические отношения родов, входящих в состав отряда заврисхий.

Ромер (1956, стр. 609—624) принимает следующее подразделение этого отряда.

Отряд **SAURISCHIA**

Подотряд THEROPODA

Инфраотряд COELUROSAURIA

Семейство AMMOSAURIDAE

Род *Ammosaurus* Marsh

Семейство HALLOPODIDAE

Роды: **Halticosaurus** Huene, **Hallopus** Marsh, **Procompsognathus** Fraas.

Семейство **PODOKESAURIDAE**

Роды: **Avipes** Huene, **Coelophysis** Cope, **Dolichosuchus** Huene, **Gwyneddosaurus** Bock, **Loukousaurus** Yong, **Podokesaurus** Talbot, **Saitopus** Huene, **Spinosuchus** Huene, **Velocipes** Huene, **Triassolestes** Reig.

Семейство **SEGISAURIDAE**

Род: **Segisaurus** Camp.

Семейство **COELURIDAE**

Роды: **Agrosaurus** Seeley, **Aristosuchus** Seeley, **Calamospondylus** Lydekker, **Caudocoelus** Huene, **Cheirostenotes**, Gilmore, **Coelurosaurus** Leidy, **Coeluroides** Huene, **Coelurus** Marsh, **Compsognathus** Wagner, **Compsosuchus** Huene, **Dromaeosaurus** Matthew a. Brown, **Elaphrosaurus** Janensch, **Jubbulpuria** Huene, **Laevisuchus** Huene, **Saurornithoides** Osborn, **Sinocoelurus** Young, **Thecoaelurus** Huene, **Thecospondylus** Seeley, **Troödon** Leidy, **Velociraptor** Osborn, **Walgettosuchus** Huene.

Семейство **ORNITHOMIMIDAE**

Роды: **Betasuchus** Huene, **Macrophalangia** Sternberg, **Ornithomimoides** Huene, **Ornithomimus** Marsh, **Oviraptor** Osborn.

Инфраотряд **CARNOSAURIA**

Семейство **PALAEOSAURIDAE**

Роды: **Aetonyx** Broom, **Gryponyx** Broom, **Palaeosaurus** Riley a. Stutebury, **Herrerasaurus** Reig, **Ischisaurus** Reig.

Семейство **TERATOSAURIDAE**

Роды: **Cladiodon** Owen, **Gresslyosaurus** Rutimeyer, **Orosaurus** Huxley, **Sinosaurus** Young, **Teratosaurus** Meyer, **Zatomus** Cope.

Семейство **MEGALOSAURIDAE**

Роды: **Acrocanthosaurus** Stowall and Langston, **Antrodemus** Leidy, **Bahariasaurus** Stromer, **Carcharodontosaurus** Stromer, **Ceratosaurus** Marsh, **Chienkosaurus** Young, **Dryptosauroides** Huene, **Dryptosaurus** Marsh, **Embasaurus** Riabinin, **Erectopus** Huene, **Macrodon** Zborzevski, **Megalosaurus** Buckland, **Orthogoniosaurus** Gupta, **Sarco-**

saurus Andrews, *Spinosaurus* Stromer, *Szechuanosaurus* Young.

Семейство **TYRANNOSAURIDAE**

Роды: *Alectrosaurus* Gilmore, *Aublysodon* Leidy, *Genyodectes* Woodward, *Prodeinodon* Osborn, *Tyrannosaurus* Osborn.

Инфраотряд PROSAUROPODA

Семейство **THECODONTOSAURIDAE**

Роды: *Dromicosaurus* Hoepen, *Gyposaurus* Broom, *Massospondylus* Owen, *Spondylosoma* Huene, *Thecodontosaurus* Riley et Stutchbury, *Yaleosaurus* Huene, *Yunnanosaurus* Young.

Семейство **PLATEOSAURIDAE**

Роды: *Lufengosaurus* Young, *Plateosaurus* Meyer.

Семейство **MELANOROSAURIDAE**

Роды: *Eucnemesaurus* Hoepen, *Euskelosaurus* Huxley, *Melanorosaurus* Haughton, *Plateosauravus* Huene.

Подотряд SAUROPODA

Семейство **BRACHIOSAURIDAE**

Подсемейство CETIOSAURINAE

Роды: *Amygdalodon* Cabrera, *Cetiosaurus* Owen, *Dystrophaeus* Cope, *Elosaurus* Peterson et Gilmore, *Haplocanthosaurus* Hatcher, *Rhoetosaurus* Longman.

Подсемейство BRACHIOSAURISAE

Роды: *Astrodon* Leidy, *Bothriospondylus* Owen, *Brachiosaurus* Riggs, *Pelorosaurus* Mantell.

Подсемейство CAMARASAURINAE

Род: *Camarasaurus* Cope

Подсемейство EUHELOPODINAE

Роды: *Chiayusaurus* Bohlin, *Euhelopus* (Wiman), *Omeisaurus* Young, *Tienshanosaurus* Young.

Семейство **TITANOSAURIDAE**

Подсемейство TITANOSAURINAE

Роды: *Aegyptosaurus* Stromer, *Aepisaurus* Gervais, *Alamosaurus* Gilmore, *Algoosaurus* Broom, *Antarctosaurus* Huene, *Argyrosaurus* Lydekker, *Hypselosaurus* Matheron, *Laplatasaurus* Huene, *Macrurosaurus* Reeley, *Succinodon* Huene, *Titarosaurus* Lydekker, *Ternieria* Sternfeld, *Apa-*

tosaurus Marsh, *Uintasaurus* Holland, *Amphicoelias* Cope, *Barosaurus* Marsh, *Diplodocus* Marsh, *Dicraeosaurus* Janensch.

Приступая к обзору форм заврисхий и выяснению хронологии их исчезновения, попытаемся прежде всего охарактеризовать основные направления эволюции этих динозавров. Два главных направления, которым следовали в развитии заврисхий, это—адаптация к плотоядному образу жизни (тероподы) и передвижение на двух ногах, с одной стороны, и приспособление преимущественно к земноводному образу жизни и возврат к четвероногости (завроподы), с другой. Среди теропод уже в среднем триасе выделилась группа легко построенных, относительно небольших и активных «двуногих» форм, относимых к инфраотряду целурозавров. По-видимому, не все формы, обычно относимые к этому инфраотряду, связаны между собой общностью происхождения, но всем им свойственны многие существенные черты сходства в строении скелета, вызванные отчасти их принадлежностью к одному и тому же экологическому типу. Впрочем, как это будет видно из дальнейшего, *Coelurosauria* испытывали в процессе эволюции интенсивную адаптивную радиацию, с чем было связано и заметное экологическое расхождение между их относительно поздними представителями.

Другая линия развития теропод, наметившаяся несколько позже (поздний триас), чем предыдущая, привела к развитию крупных и массивных хищников, объединяемых в инфраотряд *Carnosauria*. Наиболее характерные черты филогенеза карнозавров — постепенное увеличение размеров, развитие режущих и острых зубов, приспособление к быстрой ходьбе на задних ногах и все большая редукция передних конечностей.

В позднем триасе появились также тероподы, у которых были относительно слабо выражены хищнические черты. Передние конечности не испытывали у них значительной редукции, череп оставался небольшим, а шея относительно длинной. Принято считать, что эти тероподы, составляющие инфраотряд прозавропод (*Prosauropoda*), были предками завропод.

Целурозавры обладали средних размеров черепом с большими, округлыми глазницами, слабо удлинненными шейными позвонками, крестцом, состоящим из трех или четырех позвон-

ков, мощной подвздошной костью и расширенной лобковой, относительно короткой бедренной костью, довольно значительно редуцированными I и V плюсневыми и удлинненными II и IV, порою сливающимися, как у птиц.

Наиболее архаичные из представителей инфраотряда, составляющие семейство аммозаврид, известны из позднего триаса Северной Америки. Череп у них был относительно крупный, большая берцовая короче бедра, I палец задней ноги нередуцированный. Отношения аммозавров к другим целурозаврам неясны. Это — недолговечная группа, не пережившая конца триаса. Она могла быть вытеснена распространившимися к этому времени относительно быстро бегающими стройными формами целурозавров, каковыми несомненно были галлоподиды и подокезавриды. Впрочем, большинство галлоподид и подокезаврид также не пережило конца триаса. Правда, легкость строения скелета этих теропод и наличие у них острых и часто несколько сжатых с боков зубов указывают на то, что они были активными хищниками, но ряд архаических черт (относительно короткая шея, менее редуцированные, чем у более поздних целурозавров, конечности, почти одинаковая длина бедренной и большой берцовой костей и др.) ставили их, вероятно, в невыгодное положение в борьбе с карнозаврами, отдельные представители которых уже в конце триаса достигли широкого распространения (например, тератозавриды).

Вполне естественно, что более преуспевающими оказались те группы целурозавров, которые, благодаря весьма своеобразной специализации, сумели избежать конкуренции со стороны карнозавров. К числу этих групп относятся целуриды и орнитомимиды (наряду с ними, в течение лейаса существовала также не оставившая потомков ветвь сегизаврид, сохранивших такие архаические признаки, как наличие ключицы и отсутствие полостей в позвонках и костях конечностей).

Целуриды — весьма стройные, небольшие тероподы с тонкими и длинными передними конечностями, пользовавшиеся широким распространением в поздней юре и раннем меле. История формирования целурид нам неизвестна, но присутствие в поздней юре таких специализированных родов этого семейства, как *Compsognathus* и *Ornitholestes* (рис. 4), безусловно, свидетельствует о пройденном сложном пути эволюции. *Компсог-*

натус был очень небольшой (величиною с курицу), стройного сложения целурозавр, имевший на передней конечности три хорошо развитых пальца почти одинаковой длины и рудименты двух наружных пальцев; на задней конечности у него было также три функционирующих пальца, с сильно удлинненными плюсневыми и фалангами (Ромер, 1956, стр. 612). У более крупного орнитолестеса сохранилось только три внутренних пальца передней конечности, при этом самый внутренний был короче других и несколько отклонялся в сторону. Зубы были мелкие и менее режущие, чем у большинства теропод.

Своеобразная специализация этих и целого ряда близких к ним, но слабо изученных, раннемеловых целурозавров Евразии совершенно очевидна. Снабженные мощными когтями пальцы удлинненных передних конечностей этих животных несли преимущественно хватательную функцию, что у орнитолестеса под-

черкивается отклонением внутреннего пальца в сторону. Сильно удлинненные дистальные сегменты задних конечностей и взаимный наклон мощных бедра и голени указывают не только на адаптацию к быстрому бегу, но и к прыганию, чему мог способствовать, как нам кажется, и довольно жесткий хвост целурозавров. Все говорит за то, что эти легко построенные тероподы были обитателями открытых пространств, где они охотились, по всей вероятности, на мелких пресмыкающихся и, возможно, млекопитающих. Здесь у них не должно было быть опасных конкурентов, да и к тому же, благодаря небольшим размерам и крайней подвижности, они могли с легкостью скрываться в кустарниковых зарослях, оставаясь недосягаемыми для крупных карнозавров. Поэтому вымирание целурозавров к началу позднего мела представляется трудно объяснимым. Однако, прежде чем выяснить причины исчезновения целурозавров, коснемся происшедших от них орнитомимид (рис. 5), еще более своеобразных и крайне любопытных представителей инфраотряда *Celurosauria*, просуществовавших, судя по доступной нам геологической летописи, до конца мезозоя. Длинная шея и маленькая голова,



Рис 4. *Ornitholestes*. По Колберту.

весьма длинные и тонкие трехпалые задние ноги, беззубые челюсти и некоторые другие особенности делают этих теропод похожими на страусов (отсюда название одного из наиболее полно изученных представителей семейства — *Struthiomimus*).



Рис. 5. *Ornithomimus*. По Колберту.

Три плюсневые орнитомимид были очень длинные и тесно сжатые; при этом средняя из них была сильно редуцирована в проксимальной части, а соседние (II и IV) взяли на себя его функцию несения тяжести тела. Передние ноги были у них очень тонкие, но довольно длинные, с хорошо развитыми тремя пальцами. Передний палец передней ноги явно противопоставлялся остальным двум (Ромер, 1956, стр. 184).

Нет сомнения, что эти страусоподобные тероподы, представляющие своего рода кульминацию в истории развития целурозавров, были весьма быстро бегающими животными, в значительной мере утратившими хищнические черты, но приобретшие хорошо выраженную хватательную способность рук. Неудивительно, что столь своеобразное сочетание признаков строения орнитомимид служит причиной значительных разногласий относительно их образа жизни (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 803). Существует мнение, что эти тероподы питались яйцами пресмыкающихся. Ничто не подтверждает, однако, такой узкой специализации орнитомимид. Вполне возможно, что был близок к истине Осборн (1916, стр. 19), считавший их фитофагическими животными. Он находил у орнитомимид в строении передних конечностей аналогии с ленивцами и предполагал на этом основании, что они, цепляясь длинными пальцами передних конечностей за ветки деревьев, срывали своим роговым клювом листья и молодые побеги. Впрочем, весьма совершенная приспособленность орнитомимид к быстрому бегу ставит под сомнение их тес-

ную связь с лесом. Они были, скорее всего, обитателями мало облесенных мезозойских равнин, где их пищу составляли преимущественно травянистые растения, а также, быть может, моллюски, черви и насекомые.

Так или иначе, совершенно очевидно, что орнитомимиды занимали особую экологическую область, не связанную с местобитаниями подавляющего большинства заврисхий вообще и, в частности, теропод. Следовательно, можно думать, что они, как и их предки—целурозавры, не испытывали острой конкуренции со стороны прочих хищных пресмыкающихся. Тем не менее, как известно, они полностью исчезли в конце мела.

Распределение во времени числа родов целурозаврид и орнитомимид дает нам следующую картину.

Целурозавриды нам известны из поздней юры и раннего и позднего мела. Число родов в поздней юре 6 или 8 (распространены в Европе, Азии, Африке, Австралии и Северной Америке); в раннем меле 7 (распространены в Евразии, Австралии и Северной Америке); в позднем меле 6 или 7, при этом 4 или 5 из них не моложе раннего сенона, а среди позднесеноновых ни один не достигает самого конца эпохи (позднейшие роды описаны из формации Белли-Ривер Северной Америки).

Среди орнитомимид один род относится к концу раннего мела или началу позднего (Азия), один к раннему сенону (Азия), три к позднему сенону. Из позднесенонских родов один — европейский *Betasuchus* — описан по бедренной кости и лишь предположительно может быть отнесен к орнитомимидам (к тому же его геологический возраст установлен неточно). Два других — *Macrophalangia* и *Ornithomimus* (= *Struthiomimus*) — описаны из позднего мела Северной Америки; при этом первый из указанных родов исчез несколько раньше (Белли-Ривер), чем второй, доживший до самого конца периода (Лэнс).

Таким образом, мы видим что, хотя обе группы целурозавров существовали до конца мела, лишь немногие их представители достигли самого конца периода. Целурозавры, испытывающие расцвет в конце юры и в начале мела, в позднем сеноне находились в состоянии угасания и не дожили до лэнса, сопоставляемого обычно с поздним маастрихтом или, по мнению некоторых исследователей, датским веком. Из орнитомимид же только один род достиг позднего маастрихта.

Как уже было отмечено, причину вымирания целурозаврид и орнитомимид трудно видеть в конкуренции с другими динозаврами. Едва ли удастся указать группу мезозойских хищников из числа рептилий, которые могли бы соперничать с ними в беге и подвижности. Неизвестны нам также представители заврисхий и орнитисхий (см. стр. 60), которых можно было бы рассматривать в качестве непосредственных конкурентов орнитомимид. Что касается воздействия абиотической среды, то мы попытаемся рассмотреть в конце следующей главы его роль в вымирании динозавров вообще. Здесь же ограничимся замечанием, что, по нашему мнению, этот фактор не мог иметь решающего значения для исчезновения целурозавров, пользовавшихся всесветным распространением.

Одной из наиболее важных причин вымирания целурозавров нам представляется широкое распространение и довольно значительная адаптивная радиация таких групп млекопитающих, как многобугорчатые, сумчатые и, возможно, плацентарные. Особенно тяжелые последствия для орнитомимид должно было иметь расселение многобугорчатых, занимавших, по всей видимости, как влажные, так и относительно сухие станции и питавшихся преимущественно растительной пищей. На запасе пищевых ресурсов орнитомимид могло отразиться также распространение, помимо млекопитающих, некоторых страусоподобных птиц. Правда, нам неизвестны такие птицы из меловых отложений, но широкое распространение в раннем эоцене Европы и Северной Америки огромной бегающей *Diatrypa* (Пивто, 1955, стр. 1061) указывает на то, что их предки могли уже существовать в позднемеловое время.

Экологические взаимоотношения между целурозавридами и млекопитающими также складывались, вероятно, не в пользу первых. Зубной аппарат известных нам меловых сумчатых указывает на то, что они были всеядными животными, поедавшими не только разнообразную растительную пищу, но и мелких позвоночных животных, а также яйца птиц и рептилий. Не были особенно разборчивыми в еде, вероятно, и прочие меловые млекопитающие. Правда, многобугорчатых принято считать растительноядными животными, но их морфологическое разнообразие (см. стр. 128) свидетельствует, по нашему мнению, о том,

что некоторые из них питались как растительной пищей, так и моллюсками, насекомыми и мелкими позвоночными, а также, возможно, падалью. Кроме того, нам почти ничего не известно о позднемеловых плацентарных (исключение составляют насекомоядные), среди которых могли быть как плотоядные, так и травоядные формы, близкие по способу питания к целурозаврам. Надо полагать, что многие из этих архаичных плацентарных занимали относительно сухие станции, представляющие также местообитания орнитомимид и, вероятно, большинства целурозаврид.

Будучи гораздо более высокоорганизованными и весьма активными животными, пожирая огромное количество беспозвоночных и мелких позвоночных, а также растений, млекопитающие стали быстро вытеснять целурозавров. В результате этого в позднем сеноне заметно сократилась площадь распространения этих теропод и ни один род целурозавров не дожил до самого конца эпохи.

Представители инфраотряда карнозавров (Carnosauria) — исключительно хищные, преимущественно крупные или очень крупные заврисхии, характеризующиеся наличием острых и режущих, зазубренных по краям текодонтных зубов, двуногостью и весьма значительной редукцией передних конечностей, приспособленных к хватанию.

Появляются карнозавры как бы внезапно в позднем триасе на территории Европы и Африки. Древнейшие представители инфраотряда, составляющие семейство палеозаврид, — относительно мелкие, массивные, с менее развитой, чем у более поздних форм, двуногостью. Они не пережили конца триаса. К позднему триасу относятся также более крупные тератозавры (сем. Teratosauridae), многие из которых с трудом отличаются, когда отсутствуют их зубы, от таких прозавропод, как *Plateosaurus* (Ромер, 1956, стр. 615). Не пережили позднего триаса и тератозавриды. Роды этого семейства были распространены в Европе, Азии, Африке и Северной Америке.

Исчезновение этих архаичных групп карнозавров в конце триаса было связано, по всей видимости, с развитием мегалозаврид, о которых речь будет идти далее. Правда, древнейшие мегалозавры относятся к рэту, но широкое распространение и высокая степень специализации раннеюрских родов мегалозав-

рид указывают на то, что их формирование должно было начаться задолго до юры. Не исключено, что вымирание триасовых карнозавров было ускорено также конкуренцией со стороны более подвижных и быстро бегающих целурозавров, к которым они стояли ближе экологически, чем к своим юрским сородичам.

Мегалозавриды — обширное семейство карнозавров, систематика которого все еще недостаточно разработана (Хюне разбивает это семейство на четыре семейства). Это одна из самых долговечных групп среди динозавров: она существовала от ретического века до конца мезозоя. Все же в ранней юре мегалозавры представлены сравнительно слабо. Одна крупная форма известна только по следам ног, две или три другие — по весьма фрагментарным остаткам костей конечностей и зубов. Однако в раннеюрское время появляется, по-видимому, самый распространенный род — *Megalosaurus*, наиболее поздние представители которого относятся к вельдским слоям. Для этого гигантского хищника было характерно присутствие огромного черепа с удлиненными челюстями, сжатых латерально и зазубренных по краям зубов, коротких передних и приспособленных к бегу мощных задних конечностей, а также крупных и заостренных, сильно согнутых когтей. К нему близко по строению большинство других форм семейства, достигшего своего расцвета в поздней юре и в раннем меле, когда его родов было уже более десяти. В дальнейшем наметился упадок в развитии мегалозаврид, и хотя в позднем меле отмечается существование по крайней мере четырех родов, три из них относятся к нижнему ценоману, а один — к турону (Штромер, 1934; Хюне, 1921).

При сопоставлении истории мегалозаврид с данными по вымиранию других динозавров явно бросается в глаза связь между угасанием первых и исчезновением обширных групп растительноядных заврисхий, а также орнитисхий. Эта связь, о которой в достаточной мере свидетельствуют сведения по хронологии исчезновения завропод и орнитопод, не может быть случайной. Не следует забывать, что экологическая система — система цепей питания; упадок в раннемеловое время растительноядных динозавров, составлявших, безусловно, основную добычу мегалозаврид, не мог не отразиться на этих хищных формах, окончательному вымиранию которых способствовало, по-

видимому, также развитие от одной юрской ветви мегалозаврид (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 811) группы самых крупных хищников — наиболее приспособленных к плотоядному образу жизни тираннозавров (Tyrannosauridae).

Геологическое распространение известных нам родов тираннозаврид следующее:

Gorgosaurus — от раннего сенона до конца мела (формация Лэнс). Северная Америка.

Geniodectes — поздний сенон Патагонии.

Tyrannosaurus — поздний сенон (лэнс) Северной Америки и, возможно, Китая.

Prodeinodon — ранний мел Внутренней Монголии.

Alectrosaurus — поздний мел Монголии (формация Ирен — Дабазу).

Как показывают эти данные, к самому концу мела с достоверностью могут быть отнесены только горгозавр и тираннозавр (рис. 6), при этом область их распространения, если судить по известным нам находкам, ограничивается территорией Восточной Азии и штата Вайоминга Северной Америки. Общее число форм тираннозаврид невелико: оно гораздо меньше числа родов большинства других семейств заврисхий и, в частности, мегалозаврид. Это дает нам основание высказать предположение, что тираннозавры, несмотря на их крайнюю специализацию, не имели такого широкого распространения, как их позднеюрские и раннемеловые сородичи. Правда, возникшие у них приспособления к хищному образу жизни, по-видимому, послужили решающим преимуществом перед мегалозаврами и обусловили их более длительное существование, но эти приспособления оказались недостаточными для того, чтобы уберечь тираннозавров от угасания и вымирания. Сильное увеличение размеров тела и, в особенности, головы и крайняя редукция передних конечностей, безусловно, утративших способность схватывания и раздираня добычи говорит о том, что у тираннозавров средством нападения на добычу должны были служить исключительно массивные и мощные челюсти, вооруженные саблевидными зубами с зазубренными краями. Такая специализация, превращавшая тираннозавров в опаснейших хищников для крупных и неповоротливых завропод и некоторых других динозавров, де-

лала их в то же время мало приспособленными в борьбе с относительно мелкими и быстро бегающими формами. Поэтому почти полное вымирание в позднемеловое время завропод, с одной стороны, и широкое расселение орнитомимид и таких обитателей малодоступных тираннозаврам стаций, как гадрозавры и прочие (см. стр. 68—87), с другой, не могло не отразиться губительным образом на этих гигантских тероподах, пищевые ресурсы которых должны были быть ограничены численностью преимущественно завропод, некоторых орнитопод и, быть может, нодозаврид.

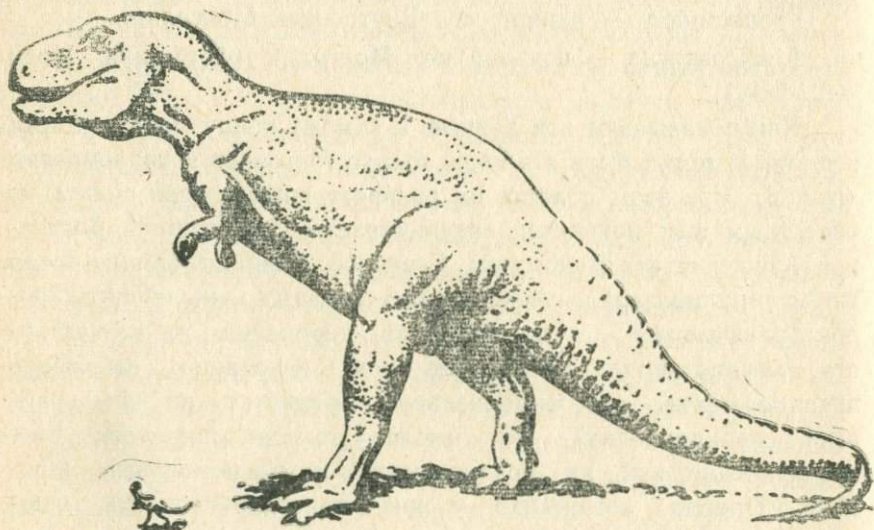


Рис. 6. Compsognathus и Tyrannosaurus. По Стертону.

Весьма интересна, но относительно бедна фактами история прозавропод (Prosauropoda). К этому инфраотряду относятся исключительно триасовые тероподы, у которых, однако, пока слабо выражены хищнические черты. Небольшой череп, сравнительно мелкие и притупленные зубы, мало укороченные и мощные передние конечности указывают, как это принято считать, на их промежуточное положение между тероподами и растительноядными завроподами. Полагают, что эти тероподы не были вполне «двуногими» по своему образу жизни: по-видимому, им нередко приходилось передвигаться на четырех ногах.

Несколько форм (около восьми) прозавропод описано из верхнего триаса Северной Америки, Африки, Европы и Южной Азии. Выяснение подробной хронологии исчезновения прозавропод сталкивается с большими трудностями, так как нам до сих пор неизвестно точное стратиграфическое положение местонахождений большинства этих ископаемых рептилий. По-видимому, самого конца триаса (рэтические слои и их аналоги) достигают все же лишь две или три формы (*Plateosaurus*, *Plateosaurus*, *Lufengosaurus*). Один из наиболее архаических представителей инфраотряда — *Anchisaurus* (Хюне, 1956, стр. 216) все еще напоминает теропод типа целурозавров, но эволюция группы шла по пути приобретения завроподовых признаков, выраженных особенно отчетливо у платезавра (*Plateosaurus*).

Исследование условий захоронения платезавров в Вюртемберге привело Хюне (1928) к выводу, что эти животные занимали относительно сухие станции, с чем, впрочем, не вполне согласуются их неуклюжесть и тяжеловесность. Поскольку, однако, тафономические наблюдения автора в достаточной мере обосновывают аридность обстановки в позднем триасе, остается предположить, что именно это и могло послужить одним из факторов вымирания явно малоприспособленных к жизни в условиях засушливого климата платезавров. Некоторое иссушение климата на территории Европы в позднем триасе, вероятно, способствовало сокращению здесь численности растительноядных динозавров, составлявших добычу платезавров, вынуждая, быть может, последних довольствоваться время от времени растительной пищей.

На примере платезавров мы убеждаемся в том, что выяснение значения конкретной абиотической обстановки в развитии и вымирании видов сопряжено с большими трудностями. Оно осложняется еще и тем, что непосредственное действие изменений этой обстановки на животных устанавливается редко.

Несмотря на исчезновение в конце триаса известных нам представителей *Prosaurogoda*, эту группу следует рассматривать в качестве родоначальной для юрских завропод. Хотя непосредственные предки последних не могут быть пока точно указаны, у нас нет оснований сомневаться в том, что прозавроподы могли пережить рэтическое время.

Особенно поучительна палеонтологическая история завро-

под, прослеживаемая с середины юры почти до конца мела. Завроподы имели массивное тело, мощные конечности (передние в большинстве случаев значительно короче задних), длинную шею, заканчивающуюся маленькой головой, и очень длинный хвост. Череп у завропод был поразительно мал. Соответственно до невероятности мал был у них и сильно сжатый в передне-заднем направлении мозг, занимавший незначительную по объему эндокраниальную полость в самом заднем отделе мозговой капсулы. Головной мозг у этих животных обладал, однако, судя по эндокраниальным отливкам *Barosaurus* и *Dicraeosaurus* (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 915, рис. 133), относительно очень сильно развитым гипофизом, к роли которого у динозавров мы еще вернемся в конце настоящей главы.

Челюсти были короткие и слабые, зубы — маленькие и тонкие, похожие на долотца.

Подотряд завропод включает в себя не только крупнейших из всех пресмыкающихся, но и крупнейших из всех вообще наземных животных всех времен.

Проследим в общих чертах эволюцию этого подотряда, придерживаясь, главным образом, классификации Ромера, которая, судя по третьему изданию его «Палеонтологии позвоночных» (Ромер, 1966), не испытала существенных изменений за последние десять лет.

Выделяются две основные группы завропод. Одна из них (семейство *Brachiosauridae*) характеризуется развитием короткомордости, лопатчатого строения зубов, шейных позвонков со слабо выраженными невральными отростками и некоторых других особенностей. В эту группу входят цетиозавры, брахиозавры, камарозавры и эухелоподы.

В состав подсемейства *Cetiosaurinae* входят наиболее архаичные формы подотряда, с относительно слабо удлинённой шеей и нерасщепленными невральными отростками. Известно шесть родов этого подсемейства, из которых один относится к позднему лейасу, один к байосу, один к средней и поздней юре, три к поздней юре.

В позднеюрское время широко распространяются гигантские завроподы, составляющие подсемейство *Brachiosaurinae*. Им свойственно, в противоположность другим завроподам, удлинение передних конечностей, что, наряду с весьма значите-

льной вытянутостью шеи, свидетельствует, как полагают, о способности этих животных к жизни в глубокой воде. Самый древний род брахиозаврин известен из средней юры (*Bothriospondylus*). В поздней юре эта группа представлена четырьмя родами, из коих два продолжают существовать и в начале мела (вельдские отложения и их аналоги).

Особую ветвь брахиозаврид составляли камарозавры (*Camatosaurinae*), характеризующиеся наличием исключительно длинной и гибкой шеи, короткого, но не уплощенного, черепа, короткого туловища, заметно укороченных передних конечностей и др. Един-единственный род, относящийся к подсемейству камарозаврин, был распространен в Северной Америке в позднеюрское время, а в Европе — раннемеловое.

В самом конце юрского времени от брахиозавров отщепилась группа азиатских завропод, объединяемых в подсемейство *Euchelopodinae*. Эти формы (один род из поздней юры и три из раннего мела), обладавшие низким и широким черепом с огромными глазницами и носовыми отверстиями, очень длинным предкрестцовым отделом позвоночника и некоторыми другими особенностями, не пережили начала мела.

Ко второй из основных групп завропод, характеризуемой развитием длинномордости, слиянием и верхушечным расположением наружных носовых отверстий, довольно значительным расщеплением невралных отростков на шейных позвонках и другими признаками, относятся роды, составляющие семейство титанозаврид (*Titanosaurinae*). Согласно Ромеру (1956, стр. 622), это семейство может быть разделено на ряд подсемейств.

Среди этих подсемейств разнообразием форм особенно выделяются титанозаврины (*Titanosaurinae*). Представителям титанозаврин свойственно наличие шести крестцовых позвонков, относительная укороченность шейных позвонков и некоторые другие общие особенности строения скелета, свидетельствующие об их происхождении от одного корня. Наиболее древняя форма подсемейства известна из поздней юры Африки (*Tornieria*). В раннем меле число родов титанозаврин достигает трех, причем область их распространения захватывает и территорию Европы. В позднемеловое время группа достигает максимального развития, однако большинство ее позднейших представи-

телей слабо изучено и недостаточно точно датировано. Из ценомана известны *Macrogosaurus* (Англия) и *Aegyptosaurus* (Египет); из турона и сенона — *Laplatosaurus* (Патагония, Мадагаскар) и *Antarctosaurus* (Патагония, Индия); из сенона — *Argyrosaurus* (Патагония), *Alamosaurus* (США), *Asiatosaurus* (Монголия) и, наконец, из дания — *Hypselosaurus* (Франция, Трансильвания) и *Titanosaurus* (начиная с нижнего мела Индии и до сенона Южной Америки и датского яруса Франции).

Все остальные титанозавриды группируются, по Ромеру (там же, стр. 623—624), в подсемейства апатозаврин (два позднеюрских рода Северной Америки и один позднеюрский род Северной Америки и Африки) и дикреозаврин (один позднеюрский род Африки).

Нетрудно заметить, что в целом расцвет завропод совпадает с поздней юрой. Большинство представителей подотряда не пережило эту эпоху. Лишь титанозаврины оказались относительно долговечными, но среди них лишь две или три формы достигли конца мела. Таким образом, в истории этой большой группы завриский выделяются два основных момента вымирания: в конце юры и конце мела; при этом более внезапным и потому трудно объяснимым может показаться юрское вымирание. В конце юры и в начале мела исчезает более десяти родов, тогда как к началу палеогена вымирают последние две или три формы завропод, сохранившиеся только на территории Европы и Северной Америки.

В общем почти все завроподы были построены по одному типу, безусловно указывающему на их полуземноводный образ жизни (высокое расположение глазниц и наружных носовых отверстий, длинная шея и легко построенный маленький череп, огромное тело и др.), и не вполне ясно, какими обладали преимуществами перед позднеюрскими и раннемеловыми группами этого подотряда формы, достигшие позднего мела (титанозавриды). По Хюне (1956, стр. 519), таким преимуществом могло служить, помимо огромных размеров тела, наличие исключительно гибкого хвоста с плетевидным концом. Однако в величине тела титанозавры уступали многим позднеюрским родам, по гибкости и силе хвоста они мало отличались от таких позднеюрских форм, как *Apatosaurus*, *Camarosaurus*, *Diplodocus* и др.

Впрочем, если даже допустить у них большую, чем у других завропод, гибкость хвоста, все же трудно себе представить, чтобы этот орган служил достаточно эффективным средством защиты от врагов.

Нельзя не удивляться тому, что при рассмотрении вопроса о вымирании завропод, чаще всего объясняемого такими общими причинами, как, например, поднятие материков в конце мела и сильное сокращение площади, занимаемой заболоченными низменностями, обычно упускают из виду факт исчезновения большей части представителей этого подотряда уже к концу юры или в самом начале мела.

Объяснение причин исчезновения завропод, как и, впрочем, всех других организмов, немислимо без знания их отношений к среде обитания, особенностей их поведения.

Общепризнан земноводный образ жизни завропод. Об этом свидетельствуют, как полагают, не только отмеченные выше особенности черепа этих заврисхий, но и относительная слабость их ног, якобы не способных нести огромную тяжесть тела: в болотах и лагунах, где они проводили, по-видимому, большую часть жизни, их передвижение облегчалось потерей веса (Ромер, 1962, стр. 211). Высказывалось даже мнение, что завроподы могли существовать только в воде, против чего справедливо возражают Лаппаран и Лавока (1955, стр. 930), ссылаясь на близкие к завроподам размеры таких наземных млекопитающих, как динотерии, балуджитерий и др. В общем же образ жизни, близкий к земноводному, по-видимому, может быть принят для завропод, хотя трудно представить себе характер адаптаций, которые могли обусловить у земноводных животных типа гигантских брахиозаврин и диплодоцин развитие поразительно длинных шей и хвоста. Могло ли животное, почти постоянно погруженное всем телом в воде, использовать длиннющий и мощный хвост в качестве средства защиты от врагов? Необходима ли была животному, проводившему большую часть своей жизни в воде и питавшемуся, как это принято считать, исключительно водной растительностью, крайне длинная и гибкая шея? Сомнительным представляется нам также распространенное мнение о том, что завроподы питались главным образом водной растительностью. По нашему мнению, их зубы не приспособлены ни к перетиранию морских водорослей, ни болотистых растений. Зубы, расположен-

ные преимущественно в передней части челюстей, долотце-или ложечковидные, могли служить у большинства завропод, скорее, для захвата и обрывания водной растительности, которую они, не перетирая, заглатывали. Могла ли быть такая пища достаточно питательной для огромных завропод и не препятствовала ли у них весьма значительная длина пищевода прохождению неперетертых стеблей водных растений? Нам кажется, правильнее считать завропод полуземноводными животными, тесно связанными с водой, но большую часть жизни проводившими на суше. Мощный хвост с плетевидным концом мог, по крайней мере, иногда служить им средством защиты от хищников, скорее всего на суше, а длинная шея позволяла, вероятно, добывать пищу в прибрежной полосе водоема, болота или лагуны, даже без погружения тела в воду. Кроме того, благодаря весьма значительной длине и гибкости шеи, животное могло зондировать, не двигаясь с места, в поисках пищи довольно обширный участок водоема. Особенности зубного аппарата и строение шеи завропод указывают, по нашему мнению, на то, что эти заврисхий должны были питаться не столько растительностью болот и лагун, сколько органическим детритусом, а также ракообразными и мелкой рыбой, заглатываемыми вместе с илом. Несомненно более высокая калорийность такой пищи, легкость и быстрота ее прохождения через длинный пищевод завропод. Вполне соответствует такому образу жизни завропод верхушечное расположение у них на черепе наружных носовых отверстий: при заглатывании пищи животному достаточно было для дыхания приподнимать голову до поверхности воды, затрачивая, таким образом, возможно меньше энергии в процессе питания на бесполезное движение шеи.

Немало было высказано различных мнений о причинах и факторах гигантизма у завропод. Многие исследователи усматривали в чрезмерном увеличении тела завропод проявление некоего уродства. Другие, напротив, полагали, что это — адаптивная особенность завропод, служившая важнейшим средством их защиты. Некоторые авторы, признавая приспособительный характер гигантизма, считали его в то же время главной причиной вымирания этих заврисхий. Мы не станем здесь анализировать все эти предположения, так как во многих случаях они касаются не только завропод, но и других гигантских динозав-

ров, и поэтому их рассмотрение нам представляется более уместным после соответствующего обзора всех прочих групп динозавров. Отметим лишь, что, по нашему мнению, сам по себе гигантизм не мог быть губительным для завропод. Если бы это было так, то конца юры не пережили бы не только диплодоки и брахиозавры, но и большинство других гигантских завропод. Кроме того, как правильно отметил Колберт (1955, стр. 203), вымиранию подверглись в конце мела не только гиганты и не только динозавры вообще, но и многие другие группы рептилий.

Неоднократно высказывалось мнение, что гигантские и неуклюжие заврисхии с крошечным головным мозгом должны были быть особенно чувствительны к изменениям климата в конце мела (Экснер, 1954—1955, стр. 45 и 50; Крусафонт Пайро, 1960, стр. 10; Стрельников, 1959 и др.). С этим общим положением трудно согласиться, так как если бы изменения климата имели решающее значение в вымирании завропод, то можно было предположить, судя по исчезновению наибольшего числа родов завропод в конце юры, что именно в это время произошли какие-то существенные и почти повсеместные изменения абиотической среды. Между тем нам неизвестны данные геологии, которые указывали бы на подобные изменения среды в конце юры для территории, особенно густо заселенной в эту эпоху завроподами (Северная Америка и Западная Европа). Действительно, континентальные серии вельда в Западной Европе и потомак и другие в Северной Америке, безусловно, свидетельствуют о том, что, по крайней мере, на части указанной территории в раннемеловое время сохранялись те же условия континентального режима, какие здесь господствовали в конце юры. Характер осадков и содержащиеся в них остатки пресноводных моллюсков в водной растительности указывают на то, что в раннемеловую эпоху здесь по-прежнему были распространены заболоченные низменности типа топей современной дельты Миссисипи и Флориды, широкое развитие которых предполагалось в поздней юре (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 938—939).

Нет сомнения, что вымирание завропод к началу мела и их, по-видимому, полное исчезновение в самом конце этого периода должны были быть непосредственно связаны не столько с изменениями внешней обстановки, повсеместность и одновременность которых весьма мало вероятны, сколько с усложнением

биотических отношений как внутри группы завропод, так и между ними и другими пресмыкающимися, а также, возможно, млекопитающими.

Орнитисхии

Отряд орнитисхий (*Ornithischia*), или птицетазовых, состоит исключительно из растительноядных динозавров, распределяющихся в четыре подотряда: *Ornithopoda*, *Stegosauria*, *Ancylosauria* и *Ceratopsia*. Подавляющее большинство орнитисхий существовало только в меловое время. Конца этого периода, судя по данным, которыми располагает современная палеонтология, не пережил ни один представитель отряда *Ornithischia*. Уже поэтому понятен исключительный интерес к птицетазовым динозаврам, причину исчезновения которых некоторые авторы относят также к числу неразрешимых загадок палеонтологии.

Основная схема классификации орнитисхий не вызывает особых разногласий среди ученых. В нашем кратком обзоре семейств и форм этого отряда мы будем придерживаться в основном заимствованной у Ромера (1956) классификации.

Подотряд ORNITHOPODA

Семейство **HYSILOPHODONTIDAE**

Роды: *Dysalotosaurus* Pompecky, *Hypsilophodon* Huxley, *Gerrhosaurus* Broom, *Lacsauros* Marsh, *Nanosaurus* Marsh, *Parksosaurus* Sternberg, *Thescelosaurus* Gilmore.

Семейство **IGUANODONTIDAE**

Роды: *Anoplosaurus* Seely, *Camptosaurus* Marsh, *Craspedodon* Dollo, *Cryptodraco* Lydekker, *Iguanodon* Mantell, *Kangnasaurus* Haughton, *Rhabdodon* Matheron, *Sanpasaurus* Young, *Vectisaurus* Hulke.

Семейство **HADROSAURIDAE**

Роды: *Anatosaurus* Lull and Wright, *Bactrosaurus* Gilmore, *Cheneosaurus* Lambe, *Claorhynchus* Cope, *Claosaurus* Marsh, *Corythosaurus* Brown, *Dysganus* Cope, *Edmontosaurus* Lambe, *Hadrosaurus* Leidy, *Hypacrosaurus* Brown, *Hypsibema* Cope, *Yaxartosaurus* Riabinin, *Kritosaurus* Brown, *Lambeosaurus* Parks, *Mandschurosaurus* Riabinin, *Nipponosaurus* Nagao, *Ornithotarsus* Cope, *Orthomerus*

Seeley, *Parasaurolophus* Parks, *Procheneosaurus* Matthew, *Prosaurolophus* Brown, *Saurolophus* Brown, *Tanios* Wiman, *Thespesius* Leidy, *Trachodon* Leidy.

Семейство **PSITTACOSAURIDAE**

Роды: *Protiguanodon* Osborn, *Psittacosaurus* Osborn, *Stenopelix* Meyer.

Семейство **PACHYCEPHALOSAURIDAE** (Troödontidae)

Роды: *Pachycephalosaurus* Brown and Schlaikjer, *Stegoceras* Lambe.

Подотряд **STEGOSAURIA**

Семейство **STEGOSAURIDAE**

Роды: *Scelidosaurus* Owen, *Craterosaurus* Seeley, *Dacentrurus* Lucas, *Kentrosaurus* Heenig, *Paranthodon* Nopcsa, *Priconodon* Marsh, *Saurechinodon* Owen, *Stegosaurus* Marsh, *Chialingosaurus* Young.

Подотряд **ANKYLOSAURIA**

Семейство **ACANTHOPHOLIDAE**

Роды: *Acanthopholis* Huxley, *Hylaeosaurus* Mantell, *Lame-tasaurus* Matley, *Onychosaurus* Nopcsa, *Rhodanosaurus* Nopcsa, *Struthiosaurus* Bunzell.

Семейство **NODOSAURIDAE**

Роды: *Hoplitosaurus* Lucas, *Paracanthodon* Nopcsa, *Palacanthoides* Nopcsa, *Palacanthus* Hulke, *Sauroplices* Bohlin, *Leipsanosaurus* Nopcsa, *Anodontosaurus* Sternberg, *Dyoplosaurus* Parks, *Edmontonia* Sternberg, *Euplocephalus* Lambe (*Ankylosaurus* Brown), *Heishansaurus* Bohlin, *Loricosaurus* Huene, *Nodosaurus* Marsh, *Palaeoscincus* Leidy, *Panoplosaurus* Lambe, *Pinacosaurus* Gilmore, *Scolosaurus* Nopcsa, *Stegopelta* Williston, *Tailarurus* Malejev, *Hierosaurus* Wieland.

Подотряд **CERATOPSIA**

Семейство **PROTOCERATOPSIDAE**

Роды: *Protoceratops* Granger et Gregory, *Montanoceratops* Sternberg, *Microceratops* Bohlin, *Leptoceratops* Brown, *Notoceratops* Tapia, *Monoclonius* Cope (-*Centrosaurus* Lambe), *Brachyceratops* Gilmore, *Styracosaurus* Lambe,

Triceratops March, **Chasmosaurus** Lambe, **Anchiceratops** Brown, **Arrinoceratops** Parks, **Pentaceratops** Osborn, **Torosaurus** Marsh, **Ceratops** Marsh, **Eoceratops** Lambe.

Одна из наиболее архаичных групп орнитисхий составляет семейство *Hypsilophodontidae*, характеризующееся мелкими размерами (меньше 1 м в длину), сильно укороченными передними конечностями, удлинненными плюсневыми, лапами хватательного типа, расположенными в один ряд зубами и другими особенностями. Это были весьма подвижные и ловкие орнитисхии, некоторые черты строения конечностей и хвоста которых, возможно, указывают на их древесный образ жизни (Абель, 1922). Кроме рода *Hypsilophodon* (рис. 7) из вельдских отло-

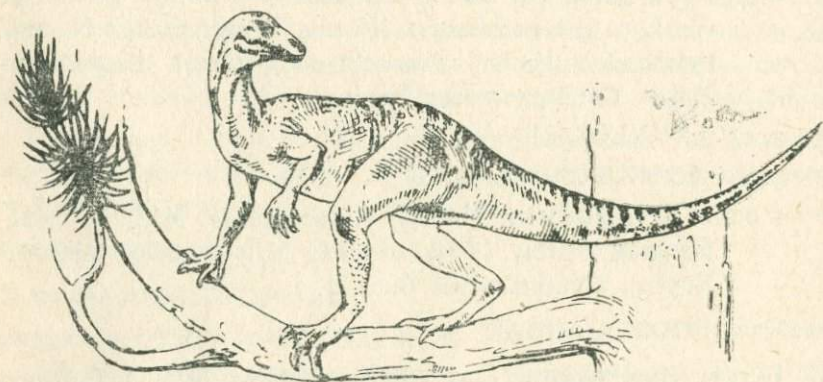


Рис. 7. *Hypsilophodon*. По Колберту.

жений Англии, имеется еще несколько других, недостаточно изученных маленьких форм, принадлежащих, по всей вероятности, к рассматриваемому семейству. Это — *Dysalotosaurus* из поздней юры Африки, *Parksosaurus* и *Thescelosaurus* из позднего мела Северной Америки (Хюне их относит, однако, к семейству *Camptosauridae*).

Таким образом, мы не знаем даже в самых общих чертах истории развития гипсилофодонтид. Если упомянутые североамериканские роды действительно относятся к гипсилофодонтам (Лаппаран и Лавока, 1955; Ромер, 1956, 1962), то приходится признать весьма длительное существование этой небольшой группы динозавров. Вполне возможно, что приспособление к древесному образу жизни как раз обусловило долговечность

гипсилофодонтид (почти полное отсутствие конкуренции со стороны меловых рептилий), с одной стороны, и редкость находок их остатков, с другой (лесные формы редко попадают в захоронение). По той же причине и отсутствие гипсилофодонтид в низах палеогена, если они тогда существовали, может быть с большим основанием, чем в случае других динозавров, отнесено за счет непопадания их в захоронения, сохранившиеся в ископаемом состоянии. Из числа возможных конкурентов гипсилофодонтид следует отметить многобугорчатых, сумчатых, а также плацентарных млекопитающих, известных с позднего мела (Пивто, 1961, стр. 598). В частности, среди древних представителей *Marsupialia* были формы, похожие на оппосумов (*Pediomyinae*) и, по всей вероятности, приспособленные к древесному образу жизни. Их преимущества перед гипсилофодонтидами совершенно очевидны. Будучи более высоко организованными в целом, они обладали к тому же более цепкими конечностями и всеядного типа зубным аппаратом, делавшим их более независимыми в добычании пищи. Нетрудно поэтому представить себе вытеснение гипсилофодонтид сумчатыми, чему способствовали, вероятно, также другие факторы и, в первую очередь, широкое распространение в поздне меловую эпоху покрытосеменной растительности. Существенные изменения в характере растительного покрова, безусловно, должны были отразиться на таких обитателях лесов, как гипсилофодонтиды. Об этом свидетельствует, быть может, присутствие более специализированного, чем у *Hypsilophodon*, зубного аппарата (гребневидные зубы с заостренными срединными конусами) у поздне мелового *Thescelosaurus*, который мог питаться, впрочем, не только травами и листвой кустов и деревьев, но и наземными моллюсками и, возможно, другими мелкими животными.

Гораздо подробнее изучена группа преимущественно очень крупных орнитисхий, объединяемых в семейство игуанодонтид (*Iguanodontidae*), в котором, следуя Ромеру (1956, стр. 629), мы включаем, помимо рода *Iguanodon* (рис. 8) и тесно связанного с ним *Craspedodon*, также камптозавров (*Camptosaurinae* Huepe).

Древнейший представитель семейства известен из средней юры Европы (*Cryptodraco*). В поздней юре игуанодонтиды

распространились, по-видимому, почти по всему свету (указываются два рода—*Sauroposaurus* (?) из Азии и *Camptosaurus* из Северной Америки), но подлинного расцвета они достигли в раннемеловое время, когда число родов этого семейства достигло пяти, а область распространения некоторых из них захватила не только Евразию и Северную Америку, но и Африку. К середине мела намечается резкий упадок в истории развития игуанодонтид, а в позднемеловое время они, по-видимому, полностью исчезают на территории Северной Америки, Азии и Африки.



Рис. 8. *Iguanodon*. По Колберту.

Только в Европе сохранились два рода: *Craspedodon* из сантона Бельгии и близкий к камптозавру *Rhabdodon* и позднего сенона Австрии и некоторых других мест (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 837). Таким образом, хронология исчезновения игуанодонтид показывает обычную в истории развития многих групп органических форм картину: возникновение → расцвет → упадок → угасание.

Внутри семейства игуанодонтид может быть выделено два основных параллельных направления эволюции. Формы, следовавшие одному из этих направлений, достигли весьма крупных размеров (до 8 м в длину) и довольно значительного усложнения организации. Это — линия *Iguanodon* — *Craspedon*, иногда выделяемая в подсемейство игуанодонтинов. Второе направление, представленное камптозаврами (*Camptosaurus* — *Rhabdodon*), отличается менее значительным увеличением размеров и большей простотой строения.

Сведения об экологии игуанодонтинов, собранные в одной из новейших работ Г. Кине (1969, стр. 55—71), приводят к выводу о том, что эти крупные двуногие орнитомимиды обитали в прибрежной полосе пресноводных водоемов, где они питались листвой и молодыми побегами цикадовых, древовидных папоротников.

Толстая и заостренная конечная фаланга большого пальца игуанодона, с помощью которого он, очевидно, притягивал ко рту и обламывал покрытые листвой ветви деревьев, указывает на то, что этот палец иногда мог служить и оборонительным оружием. Питание листьями деревьев, вероятно, облегчалось у игуанодона развитием длинного и цепкого, как у жирафа, языка.

У камптозавров (рис. 9) конечности были гораздо менее специализированы, чем у игуанодонов. Передние ноги были не так коротки, как у большинства орнитомимидов, и присутствовали все пять пальцев, хотя из них два наружных были заметно редуцированы. Передняя часть рта у них была лишена зубов и, как полагают, представляла покрытый роговым чехлом клюв. В естественном положении животное стояло, по-видимому, на двух ногах, с круто подымавшейся шеей (затылочный мышцелок обращен у него вниз).

Несмотря на указанные отличия от игуанодонов, едва ли следует сомневаться в том, что по способу питания камптозавры были в общем сходны с ними. Судя по положению шеи и строению зубного аппарата, они, как игуанодоны, питались, вероятно, преимущественно, листьями деревьев. Можно думать поэтому, что и угасание обеих этих групп игуанодонтинов было обусловлено одними и теми же факторами, хотя нельзя не обратить внимания на переживание в поздне меловое время более архаических камптозавров.

Одним из важнейших условий вымирания игуанодонтии нам представляются существенные изменения в составе растительности земного шара, которые имели место в конце раннего мела. Как показал Дорф (1955, стр. 41), великая экспансия покрытосеменных в раннем меле сопровождалась значительным сокращением числа господствовавших ранее групп растений. Надо думать, что эта экспансия рано или поздно должна была захватить влажные станции, занимаемые игуанодонтами и близкими

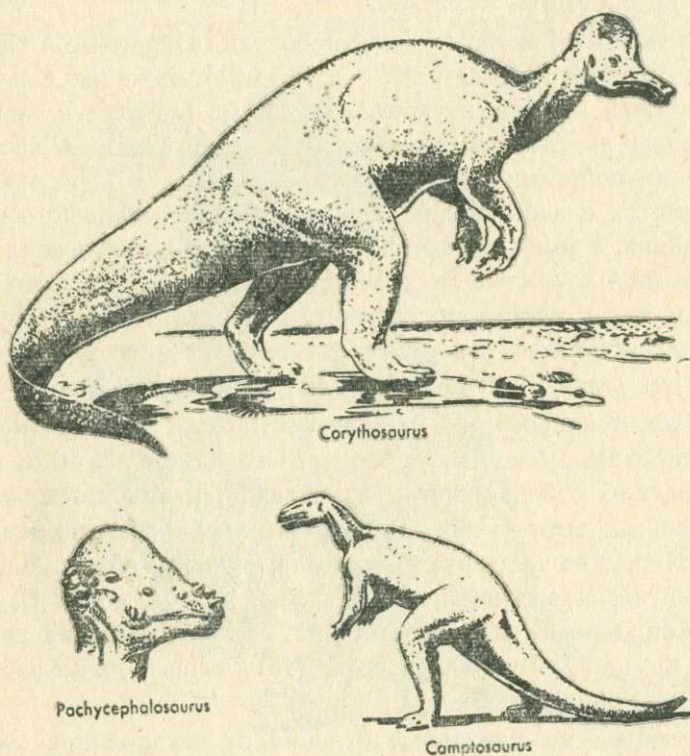


Рис. 9. Corythosaurus, Pachycephalosaurus и Camptosaurus. По Колберту.

к ним формами, приспособленными к питанию листвой преимущественно голосеменных растений. Предполагаемые изменения в составе флоры могли, вероятно, некоторым образом отразиться на запасе пищи игуанодонтид. Своеобразная специализация зубов игуанодонтов едва ли могла способствовать их приспособлению к новой пище. Однако угасание игуанодонтов должно бы-

до быть вызвано, скорее всего, конкуренцией со стороны экологически близких к ним камптозаврин, и этот процесс не мог не быть ускорен также их истреблением такими распространенными хищниками поздней юры и раннего мела, какими были мегалозавриды. Само собою разумеется, что сокращение нормальной плотности популяций игуанодонтид, как и во всех подобных случаях, должно было ставить этих орнитопод в весьма затруднительное положение, уменьшая у них шансы репродукции и делая их легко уязвимыми со стороны тех или иных изменений абиотической среды.

Большая длительность существования камптозавров объясняется, быть может, тем, что, будучи менее специализированными, чем игуанодоны, они сумели выработать адаптации к жизни в биотопах, где продолжали господствовать голосеменные растения или, возможно, приспособились к питанию листвой некоторых представителей покрытосеменных. Мы не можем указать с уверенностью, в чем выразились конкретно эти предполагаемые адаптации, так как позднесенонский рабдодон недостаточно охарактеризован, но присутствие у него лопатовидных зубов с весьма мощными, а не утончающимися, как у игуанодонов, корнями, явно свидетельствует об ином режиме питания, связанном с необходимостью производить режущий эффект и преодолевать значительное сопротивление. Пища безусловно оставалась растительной, но обладавшей особыми свойствами, не присущими пище игуанодонов, а также, вероятно, позднюрских и раннемеловых камптозавров. Может быть, эту пищу составляли плоды древних покрытосеменных?

Особую группу пситакозаврид (*Psittacosauridae*) составляют две мелкие формы из меловых отложений Внутренней Монголии (формации Саир и Оших), сближаемые Лаппараном и Лавока (1955, стр. 838) с игуанодонтидами, а Ромером (1956, стр. 631) с цератопсиями. К сожалению, стратиграфическое положение этих родов (*Psittacosaurus* и *Protiguanodon*) не может быть пока точно установлено: одни их относят к раннему мелу (Осборн, Ромер, Хюне), другие—к позднему (Лаппаран и Лавока). Все же ясно, однако, что они не принадлежат к верхам позднего мела, и вопрос об их вымирании не связан непосредственно с «загадкой» так называемого великого вымирания на грани мела и палеогена.

Эти роды близко стоят друг к другу. Наиболее характерной чертой их строения является наличие короткого и широкого черепа с беззубыми передними отделами верхней и нижней челюстей и ноздрями, расположенными на верхушке очень высоких верхнечелюстных костей. По форме переднего отдела их череп напоминает клюв попугая.

Так как истории пситтакозавров мы, по сути дела, не знаем, трудно говорить о причинах их исчезновения из геологической летописи. Указываемое Ромером сходство пситтакозавров с цератопсиями свидетельствует, быть может, об их экологической близости между собою. Если это так, естественнее всего предположить, что бурно развивавшиеся в поздне меловое время цератопсии вытеснили пситтакозавров из занимаемых ими ниш. Это и могло в конце концов привести к их полному вымиранию.

Приступая к обзору форм гадрозаврид (*Hadrosauridae*), попытаемся проследить в общих чертах историю развития отдельных групп (подсемейств), входящих в состав этого семейства. За основу мы возьмем одну из новейших схем подразделения гадрозаврид, предложенную Лаппараном и Лавока (1955, стр. 839—855).

Наиболее богато формами подсемейство *Hadrosaurinae*, к которому относятся и весьма подробно изученные Лоллом и Райтом (1942) анатозавры (*Anatosaurus*), используемые этими авторами в качестве типичных форм для описания анатомического строения гадрозаврид вообще.

Череп у представителей гадрозаврин (анатозавр, эдмонтозавр) был низкий и длиннорылый, беззубый передний отдел морды уплощен, сильно расширен и покрыт роговым веществом, представляя подобие утиного клюва. Ноздри были отодвинуты далеко назад. Зубы достигли крайней степени специализации у рептилий: в каждой половине челюсти имелось несколько параллельных продольных рядов листовидных зубов, тесно прижатых друг к другу, а под каждым зубом каждого ряда был уже сформирован его преемник. Наружная сторона верхних зубов и внутренняя нижних была покрыта слоем эмали. Тело имело в среднем около 9 м в длину. Между пальцами сильно укороченной передней конечности была кожная перепонка и то же, по всей видимости, было на задних ногах, указывая, наряду с

признаками черепа (высокое расположение наружных носовых отверстий и «утиный» клюв), на земноводный образ жизни этих орнитопод. Массивный и гибкий хвост также служил, по-видимому, неплохим органом плавания.

В целом подсемейство гадрозаврин объединяет формы, у которых развивается низкий и уплощенный череп. Все они приурочены к верхам мела преимущественно Северной Америки, а также Европы и Азии. Среди североамериканских родов подсемейства один относится к сантону (*Claosaurus*), два (*Nadrosaurus* и *Trachodon*) — предположительно к кампану (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 848), один (*Edmontosaurus*) — к раннему эдмонтону и один (*Anatosaurus*) — к маастрихту и дапию.

В Европе известен только один род гадрозаврин — *Ogthotegus*, описанный из маастрихтских отложений Бельгии и предположительно датских отложений Трансильвании (Нопча, 1925). В Азии установлен род *Mandschurosaurus* из точно датированных кампанских слоев Сахалина (Нагао, 1936) и позднесенонских отложений Манчжурии (Рябинин, 1930). По-видимому, к позднему сенону, но не к самому концу позднего мела относятся также остатки манчжурозавра из Монголии (формация Ирен-Дабазу).

Таким образом, только один род гадрозаврин — *Anatosaurus* может быть отнесен к самому концу мела (формация Лэнс).

В особое подсемейство *Kritosaurinae* выделяют Лаппаран и Лавока один-единственный позднемеловой род *Kritosaurus*. В отличие от гадрозаврин, у него развит довольно высокий носовой гребень (Хюне, 1956, стр. 541), позволяющий рассматривать критозаврин в качестве предковой для зауролофин группы гадрозаврид. Остатки критозавра относятся к формациям Кёрт-Лэнд, Белли-Ривер и Джюдит-Ривер Северной Америки, сопоставляемым с кампаном и ранним маастрихтом.

Представители подсемейства завролофин (*Saurolophinae*), в состав которого входят роды *Prosaurolophus* (формация Белли-Ривер), *Saurolophus* (формации Эдмонтон в Северной Америке и Нэмэгэту в Монголии) и *Vastrosaurus* (формация Ирен-Дабазу Внутренней Монголии и ценоманско-туронская серия Казахстана), характеризуются развитием на черепе продольного гребня, образованного преимущественно носовыми костями.

У первого из упомянутых родов этот гребень низкий и вогнутый с передней стороны, у второго же он поднимается над глазами и направлен вперед и назад, слегка загибаясь кверху по направлению к дистальному концу (Лолл и Райт, 1942, стр. 174). Череп третьего рода недостаточно изучен.

Едва ли не наиболее своеобразную группу гадрозаврид составляют ламбеозаврины (подсемейство *Lambeosaurinae*), у которых в процессе эволюции череп становится коротким и очень высоким, а носовой гребень приобретает гротескную форму.

У *Procheneosaurus* (Белли-Ривер) гребень низкий, образованный предчелюстными и носовыми костями; лобные кости образуют куполовидное возвышение. Весьма близок к нему род *Cheneosaurus* (Эдмонтон). У *Lambeosaurus*, относящегося к формации Белли-Ривер, гребень значительно варьировал в своем очертании, достигая в некоторых случаях огромной величины, причем его передний край наклонялся вперед, а задний заканчивался позади чешуйчатых костей. Для *Corythosaurus* (рис. 8), встречающегося также в формации Белли-Ривер, был характерен высокий и сжатый с боков шлемообразный гребень, короткая и узкая морда с отогнутой беззубой челюстью (Лолл и Райт, 1942, стр. 195).

Hypacrosaurus (формация Эдмонтон), по Лоллу и Райту (1942, стр. 206), обладал коротким и высоким черепом, высоким шлемовидным гребнем, выдвинутыми далеко вперед наружными носовыми отверстиями, очень длинными спинными остистыми отростками и некоторыми другими особенностями. Наконец, *Parasaurolophus* выделяется чрезвычайно удлиненным гребнем, продолжающимся назад в длинный, несколько согнутый вырост, содержащий две пары трубковидных полостей. Этот род происходит из формаций Белли-Ривер (кампан), Альберты и Охо-Аламо (ранний маастрихт) Нью-Мехико (Хюне, 1956, стр. 547). Как и завролофины, ламбеозаврины достигают нередко значительной величины (около 9 м).

Прежде чем касаться вопроса о вымирании гадрозаврид, обратимся к рассмотрению биологического значения важнейших особенностей морфологии представителей этой группы и попытаемся выяснить факторы, определившие ее явно убыстренную эволюцию.

Перепончатые лапы, приспособленный к плаванию хвост (мощный, гибкий, сжатый с боков) и, в особенности, верхушечное положение ноздрей, а также, возможно, наличие воздушных камер в гребне у ламбозаврин свидетельствуют о том, что гадрозавриды были тесно связаны с водой, как средой обитания. На это указывают и данные об условиях их захоронения (приуроченность местонахождений преимущественно к лагунным или озерным отложениям). По свидетельству Лаппарана и Лавока (1955, стр. 851), местонахождения гадрозавриды часто содержат ископаемые остатки водорослей, которые служили, по-видимому, их основной пищей (*Mugiophyllum*, *Potamogeten*, *Welumba*, *Lemna* и др.).

Биологическое значение таких особенностей, как развитие кожистой перепонки между пальцами ног и высокое положение ноздрей, совершенно очевидно. То же может быть сказано о форме и строении хвоста (см. Хюне, 1956, рис. 567). Однако сложное дело с интерпретацией значения чрезвычайно длинного носового гребня, свойственного ламбозавринам. Вопрос о биологическом значении носового гребня подробно изучен Л. Ш. Давиташвили (1961, стр. 263—296). Здесь мы ограничимся ссылкой на основные выводы, которые ему позволил сделать анализ данных о строении этого образования. Носовой гребень у завролофин мог быть, по свидетельству Давиташвили (там же, стр. 295), органом активной защиты и боевым оружием; при этом он мог нести такую функцию только в драках между самцами одного и того же вида. У других же «гребненосных» гадрозавриды (ламбозаврины) гребень мог действовать только как аллестетическая структура. Но такая структура у гадрозавров дает нам все же косвенные указания на их амфибийность, так как именно полуводный образ жизни (погружение тела в воду) должен был способствовать развитию своего рода шлема на голове животного: при продолжительном пребывании в воде голова гадрозавра нередко представляла собой единственную часть тела, видимую другим особям того же самого вида. Кроме того, возможно, что воздушные камеры гребней, по крайней мере, в начале своего филогенетического развития находились в связи с функцией преграждения доступа воды в дыхательные

пути, свидетельствуя также о полуводном образе жизни их обладателей (Стренберг, 1942, стр. 134).

Заслуживает внимания и развиваемая Остромом (1962) мысль об эволюции гребня у ламбеозаврин в связи с обострением обоняния (увеличение поверхности полости, выстланной обонятельным эпителием). Развитие такого обоняния автор ставит в зависимость от пассивного образа жизни и незащищенности ламбеозаврин (оно помогало им чувствовать на значительном расстоянии приближение врага и заблаговременно опускаться в воду).

Присутствие у гадрозавров больших зубных батарей, состоящих из сотен плотно усаженных режущих зубов, указывает, по всей вероятности, на то, что эти орнитоподы питались не только мягкими болотными травами, но и такой жесткой растительностью, как, например, кремнистые хвощевые и другие, а также, возможно, мелкими беспозвоночными. Об адаптации гадрозавров к относительно жесткой пище свидетельствует, по-видимому, содержимое желудка одной из «мумий» этого животного, состоящее из хвои, веток и плодов различных растений суши (Крейзел, 1922, стр. 80).

Следует отметить, что Острому (1961, стр. 177) зубы гадрозавров представляются высокоспециализированной «мельничной» структурой, производившей перемалывающее движение, подобно зубному аппарату жвачных и некоторых грызунов. Нам же кажется, что эти зубы должны были не столько перемалывать пищу, сколько мелко резать, крошить ее. Необходимым условием развития многоярусного зубного аппарата гадрозаврид нам представляется приспособление к питанию относительно жесткими листьями, плодами и ветками какого-то особого типа растительности, а также, возможно, клубнями и корнями трав, вместе с которыми эти животные захватывали землю, вызывающую интенсивное истирание коронок их зубов. Роговой клюв позволял им, вероятно, обрывать травы у самого корня, а иногда и раскапывать корневища растений как на суше, так и под водой. В этой связи заслуживает, нам кажется, внимания высказанное Ромером (1960, стр. 82) предположение, что расцвет гадрозавров может быть связан с развитием какого-то типа покрытосеменной растительности. Такая возможность, по нашему мне-

нию, не исключена: адаптация к питанию какими-то травянистыми покрытосеменными растениями могла как раз обусловить развитие свойственного гадрозаврам зубного аппарата, способствуя широкому расселению и подлинному расцвету группы в конце мелового периода. Расцвету гадрозаврид, несомненно, способствовало и приспособление этих орнитопод к полуземноводному образу жизни, так как вода спасала их от преследования со стороны распространенных в позднем меле тираннозаврид. К тому же адаптация к водной среде облегчала гадрозаврам передвижение по заболоченным лесам и равнинам (Остром, 1964, стр. 993).

Обзор форм гадрозаврид показал нам, что в палеонтологической истории этого семейства различаются, в основном, два направления эволюции. Для одного характерно развитие уплощенного черепа с расширенным передним отделом рыла (гадрозаврины), для другого — высокого и украшенного гребнем (ламбеозаврины). Два других направления, представленных критозавринами и завролофинами, составляют как бы переход от одного из указанных основных направлений эволюции к другому. Приведенные сведения о хронологии исчезновения гадрозаврид свидетельствуют о том, что кульминации в развитии они достигли в кампане и раннем маастрихте. В сантоне семейство было представлено одним родом, в кампане—шестью родами, в раннем маастрихте—также шестью, а в позднем маастрихте и данни—двумя (при этом один род принадлежит гадрозавринам, а другой — ламбеозавринам). Все эти соотношения родов гадрозаврид хорошо выражены на схеме, заимствованной нами у Колберта (рис. 10).

Необычайный расцвет гадрозаврид в позднемеловую эпоху рассматривается Ромером как пример эксплозивной эволюции (Ромер, 1960, стр. 79). Действительно, группа, имевшая в раннем сеноне более чем умеренное развитие, поразительно быстро, уже в начале позднего сенона, достигла выдающегося положения среди динозавров. Нет сомнения, что именно к этому времени должны были проявиться приобретенные гадрозаврами значительные преимущества перед другими динозаврами.

высокоэффективный зубной аппарат, приспособленный к питанию каким-то особым типом, возможно, покрытосеменной растительности, и весьма совершенная адаптация к полуводному образу жизни (развитие плавательных перепонки между пальцами, перемещение наружных носовых отверстий назад и к верхушке черепа и др.). Однако, несмотря на почти господствующее положение среди птицетазовых динозавров в течение кампана и части маастрихта, существование гадрозаврид оказалось рез-

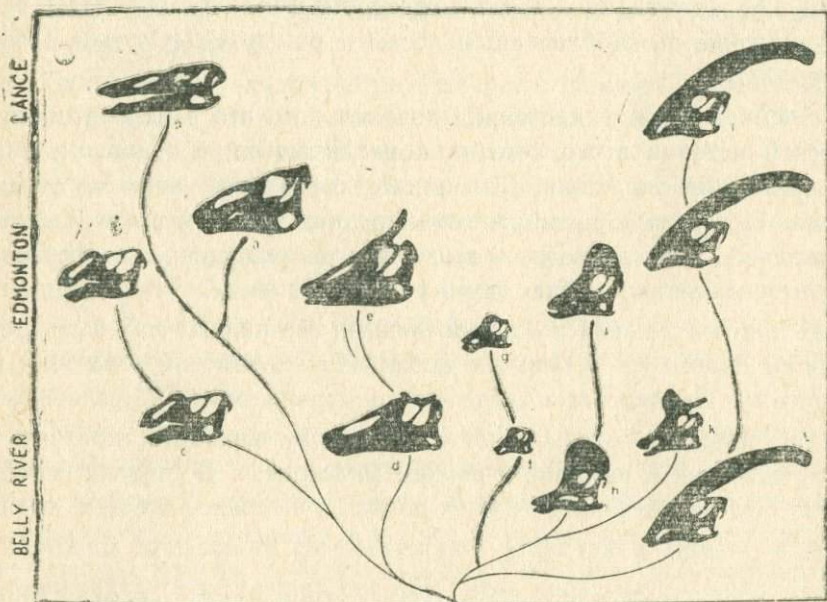


Рис. 10. Эволюция гадрозаврид по Колберту. Роды: а. *Edmontosaurus*, б. *Anatosaurus*, в. *Kritosaurus*, д. *Prosaurolophus*, е. *Saurolophus*, ф. *Procheneosaurus*, г. *Cheneosaurus*, h. *Corythosaurus*, j. *Hypacrosaurus*, к. *Lambeosaurus* и l. *Parasaurolophus*.

ко ограниченным во времени. Столь же быстрое, как и развитие, угасание уже к концу маастрихта привело гадрозаврид к вымиранию. При этом две группы полностью прекратили к этому времени свое существование, а две другие, находившиеся в состоянии угасания, ненадолго пережили их. Несмотря на относительно высокие темпы вымирания гадрозаврид, оно не было,

как показывает рассмотренная хронология исчезновения этих животных из геологической летописи, внезапным, каким изображается обычно в палеонтологической литературе.

Попытка выяснить причины вымирания гадрозавров осложняется тем, что нам неизвестны пресмыкающиеся, которые могли бы быть серьезными конкурентами для этих динозавров в занимаемых ими биотипах. Не было у них, по-видимому, и опасных врагов среди хищных динозавров — исключительно наземных форм, от которых они, если учесть развитие у многих из них острого обоняния (Остром, 1962, стр. 26), легко могли скрыться в воде. Тем не менее, мы находим возможным высказать следующее предположение о причинах вымирания гадрозаврид.

Бурная экогенетическая экспансия в сеноне гадрозаврид подготавливалась, по-видимому, медленно. Постепенное приспособление предков гадрозаврид к питанию жесткой растительностью и к земноводному образу жизни имеет, вероятно, длинную историю, но геологическая летопись не сохранила нам сведений о ней по той простой причине, что возникновение и развитие гадрозавровых адаптаций в течение очень долгого времени должно было ограничиваться небольшими ядрами популяций, так как в зачаточном состоянии эти адаптации не могли еще давать их обладателям преимуществ, достаточных для широкого расселения. Вполне возможно, что гадрозавровые адаптации приобрели решающее значение только после проникновения в занимаемые ими станции нового типа растительности и после того, как они приспособились к питанию этим кормом. Так или иначе со временем развитие гадрозаврид уподобилось наводнению, и именно с этого момента стали попадать в захоронения их многочисленные остатки. Мы указали уже на факторы, которые могли способствовать расцвету гадрозаврид. Однако не следует забывать, что рост их популяции и широкое расселение не могли не повлечь за собой развитие у хищных специальных навыков и повадок, позволявших им охотиться на гадрозавров. Так, например, хотя гадрозавры должны были спасаться от преследования тираннозаврид в воде, можно ли быть уверенным в том, что полуводный образ жизни был вполне доступен молодежи? Нет

сомнения, что юные особи гадрозаврид должны были, по крайней мере, большую часть времени проводить в прибрежных зарослях, чем в воде. Хищные же динозавры, вероятно, постепенно «научились» разыскивать добычу в зарослях и стали истреблять гадрозавровую молодежь. Но и водная среда не могла быть безопасной для молодых особей. Различные фolidозавриды, нотозухиды и прочие представители Crocodilia должны были быть опасными врагами гадрозаврид, в особенности молодых, в воде. Кроме того, если учесть, что гадрозавры могли впадать в свойственное пресмыкающимся состояние оцепенения ночью и в холодную погоду, то в это время должны были подвергаться опасности как молодые, так и взрослые их особи. Наконец, представляется довольно вероятным, что в пищевой рацион орнитомимид и позднесенонских млекопитающих входили и яйца гадрозавров. К сожалению, нам неизвестна даже в самых общих чертах та сложная система цепей питания, которая связывала в позднем сене наземных и полуводных позвоночных территории Северной Америки. Описанный нами своеобразный зубной аппарат гадрозаврид свидетельствует, по всей вероятности, о приспособлении этих животных к питанию преимущественно растительностью какого-то особого типа. При этом следует учесть, что сезонные колебания массы того или иного вида растительности могли быть весьма ощутительны и обусловлены в раннем маастрихте как возможным похолоданием (Фойгт, 1963, стр. 152), так и поеданием этих растений животными. Правда, трудно указать динозавров, со стороны которых гадрозавры могли бы испытывать конкуренцию в добывании пищи, но не исключена возможность, что такими группами были млекопитающие, в частности многобугорчатые и плацентарные.

В свете новейших данных по мезозойским плацентарным млекопитающим (см. стр. 127), свидетельствующих об их довольно значительной адаптивной радиации уже в позднем меле, мы вправе допустить особенно важную роль этих животных в экстерминации гадрозавров. Если учесть к тому же, что область распространения подавляющего большинства этих орнитоид была ограничена территорией Северной Америки, указывая, быть может, на относительно слабо выраженную у них способность к прохорезу, то нетрудно представить себе, что широкое

расселение млекопитающих могло обусловить относительно быстрое угасание и полное вымирание гадрозавров. Следует принять во внимание также очень низкую по сравнению с млекопитающими организацию нервной системы гадрозавров, о чем в достаточной мере свидетельствуют весьма малая величина (ок. 1/20000 веса тела) и примитивное строение у них головного мозга (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 916).

К подотряду орнитопод относится небольшая группа орнитисхий (роды *Pachycephalosaurus* и *Stegoceras* из позднего мела Монтаны), выделяемая в семейство *Pachycephalosauridae*. Куполообразно вздутая макушка черепа (рис. 8) составляет наиболее характерную их особенность, резко отличающую этих орнитисхий от известных нам орнитопод. Группа недостаточно изучена и не вполне ясны ее родственные отношения к другим орнитоподам. Это была недолговечная (поздний кампан — ранний маастрихт) боковая ветвь в эволюции орнитопод. Весьма ограниченное географическое распространение ее представителей, возможно, указывает на их эндемичность. Для этих орнитопод, обладавших тяжелыми, архаического строения конечностями (типа камптозаврин) и в общем слабо защищенных от преследования со стороны тираннозаврид, плацентарные млекопитающие также могли быть весьма опасными конкурентами. По-видимому, ни один из представителей этих орнитисхий не пережил раннего маастрихта.

Приступая к обзору четвероногих орнитисхий, прежде всего коснемся вкратце представителей подотряда стегозавров (*Stegosauria*), палеонтологическая история которых почти целиком связана с юрой. Это группа, объединенная единым происхождением, характеризуется, как известно, малыми размерами головы, короткими передними конечностями, высоко выгибающейся кверху, над длинными задними конечностями, спиной и присутствием двух рядов пластин и шипов, расположенных на протяжении шеи, туловища и хвоста (рис. 11 и 12). Кончик хвоста несет у некоторых форм длинные остроконечные шипы. Зубы у стегозавров были маленькие, расположенные в один ряд. Головной мозг был крошечным, с хорошо развитыми удлинненными зрительными долями, очень узким и сильно удлиннен-

ным передним мозгом и своеобразной формы вздутым гипофизом (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 917).

Стегозавры были, несомненно, наземными орнитомимиями, питавшимися преимущественно листьями и плодами кустов и высокими травами (их слабо развитый зубной аппарат исклю-

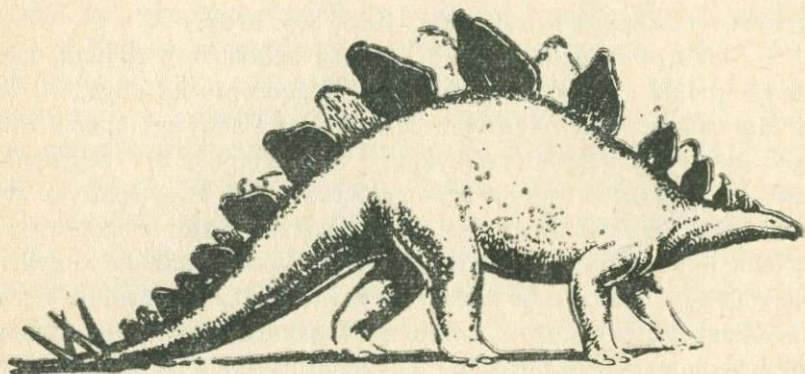


Рис. 11. Stegosaurus. По Колберту.



Рис. 12. Scelidosaurus. По Колберту.

чает возможность питания корнями и прикорневыми частями стеблей растений). Неуклюжие и неповоротливые, крайне низко организованные стегозавры были слабо защищены от врагов. Поэтому упадок и исчезновение стегозавров в самом начале мелового времени, естественно, не кажется неожиданным. По-видимому, несмотря на их устрашающий облик и даже воору-

женный шипами хвост, стегозавры не внушали особого страха широко расселившимся в поздней юре мегалозавридам, которые легко могли справляться с этими громоздкими орнитомимиями при нападении на них сбоку. Главную причину вымирания стегозавров мы склонны видеть как раз в преследовании их со стороны хищных динозавров, а также конкуренции со стороны камптозаврин и отчасти завропод.

В настоящее время различают три семейства стегозавров: стегозавриды (*Stegosauridae*), сцелидозавриды (*Scelidosauridae*) и сирмозавриды (*Syrmosauridae*). К первому из них относятся роды *Sarcolestes* (оксфорд Англии), *Echinodon* (пурбек Англии), *Priconodon* (поздняя юра Мэриленда), *Kenturiasaurus* (поздняя юра Восточной Африки, формация Тендагуру), *Omosaurus* (кимеридж Западной Европы) и *Stegosaurus* (формация Моррисон Северной Америки). Семейство сцелидозаврид выделено по одному лейасскому роду *Scelidosaurus* (Англия), обнаруживающему некоторые черты сходства в строении таза с нодозаврами, о которых речь будет идти дальше. Пока только один род известен также из семейства сирмозаврид — *Syrmosaurus* (конец раннего мела Монголии). Отмеченные Малеевым (1952, стр. 11) черты сходства с нодозаврами (форма тела, строение таза и др.) позволили Лаппарану и Лавока (1955, стр. 864) высказать предположение о целесообразности объединения сирмозавра и сцелидозавра в одно семейство, занимавшее промежуточное положение между стегозаврами и нодозаврами.

Мы видим, таким образом, что самая ранняя ветвь стегозавров существовала только в течение лейаса, другая, в известной мере, быть может, реликтовая, примитивная группа сирмозавров, сохранившаяся, по-видимому, только на территории Центральной Азии, существовала в конце раннего мела и, возможно, в позднем меле (века точно не установлены) и, наконец, третья группа развивалась с середины юры до раннего мела. При этом самое длительное существование этой последней группы отмечается для территории Англии. Создается впечатление, что возникнув в этой области в середине юры, в позднеюрское время стегозавриды постепенно расселились по Западной Европе и проникли также в Северную Америку. Затем ареал их должно быть резко

сократился, ограничиваясь территорией Англии и в начале мела они вымерли, не оставив потомков.

Подотряд нодозавров, или анкилозавров (*Nodosauria* = *Ankylosauria*), объединяет большую группу исключительно меловых орнитисхий, нередко называемых панцирными динозаврами. Тело у них было широкое и уплощенное, спина покрыта прочно соединенными костными пластинками, составляющими единый панцирь, хвост был заключен в костные кольца и у некоторых форм снабжен длинными костными шипами. Череп был средних размеров, зубы слабо развитые (в некоторых случаях их не было вовсе). Конечности были короткие и массивные. Подвздошная кость была сильно расширена и сращена с предкрестцовыми позвонками и, будучи укреплена лежащими на ее верхней поверхности костными пластинками, хорошо защищала находившуюся под ней область тела.

Подотряд делится на два семейства: *Acanthopholidae* и *Nodosauridae*. Акантофолиды характеризуются маленьким, закругленным сзади черепом, усаженной зубами предчелюстной костью, относительно высоким и узким туловищем, умеренной длины шеей, длинными передними конечностями, а также шипами и плоскими костными пластинками, расположенными парно на спине и хвосте.

Древнейший представитель семейства известен из вельдских отложений Англии (род *Hylaeosaurus*). *Acanthopholis* встречен в ценомане Англии, *Strutiosaurus* — в туроне и сеноне Западной Европы, *Lametasaurus* — в ценомане или туроне Индии, *Opuchosaurus* и *Rhodanosaurus* — в сеноне Западной Европы.

Нодозавриды имеют средней величины, а иногда и крупный череп, слегка закругленная или уплощенная крыша черепа покрыта у них многоугольными костными пластинами, зубы слабо развиты или отсутствуют; предкрестцовые позвонки обнаруживают тенденцию к сращению как между собой, так и с соответствующими ребрами; конечности массивные, передние относительно хорошо развиты. Все туловище покрыто прочным панцирем, состоящим из разной величины костных пластинок (рис. 13).

В состав семейства входят многочисленные роды (см. стр. 61), обычно группируемые некоторыми авторами в несколько подсемейств (например, у Лаппарана и Лавока, 1955, стр. 866—

873). Однако разделение этого семейства на мелкие группы выше рода, по-видимому, нельзя признать пока достаточно обоснованным (филогенетические отношения между родами в большинстве случаев неясны).

Геологический возраст некоторых родов нодозавров точно не установлен, но сведения по всем другим родам убеждают нас в том, что ни один из них не достигал позднего маастрихта или дания (самые поздние из точно датированных форм относятся к формациям Белли-Ривер и Эдмонтон). Мы не улавливаем упадка в истории развития нодозавров, быть может, из-за неполноты геологической летописи. Кульминация в их эволюции намечается в сантоне или кампане. В раннем маастрихте (формация Эдмонтон), предшествовавшем времени, по-видимому, окончательного вымирания нодозавров, они встречаются несколько реже.

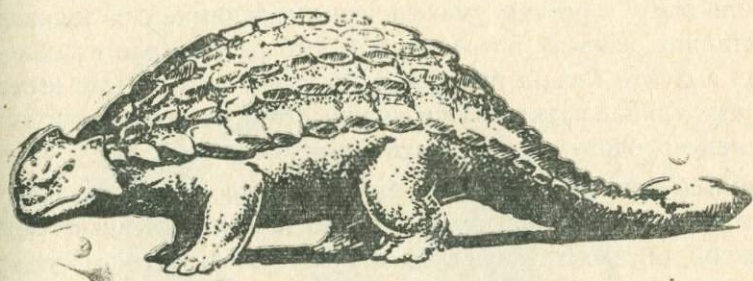


Рис. 13. *Nodosaurus*. По Колберту.

Трудно допустить, чтоб одной из главных причин вымирания нодозавров могло быть их преследование со стороны хищников (этот фактор мог играть большую роль в истории исчезновения акантофолид, чем нодозаврид): их прочный панцирь, вероятно, служил достаточно надежной защитой от многих врагов (пожалуй, только одни тираннозавриды могли изувечить их или даже перегрызть некоторым из них горло).

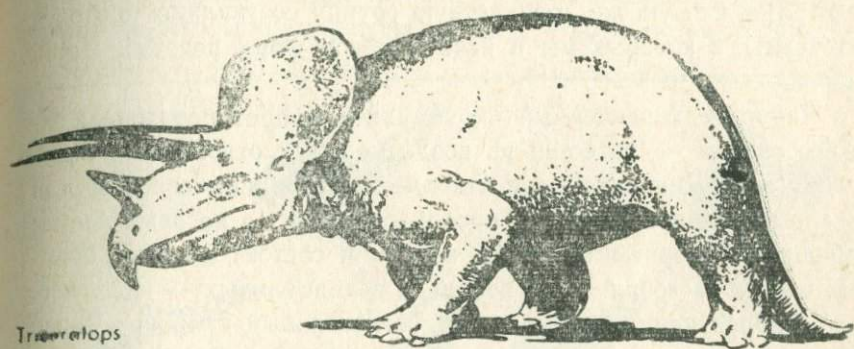
Резкий упадок и очень быстрое исчезновение этих панцирных орнитомимид, по нашему мнению, связаны, прежде всего, с распространением млекопитающих. Нодозавры нам представляются одной из тех групп динозавров, для которых расселение

млекопитающих должно было быть особенно чреватым опасностью. Как уже было отмечено, зубы у нодозавров либо отсутствовали, либо были слабо развиты, но почти во всех случаях, когда они имелись, им были свойственны режущие, зазубренные края. Совершенно очевидно, что такие зубы не могли ни размалывать, ни разжевывать пищу. Их основное назначение заключалось в резании, кромсании корма. Будучи несомненно фитофагами, нодозавры приспособлялись, по-видимому, к питанию либо мягкими и сочными травами, не требующими тщательного перетирания, либо плодами некоторых бобовых и прочих растений, с которыми их мелкие режущие зубы быстро справлялись. Следовательно, у них, как и у гадрозавров, выбор пищи должен был быть несколько ограничен. В то же время, надо думать, что указанная выше растительность составляла также основную пищу многих групп мультитуберкулят, сумчатых и плацентарных млекопитающих. Нарушение экологической системы, связанное, должно быть, с резким уменьшением, в занимаемых нодозаврами стациях, запаса потребляемой ими в пищу растительности, могло вызвать весьма быстрое в геологическом смысле вымирание этих крайне неуклюжих и низко организованных орнитисхий. Не следует, однако, думать, что в данном случае, как и во всех подобных случаях, животные вымирали просто от голода. Недостаток пищи должен был быть, по нашему мнению, главной причиной, обуславливавшей резкое обострение биотических отношений внутри группы, с одной стороны, и между нодозаврами и хищниками, с другой, способствуя быстрому разрежению популяций и, вслед за этим, угасанию всей группы в целом.

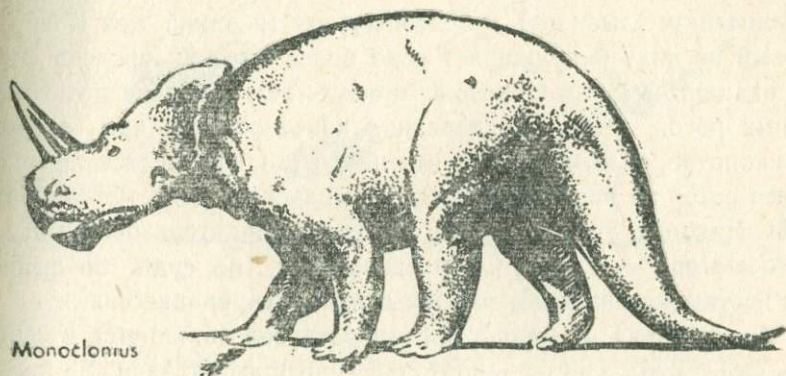
Подотряд цератопсий (*Ceratopsia*), или рогатых динозавров, также относится к числу тех групп мезозойских пресмыкающихся, исчезновение которых связывают обычно с великим вымиранием на грани мезозоя и кайнозоя. Попытаемся рассмотреть по возможности подробнее хронологию исчезновения цератопсий и важнейшие признаки их адаптаций.

Наиболее характерные черты строения цератопсий: неуклюжесть, массивность и огромные размеры головы, украшенной рогами и костным воротником; морда узкая, сплюснутая трансверсально. Зубной аппарат состоит, как у гадрозавровых, из щечных батарей зубов, ростральный отдел морды снабжен

роговым клювом. Размеры животных и пропорции их конечностей колеблются в широких пределах. Все представители подотряда — «четвероногие» животные (рис. 14):



Triceratops



Monoclonius



Protoceratops

Рис. 14. Protoceratops, Monoclonius и Triceratops. По Колберту.

Группа цератопсид делится на семейства: *Protoceratopsidae*, *Ceratopsidae* и *Pachyrhinosauridae* (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 791). Из них особенно подробно изучены цератопсиды, представляющие наиболее специализированную группу подотряда. Самую же архаическую группу составляют протоцератопсиды, с которых мы и начнем обзор форм рогатых динозавров.

Наиболее характерный представитель протоцератопсид — *Protoceratops* — известен из позднемиоценовых отложений Монголии (слой Диадохта), сопоставляемых с ранним сеноном или началом позднего сенона. У протоцератопсов на носовых костях наблюдаются орименты рогов, воротник состоит в своих боковых частях из чешуйчатых костей, а в медиальных — из теменных, образующих выдающийся сагиттальный гребень. Череп относительно очень крупный, шея короткая. Предчелюстная кость несет два зуба. Передние конечности короткие.

Помимо протоцератопса в состав семейства входят роды *Montaceratops* (поздний мел Монтаны), *Leptoceratops* (верхи формации Эдмонтон) и *Microceratops* (поздний мел Консу). Первый из них обнаруживает явно более высокий уровень специализации, чем протоцератопс (присутствие довольно развитых лобных рогов, удлинение передних конечностей и др.), второй же, напротив, оказывается примитивнее (полное отсутствие признаков рогов на носовых костях) монгольского рода (Стернберг, 1951). Наконец, третий, весьма неполно охарактеризованный, — *Microceratops* — близок к лептоцератопсу, но, судя по строению костям конечностей, все же специализированнее него.

Таким образом, группа протоцератопсов появляется в середине мела, возможно на территории Центральной Азии. Ее представители попадают и в Северной Америке, где они, однако, не получают особенно широкого распространения и существуют не очень долго. Впрочем, как это явствует из указанных выше сведений о протоцератопсидах, один из представителей этого семейства достиг позднего Эдмонта. Относительно ограниченное распространение протоцератопсид и их вымирание, по всей видимости, еще до конца мела объясняются, быть может, конкуренцией со стороны более высокоорганизованных цератопсид.

к которым они в известной мере должны были быть близки экологически.

История цератопсид (рис. 15) связана почти исключительно с поздне меловым этапом развития земной коры; при этом можно полагать, что группа развивалась, в основном, на территории

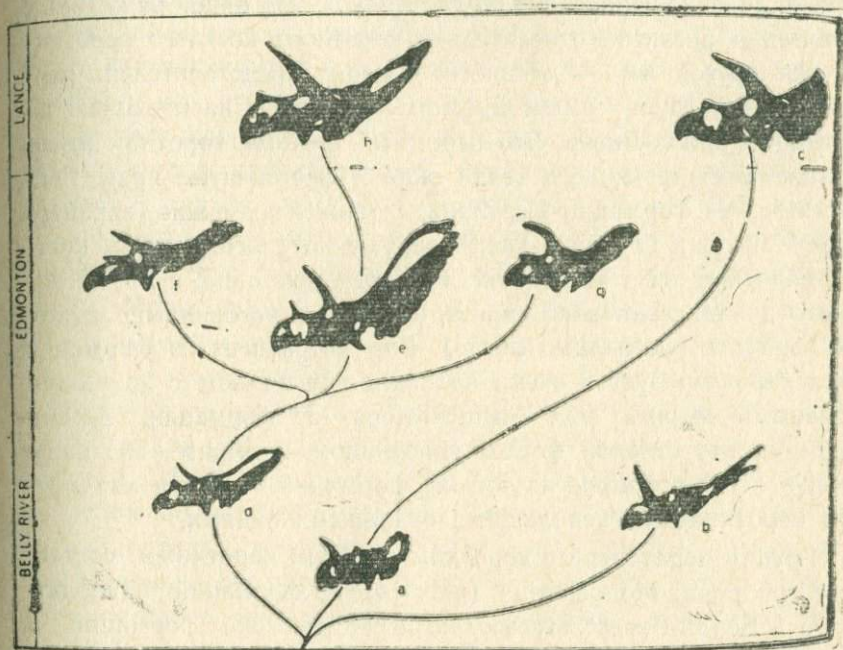


Рис. 15. Эволюция рогатых динозавров по Колберту.
Роды: а. *Monoclonius*, б. *Styracosaurus*, с. *Triceratops*,
д. *Chasmosaurus*, е. *Pentaceratops*, ф. *Anchiceratops*, г.
Arrhinoceratops и h. *Torosaurus*.

Северной Америки, хотя имеются указания на присутствие ее представителей также в Южной Америке и Азии.

Строение черепа у разных представителей цератопсид очень быстро изменялось, что привело к необычайному обилию родов и поразительному разнообразию в развитии рогов и воротника. Впрочем, как справедливо отмечают Лаппаран и Лавока (1955, стр. 880), самостоятельность некоторых из этих родов (например, эоцератопса, нотоцератопса и др.) явно сомнительна. Боль-

шое разнообразие признаков, которые кладутся в основу классификации цератопсид, заставляет некоторых ученых усомниться также в правильности отнесения их к одному семейству (Лаппаран и Лавока, там же).

Может быть условно принято предложенное Лаппараном и Лавока деление цератопсид на две группы, для одной из которых характерно развитие относительно короткого костного воротника, для другой же — длинного. Среди представителей первой из этих групп самым древним является *Chasmosaurus* из формации Белли-Ривер. Его огромный костный воротник имеет большие расширяющиеся кзади окна и фестончатые края. *Pentaceratops* из формации Кёртлэнд, а также, возможно, верхнего мела Монголии близок к хасмозавру, у которого, однако, костный воротник несет вытянутые в длину узкие окна, а кроме носового и надглазничного рогов, имеются и роговидные скуловые выступы («югальные рога»). Род *Torosaurus* из формации Лэнс характеризуется очень большим воротником с крупными овальными окнами; род *Anchiceratops* из формации Эдмонтон — прямоугольной формы воротником, несущим небольшие окна, а *Archiosceratops* из той же формации — почти квадратным воротником с небольшими овальными окнами.

Группу цератопсид с коротким костным воротником составляют три рода: *Mopocionius* (рис. 14) из формаций Джюдит-Ривер и Белли-Ривер, *Styracosaurus* из тех же формаций и *Triceratops* (рис. 14) из формации Лэнс. У первого из этих родов воротник имеет широкие окна, носовой рог сильно развит, а надглазничные рога зачаточны. Стиракозавр, как и предыдущий род, имеет зачаточные надглазничные и крупный носовой рога, но задний край его воротника снабжен длинными, заостряющимися к своим окончаниям отростками. Трицератопс, возможно, сборный род (Лолл, 1933, стр. 29), все представители которого характеризуются, однако, сильным развитием направленных вперед надглазничных рогов и относительным уменьшением носового рога. Воротник не имел окон.

Семейство пахиринозаврид (*Pachyrhinosauridae*) представлено только одним родом *Pachyrhinosaurus* из формации Эдмонтон. Это весьма своеобразная группа рогатых динозавров, принадлежность которой к цератопсиям довольно сомнитель-

на (Давиташвили, 1961, стр. 310). Пахинозавры характеризуются наличием короткого и тонкостенного воротника и очень значительного утолщения носовых и, быть может, лобных костей, одетого, по всей вероятности, в заметно выступающий роговой чехол или несущего толстый покров из ороговевшей кожи.

Приведенный обзор цератопсид показывает, что в их эволюции наблюдается тенденция к увеличению надглазничных рогов и связанному с ним уменьшению носового рога, проявляющаяся как в группе коротковоротниковых, так и длинноворотниковых цератопсид. Действительно, среди представителей первой группы надглазничные рога достигают наибольшего размера у самого позднего *Torosaurus* (Лолл, 1933, стр. 33, рис. 11), во второй—также у самого молодого геологически *Triceratops*. Эта тенденция, подмеченная в филогенетической линии *Monoclonius*—*Triceratops* Брауном и Шлайкьером (1940), по-видимому, связана с историческим совершенствованием рассматриваемой структуры, как боевого оружия и аллестетического признака. Однако филогенетические отношения между родами рогатых динозавров установлены, как об этом писал Л. Ш. Давиташвили (1961, стр. 340), не так уж надежно, чтобы можно было уверенно говорить о процессе увеличения надбровных рогов при параллельно совершавшемся процессе уменьшения носовых. Если мы допустим, что формы, у которых преобладал носовой рог, и формы, у которых были сильнее развиты надбровные рога, принадлежат к различным филогенетическим линиям, то может создаться впечатление, что развитие цератопсид осуществлялось согласно идее Ковалевского об инадаптивных и адаптивных путях эволюции. Принимая последнее толкование, мы бы легко смогли объяснить вымирание форм с относительно сильно развитыми носовыми рогами и переживание в позднем маастрихте или дании форм с длинными и резко выдающимися надбровными рогами.

Хронология исчезновения рогатых динозавров вполне согласуется с дарвинистской концепцией постепенного сокращения ареала и вымирания групп организмов. Если древнейшие из цератопсид известны не только из Северной Америки, но и Южной Америки и Азии, и число их родов достигало шести, то в самом конце мелового периода область распространения этих динозавров ограничилась территорией нескольких шта-

тов Северной Америки, а число родов сократилось до одного *Triceratops*.

Таким образом, судя по данным, которыми располагает современная палеонтология, рогатые динозавры, кульминаровавшие в раннем сеноне, уже в начале позднего сенона стали испытывать упадок. Правда, сохранившийся до конца сенона трицератопс характеризуется значительным видовым разнообразием, но лишь один или два вида этого рода достигли самых верхов мела.

Мы не находим у цератопсид более или менее четко выраженных признаков приспособления к водному образу жизни: в отличие от гадрозавровых, они были, по-видимому, исключительно обитателями суши. Вполне понятно поэтому, что рогатые динозавры нуждались в более надежной защите от хищных динозавров, чем гадрозавры, скрывавшиеся в случае опасности в воде. Это обстоятельство обуславливало развитие у них рогов на черепе, а также, возможно, способности производить быстрые боковые движения головы, на что указывает соответствующее строение их позвонков (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 891). Об этом же свидетельствует, быть может, латеральное расположение глаз, позволившее включить в поле зрения животных и те стороны, откуда им могли быть нанесены удары по наиболее уязвимым местам тела (брюхо, спина). Так или иначе, по нашему мнению, цератопсид обладали достаточными средствами защиты от теропод, чтобы можно было объяснить их вымирание только преследованием со стороны хищников. Мы полагаем, что их относительно быстрое вымирание почти в самом конце мела могло быть вызвано, как и в случае гадрозавровых, широким расселением млекопитающих, в особенности плацентарных. Несмотря на то, что нам неизвестна растительность, составлявшая пищу цератопсид, с одной стороны, и ранних плацентарных и многобугорчатых, с другой, может быть с уверенностью высказано мнение о совпадении экологических зон как тех, так и других и вытекающем отсюда обострении биотических отношений между ними, связанном, должно быть, главным образом с добыванием пищи (вероятнее всего, каких-то новых типов покрытосеменной растительности). Косвенным подтверждением того, что млекопитающие могли быть весьма опасными конкурентами для цератоп-

сий, служат, на наш взгляд, приводимые нами далее сведения о распространении и признаках зубов поздне меловых многобугорчатых и плацентарных, свидетельствующих, как и у многих цератопсий, об адаптации к кромсанию относительно жесткой растительной пищи.

Как уже отмечалось в вводной главе настоящего исследования, одной из характерных черт новейших гипотез, объясняющих причины исчезновения динозавров, является привлечение тех или иных якобы универсальных абиотических факторов. В качестве таковых отмечаются космическая радиация, излучение из недр земли и т. п. Мы уже указывали на односторонность и несостоятельность подобных гипотез вообще. Коснемся подробнее некоторых из них и попытаемся противопоставить им дарвиновское толкование вопроса о вымирании динозавров.

За последние годы немало внимания уделял проблеме вымирания О. Г. Шиндевольф (1954, 1962), объясняющий вымирание больших групп организмов значительными колебаниями космического излучения на протяжении геологического прошлого. Высокая космическая радиация может обусловить, по мнению этого ученого, усиленное образование радиоактивных изотопов, которые в хромосомах должны оказывать влияние на вещество наследственности. Таким путем могут возникать и накапливаться в больших количествах вредные или летальные мутации. При этом, поскольку скорость мутации пропорциональна времени, она должна вызывать значительное накопление вредных мутаций прежде всего у тех животных, которые лишь очень поздно приступают к размножению. Такими животными были крупные пресмыкающиеся мезозоя (птерозавры, динозавры и др.), подвергшиеся вымиранию на грани мела и палеоцена (Шиндевольф, 1954, стр. 462). Что же касается вопроса о том, чем вызываются принимаемые Шиндевольфом сильные повышения космического ультраизлучения, которые, по его мнению, должны были иметь место крайне редко, то их возможным источником он считает вспышки сверхновой звезды вблизи от земли (на расстоянии менее 300 световых лет), изменения в действии земной атмосферы, изменения в земном магнитном поле и др. Впрочем, этот автор не придает большого значения выяснению причин повышения космического излу-

чения Шиндевольф, 1962, стр. 277). Важно, по его мнению, что такие повышения должны были иметь место, и они как нельзя лучше соответствуют универсальному фактору, обусловившему одновременное вымирание таких широко распространенных групп, как завроптеригии, мозазавры, птерозавры, заврисхии, орнитисхии и др.

По мнению Э. Штехова, главной, если не единственной, причиной вымирания на грани мезозоя и кайнозоя должно было быть увеличение освещения. По мнению Штехова, в это время был разорван сплошной облачный покров и впервые достигли поверхности земли солнечные лучи, особенно — наиболее активные химически ультрафиолетовые лучи. Внезапно возникли большие температурные скачки между днем и ночью, летом и зимой, вызвавшие колебания в воздушном давлении и движении ветров и увеличившие различия между климатическими зонами. Этот миг должен был быть, по словам Штехова (1954, стр. 185), прямо катастрофическим для животного мира, особенно для групп с высокой чувствительностью к световым раздражениям, к числу которых он относит крупных пресмыкающихся мезозоя. К сильной полуденной радиации и холоду могли приспособиться, согласно данным Штехова, лишь позвоночные с двойным кругом кровообращения и постоянной температурой тела, обладавшие к тому же шерстяным или перьевым покровом.

М. Лаубенфельс (1956) выдвинул гипотезу кратковременного сильного жара, который мог уничтожить всех динозавров. Этот жар, по его мнению, мог быть вызван ударом планетезимали или необычайно сильным дождем метеоритов.

Г. Линигер (1961) также не может найти иного объяснения причин вымирания динозавров, как под воздействием вспышки сверхновой звезды или усиления солнечной активности.

О. Г. Кларк (1953) высказывает мнение, что в конце мела имело место радикальное изменение количества и характера солнечной радиации, достигающей земного шара. Это вполне могло быть, по его мнению, главным фактором исчезновения рептилий, ведущим к господству млекопитающих.

В. И. Красовский и И. С. Шкловский (1957) полагают, что в геологическом прошлом могли быть эпохи, когда на протя-

жении нескольких тысяч лет поток космического излучения на Земле мог превышать средний уровень в несколько десятков раз. Кроме того, могли быть, по их мнению, и такие периоды, длящиеся многие сотни лет, когда потоки первичных космических лучей были в сотни раз больше современных. Длительное воздействие высокого уровня интенсивности космических лучей на организмы могло повлечь за собой катастрофические последствия. По предположению этих авторов, «великое вымирание» рептилий в конце мелового периода было обусловлено этой причиной (там же, стр. 198).

Казье (1962) придает решающее значение усилению солнечного излучения для эволюции биосферы, но солнечная активность, по его мнению, не непосредственно вызывает угасание организмов. С этой активностью связаны значительные географические и климатические трансформации, обуславливающие вымирание животных и, в частности, наземных позвоночных. Под воздействием усиления солнечной активности происходит интенсификация таких геофизических явлений, которые вызывают «геологические» трансгрессии. К числу подобных трансгрессий относятся, в частности, большие трансгрессии позднего мела, вызвавшие весьма значительное сокращение площадей суши, занимаемой наземными позвоночными. Последующее же увеличение термического излучения обусловило иссушение климата и окончательное вымирание многих групп животных (Казье, 1962, стр. 50—51).

Некоторые из приведенных гипотез совершенно лишены научного обоснования и относятся, скорее, к области фантастики. Мы имеем в виду гипотезы Штехова, Лаубенфельса, Линигера. Другие заслуживают, быть может, большего внимания, так как они тщательно разработаны и оставляют впечатление вполне обоснованных построений. К числу таких гипотез относятся, в частности, гипотезы Шиндевольфа и Казье.

Трудно отрицать, конечно, что довольно значительные колебания космического излучения, рассматриваемые Шиндевольфом в качестве универсального фактора, обуславливающего вымирание фаун, могли иметь место в геологическом прошлом. Однако для того, чтобы познать характер и силу воздействия на биосферу этих колебаний, надо иметь некоторое представление о причинах предполагаемого автором силь-

ного повышения космического ультраизлучения. Между тем, по его собственному признанию, об этом можно только гадать (то ли вспышка сверхновой звезды, то ли изменения в земном магнитном поле или в действии земной атмосферы и т. д.). Но если даже допустить, что действие колебаний космического излучения могло быть именно таким, каким его представлял себе Шиндевольф, и отражалось оно одновременно на всех биотопах (Шиндевольф, 1962, стр. 277), тем не менее, едва ли смогли бы мы найти подтверждение развиваемым им взглядам в истории динозавров. Как показало нам ознакомление с хронологией исчезновения динозавров, многие группы этих мезозойских пресмыкающихся вымерли задолго до конца мезозоя, когда должно было иметь место, по Шиндевольфу, одно из сильных повышений космического ультраизлучения; другие испытывали в разное время упадок и угасание, и лишь относительно немногие вымерли, по-видимому, в самом конце мелового времени.

С другой стороны, у нас нет уверенности, вопреки мнению Шиндевольфа, что имеющиеся сведения о так называемых фаунистических разрывах полны и достаточно точны. Как уже указывалось в одной из предыдущих глав, такие разрывы, по нашему глубокому убеждению, скорее всего, соответствуют наиболее значительным пробелам геологической летописи и наших знаний. Поэтому позволительно ставить вопрос, насколько реальны предполагаемые Шиндевольфом и многими другими учеными внезапные и повсеместные вымирания фауны вообще. Если такие вымирания не подтверждаются даже данными из истории динозавров и некоторых других групп мезозойских пресмыкающихся, исчезновение которых обычно приводится в качестве примера наиболее загадочного всесветного вымирания, то вполне естественно, что их реальность вызывает сомнение.

Нельзя не согласиться с Ньюэллем (1956, стр. 99), по мнению которого допущение Шиндевольфа о великих фаунистических разрывах ведет к заключению о каком-то катастрофическом процессе. Понятно, что для объяснения подобных «катастроф» Шиндевольфу пришлось обратиться к гипотетическим космическим факторам, так как известные геологические

процессы, действительно, не могли служить причиной внезапных и всесветных изменений фаун.

Однако само по себе мало вероятно и допускаемое Шиндевольфом мощное воздействие космической радиации на организмы. Ведь все дело в том, что якобы внезапные и повсеместные вымирания больших групп организмов сопровождаются в геологической летописи столь же внезапным возникновением и всесветным расселением многих других групп (на грани мела и палеогена — млекопитающих). Поэтому Шиндевольф вынужден допустить, что тот же фактор повышения космической радиации, вызвавший вымирание одних групп организмов, способствовал возникновению и ускоренной эволюции других. Между тем, хотя скорости мутирования могут быть повышены в лаборатории посредством радиации, все же темпы эволюции, как об этом пишет Ньюэлл (1963, стр. 607), определяются не столько частотой мутаций, сколько давлением отбора. Кроме того, мутации, получаемые в лабораториях, в естественных условиях слабо функционируют и, как правило, стерильны. Впрочем, представление Шиндевольфа о вымирании и ускоренном мутировании форм под воздействием повышения космической радиации не находит подтверждения в палеобиологической истории не только мезозойских пресмыкающихся, но и всех прочих групп ископаемых организмов как растений, так и животных (там же, стр. 608).

Совершенно очевидно, что некоторые из упомянутых гипотез вымирания динозавров в той или иной мере перекликаются с концепцией Шиндевольфа. Действительно, Г. Линигер, В. И. Красовский и И. С. Шкловский обращаются к тому же источнику космической радиации, что и Шиндевольф. Лаубенфельс апеллирует к непродолжительному жару, и хотя Шиндевольф называет его гипотезу странной (Шиндевольф, 1962, стр. 277), мы не видим существенной разницы между концепциями обоих этих авторов: в их основе лежит представление об универсальном факторе, обуславливающем всесветную катастрофу. То же следует отметить и в отношении гипотезы Вильзера—Штехова, объясняющей вымирание динозавров внезапным возникновением, якобы в результате разрыва сплошного облачного покрова земли, больших температурных скачков (конечно, очевидна

надуманность и несостоятельность самой идеи сплошного облачного покрова, принятие которой потребовало бы допущения о неоднократных разрывах этого покрова, начиная с древнейших этапов развития жизни).

Безусловно, близок по своим взглядам к Шиндевольфу и Кларк, а также упоминавшийся нами Кайзер, считающий, что мутации, вызывающие децентрализацию органов у динозавров, возникли вследствие их чрезмерной чувствительности к излучениям.

Гораздо сложнее изображен процесс вымирания динозавров у Казье (1960, 1962). Как уже было отмечено, первопричиной важнейших изменений в лито- и биосфере он считает солнечную активность. Конечно, нет сомнения, что в геологическом прошлом солнечная активность должна была испытать известные колебания, но вопрос о масштабах этих колебаний неясен и, вероятно, трудно разрешим. Пока нет никаких данных, указывающих на то, что в определенные моменты солнечная активность могла быть особенно высокой. Но если оставим в стороне этот в высшей степени гипотетический источник почти внезапных геологических и климатических пертурбаций, то окажется, что мы имеем дело с указываемыми с давних пор факторами вымирания мезозойских рептилий. Это — похолодание и иссушение климата в самом конце мела и большие трансгрессии, вызвавшие сокращение площадей суши. Впрочем, действие указанных факторов было, по Казье, все же не всюду одновременным, а поскольку это так, трудно отрицать их возможную связь с исчезновением динозавров.

Однако большего внимания заслуживает, нам кажется, указание Казье (1961) на преследование растительноядных пресмыкающихся хищными и усиление в поздне меловое время конкуренции между динозаврами, хотя появление новых форм хищников и конкурентов он мыслит почему-то как следствие особой интенсификации мутаций, связь которой с изменениями окружающей среды не вполне ясна.

Многие исследователи считают главной причиной вымирания динозавров изменения климатических условий на грани мезозоя и кайнозоя. Л. Гинзбург (1964, стр. 13—22) связывает исчезновение динозавров с регрессией конца мелового периода, сопровождавшейся похолоданием климата. Из-

менения климата в сторону иссушения и похолодания в поздне-меловое время должны были носить, по его мнению, универсальный характер. При этом, в отличие от аридизации, которая могла вызвать только сокращение числа популяций некоторых групп динозавров, похолодания должны были повлечь за собой их полное исчезновение. Отмечая, что рептилии не выносят холода, автор пытается объяснить переживание сквамат, клювоголовых, черепах и крокодилов. Большим преимуществом сквамат и клювоголовых была, по его мнению, небольшая величина тела, позволяющая легко регулировать его температуру. Кроме того, представители обеих этих групп укрываются в норы, где изменения температуры менее значительны, чем на поверхности земли. Черепах защищает от холода панцирь. Что же касается крокодилов, то их переживание автор относит за счет наличия у них некоторых признаков относительно высокой организации, конвергентно сближающих этих пресмыкающихся с млекопитающими (присутствие вторичного нёба, полное разделение двух желудочков сердца, возникновение подобия диафрагмы и др.). Обращаясь к данным палеонтологии, Гинзбург усматривает подтверждение своего взгляда в патологических изменениях скорлупы яиц динозавров, находимых в Провансе. Поскольку у рептилий развитие эмбрионов находится в тесной зависимости от тепла, указанные аномалии свидетельствуют, по Гинзбургу, о нарушении метаболизма, вызванного похолоданием.

В последнее время много пишут о находках яиц динозавров в Южной Франции (А. Ф. Лаппаран, 1957; Р. Дюги и Ф. Сирюг, 1958; Г. Линигер, 1961; Л. Талер, 1965). Биостратификация и мультистратификация скорлупы яиц, нередко наблюдаемая в находках Прованса, указывает, по мнению этих авторов, на перерывы в развитии эмбрионов, «биологические пертурбации» (Талер, 1965, стр. 41), явно связанные с похолоданием. Это подтверждается, якобы, и тем обстоятельством, что патологические изменения имеются в яйцах разных видов динозавров. Наконец, на том основании, что среди весьма многочисленных находок нет ни одного экземпляра, содержащего остатки скелета эмбриона, Лаппаран высказал предположение об уменьшении процента вылупления у динозавров ко времени их вымирания (Лаппаран, стр. 546).

Патологические изменения в строении скорлупы яиц динозавров Прованса позволяют, по мнению французских авторов, подойти к решению сложной проблемы вымирания динозавров. Но понижение температуры должно было происходить постепенно, а динозавры исчезали как будто внезапно, пишет Гинзбург (там же, стр. 18). Эту несогласованность событий позднего мела автор объясняет следующим образом. При каждом понижении температуры динозавры оказывались все в худшей обстановке. Множество поколений этих животных существовало, как об этом свидетельствуют невылупившиеся яйца динозавров в Провансе, в условиях, явно неблагоприятных для их жизни. Они стали вымирать сначала маленькими группами: исчезало только несколько видов при каждом похолодании. Но зимы становились все суровее, и при максимуме регрессии наступили холода, которых уже не могли выдержать последние динозавры, полностью исчезнувшие в дании с лица земли. Млекопитающие и птицы не могли играть решающей роли в экстерминации динозавров, отмечает, как бы продолжая мысль Гинзбурга, Талер (там же, стр. 47). Если бы вымирание динозавров было вызвано их вытеснением млекопитающими, оно бы протекало постепенно, заключает этот автор.

Таким образом, «разгадка» найдена: аномалии в скорлупе яиц динозавров показывают, по мнению Линигера, Дюги, Сирюга, Гинзбурга и Талера, что конец мела отмечен резким похолоданием, повлекшим за собой повсеместное вымирание динозавров и птерозавров.

В связи с изложенными доводами Гинзбурга в пользу похолодания в позднем меле и вызванного им вымирания динозавров, находим уместным сделать следующие замечания. Во-первых, никем не доказано, что регрессии моря обязательно сопровождаются понижением температуры; ведь от того, что в неогене море покинуло значительные площади территории Южной Азии и Северной Африки, в этих областях не было, кажется, заметного ухудшения климата. Во-вторых, регрессии не происходят всюду одновременно, а вызываемое ими перемещение прибрежных зон должно было быть настолько медленным, что их обитатели могли, естественно, следовать за ним. В-третьих, патологические изменения в строении яиц динозавров установлены пока только на юге Франции, и если они

действительно указывают на похолодание климата, ничто не противоречит тому, что это похолодание было локального характера. Следует отметить к тому же, что судя по данным Г. и М. Сен-Жирон (1956, стр. 193—226), на которые ссылается и сам Гинзбург, способы воспроизведения у рептилий, по-видимому, относительно быстро меняются под воздействием внешних условий (у *Lacerta vivipara* живорождение наблюдается только в южных частях ее ареала, в Испании она яйценосна, а еще севернее впадает в зимнюю спячку и несет яйца только поздней весной или летом). Поэтому мы имеем основание думать, что в зависимости от изменений климата динозавры также могли переходить от возможного живорождения или яйцеживорождения к яйценесению, а также к продлению цикла воспроизведения. Наконец, в отношении особенностей крокодилов, представлявших, по Гинзбургу, существенные преимущества организации, якобы позволявшие им переживать поздне меловое похолодание, следует отметить, что надо, прежде всего, доказать наличие этих признаков относительно высокой организации уже у меловых крокодилид. Кроме того, трудно утверждать, что поздние динозавры не приобретали некоторых прогрессивных черт, отмеченных автором у крокодилов. Примечательно, что канадский палеонтолог Л. Рассел недавно писал как раз о некоторой близости динозавров к крокодилам (обе группы принадлежат, как известно, к архозаврам). Он отметил, в частности, что в строении сердца крокодилов намечается переход к птичьему сердцу. Поскольку, однако, динозавры ближе к птицам, они должны были быть и гомеотермными (Рассел, 1965, стр. 121). Впрочем, в приобретении гомеотермии этот автор усматривает главную причину вымирания динозавров: настоящее рептилии могут переживать холодный сезон в окоченении, как нынешние пойкилотермные позвоночные, а гомеотермные динозавры, лишённые этой возможности и не имевшие изолирующего покрова (перьев или шерсти), при медленном похолодании постепенно вымирали.

Допуская одновременные массовые вымирания фаун в определенных моменты геологического прошлого, Н. Д. Ньюэлл (1962, 1963) считает ведущим фактором этих вымираний эвстатические колебания уровня моря. Он связывает угасание

динозавров и других групп организмов преимущественно с моментами мощных регрессий, когда эпиконтинентальные моря отступали с материков. Только так можно объяснить, по его мнению, причины одновременных всесветных вымираний, якобы пересекающих и таксономические, и экологические грани.

Одной из причин вымирания крупных пресмыкающихся в конце мелового периода могло быть, по И. Д. Стрельникову (1959), повышение температуры воздуха, нарушившее терморегуляцию гигантов и приведшее к их перегреву.

Г. Квиринг (1959) считает, что вымирание динозавров можно объяснить продолжительным падением температуры в поздне-меловое время, а также сокращением в результате трансгрессий территории суши, связанным с кульминацией косо-го положения крупных глыб.

Наконец, М. Вильфарт (1956), считавший динозавров обитателями полосы, регулярно затопляемой во время приливов, пытается объяснить исчезновение этих рептилий быстрым уменьшением в конце мела силы приливов (автор полагает, что в мезозое приливы были гораздо более мощными, чем в настоящее время, так как луна была значительно ближе к земле).

Огромное значение в истории динозавров изменений климата, конечно, не подлежит сомнению, но еще А. П. Павлов (1924, стр. 93) указывал, что изменениями климата нельзя объяснить повсеместное вымирание тех или иных групп в определенные геологические эпохи. Климаты земли не изменялись внезапно и повсюду одинаково. В частности, нам неизвестны доказательства в пользу существования таких изменений физико-географических условий на грани мела и палеогена, т. е. в эпоху, когда динозавры окончательно исчезли с лица земли. Существующие данные скорее противоречат допущению о резком ухудшении климата в конце мезозоя. Так, например, маспектрометрические измерения палеотемператур, произведенные Р. Боуэном (1961) по белемноидеям мела Германии и Польши, показывают, что в меловом периоде были три момента снижения температуры: в неокоме, ценомане и кампане. При этом в ценомане температура была гораздо ниже, чем в кампане. Следовательно, поскольку динозавры выдержали ценоманское похолодание, у нас нет основания считать, что в кампане и маастрихте они должны были оказаться менее вы-

носливыми. Впрочем, указанные Боуэном изменения климата отмечены для части территории Центральной Европы, и если бы они даже повлекли за собой массовое вымирание динозавров, то это событие могло иметь только местное значение.

Весьма существенными представляются нам данные исследований такого авторитетного палеоботаника, как Д. И. Аксельрод (1966, стр. 5 и 13), согласно которым в течение мела и большей части третичного периода морозы совершенно отсутствовали на низменных пространствах низких и средних широт. Развитие более сухих и холодных климатов намечается, по Аксельроду, после эоцена.

Как мы видели, Квинринг пытается обосновать повсеместность допускаемого им похолодания и сокращения в позднем меле поверхности суши связью этих явлений с кульминацией косого положения земных глыб. Искусственность этой концепции явно бросается в глаза: если согласиться с автором, придется допустить многократное повторение подобных кульминаций в течение всей истории земли.

И. Д. Стрельников не объясняет причин повышения температуры в конце мела, но, допуская универсальность этого явления, приобщается к катастрофистским взглядам Шиндевольфа и многих других. По справедливому замечанию Д. Л. Степанова (1959, стр. 14), Ньюэлл также остается в плену идей катастрофизма. Развивая положение о всесветных экологических эффектах эвстатических изменений уровня моря, в одной из своих последних публикаций (Ньюэлл, 1963, стр. 604) он рассматривает резкие контрасты в последовательной смене фаун в геологическом прошлом как результат массовых миграций, по Кювье. Что же касается идеи Вильфарта о повсеместном уменьшении силы прилива в конце мела, то она опровергается не только общим ходом преобразований, которые испытывала на грани мезозоя и кайнозоя земная кора, но и астрономическими данными, приводимыми М. Г. Рютеном (1956). Согласно заключению этого автора, морские осадки мезозоя скорее указывают на то, что они накопились в бесприливных или бедных приливами мелководных морях (там же, стр. 44).

Все еще пользуются распространением гипотезы, объясняющие вымирание динозавров внутренними причинами (филогенетическое угасание форм). Нередко делаются, однако, попыт-

ки привлечения, наряду с внутренними причинами, также и абиотических факторов. Характерны в этом отношении упомянутые уже нами воззрения Г. З. Кайзера (1961, 1964), придающего решающее значение в истории динозавров нарушениям филогенетического развития, определяемого планом строения. Децентрализация нервной системы и других, коррелятивно связанных с нею, органов у завриский, орнитиский и прочих мезозойских рептилий приводит, по его мнению, к возникновению соотношений, несовместимых с жизнеспособностью. Так, у завропод вследствие увеличения размеров тела головной мозг становился все меньше и меньше. А это не могло не повлечь за собой искажения функций: до чрезвычайности малый в сравнении с телом головной мозг не мог уже управлять мощными органами гигантских животных, что и становилось причиной их вымирания (Кайзер, 1961, стр. 35). Однако первые мутации, которые вызывали децентрализацию и тем самым вымирание, должны были быть обусловлены, по Кайзеру (там же, стр. 43), повышенной чувствительностью некоторых родов по отношению к космическому излучению. Таким образом, Кайзер считает, что мы имеем сначала экзогенное воздействие, затем специфическую для рода реакцию и происхождение децентрализованных форм, ведущее к вымиранию.

Концепция вымирания, развиваемая Кайзером, мало отличается от различных вариантов старения и смерти филогенетических ветвей, несостоятельность которых была убедительно показана Л. Ш. Давиташвили (1948, стр. 267—271 и 334—340). Однако не ново, как нам кажется, и лежащее в основе его концепции понятие дисгармонии и децентрализации органов, перекликающееся с идеей переразвития, или гиперморфоза. Напомним, что И. И. Шмальгаузен, рассматривавший проблему гиперморфоза, также писал о нарушении координации частей, якобы имеющем место при быстром росте размеров тела в течение эволюции форм (Шмальгаузен, 1939, стр. 150). Подобное же толкование явлений «переразвития» (гипергенез) находим мы у А. А. Парамонова (1967, стр. 407), усматривающего в этом одну из причин вымирания крупных рептилий мезозоя.

Между тем, палеобиология не дает нам указаний на нарушения корреляции в филогенезе форм и эволюцию за пределы целесообразного. Если мы обратимся к гигантским завропо-

дам, то, конечно, будем вынуждены признать, что головной мозг у них относительно очень мал, свидетельствуя о соответственно низком уровне организации этих животных. Но этот маленький мозг был достаточен для управления мощными органами завропод в течение многих десятков миллионов лет. «Недостаточным» он оказался, по-видимому, лишь после того, как изменилась среда обитания завропод и усложнились их биотические отношения. Следовательно, здесь дело должно было быть не в «децентрализации», а в низком уровне развития центральной нервной системы вообще. Нельзя отрицать, что «децентрализация» и «дисгармоническое развитие органов», по Кайзеру, отражают в конечном итоге относительное несовершенство организации форм, наблюдающееся во многих филогенетических линиях. Однако, вопреки мнению автора, это несовершенство не вызывает филогенетических нарушений корреляций и не обязательно ведет к вымиранию.

К числу важнейших факторов вымирания динозавров нередко относят несовершенство их организации и узкую специализацию. Еще Л. Долло (1903, стр. 565) указывал на то, что вымирание игуанодона могло быть связано с малой величиной его головного мозга. Среди современных ученых вопросу об уровне развития у динозавров головного мозга особое значение придает Экснер (1955). Считая динозавров спинномозговыми животными, у которых важнейшие функции организма управлялись через спинной мозг, он полагает, что эти пресмыкающиеся должны были быть поэтому крайне чувствительны к значительным изменениям климата, имевшим место на грани мезозоя и кайнозоя. Как и Кайзер, он думает, что такой маленький, как у динозавров, мозг не был достаточен для образования сложных отношений со средой в трудных ситуациях (там же, стр. 51). Нельзя не согласиться с Экснером, что низкий уровень развития центральной нервной системы у динозавров мог в какой-то мере обусловить их быстрое вымирание при усложнении среды обитания. Однако не следует забывать, что в общем, судя по эндокраниальным отливкам динозавров, мозг у них был типично рептилийным, а в некоторых случаях по отношению к размерам черепа довольно крупным (Лаппаран и Лавока, 1955, стр. 916). Можно думать поэтому, что динозавры не были столь беспомощными в отноше-

нии приспособления к изменениям климата, какими они представляются Экснеру и некоторым другим специалистам.

По своим взглядам близок к Кайзеру и Экснеру Р. Дэм (1963, стр. 127—134), который считает причину гибели динозавров в их отклонении от первоначального типа строения, выражающемся в гигантизме и развитии рогообразных выростов и прочих «украшений», рассматриваемых им в качестве признаков упадка.

О гигантизме динозавров писал еще Ф. Нопча (1917, стр. 334), связывавший это явление с физиологическими расстройствами, особенно же расстройствами эндокринологическими. Он отметил, в частности, связь гигантизма мезозойских рептилий с происходящим у них обычно увеличением гипофиза, в передней доле которого образуется, как известно, гормон роста.

О роли переразвития гипофиза в вымирании динозавров писали также Т. Эдинггер (1942), У. Е. Суинтон (1954) и др.

Гигантизму, как фактору вымирания динозавров, придавал важное значение также Крусафонт (1960, стр. 10). Он называл этих мезозойских рептилий «анатомическими махинами», полагая, что животные с такой огромной массой тела и маленьким мозгом, как у динозавров, не могли не оказаться оставленными на милость изменений климата. Кроме того, в качестве причины вымирания динозавров он указывал также их чрезвычайную специализацию и сокращение числа особей, вызванное гигантизмом.

Трудно возражать против того, что своеобразная специализация многих динозавров и, в частности, распространенный среди них гигантизм в известной мере могли обусловить их угасание. Но следует ли рассматривать возникновение этих особенностей в качестве основной причины окончательного исчезновения динозавров? Мы не можем дать утвердительный ответ на этот вопрос. Э. Колберт (1955, стр. 199—209) убедительно показал, что гигантский рост должен был иметь и важное приспособительное значение для мезозойских рептилий. Об этом же писал И. А. Ефремов (1954, стр. 127), по мнению которого развитие гигантизма у зарпопод объясняется приспособлением их к водным условиям жизни. Для нас адаптивное значение гигантизма вне всякого сомнения: особенность, раз-

вивающаяся в филогенезе многих групп мезозойских рептилий не может быть следствием физиологического или эндокринологического расстройства, ведущего к вымиранию форм. Конечно, огромные размеры делают динозавров неуклюжими и медлительными, ставят их в более тесную зависимость от изменений обстановки и пр., но все это — условия, а не факторы вымирания. При этом, рассуждая о значении гигантизма в истории мезозойских рептилий, не следует забывать, что многие из вымерших групп динозавров были представлены животными средних или даже мелких размеров.

Что же касается специализации вообще, то, как показал недавно В. И. Стрелковский (1967), сама по себе она даже в крайних своих проявлениях не могла непосредственно повлечь за собой вымирание.

Наконец, заслуживает упоминания мысль о вымирании динозавров вследствие эпидемического мора специфического действия. О роли пандемий в исчезновении динозавров писал, между прочим, и Ньюэлл, но особенно важное значение придает этому явлению Э. Спикер (1960, стр. 23), по мнению которого некий вирус, действовавший только на крупных пресмыкающихся, мог быстро истребить динозавров в конце мела. Несостоятельность этой гипотезы очевидна: нам уже приходилось отмечать, что наука не знает всесветных катастроф ни абиотического, ни биотического характера.

Приведенный краткий обзор новейших воззрений о причинах вымирания динозавров показывает, что мы по-прежнему далеки от их постижения. Все упомянутые гипотезы исходят из допущения тех или иных универсальных факторов вымирания. В основе одних лежат изменения климата или эвстатические колебания уровня моря, якобы проявлявшиеся всюду одновременно. Другие апеллируют к всесветным изменениям биотической обстановки и к давно опровергнутым наукой «внутренним» причинам. Авторы наиболее модных гипотез обращаются к воздействию различных радиаций, упуская при этом из виду его ничем не объяснимый избирательный характер (вымирание одних групп мезозойских рептилий и переживание в то время других, в том числе явно менее защищенных от действия радиаций, чем те, которые были уничтожены). Заметим к тому же, что некоторые относительно рано вымершие типич-

но мезозойские группы пресмыкающихся, по признанию многих сторонников гипотезы воздействия изменений физико-географических условий, должны были исчезнуть из геологической летописи без участия подобных факторов. Непонятна поэтому необходимость привлечения их для объяснения вымирания других групп. Мы уже не говорим о том, что гипотезы, привлекающие космические и прочие радиации, в высшей степени спекулятивны: действительно, нам неизвестны факты, служащие хотя бы косвенным доказательством основных положений, развиваемых авторами этих гипотез.

Вполне сознавая несостоятельность гипотез, объясняющих вымирание динозавров и прочих организмов действием только тех или иных абиотических факторов или таких биотических факторов, как всеистребляющие эпидемии, некоторые видные ученые Запада стали придавать важное значение сложным биоценотическим отношениям, приближаясь таким образом, к дарвиновской концепции вымирания. Симпсон (1960, стр. 162—164), Колберт (1965, стр. 191—207) и некоторые другие приводят яркие примеры из палеонтологической истории позвоночных, подтверждающие эту концепцию вымирания. Однако и они затрудняются дать объяснение причин почти внезапного повсеместного исчезновения заврисхий и орнитисхий. Эти исследователи как и, впрочем, подавляющее большинство палеонтологов, считают установленным наукой фактом, что вымирание мезозойских рептилий происходило независимо от процесса развития и распространения млекопитающих. В решении вопроса об исчезновении динозавров они становятся, по сути дела, на путь признания массовых миграций по Кювье. Действительно, если в начале кайнозоя внезапно появилась богатая фауна млекопитающих, занявшая места, уже ранее освобожденные пресмыкающимися, совершенно очевидно, что она должна была откуда-то мигрировать. Но откуда? Ведь, согласно распространенному мнению, эта ископаемая фауна нигде не известна до кайнозоя. На этот вопрос попытался ответить Лавока (1955, стр. 211—220), выдвинувший, однако, маловероятную идею о первоначальном развитии млекопитающих на территории нынешней Арктики.

Если придерживаться концепции Симпсона и его последователей, надо будет признать поразительное совпадение двух

загадочных событий: повсеместного и почти одновременного исчезновения динозавров и некоторых других мезозойских пресмыкающихся и столь же внезапного возникновения млекопитающих и заселения ими освобожденных пресмыкающимися стаций.

Между тем исследования Л. Ш. Давиташвили (1941, 1948) уже давно поставили под сомнение реальность этих событий, а еще раньше С. А. Северцов (1936) решительно высказался в пользу признания биотических факторов вымирания динозавров, объясняя их исчезновение конкуренцией с сумчатыми и плацентарными формами, которые, расширяясь, вытеснили более примитивные группы.

Новейшие данные палеонтологии, о которых речь будет идти в заключительной главе настоящего труда, полностью подтверждают справедливость мнения о решающей роли млекопитающих в вымирании динозавров. Здесь же мы ограничимся краткими выводами, к которым приводит ознакомление с хронологией исчезновения из геологической летописи орнитисхий. Оно показывает, что вымирание этих рептилий безусловно не было внезапным. Число видов гадрозавровых, достигавшее восемнадцати в формации Белли-Ривер, сократилось до восьми в слоях эдмонтон и до пяти в лэнсе; многочисленные цератопсии верхнего мела в течение сенона испытывают явный упадок, а в самом конце мела представлены только одним родом. Среди орнитопод уже к началу верхнего мела почти полностью вымерли гипсилофодонты; не дожили до конца мела также стегозавры, а число форм анкилозавров, представленных в начале и середине верхнего мела более чем двадцатью родами, сократилось в кампане—маастрихте, по-видимому, до двух или трех. Наконец, как явствует из рассмотрения возможных факторов вымирания отдельных групп орнитисхий, содержащегося в настоящей главе, важнейшим из них несомненно должна была быть эволюция плацентарных млекопитающих, предрешившая вытеснение ими большинства динозавров вообще. Сведения о меловых сумчатых и плацентарных, а также о древнейших млекопитающих мезозоя, свидетельствующие об их длительном сосуществовании с заврисхиями и орнитисхиями, приводятся в последующих главах и заключении

Птерозавры

Отряд птерозавров (Pterosauria) делится на два подотряда: Rhamphorhynchoidea и Pterodactyloidea. В состав первого из них входят семейства Dimorphodontidae и Rhamphorhynchidae, второго — Pterodactylidae, Ornithocheiridae и Pteranodontidae.

Представителей подотряда рамфоринхоидей объединяет ряд общих примитивных черт: присутствие хорошо развитых зубов, пятого пальца на задней ноге, длинного хвоста и малой берцовой кости, а также относительно коротких пястных костей. Птеродактилоидей же характеризуются редукцией хвоста и пятого пальца задней ноги, сильным удлинением пястных костей, постепенным исчезновением зубов и, возможно, их заменой роговым клювом.

Как показывают особенности локомоции птерозавров (Сен-Сен, 1955, стр. 979-981), эти рептилии не могли ни лазить, ни плавать. Практически они были лишены также возможности передвигаться на двух ногах, а их крылья были приспособлены почти исключительно к планирующему полету.

Выделяют обычно две экологические группировки птерозавров. Арханческие и относительно примитивные формы этого отряда были, судя по некоторым признакам строения их крыльев и характеру осадков, содержащих остатки этих птерозавров, обитателями побережья моря, охотившимися на рыб и ракообразных, не отдаляясь, однако, особенно от берега водоема. Более поздние формы, относящиеся к подотряду птеродактилоидей, были лучше приспособлены к летанию (большой размах крыльев и легкий вес) и, как полагают, могли в поисках пищи летать далеко от берегов моря, наподобие нынешних альбатросов (так же, стр. 988).

Проследим хронологию исчезновения из геологической летописи представителей каждого из указанных семейств птерозавров в отдельности, используя для этого сведения об этих рептилиях, помещенные в сводках Сен-Сена (1955) и Хюне (1956).

Древнейший из диморфодонтид известен из раннего лейаса Англии (род Dimorphodonts) два рода этого семейства описаны из позднего лейаса Баварии (Campylognathus и Dorygnathus)

один — из позднего лейаса Англии (*Parapsicephalus*), один — из средней юры Англии (*Rhamphocephalus*) и, наконец, три — из поздней юры Баварии (*Scaphognathus*, *Anurognathus*, *Ptenodracon*).

Рамфоринхиды — исключительно позднеюрская группа птерозавров. Наиболее типичный представитель семейства — *Rhamphorhynchus* — происходит из золенгофенского литографического известняка Баварии. К этому роду предположительно относят также остатки рамфоринхид из верхней юры Тендагуру (Восточная Африка). Два слабо охарактеризованных рода (*Odontorhynchus* и *Doratorhynchus*) известны из пурбека (верхняя юра Англии) и один (*Dermodactylus*) из формации Моррисон (верхняя юра) Вайоминга.

Птеродактилиды, составляющие наиболее архаическую группу подотряда *Pterodactyloidea* существовали в поздней юре и в вельдское время. Из пяти родов, относимых к этому семейству, один — *Pterodactylus* — описан из литографского известняка Баварии, а также из верхнеюрских и вельдских отложений Англии и верхнеюрских отложений Франции и Восточной Африки, остальные же роды (*Cusporhamphus*, *Stenochasma*, *Gnathosaurus*, *Belonochasma*) — только из литографского камня и вельда Германии.

Орнитохеириды представлены тремя родами: *Ornithocheirus* из ценомана Англии и, возможно, СССР (Саратовское Поволжье), *Ornithodesmus* из вельда Англии и *Criorhynchus* из вельда и апта Англии.

Птеранодонтиды — наиболее специализированные летающие ящеры, распространенные как в Старом, так и в Новом Свете. В состав этого семейства входят гигантский *Pteranodon* из сантона Северной Америки, *Ornithostoma* из ценомана Англии, *Nyctosaurus* из сантона Северной Америки и, возможно, маастрихта Бразилии и *Apatomegus* из нижнего мела Канзаса.

Существует также указание на присутствие какого-то птерозавра более крупного, чем птеранодон, в маастрихте Иордании (Арамбур, 1954).

Этот краткий обзор показывает, что птерозавры, вопреки довольно распространенному мнению, вымерли не внезапно и не в самом конце мела. Правда, имеются сведения о наличии остатков птерозавров в маастрихте Бразилии и Иордании, но их систематическое положение не вполне ясно, а датировка недостаточно точна. Позднемеловые птеранодонтиды, судя по приведенным здесь данным, угасли уже в раннем сеноне (после сантона). Возможно, однако, что реликты этих летающих ящеров кое-где продолжали еще существовать до конца сенона.

Существенно то, что различные ветви птерозавров вымирали в разное время: диморфодонтиды существовали с лейаса до поздней юры, рамфоринхиды — только в поздней юре, птеродактилиды — с поздней юры до раннего мела, орниторинхиды — в раннем меле, птеранодонтиды — с ценомана почти до конца мела.

Все это, несомненно, указывает на то, что главную причину исчезновения в мезозое птерозавров следует искать не во всесветном изменении климата или в иных пертурбациях в абиотической среде. Здесь очевидна связь исчезновения одних групп летающих ящеров с возникновением других групп, а также птиц, сосуществовавших с птерозаврами уже, по меньшей мере, с поздней юры. Действительно, трудно усомниться в том, что смена во времени примитивных рамфоринхоидей, полет которых по степени своего совершенства заметно уступал полету птеродактилоидей, относительно более высокоорганизованными представителями второго из этих подотрядов — результат продолжительной и острой, из-за экологической близости между собой форм обоих подотрядов, конкуренции между ними, завершившейся к началу мела полной победой птеродактилов. Конечно, известная роль в экстерминации рамфоринхов принадлежала, должно быть, и птицам (показательно в этом отношении присутствие в литографском камне, наряду с археоптериксами, и рамфоринхоидей).

Однако, если в юре птицы могли еще не быть главными конкурентами летающих рептилий, то в меле, особенно во второй половине этого периода, по-видимому, уже борьба с ними играла решающую роль в вымирании птерозавров (Ромер, 1962, стр. 74). Правда, нам очень мало известно о меловых птицах, но то, что в самом конце мела существовали высоко специализи-

рованные новые птицы, помимо ихтиорнисов и гесперорнисов, какие-то водные птицы, найденные недавно в формации Хелл Крик в Монтане (Слоан и Ван Вален, 1965, стр. 21), в достаточной мере свидетельствует о полном завоевании ими к этому времени всех экологических ниш, доступных летающим рептилиям. Огромное преимущество птиц перед птерозаврами совершенно очевидно — они быстрее летали, умели плавать и нырять, были более подвижными и ловкими, обладали теплокровностью и более высокой организацией головного мозга.

Правда, головной мозг летающих ящеров в большей мере приближается к птичьему, чем у археоптериксов (Дешазо, 1962, стр. 115), но это внешнее сходство с птичьим мозгом связано у них с сильным развитием органов зрения, свойственным летающим формам вообще. В то же время мозжечок по размерам заметно уступал птичьему, указывая на меньшее совершенство локомоции у птерозавров.

Так или иначе в борьбе за господство в воздухе птерозавры не могли выдержать конкуренции со стороны птиц и им относительно быстро пришлось уступить место этой прогрессирующей группе позвоночных.

К вопросу о возможных причинах вымирания терапсид (Therapsida)

Отряд Therapsida объединяет прогрессивных звероподобных пресмыкающихся, принадлежащих к трем подотрядам: Deinocephalia, Theriodonta и Anomodonta).

Начало позднепермской эпохи ознаменовалось появлением и широким расселением наиболее примитивных терапсид — дейноцефалов. Это были преимущественно крупные пресмыкающиеся с массивным скелетом и нередко с резко выраженными утолщениями на крыше черепа. Передние зубы у них сильно развиты и несут по внутреннему краю пятки, способствующие пережевыванию пищи. Такое строение передних зубов связывают с отсутствием вторичного нёба, затрудняющего пережевывание пищи с помощью задних зубов без нарушения дыхания (Б. П. Вьюшков, 1964, стр. 247).

Процветание разнородной группы дейноцефалов было, однако, относительно кратковременным. Десять семейств, входящих в состав этого подотряда, судя по данным, которыми располагает в настоящее время палеонтология, вымерли еще до конца перми. По-видимому, в их экстерминации решающую роль играли появившиеся также в начале позднепермского времени териодонты и аномодонты. Представители этих подотрядов, рассматриваемые обычно в качестве высших терапсид, обладали многими преимуществами перед дейноцефалами. В подавляющем большинстве это были более подвижные формы с зубами, дифференцированными на резцы, клыки и коренные с зачаточным или вполне развитым вторичным нёбом и некоторыми другими особенностями, сближающими их, как это будет видно из дальнейшего, с млекопитающими.

Наиболее примитивные из териодонтов, составляющие надсемейства горгонопсид (*Gorgonopsidae*) и сцилакозаврид (*Scylacosagoidea*), лишь немногим пережили дейноцефалов. Большинство групп, входящих в состав этих надсемейств, исчезло из геологической летописи в конце перми. Представители лишь одного или двух семейств продолжали еще существовать в начале раннего триаса. Горгонопсы преимущественно хищные териодонты с длинным и массивным рылом. В верхней челюсти у них обычно пять больших резцов и один очень длинный клык. Вторичного нёба нет. По строению конечностей они все еще близки к самым архаическим группам пресмыкающихся: правда, туловище у многих горгонопсов заметно, а в некоторых случаях даже довольно значительно приподнято над почвой, как, например, у *Lysaeops* (Колберт, 1948, рис. 7), но передняя конечность не приобрела пока вертикального положения, а плечевая и бедренная кости расходятся в стороны от медиальной плоскости тела.

Оставаясь во многом на низком уровне организации, горгонопсы достигли, однако, высокой степени специализации клыков, указывающей на своеобразное приспособление к хищничеству. Развитие у них огромных саблевидных клыков наводит Колберта на мысль об аналогии с плиоценовыми и плейстоценовыми махайродами (*Machairodus*), чрезвычайно узкая специализация которых несомненно обусловила их относительно быстрое исчезновение. Такие формы не могли, по Колберту (там же, стр. 51), приспособливаться к изменениям способа питания.

Присоединяясь к мысли Колберта, мы можем добавить, что горгонопсы нам представляются своеобразной инадаптивной группой терапсид, у которой, наряду с сильно развитыми клыками и мощными резцами, сохраняются мелкие, почти бесполезные заклыковые зубы, иногда отсутствующие в нижней челюсти, а также многие примитивные черты в строении черепа и костей конечностей. Поэтому им было, должно быть, трудно конкурировать с появившимися главным образом во второй половине перми другими группами териодонтов, среди которых преобладали относительно высокоорганизованные формы, приближающиеся, как это будет видно из дальнейшего, к млекопитающим. Вполне возможно, что исчезновение дейноцефалов,

растительоядные формы которых служили, вероятно, добычей для горгонопсов, также ускорило угасание последних. Может быть, за этим и последовало то изменение пищи, к которому уже никак не смогли приспособиться горгонопсы.

Сцилакозауроидеи (*Scylacosauroidea*), или тероцефалы, составляют другую группу примитивных терапсид. Это были мелких и средних размеров териодонты с массивным черепом и низким и широким рылом. Вторичное нёбо отсутствует или зачаточное. В верхней челюсти семь резцов, один—два клыка и не более девяти слабо развитых щечных зубов (у некоторых форм совершенно отсутствуют). Все тероцефалы были хищными териодонтами. Как и горгонопсы, они были своеобразно специализированными рептилиями, у которых присутствие мощных клыков (иногда пары клыков на каждой стороне верхней челюсти) сочеталось с очень слабым развитием коренных зубов (Ж. П. Леман, 1961, стр. 229—232, рис. 3 и 6). Нет сомнения, что такие хищные формы не могли выдержать конкуренции со стороны позднепермских цинодонтов (*Galesauridea*) и бауриаморф (*Ictidosuchoidea*), которые рассматриваются в качестве прогрессивных потомков тероцефалов, приобретших в процессе эволюции более или менее развитое вторичное нёбо и заметно усложненные коренные зубы.

Если вымирание таких архаических и в некотором отношении инадаптивных групп териодонтов, как горгонопсы и тероцефалы, можно почти с уверенностью ставить в зависимость от распространения высших терапсид, то причины исчезновения последних уже в раннем и среднем триасе с трудом поддаются объяснению. Действительно, все цинодонты исчезли в раннем и среднем триасе, а большинство бауриаморф вымерло уже к началу триаса. Только появившиеся в позднем триасе тритилодонты (*Tritylodontia*) и иктидозавры (*Diarthrognathoidea*) продолжали существовать в юре (первые в ранней и средней, вторые в ранней юре). Между тем в течение всего рассматриваемого промежутка времени эти териодонты испытывали, на наш взгляд, прогрессивную эволюцию, предваряя на рептилийном уровне многие адаптационные типы, свойственные млекопитающим. Эти предшественники и предки млекопитающих казалось бы не имели серьезных конкурентов в лице прочих групп пресмыкающихся, но большинство из них тем не менее сравнительно быст-

ро вымерло. Те же линии териодонтов, которые привели к возникновению различных групп млекопитающих, в течение очень длительного времени, юрского и почти всего мелового периодов, оставались в угнетенном состоянии.

Цинодонты характеризуются наличием хорошо развитого вторичного нёба, обособлением поясничного отдела позвоночника (с чем обычно связывают приобретение мышечной диафрагмы), усложнением строения коренных зубов, отчетливо намечающимся переходом конечностей из горизонтальной плоскости в вертикальную и некоторыми другими признаками высокой организации. У некоторых цинодонтов в значительной степени редуцируются задние кости нижней челюсти, а коренные зубы дифференцируются на премоляры и моляры (*Gomphognathidae*). Существует даже мнение, что наиболее развитые цинодонты были гомеотермными (Леман, 1961, стр. 156).

Трилодонты настолько приблизились к млекопитающим, что их еще недавно относили к этому классу (Ш. Девийе, 1961, стр. 219). Представители этого надсемейства были мелкими растительноядными животными с заметно укороченной лицевой частью черепа (рис. 16), хорошо развитым вторичным нёбсом, от-



Рис. 16. *Bienotherium* (род трилодонтов). По Колберту.

носительно сложными коренными зубами, обособленными шейным и поясничным отделами позвоночника и с поясами конечностей, сходными с теми же частями скелета однопроходных млекопитающих. Нижняя челюсть у трилодонтов почти целиком образована массивной зубной костью: задние элементы сильно редуцированы, располагаются в желобке, находя-

щемся на внутренней поверхности этой кости (Л. Н. Татарин, 1964, стр. 273).

Наконец, у иктидозавров, помимо упоминавшихся уже признаков сходства с млекопитающими, наблюдающихся у тритилодонтов и в отдельных случаях у цинодонтов, развивается двойное челюстное сочленение, образованное как сочленовой и квадратной, так и зубной и чешуйчатой костями (Девийе, 1961, стр. 197).

Обращаясь ко второму подотряду терапсид, аномодонтам, напомним, что это были растительноядные животные с зачаточным вторичным нёбом и уплощенными, иногда многорядными коренными зубами. У аномодонтов, объединяемых в надсемейство дицинодонтов (*Dicynodontoidea*), зубы в той или иной степени редуцируются и замещаются роговым клювом. Наиболее специализированные каннемейерии (*Kannemeyeriidae*) достигали крупных размеров. Череп у них был массивный и широкий, нередко с шероховатыми утолщениями на носовых костях и надглазницами. Коренные зубы редуцированы, но в некоторых случаях сохраняются мощные верхнечелюстные клыки. У рода *Placogias* эти клыки замещены выростами челюстных костей. Большая часть аномодонтов исчезла из геологической летописи в поздней перми или в начале триаса. Только каннемейерииды просуществовали до конца триаса.

Вполне вероятно, что в вымирании таких специализированных териодонтов, как тритилодонты и иктидозавры, важную роль выполняли ранние млекопитающие, которые в позднем триасе уже, по-видимому, широко распространились. Будучи сходными с некоторыми из них по величине и питаясь, должно быть, той же пищей, что и триасовые млекопитающие, представители обеих этих групп, особенно же тритилодонтиды, сохранивших примитивную структуру черепа, испытывали со стороны триконодонтов и пантотериев конкуренцию. В этом усматривается также причину исчезновения тритилодонтов такой знаток древних млекопитающих, как Л. Гинзбург, который в подтверждение своего взгляда ссылается на совпадение во времени вымирания тритилодонтов и появления мезозойских млекопитающих (Гинзбург, 1962, стр. 191). Однако угнетенное состояние в триасе других групп терапсид и, прежде всего, тех же териодонтов и аномодонтов, как и быстрое вымирание многих из них в самом

начале этого периода, мы склонны ставить в зависимость от бурного расцвета динозавров почти с начала же мезозоя.

Динозавры, в качестве обитателей суши, имели безусловно рашающие преимущества перед звероподобными пресмыкающимися и, в частности, терапсидами. Иначе нельзя представить себе, почему же с середины триаса динозавры стали господствующей группой рептилий и в таком положении продержались почти до конца мезозоя. При этом мы не забываем, конечно, что динозавры—не естественный таксон, а ступень в развитии различных, хотя возможно связанных друг с другом отдаленным родством ветвей пресмыкающихся, характеризующихся определенными общими признаками. Нам кажется, что одной из главных черт динозавровой ступени эволюции, приобретенных такими обширными группами рептилий, как заврисхий и орнитисхий, была бипедальность. Важное значение этого события в эволюции пресмыкающихся отмечали многие исследователи, но наиболее определенно свое отношение к возникновению бипедальности высказывает Э. Колберт, который называет развитие бипедальной локомоции у пресмыкающихся адаптивной революцией (Колберт, 1965, стр. 57). Этот автор отмечает наличие уже у архозавров предпосылок к развитию бипедальности, выражающихся в относительной укороченности передних конечностей. Наряду с этим, строение черепа архозавров, в одинаковой мере приспособленного к активному хищничеству и растительной образу жизни, также способствовало развитию динозаврового типа рептилий (Колберт, там же стр. 59).

Правда, широкое распространение заврисхий и орнитисхий намечается как будто только в позднем триасе (некоторые авторы находят возможным говорить об эксплозивной эволюции заврисхий в позднем триасе), но вполне развитая двуногость уже у позднетриасовых целурозавров (Колберт, 1964, стр. 12) и сосуществование в раннем триасе Южной Африки двуногих заврисхий с четырехногими (Ф. Элленберг и Л. Гинзбург, 1966, стр. 447) дает нам основание считать, что бипедальность у динозавров имеет гораздо более продолжительную историю, чем об этом можно было бы судить на основании имеющихся в настоящее время данных палеонтологии. Впрочем, об этом с несомненностью свидетельствует присутствие уже в среднем триасе таких целурозавров, как *Triassoolestes* и *Saltopus* (Хюне,

1956). Едва ли следует сомневаться в том, что двуногость была существенным прогрессивным достижением для животных суши начала мезозоя. Вероятно, исходная бипедальность динозавров обеспечивала постепенное убыстрение в процессе эволюции локомоции, что для животных тех отдаленных времен служило огромным преимуществом в борьбе за существование. Бипедальность оказалась, очевидно, важнейшей предпосылкой для широкой экогенетической экспансии динозавров, почти полностью вытеснивших в течение триаса и в ранней юре во многом превосходивших их по уровню организации терапсид. По отношению к последним динозавры представляются нам инадаптивно развивавшейся группой пресмыкающихся, ставших на путь сравнительно легкого достижения убыстрения локомоции. Но это убыстрение локомоции в начале мезозоя, когда обширные пространства суши представляли собой сплошные «экологические вакансии», позволило динозаврам уже в позднем триасе занять господствующее среди обитателей суши положение и их господство, благодаря специфичности биотических отношений мезозоя, в отличие от подавляющего большинства инадаптивных групп млекопитающих кайнозоя, было весьма продолжительным. По-видимому, выражаясь словами Колберта, «адаптивная революция», вызванная приобретением у потомков архозавров бипедальной локомоции, для триаса была гораздо более существенным событием, чем предворение ряда маммалийных признаков у звероподобных рептилий. Конечно, развитие двуногого способа передвижения должно было быть связано у динозавров с заметной перестройкой организма, и быть может некоторые из них становились даже теплокровными или приобретали другие признаки относительно высокой организации, но возникновение характерного для млекопитающих нижнечелюстного сочленения и связанное с ним включение рептилийного челюстного сочленения в среднее ухо наблюдалось только у потомков терапсид и протекало, вопреки распространенному до сих пор взгляду, чрезвычайно медленно. Примечательна в этом отношении высказанная А. Тумаркиным мысль, что детекция воздухоносных вибраций гораздо более эффективна у мелких животных, чем у крупных, и поэтому развитие такого аппарата стало возможным лишь у терапсид (Тумаркин, 1955, стр. 242). Так или иначе совершенно очевидно, что первые этапы развития среднего уха

у терапсид и вызванное им существенное усложнение организации в целом, противопоставляемое нами в качестве адаптивного пути развития приобретению бипедальности динозаврами, в течение очень долгого времени не только не давало зверообразным преимущества перед рептилиями динозавровой «ступени», но даже не ограждало их от экстерминации. Впрочем, мы имеем основание предполагать, что относительная высота организации не играла решающей роли в триумфе динозавров, так как за их победой над другими группами рептилий суши не следовало сколько-нибудь интенсивное развитие высшей нервной деятельности. Об этом свидетельствуют, в частности, сведения о строении головного мозга юрских и меловых заврисхий (А. Ф. Лаппаран, 1955, стр. 913).

Всё изложенное выше приводит нас к выводу, что вымирание высших звероподобных пресмыкающихся связано с экогенетической экспансией динозавров, обладавших, благодаря развитию двуногости и связанному с ней убыстрению локомоции, весьма существенными преимуществами перед терапсидами. Среди последних многие были неуклюжими и относительно малоподвижными животными, явно не выдерживавшими конкуренции со стороны быстро передвигавшихся динозавров. Другие настолько узко специализировались, что усложнение биотической обстановки, вызванной радиацией новых групп рептилий, не могло не отразиться на них пагубным образом. Третьи, испытывавшие прогрессивную эволюцию, долгое время оставались ограниченными в своем развитии. Лишь позднемеловые потомки этих терапсид взяли, наконец, верх над динозаврами (см. об этом подробнее в главе, посвященной вымиранию динозавров, а также в заключительной главе).

О переживании в позднем меле змей, черепах, клювоголовых, крокодилов

Среди различных групп змей особый интерес для нас представляют *Voidae* и *Colubridae*.

Широкое распространение первого из этих семейств, как это видно из приводимых ниже данных, совпадает с концом мела и началом палеогена, т. е. с отрезком времени, когда угасли и окончательно исчезли с лица земли динозавры и некоторые другие группы мезозойских пресмыкающихся. Что же касается колубрид, то интерес к ним возникает в связи с некоторыми признаками организации этих змей, обусловившими в начале миоцена их расцвет, с чем связан, по-видимому, упадок боид (Хоффштеттер, 1963, стр. 264).

Боиды, которых обычно подразделяют на подсемейства *Boinae* и *Pythoninae*, отличаются большим разнообразием форм, но важнейшие черты строения, свойственные современным представителям этого семейства, были выражены уже у его позднемеловых и палеоценовых родов (Хоффштеттер, 1955, стр. 651). В основном, это древесные змеи, хотя встречаются среди них также наземные и полуводные формы. Размеры колеблются от очень небольших до гигантских (до 10 м).

Древнейшие из известных боид (роды *Gigantophis* и *Madtsoia*) встречены в позднем меле Мадагаскара (Хоффштеттер, 1961, стр. 152—160). К ним близки раннепалеогеновые формы Египта и Южной Америки, а также Северной Америки и Европы (три или четыре рода).

Особую группу ископаемых боид (роды *Lithophis*, *Helaggas* и др.), близких к *Eguch*, составляют позднемеловые—пале-

оценочные формы Северной Америки (три или четыре рода) и ряд более поздних родов из эоцена и олигоцена Европы (Хоффштеттер, 1955, стр. 652). Наконец, в позднем меле появились и такие, по-видимому, близкие к боидам зарывающиеся формы, как *Dinilysia* и *Coniophis* (там же, стр. 655).

Несмотря на то, что сведения о меловых представителях пока весьма скудны, достаточно высокая специализация и широкое распространение известных нам позднемеловых форм этого семейства, наряду с их тесной близостью к многочисленным раннепалеогеновым родам, по-видимому, дает Хоффштеттеру (1963, стр. 264) достаточное основание считать боид господствующей в течение конца мела и в палеогене группой змей. Боиды представляют собой разительный пример большой группы пресмыкающихся, сильно эволюировавших уже после упадка и угасания динозавров и других типично мезозойских групп рептилий.

Как уже было отмечено, наступивший в конце палеогена упадок в развитии боид, выразившийся, главным образом, в резком сокращении числа родов этого семейства, по Хоффштеттеру, связан с бурной экспансией в это время колубрид (семейство *Colubridae*, надсемейство *Colubroidea*), к которым относится и подавляющее большинство современных змей (около 80%). Мы полагаем, что можно полностью присоединиться к мнению Хоффштеттера, так как колубриды, достигшие в миоцене широкого распространения, обладали явно более совершенным, чем у боид, строением скелета (полная утрата рудиментов конечностей, легко построенные позвонки и др.), особенности которого во многих случаях безусловно связаны с жизнью в одинаковой с боидами экологической обстановке. Если добавим к этому, что ископаемые остатки древнейших колубрид встречаются в тех же отложениях, откуда нам известны и боиды (например, в фосфоритах Керси), станет понятной, нам кажется, связь с расцветом первых упадка и частичного угасания вторых.

Среди змей, довольно близких к колубридам и входящих в состав надсемейства *Colubroidea*, обращают на себя внимание также *Elapidae* и *Hydrophiidae*, возникновение и широкое распространение которых также совпадает с началом упадка боид. Можно думать, что и эти группы змей играли некоторую

роль в вытеснении боид из занимаемых ими экологических ниш. Такое предположение справедливо, быть может, в особенности по отношению к гидрофидам, несравненно лучше приспособленным к жизни в воде (развитие клапанных ноздрей и уплощенного хвоста), чем те боиды, которые вели полуводный образ жизни.

Если прав Дарлингтон (1957, стр. 204), полагающий, что формирование гидрофиид и некоторых водных колуброидей должно было происходить в начале третичного времени или незадолго до него, то и эти змеи могут рассматриваться, подобно боидам, в качестве групп рептилий, эволюировавших в эпоху так называемого великого вымирания пресмыкающихся.

В заключение находим уместным коснуться одной характерной черты змей, обусловившей, как нам кажется, их переживание и расцвет в конце мела и в последующие эпохи третичного периода. Мы имеем в виду специфичность занимаемых ими экологических ниш, проявляющуюся, по-видимому, уже на самых ранних этапах развития отряда змей.

Благодаря весьма своеобразным признакам строения, связанным, главным образом, с ползанием на брюхе, и заглатыванию целиком относительно крупной добычи, змеи занимают совершенно обособленное положение среди пресмыкающихся. Не вполне ясны поэтому генетические взаимоотношения змей с другими группами пресмыкающихся и остается нерешенным вопрос об их происхождении. По этому вопросу высказан, однако, ряд более или менее обоснованных гипотез, среди которых наше внимание привлекает та, которую развивает Уолс (1940). Согласно этой гипотезе, предки змей вели подземный образ жизни, вызвавший у них дегенерацию зрения. Впоследствии же возврат к свету обусловил регенерацию глаз. О вероятном подземном образе жизни «празмей» свидетельствуют сращенные у современных форм и прозрачные веки, прикрывающие глаз наподобие часового стеклышка, редукция ушного аппарата, вторичная консолидация черепной капсулы, атрофия конечностей и некоторые другие особенности, связанные с зарывающимся образом жизни.

По справедливому замечанию Хоффштеттера (1955, стр. 645), гипотеза Уолса требует коррективов и доработки (не впол-

не согласуются с подземным образом жизни предков змей, очевидно, предполагаемое у них сильное удлинение отделов шеи и хвоста, развитие пипапофизов и зигосфенов и некоторые другие признаков строения тела). Однако для нас существенно то, что роющий образ жизни представлял, по-видимому, определяющую черту эволюции змей, и хотя среди них развились в результате адаптивной радиации, наземные, древесные, морские и прочие типы, все они сохранили специфические змеиные повадки, унаследованные от роющих предков и позволяющие занимать в различных биотопах доступные лишь им одним экологические ниши. Можно думать поэтому, что у змей на протяжении их палеобиологической истории не было серьезных конкурентов. Биотические отношения складывались преимущественно в их пользу, обуславливая ранний расцвет, переживание и весьма продолжительное существование многих групп змей.

Переживание боид в позднемеловое время и их расцвет в раннем кайнозое нам представляются весьма демонстративными примерами, свидетельствующими о решающей роли биотического фактора в истории исчезновения пресмыкающихся и, вероятно, прочих позвоночных.

Одну из самых консервативных групп рептилий составляют, несомненно, черепахи. Начиная с перми и до наших дней черепахи сохраняют основные черты своего строения. Как показывают приводимые ниже сведения о геологическом распространении семейств этого отряда, почерпнутые из работ Бергуню (1955) и Хюне (1956), многие из мезозойских групп пережили конец мела и в настоящее время находятся в не менее цветущем состоянии, чем когда-либо в прошлом.

Древнейшие из ископаемых черепах, составляющие семейство Archaeochelydae, существовали только в перми. В триасе возникли две группы: Triassochelydae, вымершие к концу этого периода, и Proterochersidae, просуществовавшие до средней юры.

В юре появился ряд групп черепах, среди которых самыми долговечными оказались трионихиды (Trionychidae).

Семейство трионихид в юре было представлено, однако, только одним родом. В меле известно четыре рода этого семейства, в палеоцене и эоцене также четыре, в миоцене и плиоцене

три. Ныне существует пять родов трионихид, из которых два ведут начало с эоцена, один с миоцена и два с плиоцена.

Семейство *Vaenidae*, возникшее в поздней юре, просуществовало до эоцена (два рода, известных из поздней юры, два из мела и один из эоцена). Семейство *Plesiochelyidae* существовало в течение поздней юры и раннего мела; *Pleurosternidae* и *Thalossemyidae* — с поздней юры почти до конца мела.

В меловое время появились семейства *Dermatemyidae*, *Chelonidae*, *Chelyidae*, *Dermochelyidae*, *Toxochelyidae*, *Meiolaniidae*, *Protostegidae*, *Kallokibotiidae* и *Bothremyidae*. Из них первые четыре существуют и поныне; при этом дерматемиды и хелииды, по-видимому, испытывали расцвет в конце мела и начале палеогена. Дерматемиды в позднем меле были представлены двумя родами, двумя родами они представлены также в эоцене, одним родом в миоцене; ныне существует один род этого семейства. Хелииды в меле были представлены четырьмя родами, в эоцене тремя, в олигоцене одним. В миоцене, как и ныне, известны два рода. Мейоланииды жили в позднем меле и эоцене; протостегиды — в позднем меле, палеогене и раннем неогене; токсохелииды — в меле и раннем палеогене; каллокиботииды — в позднем меле; ботремииды существовали в позднемеловое и раннепалеогеновое время.

В начале палеогена появились *Carettochelyidae*, *Testudinidae*, *Emydidae*, *Chelydridae*, *Pelomedusidae*, *Eusarkiidae*; в позднем палеогене — *Polysterniidae*. Из них первые пять и ныне продолжают существовать.

Из сказанного, нам кажется, явствует, что существование позднемелового кризиса в развитии органического мира, предполагаемого многими исследованиями, не находит ни малейшего подтверждения в истории черепах: одни из них в позднемеловое время испытывали расцвет и, по-видимому, как раз в ту же эпоху возникли многие другие и, в частности, ветви широко распространенных ныне тестудинид и эмидид, появление которых в начале кайнозоя не оставляет сомнения в том, что они произошли уже в меле. Приводим в заключение схематическое

изображение филогенетического развития этого отряда рептилий (рис. 17), заимствованное у Хюне (1956, стр. 228).

Если переживание черепах могло быть в какой-то мере приписано их своеобразной специализации и, в частности, развитию у них сложно построенного панциря, нельзя сказать то же о клювоголовых, напоминающих ящериц по облику и многим морфологическим признакам.

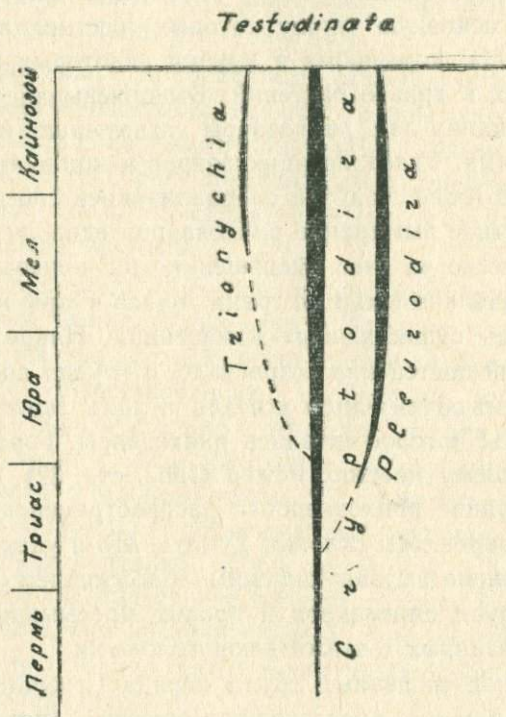


Рис. 17. Схема филогенетического развития черепах. По Хюне.

Клювоголовые, к которым относится сохранившаяся до настоящего времени гаттерия, впервые появились в триасе. Уже среди триасовых представителей этого отряда выделяются две основные группы: Schenodontia и Rhynchosauria.

Сфенодонты в триасе были представлены четырьмя родами, в юре—шестью родами, в меле—одним. Третичные отложения не доставили нам ни одной находки остатков сфенодонтов, но, судя по сохранившемуся до наших дней роду *Sphenodon* (Новозе-

ландские острова), эта группа, конечно, существовала в течение всего кайнозоя.

Ринхозавры в триасе были многочисленными и пользовались почти всесветным распространением. Ни один представитель группы не пережил, однако, конца триасового периода. В противоположность сфенодонтам, населявшим берега и мелководные полосы морей и питавшимся моллюсками, ринхозавры были, по-видимому, исключительно наземными фитофагическими рептилиями, основную пищу которых составляли, по Хюне (1939, стр. 511), корневища и клубни некоторых широко распространенных в триасе растений. Выкорчевывая эти корневища когтями задних лап, ринхозавры захватывали их клювовидными челюстями. Угасание ринхозавров в конце триаса вызвано, по мнению Хюне, крайней специализацией способа питания.

Повсеместное вымирание ринхозавров едва ли может быть, однако, отнесено за счет уменьшения их пищевых ресурсов, так как растительный мир на грани триаса и юры не испытывал сколько-нибудь существенных изменений. Напротив, обилие групп растений постепенно возрастало, и трудно допустить, чтобы в это время почему-либо исчезла с лица земли именно та растительность, которой питались ринхозавры. Гораздо ближе к истине, по нашему мнению, Ромер (1962, стр. 82), который связывает вымирание ринхозавров с распространением в позднем триасе динозавров. Мы склонны думать, что и упадок сфенодонтид в меле также вызван широким расселением в это время различных групп динозавров и прочих пресмыкающихся, экологически связанных с этими клювоголовыми.

Среди многочисленных групп отряда *Crocodylia* наибольший интерес для нас представляют эозухии (подотряд *Eosuchia*) и, в частности, собственно крокодилы (семейство *Crocodylidae*), древнейшие формы которых известны с позднего мела.

Крокодилиды делятся на три подсемейства: *Alligatorinae*, *Crocodylinae* и *Tomistominae*. Первое из них в позднем меле было представлено одним родом, в палеоцене — двумя, в эоцене — шестью, в олигоцене — четырьмя, в миоцене — тремя. В плейстоцене встречен один род. Ныне известны четыре рода, из которых один (*Alligator*) с олигоцена, один (*Caiman*) с плейстоцена, и два установлены пока только в составе современной фауны.

Второе подсемейство в позднем меле было представлено тремя родами, в палеоцене и эоцене — шестью, в олигоцене — двумя, в миоцене — двумя, в плиоцене и плейстоцене — одним или двумя. В настоящее время существуют два рода (*Crocodylus* и *Osteoleomus*). В состав третьего подсемейства входят восемь форм, из которых две известны из позднего мела, три — из эоцена, один — из миоцена, два — из плиоцена и два — из плейстоцена. До настоящего времени сохранился один род (Келин, 1955, стр. 759—775).

Как показывают приведенные данные о геологическом распространении крокодилид, все три группы, входящие в состав этого семейства, пережили конец мела. Достигнув расцвета в палеогене, в неогене они, по-видимому, стали испытывать некоторый упадок, что не помешало, впрочем, всем им сохраниться до настоящего времени.

Однако поздний мел пережили не только эозухии, возникшие в позднемеловое время (крокодилы и близкие к ним формы), но и такое семейство архаического подотряда *Mesosuchia*, как *Pholidosauridae*, существовавшее с поздней юры (Келин, 1955, стр. 719). Примечательно к тому же, что эта группа мезозухий уже в позднем меле находилась в состоянии упадка и полностью угасла в раннем эоцене. Следовательно, допускаемое во многих гипотезах, объясняющих причины вымирания позднемезозойских рептилий, якобы всесветное и пагубное воздействие на них абиотических факторов должно было быть на самом деле настолько незначительным, что от него, по всей видимости, не пострадала даже такая угасающая группа *Crocodylia*, как фolidозавры.

Наконец, существует также указание на переживание в раннем эоцене Южного Туниса каких-то других мезозухий, придающих, по Бергуню (1955, стр. 1917), архаический облик эоценовой фауне позвоночных Африки вообще, а также некоторых эозухий (*Champsosauridae*), известных из позднего мела и раннего эоцена Северной Америки (Колберт, 1955, стр. 207; Ромер, 1956, стр. 524).

К этим немногочисленным, но весьма демонстративным примерам переживания рептилий на грани мел—палеоген можно было бы добавить еще ряд случаев переживания представите-

лей того же класса в другие геологические эпохи, но мы ограничимся здесь ссылкой на огромного комодского (Индонезия) варана, сохранившегося до наших дней. Варан с острова Комодо, достигающий 4 м в длину, охотится днем, нападая на оленей, кабанов, обезьян и др., хорошо плавает, бегают и карабкается. Это — единственный реликт древних гигантских игуановых, среди которых еще в плейстоцене существовали формы, длина тела которых превышала 7 м (Сен-Бланка, 1957).

Причины вымирания мезозойских млекопитающих

Сведения о мезозойских млекопитающих крайне скудны. Нам неизвестны даже в общих чертах пути эволюции подавляющего их большинства. Естественно поэтому, что не вполне ясны и причины их исчезновения из геологической летописи. Тем не менее, уже теперь могут быть высказаны некоторые соображения о причинах вымирания наиболее полно изученных групп мезозойских млекопитающих.

Класс *Mammalia*, по Симпсону (1959, стр. 268), происходит от одного отряда рептилий — отряда *Therapsida*. Но *Mammalia* в целом, как утверждает этот автор, представляет собой группу, возникшую полифилетически. Так, *Monotremata* произошли совершенно независимо от современных *Marsupialia* и *Placentalia*. Последние две группы объединяются в подкласс *Theria*, который обособился от вымершего отряда *Pantotheria*. Совершенно отдельно от остальных млекопитающих произошли от *Therapsida* подкласс *Allotheria*, к которому принадлежит отряд *Multituberculata*, а также *Triconodonta* и *Symmetrodonta*.

Действительно, совокупность данных о взаимоотношениях между отдельными группами животных, относимых обычно к млекопитающим, свидетельствует о том, что в очень отдаленные времена, не позднее триаса, обособились некоторые ветви терапсид, которые в дальнейшем эволюировали совершенно независимо одна от другой. Однако это была в значительной мере параллельная эволюция, ведущая к более высокой организации. Поэтому прав Симпсон (там же), рассматривающий

млекопитающих в качестве ступени, которой достигли несколько линий терапсид. Очевидно, название «млекопитающие» следует употреблять в том же смысле, в каком мы пользуемся, например, копытными или динозаврами, зная, что каждое из этих слов в отдельности искусственно объединяет совершенно различные таксоны. В частности, динозавры объединяют, как известно, два или даже три (Эленбергер и Гинзбург, 1966, стр. 447) отряда, не связанных между собой общностью происхождения.

Приступая к рассмотрению некоторых групп мезозойских млекопитающих, начнем наш обзор с подкласса *Allotheria*, состоящего из единственного отряда *Multituberculata* (многобугорчатые), который, по словам М. Мак-Кенна (1961, стр. 1), представлял собой весьма успешно развивавшуюся ветвь ранних млекопитающих. *Multituberculata* — самая долговечная группа *Mammalia*. Появилась она в поздней юре (пурбекские отложения Англии и формация Моррисон Северной Америки) и просуществовала до раннего эоцена включительно.

Симпсон (1945) делит многобугорчатых на три семейства: *Plagiaulacidae*, *Ptilodontidae* и *Taeniolabidae*.

Первое из них объединяет наиболее древних и относительно примитивных многобугорчатых, известных из формаций Моррисон и Форесбур (альб) Северной Америки и пурбекских и вельдских отложений Англии. Судя по частоте встречаемости плагиаулацид, они испытывают расцвет в конце юры (Пивто, 1961, стр. 537). В раннем меле плагиаулациды явно находятся уже в упадке и к середине периода полностью вымирают, уступая место птилодонтам.

Последние появляются и, по-видимому, широко расселяются в позднемеловое время, но настоящего расцвета они достигают в палеоцене, когда область их распространения охватывает всю голарктику. К началу эоцена они, однако, почти всюду исчезают (судя по имеющимся данным, лишь один представитель семейства сохранился в Северной Америке до раннего эоцена).

Семейство тениолабид представляет собой отклоняющуюся ветвь многобугорчатых, возникшую в начале палеоцена, но не пережившую конца этой эпохи. Известно всего несколько представителей семейства из палеоцена Северной Америки и Азии.

Подробное исследование особенностей черепа и зубов плагиаулаксов позволило Симпсону (1926, 1933, 1935, 1937) высказать ряд достаточно обоснованных предположений об образе жизни этих многобугорчатых. Так, слабое развитие теменного и затылочного гребней и незначительная высота венечного отростка у плагиаулацид свидетельствуют, безусловно, о соответственно слабо представленной у них височной мышце, что свойственно, в противоположность хищным, травоядным и плодоядным млекопитающим. Далее, длинные и мощные скуловые дуги и глубокая жевательная ямка нижней челюсти, ограниченная снизу резко выступающим гребнем указывают на присутствие ложного жевательного мускула, свойственного как хищным, так и растительноядным млекопитающим. Однако расположение жевательной мышцы у плагиаулацид (почти перпендикулярное по отношению к височной мышце) напоминает таковое у растительных млекопитающих и связано у них со способностью двигать нижнюю челюсть вперед и производить дробление пищи. Сильно развитые гребни внутренней стороны челюстных ветвей у плагиаулаксов указывают на присутствие мощных птеригоидных мышц, что характерно для травоядных форм (эти мышцы способствуют, как известно, осуществлению боковых движений челюсти). Ряд других признаков строения черепа также свидетельствует, по Симпсону (1926, стр. 245—250), в пользу растительноядности плагиаулацид. Что же касается зубов плагиаулацид, то характер строения коренных и расположение резцов представляют известные аналогии с теми же зубами растительноядных и плодоядных плацентарных, свидетельствуя, таким образом, о сходной у обеих групп млекопитающих пище (Симпсон, 1933, стр. 105). Такой пищей для многобугорчатых могли быть, по Симпсону (там же), листья и плод беннеттитов, хвойных, примитивных покрытосеменных. Характерно в этом отношении указываемое им близкое сходство в строении коренных зубов между плагиаулацидами и современным сумчатым *Bettongia* (сем. *Macropodidae*), питающимся, главным образом, корой цикадовых.

Исследование костей конечностей палеоценового и раннеэоценового представителя плагиаулацид *Eucosmodon* привело Симпсона и Ильфтмана (1928, стр. 4) к выводу

о гибкости и подвижности этого многобугорчатого и об его способности быстро лазить по деревьям и передвигаться по земле. По мнению этих авторов, он должен был быть обитателем лесов. Соплашаясь с Симпсоном в том, что плагиаулациды должны были быть преимущественно растительноядными животными, мы не находим все же возможным распространить его выводы об образе жизни этих животных на всех многобугорчатых. Прав У. А. Клеменс, подчеркивающий значительную адаптивную радиацию у многобугорчатых (Клеменс, 1963, стр. 57), среди которых встречаются как формы с немногочисленными бугорками на зубах и с относительно слабо выраженным режущим характером премоляров (*Plagiaulax*), так и роды с увеличенными и сильно режущими премолярами (*Ectypodus* и др.), гипсодонтными резцами и множеством бугров на коренных (*Taeniolabis*), напоминающих по строению зубов некоторых эволюировавших свинообразных, а также с явственной тенденцией к селенодонтности (*Spenopsalis* и др.).

Нам кажется, трудно отрицать, что тениолабис и близкие к нему формы вполне могли быть всеядными. У эктиподуса же и связанных с ним родов, возможно, преобладала склонность к хищничеству.

Вымирание юрских многобугорчатых, по всей видимости, было связано с развитием птилидонтид, обладающих несомненно более совершенным, чем у них, зубным аппаратом (редукция числа и увеличение режущих свойств премоляров, увеличение числа бугров на коренных и др.). Правда, птилидонты нам известны только из позднего мела, но их сосуществование с плагиаулацидами едва ли может быть поставлено под сомнение. Как уже было отмечено, плагиаулациды вымерли к середине мела, и если уже в позднемеловое время птилидонты достигли достаточно широкого распространения, то, учитывая крайнюю скудость сведений об этих меловых многобугорчатых вообще, можно говорить с достаточной долей уверенности об их существовании в раннем меле.

Что же касается более поздних многобугорчатых, то их исчезновение вызвано, вероятно, главным образом, конкуренцией со стороны широко расселившихся с начала эоцена грызунов. Вполне справедливо высказанное по этому поводу замечание

Пивто (1961, стр. 599), по мнению которого совпадение во времени исчезновения многобугорчатых и возникновения грызунов указывает, должно быть, на существование причинной связи между этими событиями. Такого же взгляда придерживается М. Луи (1961, стр. 8—13), который считает, что многобугорчатые вымерли, не выдержав конкуренции со стороны широко расселившихся в раннем эоцене плацентарных грызунов. Не исключено, однако, что известная роль в вымирании палеоценовых многобугорчатых принадлежала конкуренции и преследованию со стороны некоторых сумчатых и ранних хищных — архаических креодонтов. Такими формами среди сумчатых могли быть дидельфодонтины (*Didelphodontinae*) и педиомины (*Pediomyidae*), а среди креодонтов — арктоциониды (*Arctocyonidae*) и мезонихиды (*Mesonychidae*).

Таким образом, ведущим фактором вымирания многобугорчатых, как уже было сказано, должно было быть быстрое расселение к началу эоцена грызунов — группы животных, во многих отношениях, безусловно, более совершенных, чем они. К сожалению, нам недостаточно известны особенности строения древнейших грызунов, но наличие у них четко выраженных адаптаций, свойственных более поздним представителям отряда, заставляет думать, что и общий уровень организации должен был быть у них относительно высоким по сравнению с многобугорчатыми, обладающими, как показывают исследования Симпсона (1937, стр. 753—755), крайне примитивной для млекопитающего центральной нервной системой (огромные обонятельные луковицы, совершенно гладкая поверхность полушарий большого мозга, отсутствие обонятельной борозды и т. д.). Примечательны в этом отношении взгляды К. А. Кермака (1963, стр. 101), считающего несостоятельной попытку Симпсона установить в строении мозговой капсулы многобугорчатых аналогии с настоящими млекопитающими. Кермак полагает, что по строению указанного отдела черепа описанный Симпсоном палеоценовый представитель многобугорчатых стоит ближе к *Vienotterium*, чем к млекопитающим.

Другой мезозойской группой млекопитающих, которую мы здесь намерены рассмотреть, являются триконодонты (*Triconodonta*).

Это — средне- и позднеюрская группа очень мелких млекопитающих, самые крупные представители которых достигали размеров кошки. Характерные черты строения триконодентов: мощная скуловая дуга, высокий венечный отросток, сильно развитые гребни для прикрепления жевательной и птеригонидной мышц, трехбугорчатые моляры с буграми, расположенными в один ряд, хорошо развитые клыки.

Головной мозг очень примитивный. По данным Симпсона (1925, стр. 260—262), дающего подробное описание эндокраниального отлива триконодонта, полушария его большого мозга имеют совершенно гладкую поверхность и лишь частично перекрывают средний мозг. Очень крупные обонятельные луковицы указывают на остро развитое обоняние, находящееся, быть может, в связи с хищным образом жизни этих юрских млекопитающих. О хищничестве триконодентов, со своей стороны, в достаточной мере свидетельствуют и отмеченные нами особенности морфологии их черепа и зубов. В частности, как отмечает Симпсон (1933, стр. 134—136), остеологические признаки, связанные с присутствием сильно развитых жевательной и птеригонидной мышц, низкие мышелки и остробугорчатые зубы указывают на то, что триконоденты были хищными животными, по всей вероятности, сходными по образу жизни с мелкими куньими. Их пищу составляли, вероятно, растительоядные или всеядные многобугорчатые, всеядные и насекомоядные симметродонты и пантотерии, а также мелкие пресмыкающиеся и динозаврова молодежь. Существует также мнение о том, что триконоденты могли питаться яйцами динозавров. Примечательно, что остатки представителей всех этих групп животных попадают в юрских отложениях совместно с триконодонтами (Симпсон, там же, стр. 145—155).

Все триконоденты объединяются в один отряд *Triconodonta*, состоящий из единственного семейства *Triconodontidae*, которое делится на подсемейства *Amplilestinae* и *Triconodontinae* (Симпсон, 1945). Представители первого из них встречаются в средней юре Европы и верхней юре Северной Америки, второго — только в верхней юре тех же областей.

Недостаточность данных лишает нас возможности судить об отдельных этапах эволюции триконодонтид (известны всего

два рода из средней и два из поздней юры Европы и четыре — из поздней юры Северной Америки). Очевидно, однако, что после относительно кратковременного расцвета в поздней юре (формация Моррисон Северной Америки и пурбек Европы), трикодонты быстро пришли в упадок: в вельдских отложениях они совершенно отсутствуют.

Для того, чтобы разобраться в возможных причинах демирания трикодонтов, следует, нам кажется, обратить внимание на отмеченный выше крайне низкий уровень организации центральной нервной системы этих животных. Как показал Кермак (1963, стр. 98), трикодонты удерживают типично терапсидное строение мозговой капсулы до конца юры. Они стоят по уровню организации, безусловно, ниже однопроходных, приближаясь в этом отношении к пресмыкающимся. Естественно поэтому предположить, что их исчезновение могло быть вызвано конкуренцией со стороны каких-то более высоко организованных млекопитающих. Конечно, такое предположение было бы полностью лишено основания, если бы мы не считали возможным отнести к числу таких конкурентов трикодонтид существовавших в одно время с ними симметродонтов. Правда, эти последние изучены пока еще слабо: и трудно говорить с уверенностью об их преимуществах перед трикодонтами, но достаточно показательна, нам кажется, некоторая близость симметродонтов к пантотериям, представляющим, согласно общепринятому мнению (Кермак и Мюссетт, 1959; Симпсон, 1959; Ромер, 1962; Пивто, 1961), предковую для плацентарных группу млекопитающих. Это обстоятельство может служить косвенным указанием на относительно более высокий, чем у трикодонтид, общий уровень организации симметродонтов. Кроме того, и хищнические черты зубного аппарата выражены у симметродонтов, по видимому, в большей мере, чем у трикодонтид. Об этом свидетельствует, по нашему мнению, характер взаимодействия верхних и нижних коренных зубов как у одних, так и у других (Симпсон, 1933, стр. 137). У симметродонтов передний режущий край верхних коренных и задний режущий край нижних плотно прилегают друг к другу, действуя наподобие ножниц, у трикодонтов основной конус нижнего коренного приходится на выемку между коронками двух соседних верхних коренных, спо-

собствуя, скорее, прокалывающе-дробящему действию этих зубов.

Все это заставляет думать, что симметродонты были опасными конкурентами для триконодонтов.

Однако, если в отношении симметродонтов нам могут возразить, что эти мелкие хищники мезозоя, обладавшие довольно четко выраженной специализацией коренных зубов и экологически заметно отличавшиеся от триконодонтов, должны были занимать специальные станции, этого нельзя сказать об их других современниках — пантотериях (*Pantotheria*).

Как показывает строение зубов пантотериев (Симпсон, 1933, стр. 143), они не обнаруживают четкой специализации. Это были насекомоядные и хищные или всеядные животные, местообитания которых, должно быть, в значительной части совпадали с теми, которые занимали триконодонты.

Таким образом, у нас имеется основание считать конкуренцию со стороны симметродонтов и пантотериев одной из важнейших причин вымирания триконодонтов. Вполне возможно, однако, что окончательному исчезновению триконодонтов способствовали уже представители подкласса *Theria*. Мы упомянули, что по имеющимся, правда, пока еще отрывочным сведениям, терии появились в юре. Более достоверны данные о существовании зверей в раннем меле (Паттерсон, 1956), хотя в это время, возможно, подкласс *Theria* не был еще четко дифференцирован на *Marsupialia* и *Placentalia*. Так или иначе, если учесть, что темпы эволюции мезозойских млекопитающих были крайне низки по сравнению с более поздними млекопитающими (Кермак, 1963), присутствие форм сумчато-плацентарного уровня в раннем меле позволяет предположить существование их ближайших предков в самом конце юры или в начале мела, когда быстро угасали триконодонты.

Наконец, можно предположить также, что вымирание триконодонтов было ускорено сокращением к началу мела численности таких мелких форм наземных пресмыкающихся, как *Ardeosaurus*, *Broilisaurus* и др. (Р. Хоффштеттер, 1955, стр. 612), представляющих, вероятно, наиболее доступную для них добычу.

Условия и факторы вымирания некоторых групп кайнозойских млекопитающих

Сумчатые

Палеонтологическая история сумчатых изучена пока еще недостаточно. Древнейшие из них, как известно, составляют надсемейство *Didelphoidea*, по-видимому, давшее начало всем прочим сумчатым.

В позднем меле, судя по фаунам Лэнса и Хелл-Крика, сумчатые уже были представлены различными группами *Didelphidae*. Помимо рода *Pedionomys* и связанных с ним форм, составляющих подсемейство *Pedionominae* и напоминавших в той или иной степени современных опоссумов, в эту эпоху существовали также явно отклонившиеся от главной линии развития формы, выделенные Симпсоном в подсемейство *Didelphodontidae* (Симпсон, 1927, стр. 130). Если не считать сомнительные или очень слабо охарактеризованные формы, только в позднем меле Вайоминга присутствовало четыре рода дидельфодонтинов: *Didelphodon*, *Estodon*, *Alphadon* и *Thlaeodon*. В отличие от педиомин, режущие премоляры которых почти неотличимы от тех же зубов опоссумов, у дидельфодонтинов премоляры массивны и напоминают по строению зубов некоторых креодонтов, указывая, быть может, на приспособление к duroфагии. Особенно четко этот признак выражен у *Thlaeodon* (Метью, 1916, рис. 4).

Таким образом, судя по имеющимся у нас скудным сведениям, в позднем меле Северной Америки уже существовала бога-

тая и разнообразная фауна сумчатых, среди которых имелись и растительноядные и явно хищные формы, представлявшие, должно быть, немалую опасность для мелких пресмыкающихся и для динозавровой молодежи.

Появившись в позднем меле, возможно, на территории Северной Америки, дидельфоидей расселились к началу палеогена почти по всем материкам земного шара. В настоящее время они продолжают существовать только в Западном полушарии, представляя одну из наиболее консервативных групп млекопитающих вообще (если судить по зубам, дидельфисы мела почти ничем не отличаются от их третичных и современных опоссулов). Нельзя сказать, однако, что столь же перспективными были и многочисленные потомки дидельфоидей, поселившиеся в Южной Америке и Австралии, где протекало, в основном, формирование кайнозойских групп сумчатых. Эти некогда процветавшие животные представлены ныне немногими группами в Южной Америке, но в Австралии они по-прежнему составляют ведущий элемент фауны млекопитающих.

Как показали исследования Симпсона (1961), из палеоцена Южной Америки известно три семейства сумчатых, из эоцена — пять, олигоцена — четыре, миоцена — три, плейстоцена — два. Эти сведения, конечно, не дают полного представления о последовательных изменениях в составе фауны сумчатых Южной Америки. Более подробные данные, содержащиеся в сводках Ромера (1962) и Пивто (1961), свидетельствуют не только об увеличении в эоцене и олигоцене числа семейств сумчатых, но и весьма значительной диверсификации в это время (особенно в олигоцене) форм внутри семейств. В эоцене и олигоцене группа испытывала интенсивную адаптивную радиацию, вследствие чего явственно определились в это время различные линии всеядных, хищных и насекомоядных сумчатых.

Каждое из этих направлений эволюции имеет свою историю. Так, если взять к примеру хищных сумчатых (семейство *Voghuapnidae*), то их возникновение относится к эоцену, когда на территории Южной Америки распространились мелкие сумчатые, занимавшие промежуточное положение между всеядными дидельфоидами и настоящими боренидами. Впрочем, один из этих эоценовых родов, обнаруживавший явственную адаптацию

к хищничеству — *Arminiheringia* (Симпсон, 1941), имел относительно очень крупные размеры и, по-видимому, стоял ближе к более поздним бориенидам, чем другие раннеэоценовые формы. Всего из эоцена Южной Америки описано четыре рода бориенид. В олигоцене эти хищные сумчатые достигают наибольших размеров (например, *Pharsophogus* был величиной с медведя), но эпохой их максимальной экологической дифференциации был, по-видимому, миоцен (формация Санта-Круз).

Численность бориенид заметно сократилась к началу плиоцена. Однако одна из ветвей бориенид, доплиоценовая, история которой нам пока неизвестна, достигла к этому времени крайней степени специализации. Мы имеем в виду появление саблезубых бориенид, объединяемых в род *Thylacosmilus*. Вскоре после появления тилакосмилуса, сумчатые хищники в Южной Америке, по-видимому, совершенно вымерли.

История исчезновения бориенид убедительно показывает, какую важную роль играли в вымирании позвоночных биотические отношения. Ныне можно считать доказанным, что в конце миоцена имело место вторжение из Северной Америки в Южную плацентарных хищных, относящихся к семейству *Procyonidae* (Симпсон, 1961, стр. 54). Проциониды были относительно высокоорганизованными хищниками, уже испытывшими к этому времени значительную адаптивную радиацию в голарктике. Однако среди них не было форм, экологически близких к тилакосмилусам. Поэтому конкуренцию со стороны этих плацентарных хищных испытывали, главным образом, настоящие бориены, занимавшие в общем те же экологические ниши, что и проциониды. Огромные преимущества в организации проционид перед бориенами совершенно очевидны (достаточно указать на, безусловно, более высокий уровень развития их головного мозга и плацентарность). Этим объясняется то, что они к началу плиоцена почти полностью вытеснили бориенид. Лишь тилакосмилусы, благодаря своеобразию выработавшейся у них специализации, сохранились в плиоцене, но и они вымерли в конце этой эпохи, не выдержав, должно быть, конкуренции со стороны вторгшихся в это время на территорию Южной Америки фелин.

Новое вторжение хищных плацентарных Северной Америки в позднем плиоцене вызвало быстрое угасание многих других

сумчатых Южной Америки, среди которых до настоящего времени дожили только два рода: *Didelphis* и *Caenolestes*.

Несколько иначе протекала история сумчатых в Австралии, где их вымирание в плейстоцене связано преимущественно с деятельностью человека. Вполне понятно поэтому, что современная фауна сумчатых Австралии гораздо богаче, чем в Южной Америке. В ее состав входят, как известно, хищные, всеядные, насекомоядные и растительноядные формы (как бегающие, так древесные, роющие и др.).

Среди австралийских полипротодонт (*Polyprotodonta*) дожила до наших дней такие своеобразные формы, как тасманский волк. Однако в настоящее время это хищное сумчатое находится в состоянии угасания, что, несомненно, связано с интродукцией в Австралию настоящих канид (*Canis dingo*).

Другие полипротодонты (тасманский дьявол, сумчатый барсук и др.) не обнаруживают видимой тенденции к исчезновению.

Одну из важнейших групп австралийских сумчатых составляют дипротодонты (*Diprotodonta*), среди которых встречаются лазающие, древесные и даже «летающие» формы (сумчатые «белки»). Большинство дипротодонт — «наземные» сумчатые, к числу которых относятся такие относительно высокоспециализированные формы, как мускусный и настоящий кенгуру.

Все же современная фауна дипротодонт, как и сумчатых вообще, гораздо беднее плейстоценовой. Совершенно вымерли такие плейстоценовые представители сумчатых, как *Diprotodon* (крупнейший из известных сумчатых), *Thylacoleo*, гигантский *Macropus*, *Nototherium*, *Palorchestes* и *Procoptodon*. *Thylacinus* и *Sarcophilis* продолжают существовать только в Тасмании. Такие же современные дипротодонты, как вомбат (*Phascolomys*), медведеобразный *Phascolarctos* и др., имели крупных плейстоценовых родичей.

Не вполне ясны причины измельчания и угасания многих плейстоценовых сумчатых Австралии. Можно допустить конечно, что одной из главных причин было преследование их человеком, но убедительных доказательств в пользу этого предположения у нас нет. Впрочем, конкретный анализ каждого случая вымирания в отдельности может позволить, как нам кажется, подойти к выяснению его возможных причин. Так, например, тилаколео,

у которого моляры были полностью редуцированы, а последние премоляры развиты в виде больших режущих зубов, служивших, по мнению Ромера (1962, стр. 13), для разрезания плодов, не выдерживали конкуренции со стороны различных древесных, всеядных и плодоядных сумчатых, должно быть, менее разборчивых в пище и в меньшей мере зависящих от изменений биотических условий.

Основной причиной вымирания сумчатых Австралии Флетчер (1954) считал изменение климата. Мы полагаем, что довольно значительные колебания климата за прошедшие 12000 лет (смена плювиального периода аридным, за которым вновь следовал плювиальный) могли способствовать обострению конкуренции внутри различных групп сумчатых Австралии, однако, по справедливому замечанию Джилла (1955, стр. 90), изменения лишь климата едва ли могут объяснить случаи, когда сумчатые вымирали на территории материка Австралии и выживали на островах. Безусловно, не лишено основания предположение этого ученого, что приход европейцев должен был ускорить вымирание некоторых форм.

Быть может, прав Джилл также тогда, когда он пытается усмотреть причину вымирания некоторых форм сумчатых в их относительно низком «психологическом» уровне (Джилл, 1955, стр. 91). Поскольку здесь речь идет, как мы полагаем, о высоте организации центральной нервной системы, то решающая роль преимуществ форм, обладавших более совершенным строением головного мозга, перед теми, у которых его уровень развития был ниже, не подлежит сомнению. К сожалению, однако, Джилл не приводит конкретного материала, подтверждающего высказанное им предположение.

Так или иначе, представляется бесспорным то, что история угасания сумчатых тесно связана с возникновением и расселением плацентарных. Если в позднемиоценовое время архаические сумчатые пользовались космополитическим распространением, то начиная с раннего палеогена, когда по всей гюларктике расселились плацентарные млекопитающие, их ареал быстро суживался и ограничился к началу неогена двумя областями — Южной Америкой и Австралией. Однако, начиная с олигоцена, в Южную Америку время от времени стали проникать плацентарные млекопитающие, обуславливавшие вымирание здесь мно-

гих групп сумчатых еще до конца третичного периода (выжили лишь опоссумы и цеолестесы).

В Австралию, по-видимому, не имевшую в кайнозое тесной сухопутной связи с Азией, плацентарные млекопитающие почти не вторгались (исключение представляют, как известно, рукокрылые и мышьиные, проникавшие в Австралию, как полагают, островным путем). Поэтому сумчатые, у которых здесь не было опасных конкурентов в лице более высокоорганизованных эвтерий стали испытывать адаптивную радиацию по многим разнообразным направлениям. Архаические всеядно-насекомоядные сумчатые развились здесь в богатую фауну настоящих хищных и травоядных—нынешних сумчатых, и если в голоцене наблюдается ее заметное обеднение, то в этом нельзя не усмотреть уже влияния человека, особенно европейцев, с приходом которых связана интродукция в Австралию некоторых форм плацентарных.

Древнейшие плацентарные млекопитающие

Многие архаические группы плацентарных млекопитающих исчезли уже в раннетретичное время (рис. 18). При этом палеобиологическая история большинства из них изучена пока еще слабо, что в значительной мере осложняет выяснение конкретных причин их вымирания. Тем не менее, мы считаем необходимым включить в наш обзор сведения о хронологии исчезновения некоторых отрядов древних плацентарных, так как при всей их скудности, они ведут к однозначному решению рассматриваемой нами проблемы.

Начиная наш обзор с Condylarthra, мы должны заметить, что история этой группы особенно сложна и запутана. Многие ее считают предковой как для непарнопалых и парнопалых, так и для хищников и некоторых других групп плацентарных. По-видимому, отдельные ветви кондилартр действительно могли быть предковыми, по крайней мере, для литоптерн, нотоунгулят, непарнопалых, и если не предковыми, то генетически весьма близкими к ним, — для других (пантодонт, хищных и др.). Однако собственно кондилартры полностью вымерли к концу эоцена (исключение составляют некоторые формы Didolodontidae, сохранившиеся в Колумбии до миоцена), и их исчезновение

вызвано, как нам кажется, конкуренцией со стороны новых групп, и в том числе тех, которым они сами дали начало.

По Симпсону (1945), кондилартры делятся на пять семейств. *Huorsodontidae*, *Phenacodontidae*, *Peripitychidae*, *Meniscotheriidae* и *Didolodontidae*. Представители первого из них распределяются во времени следующим образом: в раннем палеоцене — четыре рода, в среднем — девять, в позднем — два; в раннем эоцене — два, в среднем — один род.

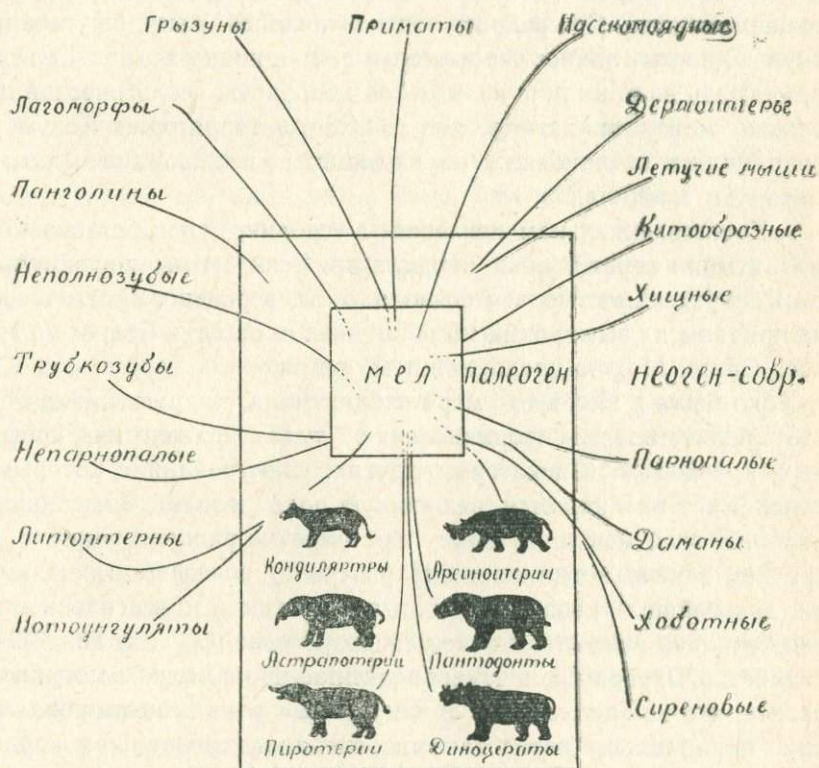


Рис. 18. Филогенетические связи отрядов плацентарных млекопитающих. По Колберту.

Семейство фенакодонтид в раннем палеоцене представлено одним родом, в среднем — двумя, в позднем — одним; в раннем эоцене — одним родом и в позднем эоцене или раннем олигоцене — одним (Г. Кине, 1966, стр. 1 — 4).

Семейство периптихид четырьмя родами было представлено

в раннем палеоцене и четырем — в среднем. Менискотерииды известны из позднего палеоцена (два рода) и раннего эоцена (один род). Наконец, дидолодонтиды представлены в позднем палеоцене двумя родами и в раннем эоцене — шестью. Один представитель этого семейства, как уже было отмечено, просуществовал на территории Колумбии до миоцена (Стертон, 1947).

Как показывают эти сведения, кондилартры испытывали расцвет в раннем и среднем палеоцене, в позднем палеоцене наметился некоторый упадок в их развитии, продолжавшийся в раннем эоцене. Со среднего эоцена началось быстрое угасание группы, почти полностью исчезнувшей к концу эпохи. Если не принимать во внимание возможной неполноты геологической летописи, можно заключить, что только на территории Колумбии сохранилась обстановка, обусловившая переживание кондилартр до миоцена.

К сожалению, нам неизвестны условия, способствовавшие в Колумбии переживанию кондилартр. Если бы мы могли судить о них с уверенностью, это позволило бы, вероятно, пролить свет на причины их вымирания на обширных площадях Старого и Нового Света. Можно предположить, однако, что территория Колумбии была в какой-то мере изолирована от других областей, что препятствовало проникновению туда архаических копытных, креодонтов и некоторых других, конкуренция с которыми играла, как нам кажется, решающую роль в вымирании кондилартр. К этой мысли приводит нас широкое распространение в среднем эоцене, когда кондилартры стали исчезать с лица земли, древнейших непарнопалых и парнопалых и, в особенности, относительно высокоорганизованных Creodonta, составлявших семейства Oxyaenidae и Nyaeodontidae. Правда, нам могут возразить, что не вполне ясны преимущества ранних непарнопалых или парнопалых перед такими специализированными кондилартрами, как *Tetraclaenodon*, *Phenacodus*, *Ectocyon* и др., у которых задние предкоренные моляризируются, верхние коренные становятся четырехугольными и шестибугорчатыми, бугорки соединяются в гребни или делаются лунчатыми, удлиняются пясть и плюсна и ноги становятся полупальцеходящими (Лавока, 1958, стр. 3—7). Казалось бы, с этим трудно не согласиться. Но при внимательном исследовании мы убеждаемся, что по общему уровню организации даже самые эволюировав-

шие кондилартры стоят ниже современных им копытных. Мы имеем в виду признаки головного мозга, свидетельствующие об относительно очень низком уровне развития центральной нервной системы у кондилартр (Симпсон, 1933; Эдинггер, 1956).

Достаточно сопоставить эндокраниальный отлив фенакодуса с его сериально расположенными основными элементами головного мозга, с обнаженным средним мозгом и другими архаическими особенностями, с тем же отливом раннеэоценового тапирообразного *Heptodon* (Эдинггер, 1956, рис. 11), чтобы убедиться в том, что последний стоял, безусловно, на гораздо более высокой ступени развития, чем рассматриваемый представитель кондилартр.

Едва ли можно сомневаться в том, что животное с таким головным мозгом, как у гептодона, имело больше шансов спастись от преследования гиенодонтид, чем фенакодусы и близкие к ним кондилартры. Безусловно более подвижными и высокоорганизованными, чем кондилартры, были также ранне- и, в особенности, среднеэоценовые лошадиные, гирахиды (*Hyrachyidae*) и др. (Радинский, 1966, стр. 416).

Все это заставляет нас думать, что кондилартры составляли более доступную для креодонтов добычу, чем ранне- и среднеэоценовые непарнопалые, занимавшие, по всей вероятности, те же экологические области, которые населяли представители *Condylarthra*. Поэтому мы склонны видеть в расселении первых непарнопалых, вероятных потомков кондилартр, и возникновении *Oxyaenidae* и *Hyaenodontidae* основную причину угасания этих древних плацентарных. Как уже было отмечено, этот вывод, по-видимому, подтверждается переживанием кондилартр в Колумбии, куда хищные эвтерии могли проникнуть, скорее всего, только после олигоцена.

К числу совершенно вымерших групп древних млекопитающих относятся южноамериканские литоптерны (*Litopterna*), у которых черты конвергентного сходства с непарнопалыми сочетаются с признаками своеобразной специализации, а также с некоторыми архаическими особенностями.

Литоптерны, по-видимому, произошли в раннем или среднем палеоцене от каких-то кондилартр. С позднего палеоцена нам известны уже две ветви литоптерн, из которых одна (*Prote-*

rotheriidae) просуществовала до среднего плиоцена, а другая (Macraucheniidae) — до раннего плейстоцена.

Представители первой из них, протеротериид, имели следующее геологическое распространение: в позднем палеоцене существовало два или три рода этого семейства, в эоцене — четыре или пять, в олигоцене — пять, в миоцене — четыре и плиоцене — три или четыре рода. Макраухениды в палеоцене были представлены одним родом, в эоцене — тремя, олигоцене — семью, миоцене — шестью, плиоцене — тремя и плейстоцене — двумя родами (Симпсон, 1945).

Эти данные свидетельствуют о том, что обе группы литоптерн, процветавшие на протяжении почти всего палеогена и в раннем неогене, с начала плиоцена испытывают явный упадок, приведший к полному вымиранию первой из них в конце плиоцена и второй — в конце плейстоцена.

Нет сомнения, что относительно быстрое исчезновение литоптерн связано с возобновлением в конце плиоцена связи с Северной Америкой, в результате которой, как известно, в Южную Америку проникли многие копытные и плацентарные хищники (Симпсон, 1961, стр. 52). Конкуренция с более высокоорганизованными копытными голарктики была не под силу литоптернам, численность их стала уменьшаться и в конце концов они полностью вымерли.

Среди литоптерн, составляющих семейство Proterotheriidae, развивалась, как известно, ветвь Diadiaphorus — Thoatherium, в некоторой мере параллельная лошадиным. Достаточно, однако, даже поверхностного сравнения, чтобы увидеть, насколько первая из этих групп уступала в высоте организации второй. Взять хотя бы самого специализированного — тоатерия. Инадаптивность строения его конечностей бросается в глаза: несмотря на крайнюю редукцию боковых пальцев, от которых остаются у тоатериев малюсенькие косточки, последние в точности сохраняют соотношения с запястьем и предплюсной наблюдаемые у форм с вполне развитыми боковыми метаподиями (Diadiaphorus, Proterotherium). Кости предплюсны, которые у лошади образуют прочное, как бы замкнутое кольцо (первая клиновидная и кубовидная кости смыкаются на плантарной

стороне), у тоатерия едва заметно смещены с мест, занимаемых ими у трехпалых протеротериев (Лавока, 1958, стр. 42).

В свете этих данных вполне понятна большая продолжительность существования макраухений, чем протеротериев. Весьма своеобразная специализация первых из них (наличие хобота и др.), по всей вероятности, ставила этих литоптерн в более выгодное положение в отношении пришельцев из Северной Америки. Занимая, по-видимому, наиболее влажные станции, они, безусловно, в меньшей мере испытывали конкуренцию со стороны североамериканских копытных и меньше подвергались преследованию плацентарными хищниками.

Напоминает историю литоптерн также судьба *Notoungulata* и *Astrapotheria*, область распространения которых ограничивалась, в основном, Южной Америкой. Правда, древнейшие нотоунгуляты известны из Монголии, но здесь они, по-видимому, существовали недолго. Проникнув в начале палеогена вместе с некоторыми другими архаическими млекопитающими через Северную Америку в Южную, здесь, благодаря изоляции южноамериканской суши, они оказались защищенными от конкуренции со стороны настоящих копытных и от нападения хищников. Это позволило им развиться в разветвленную, богатую формами группу, просуществовавшую до плейстоцена, когда началось настоящее вторжение в Южную Америку различных североамериканских млекопитающих, конкуренцию с которыми архаические нотоунгуляты, естественно, не могли выдерживать.

Астрапотерии вымерли заметно раньше, уже к началу плиоцена, что могло быть вызвано экспансией грызунов (Симпсон, 1961, стр. 53) и преследованием проционидами (*Procyonidae*). Правда, трудно представить себе, чтобы поздние астрапотерии, обнаруживавшие конвергентное сходство с аминодонтами голарктики и достигавшие крупной величины, могли быть вытеснены грызунами. Однако, если мы учтем, что в верхнем кайнозое некоторые высокоспециализированные растительноядные грызуны достигали весьма крупных размеров (больше овцы) и занимали почти все экологические ниши суши (Симпсон, там же, стр. 53), включая тропические болота, представлявшие, по всей вероятности, местообитания астрапотериев,

станет понятна важная роль грызунов в вытеснении этих аборигенов Южной Америки.

Находим уместным коснуться в этой главе также некоторых черт истории исчезновения таких архаических групп, как пантодонты (*Pantodonta*) и диноцераты (*Dinocerata*), объединившихся ранее в отряд амблипод (*Amblypoda*).

Древнейшие пантодонты известны из среднего палеоцена Северной Америки, откуда они, возможно, проникли в Азию. Начиная с позднего палеоцена, пантодонты развиваются независимо на обоих материках, но в Северной Америке они вымирают уже в конце раннего эоцена, тогда как в Азии продолжают существовать до среднего олигоцена. Небольшая группа пантодонт (род *Coenophodon*) проникла в начале эоцена из Северной Америки в Европу (Англия), но существовала она здесь, по-видимому, только в течение раннего эоцена.

Относительная недолговечность пантодонт, как правильно заметил Флеров (1956), по-видимому, связана с несовершенством их психонервной деятельности. Действительно, как показывают исследования Эдингер (1956), пантодонты имели крайне примитивный головной мозг, характеризующийся наличием крупных обонятельных луковиц, относительно очень маленьких и гладких полушарий большого мозга и других архаических особенностей. В то же время с раннего и, в особенности, позднего эоцена на территории Северной Америки и Евразии широко расселились различные тапирообразные, носорогообразные, лошадиные, бронтотерии, ранние свинообразные и др., обладавшие гораздо более совершенным, чем у пантодонт, строением центральной нервной системы, позволившим им успешно конкурировать как с пантодонтами, так и диноцератами. Нет сомнения, что для этих копытных гиенодонтиды и другие хищники того времени представляли также меньшую опасность, чем для амблипод.

Нетрудно объяснить, нам кажется, то, что в Азии пантодонты сохранились дольше, чем в Северной Америке. Сопоставление между собой эоценовых компонентов млекопитающих Евразии и Северной Америки (Симпсон, 1947) дает нам основание утверждать, что в Азии в течение всего этого времени влажные станции (в частности, вероятно, заболоченные пространства) имели большее распространение, чем в Северной Аме-

рике. Это обстоятельство, без сомнения, должно было способствовать более длительному сохранению здесь таких обитателей заболоченных лесов, как эудиноцерасы (*Eudinoceras*) и гиперкорифодоны (*Hypercoryphodon*), обладавшие низкоронковыми лофодонтными зубами и питавшиеся мягкой водной растительностью.

Диноцераты, появившиеся, вероятно, в раннем палеоцене или даже в позднем меле от древних плацентарных, распространились из Азии в Северную Америку. Здесь, приспособляясь к растительноядному образу жизни, они приобрели крупные размеры, роговидные выросты на черепе и некоторые черты внешнего сходства с бронтотериями (*Brontotheriidae*). В среднем эоцене от американской ветви диноцерат отделилась, по Флерову (1956), группа, вновь вернувшаяся в Азию. С этого времени в Азии существовали две ветви диноцерат: одна автохтонная ветвь, представлявшая собой потомков преимущественно всеядных палеоценовых форм, эволюировавших в Азии, и другая ветвь, происшедшая от североамериканских диноцерат, приспособившихся к питанию мягкой растительностью. Нельзя сказать, чтобы гипотеза возвратного прохореза диноцерат была вполне обоснована, но существующий в настоящее время материал не противоречит ей. Впрочем, если это так, то возвращение на свою первоначальную родину не уберегло их от относительно быстрого вымирания: обе азиатские ветви, как и группа североамериканских диноцерат, не пережили конца эоцена.

В качестве важного фактора вымирания диноцерат может быть указано такое же несовершенство строения головного мозга, какое было отмечено у пантодонтот. Судя по данным Т. Эдингера (1956, стр. 19), головной мозг у диноцерат поразительно мал по сравнению с размерами животного. Совершенно гладкий неопаллиум занимал лишь незначительную часть дорсальной поверхности полушарий, обонятельный мозг был сильно развит; обонятельные луковицы превосходили по величине полушария большого мозга. Все это свидетельствует о крайне низком уровне центральной нервной системы, что, конечно, должно было ставить их в более тесную зависимость от изменений биотической, как и, впрочем, абиотической среды. Вполне понятно поэтому, что в конце концов и они должны бы-

ли уступить место более высокоорганизованным копытным (аминодонтам, бронтотериям и другим). Скудость сведений об амблитопах лишает нас возможности подойти к освещению динамики их угасания. Все же данные о геологическом распространении представителей пантодонт и диноцерат свидетельствуют об упадке в развитии первых в позднем эоцене и среднем олигоцене, а вторых — в позднем эоцене. Можно думать поэтому, что процесс вымирания этих групп не был таким быстрым, как он представляется с первого взгляда.

Хищники

Хищники составляют одну из древнейших групп млекопитающих, испытавших значительную адаптивную радиацию в процессе эволюции. Среди многочисленных ветвей хищников очень многие не дожили до нашего времени, и выяснение причин их исчезновения заняло бы у нас слишком много места. Впрочем, в этом, быть может, и нет особой необходимости, так как исчезновение подавляющего их большинства вызвано сходными причинами. Мы ограничимся поэтому рассмотрением наиболее характерных и значительных по масштабу случаев угасания хищников.

Едва ли не самым крупным событием в истории хищных было исчезновение в конце эоцена и в олигоцене архаической группы креодонтов (*Creodonta*), выделяемых, как известно, в особый подотряд отряда хищников (*Carnivora*).

В подотряд креодонтов входят семейства *Arctocyoniidae*, *Mesonychidae*, *Oxyaenidae*, *Tshelkariidae* и *Nhyaenodontidae*. Из них первые три полностью вымерли в конце эоцена, а история четвертого и пятого семейств завершилась в основном в олигоцене, хотя один представитель гиенодонтид просуществовал до раннего плиоцена. Даже поверхностное знакомство с историей хищников убеждает нас в том, что вымирание креодонтов должно было быть тесно связано с возникновением и распространением хищников подотряда *Fissipedia*. Действительно, уже в позднем эоцене появляются собачьи, виверовые и кошачьи, а с начала олигоцена и куны, конкуренцию с которыми архаические креодонты, безусловно, не могли выдержать. Впол-

не понятно поэтому, что к концу эоцена заметно сократилось число родов креодонтов и в олигоцене продолжали существовать лишь немногочисленные представители Nyaeodontidae и Tshelkariidae (Пивто, 1962; Громова, 1962). Нет сомнения, что одной из тех особенностей, которые ограничивали в развитии креодонтов и ставили их в невыгодное положение в отношении к фиссипедиям, было явно инадаптивное у них строение зубного аппарата. Речь идет о невыгодном расположении плотоядных зубов

$\left(\frac{M^1}{M_2} \text{ или } \frac{M^2}{M_3} \right)$ креодонтов: близость их к заднему концу челю-

стей не могла не препятствовать такому значительному увеличению их в длину, какое наблюдается у наиболее прогрессивных групп фиссипедий — фелид и гиенид. У фиссипедий, как известно, позади плотоядных $\frac{P^4}{M^1}$, после полного или почти полного

вытеснения $\frac{M^1 - M^3}{M_2 - M_3}$, освобождается пространство, допускающее

значительное удлинение плотоядных зубов, представляющих у них высокоэффективный разрезающий аппарат.

Вполне естественно, что инадаптивный режущий аппарат развился у хищников раньше, чем адаптивный: при возникновении хищников M^2 и M_3 по своему положению на задних концах зубных рядов должны были в первую очередь взять на себя функцию разрезания. Этот путь выработки плотоядных зубов, безусловно, был легче осуществим и требовал меньше времени, чем постепенная редукция и вытеснение заднекоренных зубов, замещавшихся в процессе эволюции фиссипедий лезвиеобразно утоняющимися и вытягивающимися в длину P^4 и M_1 . По-видимому, хищники (скорее всего, ранние формы *Miacidae*), у которых P^4 и M_1 стали приобретать функции резания, открыли перспективу успешного развития фиссипедий, которые впоследствии вытеснили креодонтов и разделились на многочисленные ветви.

Однако преимущества фиссипедий перед креодонтами не ограничиваются адаптивностью строения плотоядного аппарата.

Последние резко уступали первым в уровне организации центральной нервной системы. Известен ряд эндокраниальных отливов креодонтов, свидетельствующих об исключительной примитивности их головного мозга (Пивто, 1962, стр. 808—810). У *Arctosyon* полностью обнажены средний мозг и мозжечок, а незначительной величины полушария большого мозга несут лишь одну продольную борозду. Другим креодонтам, в частности, *Synhyaenodon* и *Pterodon*, также свойственно серийное расположение основных элементов головного мозга, частичное обнажение среднего, весьма слабая бороздчатость переднего и прочие архаические признаки. Древние же фиссипедии (миациды), хотя и сохраняют многие примитивные особенности предков, все же обладают уже головным мозгом настоящих хищников. Средний мозг у них полностью перекрыт полушариями большого мозга и мозжечком, обонятельная борозда занимает низкое положение, грушевидные доли относительно слабо выражены, обонятельные луковицы сильно развиты (там же, стр. 811, рис. 192).

Таким образом, совершенно очевидно, что даже древнейшие фиссипедии, являвшиеся современниками гиенодонтид, стояли на гораздо более высоком уровне развития центральной нервной системы, чем эти креодонты. Надо полагать, что адаптивное развитие зубного аппарата было сопряжено у фиссипедий с прогрессивной эволюцией головного мозга, вероятно, в значительной мере способствовавшей их широкой экспансии и вытеснению ими креодонтов.

Другими случаями вымирания хищников, представляющими, по нашему мнению, общий интерес, являются исчезновение на грани раннего и среднего миоцена *Amphicyoninae* и среднего и позднего миоцена *Hemicyoninae*.

Амфиционины (*Amphicyoninae*) — архаическая группа канид, имевших широкое распространение в Северной Америке и Евразии в течение позднего олигоцена и раннего миоцена. В среднем олигоцене группа испытала резкий упадок, но ее последние представители все же просуществовали в Сиваликах до среднего плиоцена.

Что же касается хемиционин (*Hemicyoninae*), принадлежащих к семейству *Ursidae*, то временем их расцвета следует считать средний миоцен, когда территорию Евразии населяло множество видов *Hemicyon* и близких к нему форм. В позднем миоцене и плиоцене хемиционины реже стали встречаться, хотя несколько реликтовых форм этого подсемейства сохранилось в Северной и Южной Америке, а также в Азии до плейстоцена.

Упадок и угасание обеих этих групп хищников совпадает в той или иной мере с появлением и широким расселением крупных кошек рода *Felis*, махаиродов и гиен. Такое совпадение отмеченных событий в истории хищников, конечно, нельзя считать случайным.

Амфиционы и хемиционы были стопоходящими или полупальцеходящими хищниками, заметно уступавшими в быстроте передвижения новейшим фелидам и гиенам. Как указывает Гинзбург (1961, стр. 17), амфиционы и хемиционы должны были охотиться на более или менее крупных зверей и питаться, подобно гиенам, падалью. Следовательно, кошки и древние гиениды были их прямыми и весьма грозными конкурентами. Они, безусловно, должны были быть лучшими охотниками и более ловкими выскивателями падали, чем амфиционы и хемиционы. Поэтому прав Гинзбург, придающий решающее значение этому преимуществу фелид и гиенид перед амфиционами и хемиционами, связанному с развитием у первых пальцехождения и сохранением у вторых стопохождения или полупальцехождения.

Важное значение пальцехождения для хищников подтверждается, по Гинзбургу, и тем, что стопоходящие урсиды с преобладающей хищнической тенденцией, которым приходилось конкурировать с пальцеходящими хищниками, либо вымерли, либо «переселились» в высокогорье или северные края. В условиях теплого или умеренного климата и низменностей ныне обитают только пальцеходящие хищники.

Развитием дигитиградии объясняет этот автор также победу махаиродусов над сансаносмилусами (*Sansanosmilus*), у которых сохранилось полупальцехождение. Примечательно также, что среди современников хемициона намного пережил его, несмотря на стопохождение, *Ursavus*, которому благодаря всеядному образу жизни удалось избежать конкуренции с гиенидами и фелидами.

Нет сомнения, что возникновение дигитиградии было важным событием в истории хищников и, по-видимому, те из них, которым раньше, чем другим, удавалось выработать пальцехождение (близкое и плотное прилегание друг к другу пальцев, резкое укорочение первого пальца, захождение проксимальной суставной площадки первых фаланг на плантарную поверхность и на связочные бугры и др.), становились хозяевами положения. Относительно позднее возникновение в процессе эволюции хищников пальцехождения заставляет думать, что здесь имеется некоторая аналогия с инадаптивным и адаптивным способами развития. Развитие пальцехождения, требовавшего глубокой перестройки не только стопы и плюсны, но и всей конечности, происходило сравнительно медленно, и его значение для этого отряда в целом стало проявляться на относительно поздних этапах эволюции Carnivora. Впоследствии, однако, дигитиградия оказалась настолько важной для хищников, что обладатели этой особенности быстро вытеснили стопоходящих и завоевали господствующее положение среди карнивор.

Наконец, обращают на себя внимание некоторые архаические особенности головного мозга амфиционов (Пивто, 1962, стр. 814). Это — значительная обнаженность мозжечка, менее сложная, чем у поздних канид, бороздчатость коры больших полушарий и сравнительная узость его фронтальной области. Очевидно, мы имеем дело с примитивными признаками головного мозга древних канид, свидетельствующими об относительно низком уровне организации амфиционов, и хотя строение головного мозга миоценовых фелид и гиенид нам неизвестно, едва ли следует сомневаться в том, что они стояли в этом отношении выше амфиционов и хемиционов. Угасание этих последних, по-видимому, могло быть ускорено тем, что их конкуренты были не только лучше адаптированы к охоте и поиску пищи, но и обладали более высокой организацией в целом.

В заключение находим небезынтересным коснуться вкратце истории исчезновения пещерных медведей (*Ursus spelaeus* Rosen). Вопрос о вымирании пещерных медведей, широко распространенных в Европе во второй половине ресса и в последнюю межледниковую эпоху, представляет исключительный интерес, так как огромные скопления ископаемых остатков этих живот-

ных в пещерах юга Франции, Швейцарии, Германии, Штирии, Кавказа и других мест наводит на мысль о том, что в их исчезновении немаловажную роль могли сыграть явления массовой гибели. Однако характер и причины этих явлений заслуживают внимательного рассмотрения.

Принадлежа к группе бурых медведей (Г. Тениус, 1959, стр. 81), *U. spelaeus* отличается от типичных представителей этой группы очень крупными размерами, выпуклостью лба, почти полной редукцией передних премоляров, увеличением бугорчатых зубов, укороченностью задних конечностей и некоторыми другими особенностями черепа и костей конечностей. Особого внимания заслуживают, на наш взгляд, указываемые М. Фриан (1959, стр. 27—32) признаки зубов и нижней челюсти пещерного медведя. Относительно мелкая у него *fossa masseterica* свидетельствует, согласно данным этого автора, о соответственно слабо развитом у него *m. masseter*. В то же время у *U. spelaeus* гораздо резче, чем у *U. arctos*, выражены следы прикрепления на внутренней поверхности челюсти *m. pterygoideus lateralis*, что указывает на большую у него мощность этой мышцы. Все это связано, по всей вероятности, с большей способностью пещерного медведя производить боковые, перетирающие движения челюсти, о чем свидетельствует также характер височно-челюстного сочленения (сустав менее вытянут в поперечном направлении и в большей степени допускает боковые смещения) и, как правило, наблюдаемое у него горизонтальное истирание зубов. Нет сомнения, что пещерный медведь был лучше приспособлен к питанию растительной пищей, чем бурый. Он был несомненно всеядным и менее хищным. Об этом писал, между прочим, еще Абель (1931, стр. 743), по мнению которого зубы у пещерного медведя представляют далеко зашедшее приспособление к растительной пище.

Широкое расселение пещерных медведей (от юга Англии до Алжира на юге и Кавказа на востоке) и их проникновение в высокогорные районы (до 2450 м высоты) свидетельствует, как нам кажется, об относительно высокой приспособляемости этих животных. Почти всюду сосуществовали с ними также их близкие сородичи — бурые медведи. Однако, как правило, ископаемые остатки бурого медведя сравнительно очень редки в слоях,

содержащих остатки пещерного медведя. Господство бурого медведя намечается только после полного исчезновения пещерного. Такая картина наблюдается, в частности, на Кавказе, во Франции (Пивто, 1961, стр. 726) и, по-видимому, в других местах.

Одна из характерных черт пещерных медведей — частая встречаемость у них различных заболеваний зубов и костей конечностей. Как показано в одной из новейших сводок, посвященной патологии пещерного медведя (Л. Паль, 1959, стр. 5—44), многие заболевания, распространенные у этих животных, должны были быть смертельны для пораженных ими индивидуумов. Частота и поразительное разнообразие наблюдаемых у пещерного медведя патологических изменений костей (остеопорозы, полиартриты, гиперостозы, остеомелиты, спондилозы, псевдоартрозы и др.), безусловно, отражают крайнюю подверженность его различным заболеваниям, этиология которых в подавляющем большинстве случаев остается невыясненной. По мнению Паля (там же, стр. 44), разрушение костной ткани у пещерного медведя может быть вызвано раком кости, паразитическими грибами или какими-нибудь инфекционными заболеваниями. Автор воздерживается от более определенных высказываний о причинах патологических изменений у пещерных медведей.

Абель, считавший главной причиной вымирания пещерных медведей их дегенерацию, как раз в болезнях, а также в уменьшении размеров их тела усматривал признаки процесса вырождения (Абель, 1931, стр. 729—731). Примечательно, что еще одним важным критерием вырождения этому автору представляется интенсивная изменчивость признаков, характеризующая пещерных медведей (там же, стр. 730). При обострении борьбы за существование, вызванном вюрмским похолоданием, для пещерных медведей наступила, по Абелью, катастрофа, так как дегенерировавшие и разнеженные в последний теплый период потомки этих медведей не могли уже приспособиться к изменившимся условиям среды обитания. Близок по своим взглядам к Абелью М. Маринелли (1931, стр. 424), усматривающий в дегенерации пещерных медведей причину их повышенной изменчивости.

Ни Абель, ни Маринелли не приводят, однако, веских доводов в пользу дегенерации пещерного медведя. Расположение этих животных к различным заболеваниям может быть в известной мере кажущимся, так как в пещерах, надо думать, чаще погибали слабые, больные или очень старые экземпляры (в доступных мне коллекциях из Западной Грузии наблюдалось если не преобладание, то во всяком случае весьма значительное количество старых особей). Однако, если бы оно даже не было преувеличенным, едва ли следует усматривать в возросшей заболеваемости признаки вырождения: распространение тех или иных заболеваний обусловлено не столько внутренними, сколько внешними факторами (эпизоотии и пр.). Изменчивость также не может быть принята за критерий дегенерации. Повышенная изменчивость свойственна и современным бурым медведям (Куртен, 1955, стр. 46), но едва ли кому-либо придет в голову мысль о вырождении этих животных. Что же касается якобы уменьшения размеров тела позднейших представителей *U. spelaeus*, то и оно не может быть признано доказанным. Куртен (там же, стр. 23) убедительно показал, что среди микситцских медведей почти «карликовые» особи — самки, а крупные — самцы, и следовательно, присутствие мелких экземпляров здесь объясняется половым диморфизмом. Впрочем, измельчание само по себе, если оно и имело место, не обязательно должно было вести к вымиранию, хотя причины его могли быть в то же время и причинами исчезновения.

Мы не видим у пещерного медведя серьезных врагов. Среди крупных хищников, казалось бы, только пещерный лев мог быть заслуживающим внимания противником, но его поединки с медведем имели, вероятно, случайный характер (трудно допустить, чтобы пещерный лев систематически охотился на медведя). Более опасным врагом был для него, по-видимому, позднепалеолитический человек, и можно было бы предположить, что он играл важную роль в истреблении пещерных медведей. Однако такому допущению несколько противоречит то, что, судя по имеющимся у нас данным, у первобытного человека не должно было быть недостатка в более доступной и пригодной для пищи добыче (зубры, туры, антилопы, лошади и пр.). Впрочем, то, что человек сравнительно редко охотился на медведя, пожалуй,

явствует из незначительного процента остатков пещерного медведя среди кухонных отходов палеолитического человека в большинстве известных нам стоянок.

Нам кажется, трудно не усмотреть некоторую связь между исчезновением пещерных медведей и явным учащением в конце среднего плейстоцена случаев их массовой гибели. То, что мы действительно имеем дело с массовой гибелью, а не с накоплением разновременных умерших особей, явствует, по нашему мнению, из нагромождения огромного числа скелетов, принадлежащих к онтогенетически разновозрастным индивидуумам, и из одинаковой сохранности костей. Впрочем, следует оговориться, что под массовой гибелью мы не подразумеваем обязательно строго одновременную или мгновенную гибель животных. Пещерные медведи могли гибнуть в течение спячки или, скорее, в период, который непосредственно следовал за зимней спячкой.

Чем могли быть вызваны эти случаи массовой гибели? Их причина заключалась, быть может, в упомянутой повышенной заболеваемости этих животных. Правда, мы далеки от мысли, что различные экзостозы и прочие заболевания могли быть, как думал Зергель (1912, стр. 161), главной причиной вымирания пещерных медведей, но периодические вспышки эпизоотий, судя по их подверженности различным заболеваниям, могли иметь место среди этих медведей, способствуя их массовой гибели. Подверженность же их эпизоотиям, возможно, была обусловлена «нездоровыми» условиями пещер (пребывание в сырой пещере в течение почти половины жизни!). Кроме того, близкое родственное разведение, отмечаемое Абелем (1931, стр. 730), вероятно, действительно имело место в популяциях пещерных медведей и, должно быть, тоже подрывало их жизнеспособность. Наконец, в качестве фактора, обуславливавшего понижение жизнеспособности и превращение пещерных медведей в относительно легко уязвимых для болезнетворных микробов животных, можно назвать, нам кажется, ослабление естественного отбора, вызванное отсутствием у них серьезных врагов, а до среднего плейстоцена — и опасных конкурентов.

Распространение среди пещерных медведей явлений предполагаемой массовой гибели не могло не вызвать разрежения популяций и не снизить сопротивляемости этих животных возмож-

ному ухудшению условий существования (сокращение лесных массивов вследствие юрмского похолодания, пожаров и пр.).

Однако основную причину вымирания пещерных медведей мы видим в другом. Как явствует из приведенных в настоящем обзоре данных об их наибольшей среди медведей склонности к фитофагии, этот способ питания вызвал некоторые существенные изменения в строении нижней челюсти и зубов этих животных. Прежде всего, это — увеличение бугорчатости и размеров моляров, редукция премоляров, сокращение в ширину сустава нижней челюсти и усиление жевательных мускулов. Надо заметить, однако, что эти изменения недостаточно совершенны у пещерного медведя и носят явно инадаптивный (по В. О. Ковалевскому) характер. Нам хорошо известно, например, что в различных филогенетических ветвях свинообразных усовершенствование в развитии всеядно-растительноядного озубления выражалось не в редукции премоляров, а в преобразовании их в более или менее бугорчатые, моляроподобные зубы, используемые для перетирания и разжевывания пищи. У пещерных же медведей процесс редукции премоляров зашел настолько далеко, что вовлечение этих зубов в перетирающую работу зубного аппарата в целом стало уже почти невозможно. Наметившееся же у них удлинение моляров, особенно третьего моляра верхней челюсти, не могло получить дальнейшего развития, так как оно ограничивается положением этих зубов в челюсти. С этим несовершенством строения коренных зубов, возможно, и связано явное преобладание у пещерных медведей заболеваний зубов (альвеоларно-зубной артрит и пр.), преимущественно первого и второго моляров (Паль, 1959, стр. 7—22). Нельзя признать также совершенной адаптацию сустава нижней челюсти пещерных медведей к более или менее развитой фитофагии: правда, этот сустав у них был менее вытянут в поперечном направлении, чем у бурых и прочих медведей, но он значительно ограничивал все же боковые движения нижней челюсти. В то же время такое строение сустава, возможно, и не обеспечивало достаточной прочности сочленения: при резких боковых движениях оно могло приводить к вывихам. Таким образом, относительно быстрая эволюция пещерного медведя в направлении приспособления к растительноядности носит явно инадаптивный характер. Все это создавало не-

благоприятную для пещерного медведя обстановку, которая, должно быть, обострилась после проникновения в конце среднего плейстоцена в Европу бурых медведей, по всей вероятности, пришельцев из Азии (Пивто, 1961, стр. 725).

Менее специализированные, чем пещерные медведи, но экологически довольно близкие к ним, бурые медведи были безусловно выносливее них. Конкуренция между обеими группами этих животных, которая неизбежно должна была последовать за расселением в Передней Азии и Европе бурых медведей, и решила в конце концов судьбу *U. spelaeus*. Иначе трудно истолковать такие факты из палеонтологической истории этих групп животных, как относительная недолговечность их существования, а затем полное замещение пещерных медведей бурыми медведями (в стоянках конца палеолита и мезолита бурый медведь занимает, по-видимому, то же место, какое занимал до этого пещерный медведь).

Хоботные

Хоботные также составляют одну из тех групп млекопитающих, которые в третичное время имели широчайшее распространение. В силу крайней изменчивости признаков ископаемых хоботных, их исследование сталкивается с большими трудностями. Вероятно, этим объясняется явно неудовлетворительное, несмотря на обилие ископаемых остатков, состояние изученности хоботных. Запутана систематика этих животных и недостаточно освещена их палеонтологическая история. Едва ли нам удастся поэтому восстановить в деталях процесс исчезновения многочисленных форм хоботных неогена. Ограничиваясь рассмотрением общих черт эволюции этих млекопитающих, постараемся особо выделить те немногие линии развития, которые более или менее отчетливо прослеживаются в их филогенетической истории.

В группу хоботных (отряд Proboscidea) обычно включают три подотряда: Moeritherioidea, Elephantoidea и Deinotherioidea. Однако отношение весьма своеобразных меритериев, известных только из верхнего эоцена Египта (Фаюм), к хоботным недостаточно ясно, и не без основания выделяют их некоторые исследо-

ватели в особый отряд *Moeritheria* (Деранийагала, 1955). Мы здесь коснемся лишь основных черт эволюции элѳантоидей и дейнотериев.

Среди элѳантоидей различают две большие группы. Первую, более древнюю из них, составляют мастодонты (семейства *Gomphotheriidae* и *Mastodontidae*), вторую — слоны (семейство *Elephantidae*).

Мастодонты впервые встречаются в верхнем эоцене или нижнем олигоцене Египта. Эти древнейшие формы относятся к родам *Phiomia* и *Palaeomastodon*. Первый из них был уже значительно специализирован, обладая такими характерными для хоботных признаками, как увеличенный в высоту, за счет развития воздушных полостей, череп, редукция всех резцов, кроме бивней, заметно отодвинутое назад и вверх носовое отверстие и др. По-видимому, от фиомии произошли все позднейшие мастодонты и, в первую очередь, ранние бугорчато-зубые гомфотерии.

Дальнейшая эволюция мастодонтов шла, главным образом, в двух направлениях: в одной линии зубы оставались бугорчатыми и их изменение шло по пути увеличения числа бугорков и высоты коронки, развития цемента, сокращения числа одновременно функционирующих зубов и т. д.; в другой, ведущей к слонам, зубы постепенно становились гребенчатыми, затем пластинчатыми, а увеличение высоты черепа, отодвигание назад и вверх носового отверстия, увеличение бивней, возникновение цемента и т. п. достигли своей кульминации.

Среди бугорчато-зубых гомфотерид различают трехгребенчатых, четырехгребенчатых и пятигребенчатых (Вофре, 1958), при этом первые две делятся в свою очередь на длиннорылых и короткорылых.

Такую классификацию бугорчато-зубых мастодонтов нельзя считать удовлетворительной, так как изменения в строении зубов, положенные в ее основу, нередко имеют явно конвергентный характер. Тем не менее мы вынуждены придерживаться этой схемы классификации: только она позволяет охватить в той или иной мере всё многообразие форм, характеризующее элѳантоидей.

Трехгребенчатые длиннорылые формы составляют наиболее характерную группу мастодонтов. К ней относятся упомяну-

тые уже палеомастодонт и фиомия из палеогена Северной Африки, весьма богатый видами Gomphotherium и другие.

У гомфотерия немало общих с фиомией черт (невысокий череп, строение и соотношение величин верхних и нижних бивней и др.), но в целом это — значительно эволюировавшая по сравнению с раннеолигоценовым фаюмским родом форма. Достаточно отметить, что у нее, в отличие от фиомий, одновременно функционируют только один или два задних моляра, а в целом зубы имеют значительно более сложное строение и более высокую коронку (конечно, имеются существенные отличия и в строении черепа). Поэтому гомфотерия можно рассматривать лишь в качестве отдаленного потомка фиомий. И это вполне естественно, так как их разделяет значительный промежуток времени, целая геологическая эпоха: от нижнего олигоцена до нижнего миоцена.

Пожалуй, еще больше отличается от олигоценовых форм другой представитель длиннорылых гомфотериев, также известный с начала миоцена. Мы имеем в виду серридинтуса (*Serridentinus*), характеризующегося сочетанием примитивных признаков зубов с более совершенным, чем у гомфотерия, строением черепа.

Оба раннемиоценовых рода, гомфотерий и серридинтус, просуществовали до среднего плиоцена включительно. При этом первый из них уже в раннем миоцене распространился почти по всему Старому Свету. Его раннемиоценовые виды известны из Африки, Азии и Европы. В среднем и верхнем миоцене гомфотерий достиг максимума распространения. К этому времени относится проникновение гомфотерия в Северную Америку, где к началу плиоцена отщепились от него такие aberrantные формы, как *Megabelodon*, *Genomastodon*, *Tatabelodon* и, возможно, *Eubelodon* и *Gnathabelodon*. По-видимому, от гомфотерия произошел также *Choerolophodon*, распространившийся в позднем миоцене на территории Евразии.

В начале плиоцена гомфотерии заметно сократились в числе и, по-видимому, к середине эпохи полностью вымерли в Европе. На территории Азии и Северной Америки они сохранились до среднего плиоцена.

Ознакомление с позднейшими представителями Gomphotherium (Осборн, 1936; Вофре, 1958, стр. 213—214) убеждает нас в том, что этот род в процессе эволюции не испытывал существенного усовершенствования зубного аппарата: коренные оставались в общем низкокоронковыми, состоящими из изолированных сосцевидных бугорков. Несколько увеличивалось лишь число бугорков, а у наиболее отклонившихся форм возникал также слой цемента.

В линии Serridentinus (Фрик, 1926) мы наблюдаем такую же, если не большую, консервативность в строении коренных зубов. Действительно, сравнение раннемиоценового *S. inopinatus* Boriss. et Bel. с плиоценовым *S. productus* (Cope) показывает, что у обоих коренные брахиодонты и бесцементны, и состоят из многочисленных бугорков, расположенных в ряды (Беляева и Алексеева, 1962).

Как и гомфотерии, серридентинусы пользуются широким распространением уже в самом начале миоцена. Однако в Европе они, по-видимому, вымерли в среднем миоцене и только в Азии просуществовали до середины плиоцена. В Северную Америку этот род проник, вероятно, тогда же, когда и гомфотерий (средний миоцен), хотя его представители встречаются начиная с позднего миоцена. Здесь серридентинусы испытали повторную радиацию: в раннем плиоцене Северной Америки возник ряд aberrantных форм, среди которых одна (*Serbelodon*) несомненно дожила до конца плиоценовой эпохи.

Короткорылые трехгребенчатые мастодонты образуют, по Вофре (1958), довольно гомогенную группу, составляющую подсемейство стегомастодонтиин (*Stegomastodontinae*). Появившись в позднем плиоцене Аризоны, Техаса и Небраски, они быстро проникли в Южную Америку. В обеих этих областях стегомастодонты дожили до конца плейстоцена. Это — своеобразные короткорылые мастодонты, лишенные нижних бивней. Коренные у них мало отличаются по строению от тех же зубов гомфотериев и не испытывают существенных изменений на протяжении всего времени существования группы.

Трехбугорчатые зиголофодонтные мастодонты обычно относятся к двум подсемействам: *Zyglorhodontinae* и *Mastodontinae*. Первое из них, представленное родом *Zyglorhodon*, известно

в Евразии начиная с раннего миоцена. Оно просуществовало в этой области до среднего плиоцена. Собственно мастодонты (род *Mastodon*) встречаются только на территории Северной Америки, где они жили в течение довольно значительного времени: от среднего миоцена до среднего плиоцена.

Для зиголофодонтных мастодонтов характерно наличие низкоронковых гребенчатых зубов с широкими долинками, разделенными гребнями. Цемент отсутствует или очень слабо развит. В процессе эволюции группы зубы не испытывают скольконибудь существенных изменений в строении: заметна лишь постепенная редукция срединного желоба, разделяющего у бунодонтных форм наружную и внутреннюю части бугорчатых гребней.

К большой группе тетралофодонтных мастодонтов, у которых предпоследние коренные несут четыре гребня, Вофре относит длиннорылых *Tetralophodon* и *Platybelodon* и короткорылых ананкусов (*Anapcus*). Среди них наибольший интерес представляют для нас платибелодонты.

Эта группа своеобразно специализированных мастодонтов нам известна главным образом из среднего миоцена Азии. Коренные зубы у платибелодона низкие, бугорчатые, лишенные цемента. Симфизарный отдел нижней челюсти длинный, сильно расширен спереди и имеет ложко-или лопатообразную форму. Нижние бивни плоские и широкие, тесно прилегающие друг к другу. В отличие от тех же бивней других хоботных, они образованы дентиновыми стержнями, соединенными цементом.

История происхождения платибелодонтов неясна, а их существование в Азии было относительно недолговечным. Появившись в геологической летописи приблизительно в середине среднего миоцена, они дожили здесь, по-видимому, до начала позднего миоцена. Однако, если учесть, что среднеплиоценовый *Torynobelodon* из Небраски тесно связан с платибелодонтами (Симпсон принимает его за подрод *Platybelodon*), то станет ясной неполнота имеющихся у нас сведений о платибелодонтах. Эти мастодонты, возможно, проникли в Северную Америку еще в среднем миоцене и просуществовали там дольше, чем в Азии.

Лопатообразная симфизарная часть нижней челюсти платибелодонтов явно свидетельствует о рано достигнутой своеобразной специализации этих животных, несомненно связанной с

жизнью во влажной обстановке и питанием какой-то особой болотной растительностью и, возможно, мелкими беспозвоночными, содержащимися в иле прибрежных участков водоемов.

Ананкусы, имеющие укороченную симфизарную область нижней челюсти, отличались также тем, что бивни у них, как и у упомянутых американских стегомастодонтов, были полностью редуцированы. Самые древние представители этой своеобразно специализированной группы мастодонтов нам известны с раннего миоцена Северной Африки. В позднем миоцене ананкусы распространились на территории Азии и, возможно, Европы. В Северную Америку они проникли в плиоцене. Наиболее распространенный в Старом Свете род *Anapcus* оказался в то же время и самым долговечным представителем группы, однако, несмотря на такие признаки специализации, как сильная укороченность симфизарного отдела и полная редукция нижних бивней, очень крупные размеры и др., этот род сохранил до конца своего существования (поздний плиоцен или ранний плейстоцен Африки) весьма архаическое строение зубов: низкие и почти бесцементные коренные, состоящие из обособленных сосцевидных бугорков.

Что же касается появившейся в позднем миоцене линии тетраллофодонов (род *Tetralophodon*), то свойственные его представителям низкокоронковые, бесцементные или со слабо развитым цементом зубы, состоящие из относительно немногочисленных бугорков, сохраняются до конца ее существования. Тетраллофодон — обычный член гиппарионовой фауны и максимум его развития совпадает во времени с расцветом этой фауны (поздний миоцен—ранний плиоцен). Однако в Евразии и Африке он вымирает, по-видимому, раньше гиппарионов (уже в среднем плиоцене) и лишь в Северной Америке сохраняется до плейстоцена.

Существует еще небольшая группа мастодонтов, объединяемая Вофре под названием пенталлофодонтовых мастодонтов. В эту группу он включает роды *Pentalophodon* и *Stegolophodon*, характеризующиеся присутствием на предпоследних коренных пяти пластин. Впрочем, систематическое положение этих родов не вполне ясно и, быть может, прав Симпсон (1945), по мнению которого первый из них генетически связан с *Anapcus*, а второй должен быть отнесен к элефантоидеям. Так или иначе стеголо-

фодоны, получившие широкое распространение в плиоцене Евразии, действительно близки к слонам и, по-видимому, не без основания рассматриваются в качестве их возможных предков. Коренные зубы у этих форм нередко достигают средней высоты, а довольно многочисленные бугорки, составляющие поперечные гребни, настолько тесно примыкают друг к другу, что по существу превращаются уже в пластины, свойственные элѐфантидам. Кроме того, в отличие от зиголофодонных мастодонтов, у них заметно сокращается ширина разделяющих гребни долин, которые частично заполняются цементом.

Обращаясь к элѐфантидам, мы должны заметить, что это семейство хоботных, дожившее до настоящего времени, одно из немногих среди млекопитающих, расцвет которых падает на конец неогена и раннечетвертичное время. В течение плейстоцена возникли не только новые виды, но и роды слонов, такие как *Protelephas*, *Archidiskodon*, *Palaeoloxodon*, *Phanagoroloxodon*, *Hypselephas*, *Platelephas*, *Mammuthus* и другие. Такому расцвету элѐфантид безусловно способствовало гораздо более совершенное, чем у мастодонтов, строение зубного аппарата: развитие высококоронковых, пластинчатых коренных с толстым слоем цемента, целиком заполняющим долины и покрывающим боковые стенки зубов.

Наконец, касаясь дейнотериев, мы ограничимся лишь упоминанием простого гребенчатого строения их низкокоронковых коренных, удерживающегося на протяжении всей истории существования подотряда, от раннего миоцена до раннего плейстоцена. Напоминая по строению коренных зубов тапиров (Кювье называл дейнотериев, которые ему были известны только по изолированным зубам, гигантскими тапирами), они явно приближались к ним по способу питания, образуя группу, по-видимому, типичных обитателей влажных лесов.

Приведенный краткий обзор основных групп ископаемых хоботных показывает, что для подавляющего большинства из них было характерно наличие примитивных бугорчатых коренных, не обнаруживавших в процессе эволюции этих групп сколько-нибудь существенных признаков усвершенствования. Такая консервативность особенностей зубов, по-видимому, объясняется их инадаптивным строением (Давиташвили, 1948, стр. 389). Коренные, состоящие из небольшого числа более или менее обо-

собленных сосцевидных бугров у мастодонтов или широко расставленных поперечных гребней у дейнотериев, были явно ограничены в своем развитии, так как простое увеличение их высоты могло привести лишь к бесполезному, если не вредному, усложнению перетирающего аппарата. Нет сомнения, что обладатели таких зубов не могли рассчитывать на значительную экологическую экспансию. Поэтому, если судить по структуре зубов, их адаптивная радиация, несмотря на обилие и разнообразие форм, осуществлялась главным образом в пределах одной экологической области, представленной влажными лесами и заболоченными пространствами. В результате не могла не обостриться конкуренция, обуславливавшая вымирание одних и возникновение новых, часто аберрантных форм, например, платибелодона, торинобелодона и других, занимавших специальные ниши. Однако своеобразная специализация этих форм, лишенных других, более существенных преимуществ перед прочими мастодонтами, едва ли могла обеспечить им долговечность. Усложнение биотической обстановки, вызванное, должно быть, исключительно широким распространением в позднем миоцене гомфотериев и серридонтоусов, в том числе видов явно приспособленных к жизни в прибрежных заболоченных участках различных водоемов, отражалось, в первую очередь, на таких специализированных хоботных, как платибелодонты.

Инадаптивное строение зубов мастодонтов и дейнотериев, как важнейшее условие их вымирания, вероятно, должно было особенно остро проявиться при постепенном сокращении влажных стадий, происходившем в раннем плиоцене на большей части территории Евразии и Северной Америки. В то же время соответствующие изменения абиотической среды способствовали, должно быть, сравнительно быстрому развитию той единственной линии мастодонтов, в которой возникло адаптивное строение зубов. Мы имеем в виду стеголофодонтов и стегодонтов, у которых, вследствие сложных изменений структуры некогда бунодонтных зубов, образовались средней высоты пластинчатые моляры, представляющие совершенный аппарат для перетирания относительно жесткой растительной пищи. Такие формы, обладавшие существенными преимуществами перед бунодонтными и зиголофодонтными мастодонтами, могли сыграть важную роль в вытеснении этих хоботных, число которых к сред-

нему плиоцену значительно уменьшилось. Наконец, расселение древнейших слонов, испытывавших в позднем плиоцене интенсивную адаптивную радиацию, несомненно должно было служить решающим фактором вымирания не только последних мастодонтов, но и дейнотериев. Впрочем, вымирание последних представителей *Deinotherium* Африки могло быть вызвано также антропическим фактором, так как их остатки встречены здесь в среднем плейстоцене Омо, содержащем также орудия шельской и ашельской культур.

В заключение коснемся одного, на наш взгляд, достаточно демонстративного примера вымирания элфантид. Древний род *Archidiskodon*, пользовавшийся в позднем плиоцене и раннем плейстоцене исключительно широким распространением (Евразия, Африка, Северная Америка), имел относительно невысокие коренные, состоящие у его типичных представителей (*A. meridionalis* Nesti) из небольшого числа пластин (в среднем 13—14 на M_3^3) и характеризующиеся их малой частотой. Однако уже в начале плейстоцена отщепились, по-видимому, от этой первоначальной линии развития архидискодонов формы, обладавшие большим числом пластин на молярах (в среднем 16—17 на M_3^3) и более высокой коронкой, чем у южного слона (*A. meridionalis*). Эти формы, относимые чаще к роду *Mammuthus*, принадлежат к так называемому трогонтериевому слону (*M. trogontherii* Pohlig), несомненно тесно связанному экологически с южным слоном. Обладая явно более совершенным строением зубного аппарата, чем этот последний, трогонтериевый слон постепенно захватил весь ареал южного слона, обрекая его на полное вымирание. Последующая эволюция трогонтериевого слона шла в сторону усовершенствования строения зубов (значительное увеличение высоты коронки, а также частоты и числа пластин), приведшего, по-видимому, в среднем плейстоцене к возникновению мамонта (*M. primigenius* Blum.). Неудивительно, что сосуществование мамонта и трогонтериевого слона не могло долго продолжаться. Будучи прямыми конкурентами трогонтериевых слонов и безусловно лучше приспособленные к питанию травянистой и древесной растительностью, чем они, мамонты быстро вытеснили их: в позднем плейстоцене трогонтериевого слона, по-видимому, уже нет. Что же касается причин вымирания самих мамонтов, то, как убедительно пока-

зал И. Г. Пидопличко (1951, стр. 33), основной из них, вопреки распространенному мнению, было не изменение климата, а истребление и вытеснение их человеком.

Таким образом, рассмотрение некоторых общих черт историй исчезновения ископаемых хоботных приводит к выводу, что важнейшим условием их вымирания было инадаптивное строение зубного аппарата. Несомненно существенным общим условием служило также изменение в раннем плиоцене на большей части территории Евразии и Северной Америки климатических условий (уменьшение влажности и, возможно, похолодание). Однако главным фактором вымирания различных групп хоботных было усложнение их связей с органической средой и, прежде всего, конкуренция между собой. Естественно, что это прослеживается особенно на тех относительно поздних группах, о которых имеются достаточно полные сведения.

Лошадиные

Для освещения проблемы вымирания особое значение имеют, естественно, те боковые ветви лошадиных, представители которых достигали в тот или иной момент геологического прошлого расцвета и широкого распространения, а затем приходили в упадок и исчезали. К числу таких ветвей лошадиных относятся *Hyracotherium — Palaeotherium*, *Hyracotherium — Miohippus—Anchitherium*, *Hyracotherium — Miohippus—Merychippus—Hipparion* и некоторые другие. Здесь мы попытаемся использовать данные, касающиеся палеотериев и гиппарионов, как групп, наиболее богато представленных в ископаемом состоянии.

Известный французский биолог Л. Кэно высказал сомнения в том, чтобы борьба за существование могла играть важную роль в вымирании гиппарионов. Этот автор считал маловероятным возможность вытеснения гиппарионов лошадьми, так как пищи, по его мнению, должно было быть в природе достаточно как для одних, так и для других (Кэно, 1951, стр. 76). К этому высказыванию Кэно мы еще вернемся, но находим нужным уже здесь отметить упрощенное толкование автором вопроса о борьбе за существование. Кэно не учитывает того, что межвидовая борьба за существование в природе принимает обычно весьма сложные формы и не ограничивается лишь конкуренцией за

пищу. Заметим, что если бы мы руководствовались представлениями Кэно, то нам полное вымирание палеотериев в нижнем олигоцене могло бы показаться еще более трудно объяснимым, чем исчезновение гиппарионов.

Палеотерии, которые по новейшим представлениям палеонтологов, выделяются в особое семейство *Palaeotheriidae* надсемейства *Equoidea*, в среднем и верхнем эоцене имели широкое распространение в Европе и Азии. В раннем олигоцене, насколько нам известно, эти животные повсеместно вымерли. Наиболее характерные особенности палеотериев — заметно (а иногда даже довольно сильно) редуцированные боковые пальцы, низкоронковые (реже относительно высокоронковые и покрытые цементом) коренные зубы, уподобляющиеся по рисунку жевательной поверхности зубам более поздних, олигоценых представителей главного ствола лошадиных (североамериканских миогиппусов и мезогиппусов) и, по-видимому, сравнительно низко организованный головной мозг. Многочисленные представители палеотериев, относящиеся к семи родам, естественно, отличались один от другого как по степени редукции конечностей, так и по строению зубного аппарата, по размерам тела и по многим другим признакам скелета, а также, по всей вероятности, по высоте организации центральной нервной системы. Однако в общем можно все же считать, что для всей группы палеотериев были в той или иной мере характерны редукция конечностей и довольно значительная для эоценовой стадии развития лошадеобразных специализация зубов. Таким образом, нет сомнения, что эоценовые палеотерии были более специализированными (в направлении приспособления к жизни в открытых пространствах) формами, чем одновозрастные с ними североамериканские гиакотериины, представлявшие основную ветвь лошадиных, достигшую наших дней. Чем же объяснить быстрое вымирание к началу олигодена этой сравнительно сильно специализированной для своего времени группы животных? Ведь в олигоцене не было еще в Евразии близких к палеотериям, но более высоко организованных лошадиных, которые бы могли окончательно вытеснить их из занимаемых ими стаций. В данном случае не может прийти нам на помощь и гипотеза «сверхспециализации», к которой иногда

прибегают Кэно, Арамбур, Симпсон и другие, так как палеотерии, несмотря на довольно сильную в некоторых случаях редукцию боковых пальцев, ни в коей мере не могут считаться узкоспециализированными формами, в значительной степени утратившими приспособляемость к новым условиям существования.

Трудно допустить также, что ведущей причиной вымирания палеотериев были какие-нибудь резкие изменения в климате или в распределении на территории Европы и Азии суши и морей. В таких явлениях нельзя видеть причины вымирания исключительно широко распространенных животных: как отмечалось уже, геология не знает фактов всеобщего и резкого изменения климата, фактов внезапной тектонической революции всесветного масштаба и других подобных изменений условий существования на всем земном шаре.

Ясно, что вымирание палеотериев, так же как и многих других больших групп животных, можно объяснить только при учете многосложных межвидовых отношений. Мы, однако, не считаем возможным сводить межвидовые отношения к «конкуренции» в понимании Кэно. Конкуренция — это не только борьба между близкими формами за добывание пищи. Заметим, прежде всего, что в нижнем олигоцене Евразии уже существовали такие грозные враги копытных, как, например, хищник *Eulugus* (одна из древнейших форм саблезубых кошек) и многие другие. Нет сомнения, что эти хищники должны были быть особенно опасными в открытых местностях, к которым, по всей вероятности, уже сильно тяготели палеотерии, достаточно приспособленные к жизни в прогалинах и кустарниковых перелесках. Таким образом, эти прогалины в известной мере могли служить ловушками для палеотериев, которые не были еще достаточно быстрыми бегунами, чтобы спастись от хищников. Можно думать поэтому, что современные палеотериям, мелкие парнопалые *Amphimegux*, *Gelocus* и другие, довольствовавшиеся, вероятно, менее обильной, чем они, пищей, но остававшиеся по-прежнему в лесной чаще, гораздо меньше страдали от хищников.

Важным фактором вымирания палеотериев представляется нам также сравнительно низкая организация их центральной нервной системы (Дешазо, 1958, стр. 492).

К заметному упадку палеотериев, как семейства, должна была привести и конкуренция со стороны некоторых поздних гиракотерии (*Lophiotherium*, *Anchilophus*), отличавшихся безусловно более совершенным строением зубов, характеризующихся почти полной моляризацией премоляров и тенденцией к увеличению высоты коронки (Савейдж, Рассел и Луи, 1965, стр. 85).

Обострению борьбы за существование среди палеотериев должны были способствовать развите и распространение некоторых парнокопытных, относящихся, по всей вероятности, к той же экологической группе, что и палеотерии (например, некоторых олигоценых *Tragulidae*, предположительно относимых к подотряду жвачных). Возможно, что эти животные обладали уже способностью пережевывать жвачку, а также некоторыми другими особенностями, ставившими их в более выгодные, чем у палеотериев, отношения со средой.

Указанные факторы, по-видимому, могли привести к постепенному сокращению ареала распространения палеотериев и в конце концов к полному вымиранию их в раннем олигоцене.

Таким образом, из изложенного следует, что основная причина вымирания семейства палеотериев заключалась в биотических отношениях борьбы за существование.

Другой вымершей группой лошадиных, имевшей в позднем миоцене и раннем плиоцене исключительно широкое распространение, были, как известно, гиппарионы.

Гиппарионы — трехпалые лошади, относящиеся, в отличие от палеотериев, к семейству *Equidae* и представленные многочисленными видами, группирующимися в три или четыре тесно связанных между собой рода. Они были распространены по всем материкам земного шара, за исключением Австралии и Южной Америки. Довольно значительная морфологическая дифференциация гиппарионов указывает на их приспособленность к разнообразным условиям существования (болотистые низины, лесостепи, реже степи и, возможно, полупустыни и горы).

Достигнув наивысшего расцвета в позднем миоцене и раннем плиоцене, в среднем плиоцене гиппарионы постепенно стали приходить в упадок. В позднем плиоцене уже заметно сократился, по-видимому, и ареал распространения этих животных, а к концу эпохи на территории Северной Америки и Евразии

гиппарионы совершенно вымерли. В раннем плейстоцене они существовали еще некоторое время только в Африке.

Таким образом, уже самые общие сведения о палеонтологической истории гиппарионов подтверждают установленную Дарвином закономерность вымирания животных, согласно которой сначала происходит постепенное сокращение популяций и ареала распространения форм, а затем — их полное вымирание.

Коснемся возможных конкретных причин вымирания гиппарионов. Полное исчезновение гиппарионов обычно связывают с появлением в конце среднего плиоцена (Габуния, 1961) или в позднем плиоцене представителей рода *Equus*. Нет сомнения, что в окончательной экстерминации гиппарионов лошади действительно играли решающую роль. Вместе с тем имеется основание думать, что появление лошади не всюду могло быть единственной причиной вымирания гиппарионов, так как последние стали приходить в упадок еще в раннем плиоцене, по-видимому, в позднепонтическое время, а в среднем плиоцене численность их, судя по имеющимся данным, уже сильно сократилась. Так, на территории Северной Америки гиппарионы безусловно должны были испытывать конкуренцию со стороны позднемиоценовых и раннеплиоценовых плиогиппусов (*Pliohippus*) — непосредственных предков лошадей. Эти трехпалые эквиды, несомненно принадлежащие к той же экологической группе, что и гиппарионы, отличались от последних, как известно, более совершенным строением коренных зубов (слияние протокона с протолофом и другие признаки верхних и нижних коренных зубов) и почти полной или даже полной редукцией боковых пальцев. Очевидно, конкуренция с плиогиппусами и привела к исчезновению гиппарионов в Северной Америке к концу раннего плиоцена. Здесь только близкие к *Hipparion* роды *Nanhippus* и *Neohipparion* сохранились в среднем плиоцене. У этих среднеплиоценовых родов параллельно с плиогиппусами развивались некоторые эквидные особенности, позволившие им, должно быть, выдержать конкуренцию с предками лошадей. Их окончательно вытеснили распространившиеся в позднем плиоцене настоящие лошади (*Equus*). В Евразии также намечается угасание гиппарионов к началу среднего плиоцена, но

здесь они просуществовали дольше, до самого конца плиоцена, или зоплейстоцена (по стратиграфической схеме В. И. Громова и других). В свете приведенных данных о гиппарионах Северной Америки становится легко объяснимой большая продолжительность существования этих лошадиных в Старом Свете: здесь в течение раннего и, вероятно, значительной части среднего плиоцена у них не было таких, экологически близко стоящих к ним конкурентов, как плиогиппусы, а лошади, проникшие из Северной Америки в Евразию, по-видимому, во второй половине среднего плиоцена, должно быть, постепенно расселялись по обширным пространствам этого материка. Позже всего они достигли территории Африки, чем и объясняется, как нам кажется, переживание здесь гиппарионов до середины плейстоцена. Все это бесспорно указывает на тесную связь процесса исчезновения гиппарионов с экологической экспансией лошадей.

Мы не думаем, конечно, что конкуренция между лошастью и гиппарионом происходила только в направлении борьбы за добывание пищи, как полагал некогда Кэно. Не менее существенно, нам кажется, то, что появление лошади еще сильнее, чем в предыдущие века, должно было обострить отношения между гиппарионами и охотившимися за ними хищниками. Постоянная охота за лошадьми, более специализированными и высокоорганизованными, чем гиппарионы, должна была усилить хищников, сделать их более ловкими, более быстрыми и, следовательно, еще более опасными для гиппарионов. Нам кажется, что именно таким путем могли лошади способствовать окончательному истреблению гиппарионов хищниками. Наконец, не исключено, что упадок в истории гиппарионов, наметившийся в Евразии в конце раннего плиоцена, был в некоторой степени обусловлен их взаимоотношениями с теми антилопами, которые принадлежали к той же экологической области, что и *Hipparion*.

К гиппарионам, по нашему мнению, приложимы рассуждения о причинах вымирания лошадей, содержащиеся в «Проблемах эволюционной экологии» С. А. Северцова (1951, стр. 127 — 128). Этот автор считает, что вымирание лошадей в значительной мере совпадает с адаптивной радиацией полорогих, преимущество которых заключается в своеобразном строении

желудка, определившем их взаимоотношения с хищниками. Дело в том, что у жвачных в первом отделе желудка развивается огромная фауна инфузорий, количество которых измеряется килограммами. С переходом пищи во второй и третий отделы желудка, после пережевывания жвачки, перевариваются и инфузории. Таким образом, жвачные поглощают большое количество животного белка, который, естественно, делает корм более питательным и обеспечивает большую однородность питания при использовании пастбищ с разным травостоем.

О значении этого способа питания и об огромном преимуществе в борьбе за существование, которое имеют жвачные по сравнению с нежвачными парнокопытными, писал в ярких выражениях В. О. Ковалевский: «Всеядное животное принуждено собирать и разжевывать весь свой quantum пищи на пастбище, тогда как жвачущее, собственно говоря, на пастбище и не ест, но только собирает запас пищи, которую оно пережевывает позднее, во время отдыха или даже во сне. Если в течение дня или ночи есть только несколько удобных часов, в продолжение которых животные могут выходить на пастбище, не подвергаясь слишком сильно нападениям своих врагов, то в продолжение этого короткого времени жвачущее может быть успеет набрать и сложить в свой первый желудок (ransum) достаточно пищи для продолжения жизни, тогда как для всеядного животного, которое должно не только собирать, но и жевать свою пищу на пастбище, время это будет слишком коротко; всеядное или погибнет от недостатка пищи или должно будет подвергаться опасностям для того, чтобы наестся досыта» (Ковалевский, 1875, стр. 59).

Нам кажется, что значение приводимого Ковалевским сравнения может быть расширено, так как указанные им преимущества жвачных безусловно должны сказываться и на их отношениях к непарнопылым. Прав С. А. Северцов, который утверждает, что лошади по сравнению с жвачными парнопылыми находились в менее выгодном положении, так как срок пребывания в открытой обстановке (на пастбище) у них был несомненно больше. Поэтому они чаще, чем жвачные, становились добычей хищников.

Описанные взаимоотношения между непарнопылыми (в данном случае лошадьми), жвачными парнопылыми и хищниками

в раннем плиоцене могли быть выражены резче, чем в четвертичное время. В пользу этого предположения говорит исключительное богатство и разнообразие животных в раннем плиоцене, что, очевидно, ставило гиппарионов в еще более невыгодные отношения к хищникам. Кроме того, взаимоотношения между хищниками и гиппарионами должны были обостриться еще и потому, что экогенетическую экспансию последних заметно ограничивали их трехпалость и некоторые другие особенности строения организма, затруднявшие переход этих животных в новую экологическую область (полупустыни, пустыни), где, по недостатку корма, других копытных и, в частности, жвачных парнопалых было, вероятно, сравнительно мало.

Все рассмотренные взаимоотношения между гиппарионами и их конкурентами, развивавшиеся в тесной зависимости от изменений причин биотических, а также абиотических условий, привели в конце плиоцена к окончательному вымиранию этих лошадиных.

Халикотерии, бронтотерии и носорогообразные

Халикотерии (*Chalicotherioidae*) и бронтотерии (*Brontotherioidea*), как известно, — вымершие группы непарнопалых, которым принадлежала важная роль в истории формирования палеогеновых и отчасти неогеновых фаун наземных млекопитающих (рис. 19).

Наиболее характерная особенность халикотерид — наличие сжатых с боков, когтевидных последних фаланг. Зубы у них были низко- или, реже, среднекоронковые, верхние коренные — бугорчато-лунчатые, нижние — состоящие из V-образных полулуний.

Древнейшие халикотерии, выделенные Вире (1958, стр. 417) в семейство *Eomorphidae*, известны из позднего эоцена Северной Америки (род *Eomorphus*) и позднего эоцена или раннего олигоцена Азии (*Grangeria*). Другое семейство — собственно халикотериды (*Chalicotheriidae*) — берет свое начало в раннем олигоцене и существует до среднего плейстоцена. Роды этого семейства распределяются во времени следующим обра-

зом: Schizotherium — олигоцен Евразии, Oreinotherium — ранний олигоцен Северной Америки, Phyllotillon — ранний миоцен Евразии, Mогорус — ранний миоцен С. Америки, Chali-

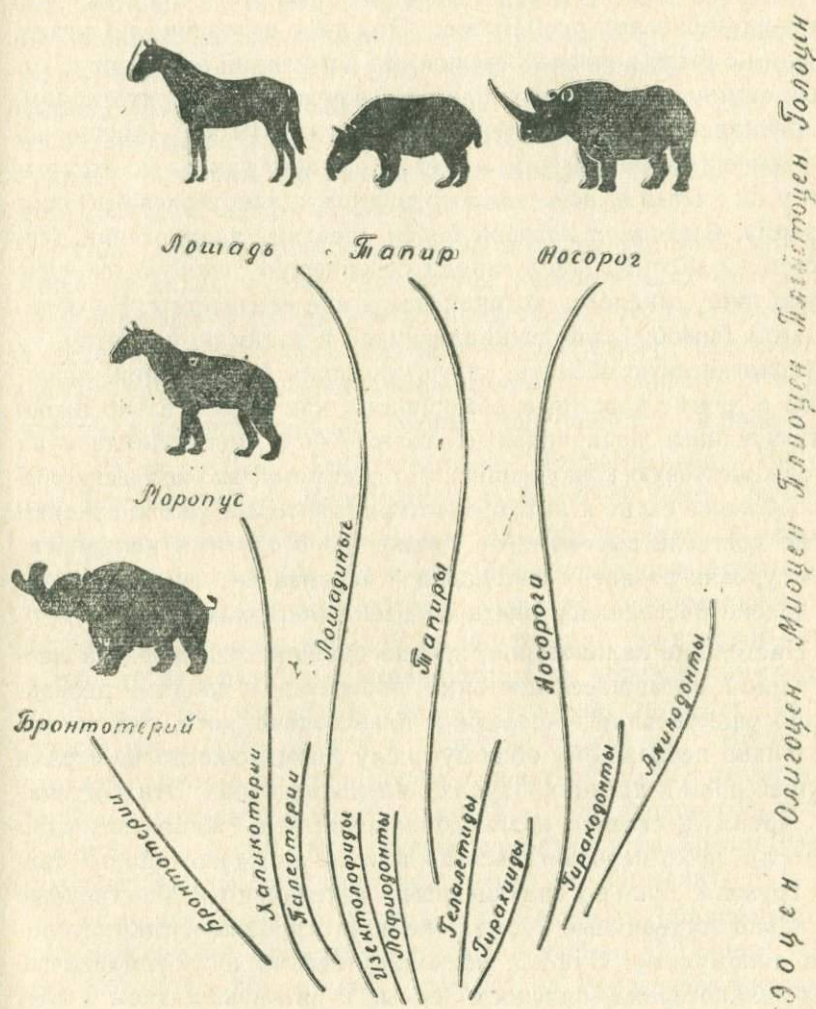


Рис. 19. Эволюция непарнопалых. По Колберту.

cotherium — средний и верхний миоцен Евразии, Ancylotherium — верхний миоцен Европы, Postschizotherium — плиоцен и ранний

плейстоцен Азии, *Surgotherium* — нижний и, возможно, средний плейстоцен Азии.

Собственно халикотерииды сначала же обнаруживают черты своеобразной специализации, свойственные относительно поздним представителям семейства. Это дает основание полагать, что они не были непосредственными потомками эоморопид, которые стояли, быть может, ближе к эоценовым бронтотериям, чем к миоценовым халикотериидам (Мэтью, 1929). Раннее исчезновение эоморопид, нам кажется, связано как раз с отсутствием у них четко выраженных признаков халикотериевой специализации, благодаря которой более поздние халикотерии (семейство *Chalicotheriidae*) заняли совершенно особую экологическую нишу, аналоги которой нам ныне неизвестны. Не обладая этой своеобразной специализацией и занимая, вероятно, ту же экологическую область, какую населяли бронтотерии, лошадиные и другие копытные, эоморопиды, как относительно низко организованные непарнопалые, должно быть, испытывали с их стороны жестокую конкуренцию. По-видимому, экологически особенно близки были к ним бронтотерии, которые уже в среднем эоцене достигли высокого, по сравнению с другими непарнопальными, уровня развития центральной нервной системы, а в позднем эоцене расселились почти по всей голарктике.

Настоящие халикотерии, приспособившиеся к жизни в лесной чаще и питавшиеся листьями, побегами и плодами деревьев, просуществовали до середины плейстоцена, хотя, судя по относительно небольшому общему числу форм, никогда не играли ведущей роли в древних фаунах млекопитающих. Эти когтепалые, преимущественно крайне брахиодонтные животные, едва ли могли легко передвигаться по топким или даже просто мягким грунтам (сильно сплюснутые латерально и заостренные дистально когтевидные копыта не адаптированы к таким условиям локомоции). Однако, поскольку весьма низкоронковые зубы халикотериид, приспособленные к питанию мягкой и сочной растительностью, указывают, несомненно, на связь с влажным лесом, в особенностях строения их конечностей мы усматриваем адаптацию к передвижению по заваленной листвой, ветками и стволами деревьев почве, а иногда у мелких форм

(Schizotherium) даже к лазанию по деревьям с невысокой и сильно разветвленной кроной (Габуня, 1964, стр. 199).

Все же, несмотря на то, что халикотерии занимали специальную нишу, их ареал, судя по имеющимся у нас данным, резко сократился к концу плиоцена и в плейстоцене ограничился только некоторыми областями Азии, что, возможно, связано с широким распространением в конце миоцена и в начале плиоцена пальцеходящих хищников (Simocyoninae, Mustelinae, Felinae). Причины же полного исчезновения халикотерид в этих областях нам пока неясны.

Обращаясь к бронотериям, мы должны заметить, что в отличие от халикотерид, эта группа непарнопалых имела свой период расцвета (средний и поздний эоцен), когда ее многочисленные представители населяли всю голарктику. В эоцене же происходит значительная дифференциация группы и обособление ряда самостоятельных ветвей (подсемейства *Lambdaotheriinae*, *Palaeosyopinae*, *Dolichorhininae*, *Telmatheriinae*, *Brontopinae*, *Embolotheriinae*, *Menodontinae* и *Brontotheriinae*). К началу олигоцена наблюдается, однако, заметный упадок в развитии этих непарнопалых, и хотя в это время некоторые формы бронотерид достигают наибольшего развития, максимального увеличения размеров и крайней специализации признаков черепа и зубного аппарата, они, по-видимому, не переживают среднего олигоцена. Все же нельзя сказать, что существование бронотерид резко прерывается в середине олигоцена (Вире, 1958, стр. 412). Если в позднем эоцене существовало 12 родов бронотерид, в раннем олигоцене их стало 8, а в среднем сохранилось 2 или 3 рода и при этом заметно сократился их ареал (среднеолигоценовые формы известны только в Монголии).

Нам представляется вполне приемлемым объяснение причин вымирания бронотерид, предлагаемое Осборном (1929, стр. 880—881). По мнению этого автора, буноселенодонтные зубы бронотериев, состоящие из двух обособленных бугорков на внутренней стороне верхнего коренного и двух полулунных гребней на наружной, являются аинадаптивными, так как из таких зубов не могут развиваться ни гипсодонтные, ни лофодонтные зубы. За отсутствием поперечных гребней, соединяющих внутренние бугорки с наружными гребнями, увеличение высоты ко-

ронки привело бы, по Осборну, к развитию изолированных столбиков и полулуний. В процессе эволюции у бронтотериев стала развиваться несовершенная гипсодонтия: увеличилась высота полулуний, а бугры оставались низкими. В результате получились наполовину гипсодонтные и наполовину брахиодонтные зубы. Такие коренные зубы у бронтотериев, естественно, не могли служить исходным типом для развития наиболее совершенного строения коренных зубов копытных, питавшихся относительно жесткой травянистой растительностью. Если добавить к этому массивность и явную инадаптивность строения конечностей, а также неуклюжесть животных в целом, станет очевидным, что бронтотериям должно было быть трудно выдерживать конкуренцию со стороны более совершенно организованных и более подвижных форм непарнопалых. В частности, различные группы носорогов, распространившиеся с позднего эоцена и раннего олигоцена по всей голарктике, были опасными конкурентами для бронтотериид, ставших на путь захвата относительно сухих стадий. Обладая лофодонтными зубами и относительно стройными конечностями, носороги, особенно экологически близкие к бронтотериям аминодонты (*Amynodontidae*) и отчасти индрикотерии (*Indricotheriidae*), могли относительно быстро вытеснить последних бронтотериид из занимаемой ими экологической области.

Халикотерии, обладавшие такими же буно-селенодонтными зубами, как и бронтотерии, просуществовали до плейстоцена только благодаря отмеченному выше своеобразию их строения, позволившему им надолго закрепить за собой специальные экологические ниши леса.

Палеобиологическая история носорогообразных сложна и запутана. Филогенетические отношения многих ее ветвей до сих пор не выяснены. Однако среди древних носорогообразных выделяется ряд относительно однородных групп, сведения о которых представляют, на наш взгляд, определенный интерес с точки зрения проблемы вымирания. Мы имеем в виду семейства *Hyracodontidae*, *Amynodontidae* и *Indricotheriidae*.

Гиеракодонты — ветвь быстро эволюционировавших носорогообразных, обладавших уже в среднем эоцене стройными конечностями, приспособленными к быстрому бегу. Не будет преувеличением, если мы скажем, что среди копытных они раньше

других выработали признаки обитателей сухих станций (кроме стройных и в значительной мере редуцированных конечностей, также относительно высокие коронки зубов). Однако, если присмотреться к их зубам и конечностям, нетрудно будет заключить, что развивались они инадаптивным путем. У них внутренний отдел верхних и нижних зубов заметно ниже наружного, в чем можно усмотреть некоторую аналогию с зубами бронто териид. Очевидно, у гиеракодонтид это связано с явным отставанием в развитии поперечных гребней от продольного (наружного): слияние передней и задней пары внутренних бугров у них далеко не так совершенно, как слияние наружных, образующих сплошную наружную стенку.

Что же касается конечностей, то далеко зашедшее у гиеракодонтид утонение боковых метаподиев и расширение среднего не сопровождалось у них изменениями в структуре ноги, способствовавшими более совершенному использованию средним пальцем запястных и предплюсневых костей, обслуживавших боковые пальцы. Примечательно, что несмотря на довольно значительную редукцию конечности в целом, у них все еще удерживался относительно крупный рудимент пятого пальца (Скот, 1941, стр. 31, рис. 8).

В этих признаках инадаптивной эволюции мы усматриваем важнейшее условие раннего исчезновения гиеракодонтид. Появившись в раннем или среднем эоцене и быстро расселившись почти по всей голарктике, в позднем эоцене и раннем олигоцене эти носорогообразные, по-видимому, испытывали расцвет. В среднем олигоцене началось угасание группы, и позднего олигодена достиг, насколько нам известно, лишь один род, сохранившийся на Кавказе (Бенара).

Естественно напрашивается мысль о связи угасания гиеракодонтид с возникновением и расселением в раннем олигоцене анхитеринн, безусловно, более совершенно приспособленных, чем гиеракодонты, к условиям относительно сухих станций. Конечно, нам могут возразить, что анхитеринны могли быть конкурентами гиеракодонтов только в Северной Америке. Остается, казалось бы, спорным вопрос об их вымирании в Азии. Однако новейшие данные свидетельствуют о присутствии анхитеринн также в Азии. Мы имеем в виду открытие более специализированной, чем североамериканские мезогиппус и миогиппус, фор-

мы анхитериин (*Kuzylkakhippus*) в среднем олигоцене Казахстана (Габуния и Беляева, 1964). Кроме того, из олигоценовых непарнокопытных Азии опасными конкурентами для гиракодонтот могли быть также *Ergylia* и другие быстро бегающие тапирообразные (*Deperetella* и другие геллалетиды), которые, в отличие от более поздних своих сородичей, явно тяготеют к открытым пространствам. Среди хищников в середине олигодена появились у гиракодонтот такие враги, как первые фиссипедии (*Fissipedia*), значительно превосходившие в высоте организации креодонтот. При этом можно думать, что на гиракодонтид могли с успехом охотиться не только относительно крупные *Cephalogale*, *Naplocyon* и другие, но и мелкие *Miacidae*.

Труднее объяснить причины вымирания аминодонтид, или, как их часто называют, болотных носорогов. Эта группа носорогообразных, имевших широкое распространение в позднем эодене и раннем олигодене (многочисленные виды аминодонтид населяли в это время территории Северной Америки, Европы и Азии), сравнительно быстро вымерла в среднем олигодене. Ни один из ее представителей не известен из позднего олигодена. Явно приспособленные к водному образу жизни, эти носороги не имели, как будто, серьезных конкурентов среди ранне- и среднеолигоденовых обитателей заболоченных пространств. Единственная группа млекопитающих того же времени, экологически близкая к аминодонтидам, — антракотерии. Однако, если судить по низкокоронковым буно-селенодонтным зубам этих животных, они не могли занимать ту же экологическую нишу, к какой принадлежали аминодонты с резко выраженными гребенчатыми зубами, обнаруживающими тенденцию к гипсодонтности. Поэтому мы склонны думать, что причина вымирания аминодонтид заключается в конкуренции не столько с антракотериями, сколько с какими-то другими носорогообразными, остатки которых из среднеолигоденовых и более древних отложений нам пока не известны. Такой группой риноцеротоидей могли быть, например, настоящие носороги из семейства *Teleoceratinae*, появившиеся, судя по доступной нам геологической летописи, в позднем олигодене. Это были средних размеров или даже крупные носороги с массивным скелетом и низко- или высококоронковыми зубами, имеющими го-

раздо более совершенное строение, чем у аминодонтов. Кроме того, узкая специализация аминодонтов, связанная, вероятно, с питанием какой-то особой болотной растительностью и ограничивающая их местообитания, делала этих животных, должно быть, более или менее доступной добычей для крупных хищников олигоценовой эпохи.

Индрикотерииды, или гигантские носороги, — почти исключительно олигоценовая группа носорогообразных, распространение которой ограничивалось азиатской и балкано-кавказской областями. Ни в Западную Европу, ни в Северную Америку гигантские носороги не проникали. Судя по редукции и удлинению дистальных концов конечностей, индрикотерииды были быстро бегающими носорогами, а гигантский рост и значительное удлинение шеи указывают на их жирафовидные адаптации. Такому предположению не противоречит, как известно, и характер их зубного аппарата и, в частности, низкокоронковость коренных зубов. По всей вероятности, это были обитатели олигоценовых галерейных лесов, питавшиеся преимущественно мягкими листьями и молодыми побегами деревьев. Мы затрудняемся назвать таких копытных, которые могли в олигоцене с ними конкурировать, а также хищных, которые были бы способны их преследовать. Нет у нас также оснований для того, чтобы допустить сокращение в конце олигоцена и в начале миоцена (самые поздние индрикотерииды относятся некоторыми исследователями к раннему миоцену) площадей, занимаемых галерейными лесами. Все же, по-видимому, к этому времени наметились некоторые изменения в растительном покрове Центральной Азии, направленные в сторону уменьшения влаголюбивого элемента. При таких условиях, естественно, могла появиться потребность в соответствующем изменении приспособительных признаков индрикотериид, и мы видим, действительно, что у позднейших из них (*Paraceratherium*) начали развиваться мезогипсодонтные зубы. Однако дальнейшая редукция конечностей, необходимая для обитателей более или менее открытых пространств и сухих мест, была затруднена у них явно инадаптивным устройством запястья и предплюсны: сильно увеличенный средний палец не мог получить у них дополнительной опоры на соответствующих костях запястья и плюсны, так как боковые пальцы, несмотря на их значительную редукцию, пол-

ностью удерживали свойственное архаическим носорогообразным соотношение с запястными и предплюсневыми костями.

Это инадаптивное устройство конечностей, наряду с огромными размерами и, вероятно, связанной с ними слабой репродуктивностью, а также, возможно, относительно низкими темпами прохореза (Габуня, 1964) могло в значительной мере обусловить угасание гигантских носорогов.

Находим небезынтересным также вопрос о вымирании эласмотериев, одной из наиболее любопытных групп настоящих носорогов, выработавших в процессе эволюции более совершенную, чем у лошадиных, гипсодонтность.

Исчезновение эласмотериев объяснить нелегко. Эти носорогообразные были вполне приспособлены к жизни в сухих саваннах и полупустынях. Их зубы были как нельзя лучше адаптированы к питанию жесткой растительностью. Весьма крупные размеры и, вероятно, толстая, как у прочих носорогов, кожа делали их трудно уязвимыми для хищников. И тем не менее настоящие эласмотерии (род *Elasmotherium*) существовали недолго (с позднего плиоцена до среднего плейстоцена), а область их распространения была относительно невелика (Восточная Европа, Средняя Азия, Китай).

Однако внимательное исследование признаков строения эласмотериев дает основание считать эту ветвь носорогов в некоторой степени инадаптивной. Жизнь в открытых пространствах требует быстрой ориентации и подвижности, связанных не только с необходимостью избегать встречи с хищниками, что не представляло, быть может, особой угрозы для эласмотериев, но и для освоения хороших пастбищ. Эндокраниальный отлив эласмотериев (Дешазо, 1958, стр. 491) свидетельствует об относительно очень низком уровне развития центральной нервной системы. У них огромные обонятельные доли были расположены перед небольшими и слабо развитыми полушариями переднего мозга. Если учесть, что другие носороги уже в миоцене достигли свойственного современным формам усложнения головного мозга или даже превзошли их в этом отношении (Эддигер, 1957), то такое исключительное положение эласмотерия может вызвать удивление.

Одно из возможных объяснений причины резкого отставания эласмотериев от других носорогов в развитии головного

мозга заключается в следующем допущении. Относительно быстрое увеличение высоты коронки давало ранним эласмотериям (возможно, род *Sinotherium*) такие громадные преимущества перед другими носорогами и прочими копытными, захватывавшими степные и полупустынные станции, что эта новая обстановка не предъявляла вначале их центральной нервной системе особых требований. Это вызвало некоторый «застой» в развитии головного мозга. Впоследствии же, когда широко распространились настоящие лошади и настоящие антилопы — вероятные конкуренты плейстоценовых эласмотериев, биотическая обстановка сильно осложнилась. В условиях этой новой обстановки низко организованных эласмотериев не могли уже выручать гипсодонтные коренные, тем более, что в целом животное оставалось массивным и неуклюжим, а его трехпалые конечности не были в достаточной мере приспособлены к быстрому передвижению.

Наконец, вполне вероятно, что последний удар был нанесен эласмотериям похолоданием, связанным с рисским оледенением.

Следует отметить, что позднейший из известных представителей эласмотериев — *Elasmotherium sibiricum* Fisher — был современником раннепалеолитического человека. Однако трудно допустить, что человек каменного века мог играть важную роль в окончательной экстерминации эласмотериев; едва ли этот огромный, толстокожий носорог мог быть обычным объектом охоты стоявшего тогда еще на весьма низкой ступени развития человека.

Архаические свинообразные

Среди многочисленных вымерших свинообразных позднего палеогена и раннего неогена наибольшее внимание привлекают к себе такие широко распространенные группы, как *Entelodontidae*, *Anthracotheriidae*, *Cainotheriidae* и *Oreodonta*. Попытаемся выяснить причины вымирания этих групп животных.

Энтелодонтиды произошли, согласно новейшим данным (Чжоу, 1960), в позднем эоцене на территории Азии, откуда они, по-видимому, в самом конце этой эпохи или в начале олигоцена проникла в Европу и Северную Америку. В состав этой

группы входят крайне специализированные свинообразные, обладающие весьма крупным и в подавляющем большинстве случаях длиннорылым черепом с большими свисающими лопастями на скуловой дуге и двумя буграми на нижней челюсти. Предкоренные зубы у них были сжатоконические, плотоядного типа, коренные—низкоронковые, бугорчатые. Довольно длинные и стройные у некоторых форм конечности имели сросшиеся лучевую и локтевую кости и значительно редуцированную малую берцовую. Кисть и стопа испытали инадаптивную редукцию (как известно, энтелодон был одной из тех ископаемых форм, на основании изучения которых В. О. Ковалевский установил закон инадаптивной и адаптивной эволюции): оставшиеся в результате редукции четырехпалой ноги два пальца не получили у них более полной опоры на костях запястья или предплюсны за счет того места, которое занимали утратившие функцию боковые пальцы.

По вопросу об образе жизни энтелодонтов существуют известные разногласия. Ковалевский (1875), впервые доказавший принадлежность энтелодонтид к свинообразным, отметил хищное устройство черепа и жевательного аппарата этих животных. Череп и зубы энтелодона, как писал Ковалевский (1875, стр. 23), указывают на всеядные привычки и пищу, которая должна была разжевываться кусающими движениями челюстей. Такого же мнения о способе питания энтелодонтид придерживались Осборн (1883), Скотт (1937) и др. Г. Винге (1942, стр. 110) шел еще дальше, полагая, что их пища должна была быть исключительно мясной.

Несколько подробнее освещает вопросы биологии энтелодонтид Маринелли (1924), усматривающий в особенностях строения черепа и зубов этих животных признаки земноводного, гиппопотамовидного образа жизни. По его мнению (Маринелли, стр. 30), зубы энтелодонтов (пильчатые, уплощенные резцы и сжатые с боков премоляры) были хорошо приспособлены для хватания и раздавливания водных сосудистых растений и их корней, что подтверждается присутствием у них мощного теменного гребня, указывающего на сильное развитие височного мускула. Однако, как справедливо отметил Б. А. Трофимов (1952, стр. 154), особенности посткраниального скелета,

бизонообразного с длинными ходулевидными конечностями, совершенно исключают гиппопотамовидный образ жизни энтелодонтов. Эти животные, согласно данным Трофимова, были наиболее сухопутными свинообразными, питавшимися довольно толстыми стеблями и корневищами растений и в большей мере, чем все другие копытные с хищническими повадками, падалью — трупами крупных травоядных, например, бронтотериев, древних носорогообразных и прочих.

Действительно, ни посткраниальный скелет, ни череп и озубление энтелодонтид не дают каких-либо указаний на земноводный образ жизни этих свинообразных. Однако в строении черепа и зубного аппарата энтелодонтов трудно усмотреть также признаки приспособления к более или менее жесткой растительной пище. Этому противоречат как крайняя низкокоронковость моляров, так и относительно слабое развитие у них жевательного мускула, на что указывает, между прочим, соответственно слабо выраженная в нижней челюсти энтелодонтов ямка для прикрепления *m. masseter*. Трудно допустить поэтому, чтобы они могли питаться, как думает Трофимов, и корневищами растений. Следовательно, выход энтелодонтид в относительно сухие и открытые пространства, о чем свидетельствуют удлинение и значительная, хотя и инадаптивная, редукция их конечностей, должен был быть связан с приспособлением к какой-то специфической, а не любой (в том числе жесткой, поскольку речь идет об открытых местностях) растительной пище. Невозможно выяснить, какая это могла быть пища, но не исключена вероятность, что ее составляли преимущественно плоды каких-то растений. В то же время часть их рациона составляли также, вероятно, трупы различных млекопитающих и прочих животных, а на некоторых из них энтелодонты могли и охотиться.

У нас имеется, однако, основание считать, что питание падалью в процессе эволюции энтелодонтид постепенно стало приобретать, если не ведущую, то во всяком случае весьма важную роль. Об этом свидетельствуют, по нашему мнению, некоторые особенности позднейших форм рассматриваемого семейства, в частности таких, как *Paraentelodon* и *Neoentelodon* из позднего олигоцена и нижнего миоцена Азии (Габуния, 1964, стр. 126—127) и *Dinohyus* из раннего миоцена Северной Амери-

ки (Петерсон, 1909, стр. 67). Им свойственно увеличение относительных размеров премоляров и массивности конечностей. При этом предкоренные, имевшие у ранних форм сжатые с боков коронки с сильно заостренными верхушками, напоминающие щечные зубы пресмыкающихся, приобрели у этих поздних энтелодонтид округло-конусовидные очертания. Указанные особенности премоляров достигли крайнего развития у неознтелодона, представляющего кульминационную форму ветви, эволюция которой шла по пути увеличения предкоренных, особенно же второго премоляра (подобная тенденция имела место, как известно, и у вымерших ископаемых свиней, объединяемых в подсемейство *Tetraconodontinae*). Уподобление премоляров неознтелодона тем же зубам гиен настолько очевидно, что их адаптация к дроблению костей не вызывает сомнения. О питании падалью свидетельствуют также огромные, массивные и слабозаостренные клыки и мощные щипцеобразные резцы. Что же касается некоторого укорочения и увеличения массивности метаподиев у поздних энтелодонтов, то эти особенности связаны, должно быть, опять-таки с возрастающей плотоядностью, возвратом к более влажным стациям (прибрежные участки водоемов), где больше шансов встретить падаль.

Эволюция в направлении адаптации к плотоядности в конце концов не могла не привести к невыгодной для энтелодонта обстановке. Создается впечатление, что эти животные все больше отдалялись от растительной пищи (действительно, трудно представить себе неознтелодона с его огромными и массивными премолярами и конусовидными клыками, питающимся какой-либо растительной пищей). Такая узкая специализация энтелодонтид, наряду с инадаптивным строением конечностей, ставила их в безусловно невыгодное положение в отношении постоянно усложняющихся биотических условий. Появление же и широкое расселение в раннем миоцене таких крупных хищников, как *Amphicyon* и *Hemicyon*, а также древних саблезубых кошек (*Dipictis*, *Pogonodon*, *Pseudaelurus*), вероятно, способствовало окончательной экстерминации энтелодонтов.

Едва ли было бы правильно считать антракотериев целиком вымершей группой животных, так как одна из ее ветвей (*Volvriogenys*—*Merucopotamus*) не без основания рассматривается в качестве предковой для гиппопотамид. Но другие ее ветви, и в

частности формы, группирующиеся вокруг *Anthracotherium*, безусловно, полностью исчезли. Здесь мы коснемся причин вымирания в конце олигоцена представителей наиболее распространенного среди антракотериид рода *Anthracotherium*.

Внешний облик антракотерия достаточно полно восстановлен еще Кювье (1882), а позже Ковалевским (1874, табл. IX). В общем нет существенных разногласий и в толковании экологического значения особенностей зубов и конечностей этого животного, указывающих на адаптацию к жизни в заболоченных лесах и прибрежных участках рек и озер. Надо полагать, впрочем, что к подобному же образу жизни было приспособлено и подавляющее большинство прочих антракотериид, хотя редукция боковых пальцев у некоторых представителей рода *Anthracotherium* (*A. bumbachense*), а также увеличение высоты коронки у ботриодонтов (*Bothriodon*) указывают на возможность обитания в более сухих стациях и питания, скорее, плодами деревьев и кустарников, чем растительностью заболоченных мест. С таким способом питания антракотериев вполне согласуется не только буно-селенодонтное строение коренных зубов, но и особенности черепа и нижней челюсти, допускающие как раздавливающие, так и перетярающие движения челюстей.

Насколько мне известно, никто, кроме Г. Зибера (1936), не пытался выяснить причин вымирания антракотериев. Этот автор объясняет исчезновение антракотериев несовершенством их организации. Отсутствие конкурентов, способствовавшее пышному расцвету антракотериев в среднем олигоцене, вызвало, по его мнению, в то же время некоторый упадок их жизненных сил и уменьшение сопротивляемости этих животных неблагоприятным изменениям условий среды. Так, например, Зибер допускает, что уменьшение влажности климата могло вызвать необходимость более длительного пребывания антракотериев в воде, а вследствие этого нарушение у этих свинообразных внутренней секреции, ускорившее их гибель. Мы находим, что предполагаемое этим исследователем объяснение причин вымирания антракотериев нельзя признать удовлетворительным. Мысль о вырождении антракотериев, содержащаяся в работе Зибера, не имеет под собой достаточной почвы. Эти животные продолжали испытывать адаптивную радиацию не только в позднем

олигоцене, но и в начале миоцена. При этом позднейшие антракотерии представлены более специализированными и, по-видимому, эволюировавшими, чем их предшественники, формами, не обнаруживающими никаких признаков дегенерации. Что же касается возможного нарушения у антракотериев под влиянием изменений климата секреции гормонов, то подобное явление, если оно и имело место, едва ли могло служить причиной вымирания такой широко распространенной группы свинообразных.

Однако Зибер, вероятно, близок к истине, когда утверждает, что отсутствие серьезных конкурентов могло способствовать расцвету антракотериев в среднем олигоцене. Действительно, если не считать находящихся уже в то время в состоянии явного упадка аминодонтид (*Amypodontidae*), нам неизвестны такие олигоценовые млекопитающие, которые могли бы приближаться к антракотериям по образу жизни. Правда, у антракотериев были несомненно опасные враги (гиенодонты, цефалогалы и пр.), но крупным антракотериям типа *A. magnum* они не могли приносить особого вреда. Едва ли могли они, впрочем, вызывать исчезновение и мелких атракотериев. Постоянная защита от хищников могла, скорее, стимулировать их дальнейшее совершенствование.

Но если почти полное отсутствие опасных конкурентов способствовало расцвету антракотериев в олигоцене, не следует ли искать причину их упадка и вымирания в появлении таких конкурентов? В качестве таковых для *A. magnum* и близких к нему форм с самого начала миоцена выступают различные мастодонты и, прежде всего, виды, группирующиеся вокруг *Trilophodon angustidens*. Что же касается антракотериев типа *A. bumbachense*, по-видимому, не связанных тесно с водой и прибрежными зарослями, их длительному переживанию препятствовала, должно быть, конкуренция с настоящими свиньями, тапирами и некоторыми другими копытными, а также меньшая защищенность от хищников (из-за более длительного пребывания в открытых местностях). Надо заметить, наконец, что более или менее значительное сокращение ареала видов *Anthrocotherium* могло быть вызвано и неблагоприятными для них изменениями абиотической среды. Мы имеем в виду явное сок-

ращение к концу олигоцена заболоченных пространств, возможно, связанное с некоторым иссушением климата, о чем свидетельствует, между прочим, и соответствующее уменьшение числа позднеолигоценовых месторождений лигнита, которым обычно сопутствуют местонахождения ископаемых остатков антракотериев. Относительно позднее вымирание этих животных в некоторых областях Азии, возможно, связано как раз с более длительным, чем в Европе, сохранением здесь условий влажной обстановки.

Группу кайнотериев, как известно, составляют своеобразные мелкие парнопалые позднего эоцена и олигоцена, ареал которых ограничивался территорией Западной Европы. обстоятельное исследование Ж. Хюрцелера (1936), посвященное монографическому описанию ископаемых остатков кайнотериев, позволяет составить достаточно полное представление об этих свинообразных. Череп у этих животных имел огромные слуховые пузыри и решетчатую предглазничную область. Зубы были буно-селенодонтные, очень низкоронковые, с перемещением к заднему краю коронки протоконом. Конечности, приспособленные к прыганию (задние ноги гораздо длиннее, чем передние, а большая берцовая длиннее бедренной кости), инадаптивно редуцированные. Необычная для парнопалых гибкость и подвижность сочленений позволяет, по Ж. Хюрцелеру (там же стр. 77), думать, что они обладали способностью приседать и притягивать передними лапами пищу ко рту. Питались кайнотерии, безусловно, очень мягкой и сочной растительностью, которую предварительно кромсали их режущие премоляры, а затем перетирали моляры.

Апогея в развитии кайнотерии достигли к середине олигоцена, в позднем же олигоцене число их родов резко сократилось, а из раннего миоцена известен лишь один род, представленный всего несколькими находками.

По признакам черепа (решетчатое строение предглазничной области) и костей конечностей кайнотерии явно напоминают современных двурезцовых. Это сходство настолько очевидно, что побудило Хюрцелера сблизить по образу жизни кайнотериев с заячьими. Такого же мнения придерживаются Ромер (1946, стр. 111) и Вире (1961, стр. 960). Вслед за ними мы могли бы заключить, что кайнотерии занимали в фауне наземных

млекопитающих олигоцена место, которое в нынешней фауне принадлежит зайцам. В своеобразной специализации этих архаических свинообразных и усматриваем мы, между прочим, причину их относительной долговечности. Несмотря на явно инадаптивную редукицию конечностей, адаптация к прыганию и ряд приспособлений черепа и зубного аппарата позволили занять им «заячью» нишу и выдержать благодаря этому соперничество со стороны адаптивно эволюировавших свинообразных и прочих парнопалых. Если же кайнотерии испытывают все-таки упадок в конце олигоцена и вымирают в раннем миоцене, то естественнее всего было бы объяснить их исчезновение появлением уже в это время настоящих заячьих (*Lepoginae*), обладавших перед ними такими преимуществами, как высококоронковые или даже постоянно растущие зубы, более совершенный способ воспроизведения и т. д. Нет сомнения, что зайцы должны были быть опаснейшими конкурентами для кайнотериев, и возникновение и широкое расселение первых не могло не повлечь за собой упадка и постепенного исчезновения вторых. Это и было, вероятно, главной причиной окончательного вымирания кайнотериев.

Ореодонты — одна из наиболее распространенных групп парнопалых в олигоцене и миоцене Северной Америки. Зубы у этих свинообразных были обычно брахиодонтными, несколько напоминающими по строению зубы некоторых евразийских аноплотериев (*Anoplotheriidae*) и антракотериев (*Anthracotheriidae*). Череп крупный, иногда с предглазничными впадинами и укороченными носовыми костями. Конечности четырехпалые, относительно короткие и массивные. Существовали они от позднего эоцена до раннего плиоцена, но особенно многочисленными были в олигоцене и раннем миоцене, когда достигла кульминации также их адаптивная радиация. Число родов во времени распределяется следующим образом: два рода — в позднем эоцене, десять — в олигоцене, девятнадцать — в миоцене, четыре — в плиоцене; при этом ни один плиоценовый род не достиг конца эпохи.

Ореодонты были в основном обитателями заболоченных пространств, на что указывают, прежде всего, их низкоронковые зубы и довольно короткие, четырехпалые ноги. Однако

почти у всех известных нам групп этого подотряда свинообразных намечается развитие гипсодонтии, проявляющееся главным образом у позднейших форм. Это, естественно, наводит на мысль о том, что режим питания, а следовательно и условия обитания вообще испытывали у ореодонтов заметные изменения в процессе эволюции. При этом, судя по развитию высококоронковости, указанные изменения должны были быть связаны с переходом к более сухой пище, чем болотная растительность, к которой было хорошо приспособлено подавляющее большинство ореодонтов. Ромер полагает, что необходимость изменения способа питания у ореодонтов позднего миоцена и раннего плиоцена была вызвана соответствующими изменениями физико-географической обстановки, и это могло, по его мнению, обусловить упадок и вымирание ореодонтов (Ромер, 1960, стр. 83). Однако взгляду Ромера могут быть противопоставлены следующие возражения: во-первых, у некоторых ореодонтид, как мы только что отметили, стали развиваться признаки приспособления к жизни в относительно сухих стациях; во-вторых, насколько нам известно, иссушение климата в плиоцене в Северной Америке не могло быть настолько значительным и повсеместным, чтобы повлечь за собой полное исчезновение биотопов, которые были обычны для этих животных.

Основной причиной вымирания ореодонтов мы склонны считать их вытеснение распространившимися в миоцене тайясуидами (*Tayassuidae*) и, быть может, антилокапридами (*Antilocaridae*). Нет сомнения, что эти группы свинообразных и полорогих были не только лучше, чем ореодонты, приспособлены к условиям относительно засушливой обстановки, но и более эврифагичны. С ними, должно быть, трудно было конкурировать ореодонтам даже в условиях влажной обстановки. Ореодонты стали постепенно уступать этим группам место в позднем миоцене и были окончательно вытеснены ими в первой половине плиоцена.

*Инадаптивная эволюция по
В. О. Ковалевскому как одно из
важнейших общих условий вымирания
млекопитающих*

Подробный анализ выдвинутой В. О. Ковалевским концепции инадаптивной и адаптивной редукции конечностей у парнопалых показывает, что область возможного ее применения гораздо шире, чем могло казаться на первый взгляд. Еще А. П. Павлов пытался применить эту идею к истории птиц и рыб (Павлов, 1884, 1924). Л. Ш. Давиташвили показал, что подчеркнутая Ковалевским закономерность прослеживается также в истории беспозвоночных животных и растений (Давиташвили, 1948, стр. 393).

Нам кажется, однако, что значение инадаптивной эволюции как условия вымирания форм, особенно ясно выражено у млекопитающих. Напомним, что, говоря об адаптивном и инадаптивном типах строения конечностей, Ковалевский всюду имеет в виду главным образом редукцию конечностей у копытных. При инадаптивной редукции кисть парнопалого копытного, по Ковалевскому (1873, стр. 154), не приобретает лучшего приспособления к изменившимся условиям передвижения и опоры тела, кроме утолщения оставшихся пальцев: отношение между запястьем и предплюсной, с одной стороны, и метаподиями, с другой, сохраняется то же, что и у четырехпалого предка. Оставшиеся пальцы не получают более полной опоры на косточках запястья или предплюсны за счет того места, которое занимали утратившие функцию редуцированные боковые пальцы. Так, например, у *Xiphodon* и *Anoplotherium* четвертая пястная

не занимает всей нижней поверхности соответствующей кости запястья (*uncifogme*) и часть этой поверхности занята бесполезным рудиментом пятого пальца. Третий палец тоже не занимает всю поверхность соответствующей ему большой кости запястья, которая представляет опору бесполезному рудименту второго пальца. При адаптивной редукции, как показал Ковалевский (там же, стр. 155), средние пальцы получают лучшую опору на всех костях запястья и предплюсны за счет вытесняемых ими боковых пальцев, каждый из которых отодвигается в сторону. Боковые пальцы перестают занимать какую-либо часть поверхности запястья или предплюсны и в конце концов полностью редуцируются.

Инадаптивная редукция, по В. О. Ковалевскому, была простым, обычным способом, который быстро приводил к кульминации группы. Но это быстрое развитие не спасало инадаптивные типы от вымирания. Поэтому энтелодонта (*Entelodon*), у которого уже в раннем олигоцене развились двупалые конечности инадаптивного типа, В. О. Ковалевский считал примером «слишком поспешного» и «бесплодного» прогресса (Ковалевский, 1875, стр. 16). Энтелодонты, как известно, не пережили начала миоцена.

Г. Ф. Осборн подробно останавливается на инадаптивном характере строения коренных зубов бронтотериев (*Brontotheriidae*). Свойственный этим ископаемым непарнопалым буноселенодонтный тип строения коренных зубов является, по Осборну (1929), инадаптивным, так как из таких зубов, состоящих из двух полулуний на наружной стороне и двух обособленных бугорков на внутренней стороне верхнего коренного зуба, не могут развиваться ни господонтные, ни лофодонтные зубы. Как уже отмечалось (стр. 177), в эволюции бронтотериев наблюдается изменение в сторону увеличения высоты коронки за счет удлинения полулувных гребней наружной стороны верхних коренных зубов. Не связанные с этими полулуниями внутренние бугорки не принимают участия в увеличении высоты коронки, что приводит к возникновению наполовину гипсодонтных и наполовину брахиодонтных зубов, представляющих явно мало удачную комбинацию. Среди непарнопалых к бронтотериям близки по строению зубов халикотерии (*Chalicotheriidae*), представляющие несомненно инадаптивно развивавшуюся

группу, сохранившуюся, однако, благодаря своеобразной адаптации к жизни в лесной обстановке, почти до конца плиоцена. В отношении строения коренных зубов подобны бронтотериям такие буноселенодонтные группы парнопалых, как аноплотерии (*Anoplotheriidae*), ксифодонты (*Xiphodontidae*), антракотерии (*Anthrotheriidae*) и некоторые другие. Первые две не пережили середины олигоцена, немногочисленные же представители третьей просуществовали все же до конца плиоцена.

Следует отметить, однако, что пережила миоценовую эпоху лишь одна ветвь антракотериев, сильно отклонившаяся от основного буноселенодонтного ствола в сторону селенодонтного типа строения коренных зубов. Эта аберрантная ветвь антракотериид, представленная сиваликским *Merycopotamus*, во многом уподобилась гиппопотамам, к которым она была, должно быть, близка своими экологическими особенностями. Вполне возможно поэтому, что именно появившимся в плиоцене Индии гиппопотамам и принадлежит решающая роль в окончательном вытеснении последних антракотериид.

Л. Ш. Давиташвили отмечает инадаптивное строение режущего аппарата зубов у хищников подотряда *Creodonta*, у которых плотоядными становились, как известно, M^3 и M_2 или M^2 и M_1 . Однако такая специализация требовала удлинения этих зубов, чему препятствовало их расположение в заднем челюстном углу. Поэтому режущий аппарат не мог у креодонтов в дальнейшем совершенствоваться. В более выгодном положении оказались те группы хищников, у которых в пару плотоядных зубов превратились значительно отдаленные от заднечелюстных углов P^4 и M_1 . Это — древние фиссипедии (*Fissipedia*), которые вытеснили уже к концу олигоцена почти всех креодонтов и от которых произошли нынешние хищные (Давиташвили, 1948, стр. 390).

Примером инадаптивности могут служить, по Давиташвили (там же, стр. 389), также коренные зубы мастодонтов (*Mastodontoidea*), имевшие всегда низкую коронку и простое строение (не связанные между собой изолированные столбики без цемента). Эта группа хоботных, как известно, полностью вымерла к началу плейстоцена (подробнее см. стр. 159).

Внимательное рассмотрение истории иретичных млекопитающих показывает, что инадаптивных групп было особенно

много в палеогеновое время. Однако инадаптивный тип строения проявляется у млекопитающих и гораздо раньше, в самом начале становления Mammalia. Инадаптивное строение зубного аппарата мы усматриваем, в частности, у позднетриасовых и раннеюрских докодонтов (Docodonta). Коренные зубы уже у этих мезозойских форм приобрели такие черты значительной специализации, какие развивались в других группах только в эоцене. Достаточно указать на отсутствие у них заметных отличий между премолярами и молярами и на полную моляризацию четвертого премоляра. Форма коренных зубов принимает у докодонтов четырехугольные очертания, а совмещение перетирающей поверхности верхних и нижних коренных свидетельствует о полной их оппозиции, связанной, по замечанию Симпсона (1959, стр. 211), с «дурофагическим» режимом и представляющей некоторую аналогию с бунодонтными приматами. Но эти признаки высокой специализации сочетались у докодонтов с крайне примитивным строением самих зубов и, в особенности нижней челюсти, несущей признаки двойного, маммалийно-рептилийного сочленения с черепом. Коренные зубы, несмотря на их внешнее уподобление тем же зубам плацентарных млекопитающих, по существу стояли ближе к триконодонтному типу строения: основной элемент коренных зубов составляют у докодонтов, как и у триконодонтов, центральный бугорок наружного края (внутреннего на нижних коренных) и расположенные в один ряд с ним дополнительные передний и задний бугорочки (Паттерсон, 1956, стр. 11). Увеличение же коронки в ширину происходит у докодонтов явно за счет простого вытягивания противоположного края зуба и развития соответствующих воротничковых бугорков, не сопровождающихся сколько-нибудь заметным усложнением структуры зуба в целом. Здесь как бы кратчайшим путем приобретает подобие коренного зуба плацентарного, дальнейшее усложнение и усовершенствование которого немыслимо без, по крайней мере, частичного возврата к исходному типу триконодонтного строения. Если добавить к этому отмеченное полурептилийное сочленение нижней челюсти с черепом, заметно уступающее в прочности завершеному маммалийному типу сочленения, а также связанное с этой особенностью несовершенство слухового аппарата (у докодонтов сочленовная кость, являющаяся гомологом молоточка,

по-видимому, не была еще включена в среднее ухо), то станет очевидной инадаптивность «дурофагия» докодонтов. Эта адаптация, достигнутая ими своеобразным путем и относительно очень быстро, не обеспечила докодонтам длительного существования. По-видимому, они вымерли уже в ранней юре, не выдержав конкуренции с пантотериями и, возможно, с некоторыми другими мезозойскими млекопитающими.

Обращаясь к палеогеновым млекопитающим, мы должны заметить, что почти все вымершие семейства этого времени представляли собой инадаптивные группы, экстерминация которых была явно вызвана появлением и распространением более совершенных адаптивных групп. Не останавливаясь на многобугорчатых и древних сумчатых, имевших в палеогене подчиненное значение, коснемся лишь некоторых групп плацентарных млекопитающих, которые следовали инадаптивному пути эволюции, и, достигнув уже в эоцене расцвета, затем относительно быстро пришли в упадок и вымерли. К числу этих групп относятся отмеченные уже креодонты, а также аноплотерии, ксифодонты, энтелодонты и другие палеогеновые парнопалые, инадаптивная редукция конечностей которых и легла в основу разработанной Ковалевским концепции инадаптивной и адаптивной эволюции. Чтобы показать, каким важным общим фактором вымирания древних млекопитающих служила инадаптивная эволюция, попытаемся привести примеры из истории других отрядов этого класса.

Непарнопалые, как известно, были богато представлены в палеогене. К этому отряду относятся такие палеогеновые группы, как лофиодонты (*Lophiodon*), геллалетиды (*Hellaletidae*), палеотерии (*Palaeotheriidae*), гиракодонты (*Hyracodontidae*), бронтотерии и некоторые другие. Инадаптивность у широко распространенных в эоцене лофиодонтов выражена, на наш взгляд, как в строении зубов, так и конечностей. Зубы у них в основном лофодонтного типа, но эта лофодонтность явно несовершенна: наружная стенка верхних коренных все еще сохраняет бугорчатое строение, особенно на премолярах, которые не обнаруживают ни малейших признаков моляризации. Кроме того, на слабо и среднестертых зубах неровны и почти зигзагообразны и внутренние лофы, моделирующие отдельные буг-

ры. Таким образом, филогенетически раннее образование гребчатости зубов достигается у лофиодонтов не полным слиянием бугров, а поверхностным соединением ребрышек этих бугров. Эта «скороспелая» лофодонтность ограничивает возможности дальнейшего укрепления коронки и увеличения ее высоты. Естественно предположить, что для обладателей таких псевдолофодонтных зубов появившиеся в самом начале олигоцена близкие к ним экологически носороги были грозными конкурентами. Вполне лофодонтные коренные этих животных, представляющие адаптивный тип строения зубов, служили им, должно быть, значительным преимуществом в борьбе за существование, способствовавшим быстрому вытеснению лофиодонтов. Что же касается конечностей лофиодонтов, то их инадаптивное строение явно бросается в глаза. Достаточно, нам кажется, указать на присутствие у них в передней ноге нефункционирующего пятого пальца, который, однако, сохраняет на соответствующей кости запястья (*os unciforme*) фасетку для опоры.

Геллалетовые напоминают по строению коренных зубов лофиодонтов, и хотя поперечные гребни у них хорошо выражены на молярах, недоразвитая наружная стенка верхних коренных и разобщенность основных элементов зубов препятствуют сколько-нибудь значительному увеличению высоты их коронок. Между тем заметное удлинение пястных и плюсневых костей, расширение третьей метаподии и редукция первого и пятого пальцев свидетельствуют о приспособлении геллалетовых к передвижению по относительно твердой почве и питанию относительно сухой растительностью. Адаптация к такому режиму требовала, естественно, увеличения сопротивляемости зубов быстрому истиранию, достигаемой чаще всего развитием гипсодонтии. Подобная тенденция наметилась в действительности у деперетелл (*Deperetella*), но дальнейшего развития она не получила, по всей вероятности, из-за инадаптивности строения зубов этих геллалетовых, выражающейся, в частности, в редукции метакона и соответствующего отдела эктолофа моляров, а также в резко выраженной билофодонтности (присутствие на коренных зубах пары широко разделенных гребней), мало способствующей увеличению высоты коронки. Если добавить к этому свойственную подавляющему большинству непарнопалых инадаптивную редукцию конечностей геллалетовых, у которых

рудименты первой и пятой пястной и плюсневых костей все еще сохраняют опору на соответствующих костях запястья и плюсны (Радинский, 1966, стр. 244 и 250), станет понятна недолговечность этой группы, вытесненной, должно быть, относительно более высоко организованными гиракодонтами (Hyracodontidae).

Однако гиракодонты также представляют собой инадаптивную группу, развивавшуюся в некоторых отношениях параллельно геллалетовым. У этих палеогеновых носорогообразных конечности были стройные, трехпалые, с явно намечающимся расширением средних метаподий, а коренные зубы некоторых поздних, олигоценых, форм приобрели мезогипсодонтную коронку. Как и у геллалетовых, конечности у них имеют инадаптивное строение, но вполне законченный тип лофодонтных моляров представляет немаловажное преимущество перед этими тапирообразными. Все же в известной мере зубы гиракодонтов также несут следы инадаптивности, что находит свое выражение, в частности, в сочетании крайне примитивного у них строения премоляров с намечающейся гипсодонтией моляров. Такая частичная и, по выражению Ковалевского, «скороспелая» мезогипсодонтия едва ли могла обеспечить процветание гиракодонтов, приспособившихся, судя по признакам зубов и конечностей, к жизни в условиях относительно сухой обстановки. В их экстерминации, нам кажется, важную роль могли играть распространившиеся в среднем олигоцене настоящие бегающие носороги (Allasegoripae).

Инадаптивные признаки зубов и конечностей палеогеновых лошадеобразных — палеотериев, по-видимому, в значительной мере обусловили их относительно быстрое вымирание. Верхние коренные у них с w-образным эктолофом и со слабо развитыми прото- и металофом, которые никогда не замыкаются в марки и не образуют складочек. Нижние коренные простые, состоящие из пары полулуний (только на M_3 имеется гипоконулид). Такие зубы, естественно, не могут достигнуть высокой степени приспособления к перетиранию жесткой растительности, оставаясь в значительной степени давящими и режущими. Поэтому у таких поздних палеотериев, как олигоценый *Plagiolophus*, по-видимому, испытывавшего в процессе освоения относительно сухих открытых пространств потребность укрепления корон-

ки, появился слой цемента на зубах, но высота коронки увеличилась лишь в незначительной степени. На инадаптивность строения конечностей палеотериев указывает присутствие в передней ноге бесполезного рудимента пятого пальца, а также ряд деталей строения передних и задних ног. Исчезновение этих древних лошадеобразных в конце палеогена было связано, должно быть, с широким расселением аллацеропин и, возможно, анхитериев или близких к ним форм эквид.

Среди непарнопалых, существовавших в палеогене и доживших до наших дней, только лошадиные могут рассматриваться в качестве адаптивной группы. Правда, рудиментарные верхние концы боковых пястных и плюсневых костей у лошади сохраняют опору на соответствующих им запястных и предплюсневых костях, но будучи связаны со средней метаподией соединительной тканью и с возрастом срастаясь с ней, по существу, они образуют единое целое с третьими пястной и плюсневой, увеличивая площадь опоры их проксимальных поверхностей. Что же касается зубов лошадей, то они представляют, как известно, совершенный аппарат для пережевывания трав и могут служить хорошим примером адаптивного типа строения органов.

В настоящее время существуют еще две палеогеновые группы непарнопалых, сохранившие признаки архаического, явно инадаптивного строения. Это — носороги и тапиры. Как объяснить такую долговечность этих групп? Не пережили конца палеогена геллалетиды, изектолофиды, лофиодонты, гиракодонты, гигантские носороги, болотные носороги, палеотерии, бронтотерии и некоторые другие непарнопалые, а настоящие носороги и тапиры, удерживающие до сих пор почти нередуцированные конечности и простые брахиодонтные зубы, встречаются по сей день. На поставленный вопрос дал в свое время ясный ответ В. О. Ковалевский: «...из всей большой группы непарнопалых, кроме лошадей, на земле сохранились еще только две формы: носорог и тапир. Однако обе они представлены теперь специфическими формами, живущими в болотистых областях, у берегов больших рек и озер, где они ограждены от всякой конкуренции с лошадьми, поскольку последние, будучи степными животными, не могут жить и развиваться во влажных местах» (Ковалевский, 1960, стр. 133). Конечно, эти слова

Ковалевского не следует понимать в том смысле, что тапиры и носороги выжили из-за отсутствия конкуренции со стороны настоящих лошадей. Дело в том, что для тех групп *Tapiroidea* и *Rhinocerotioidea*, которые уже в палеогене испытывали экогенетическую экспансию, пытаясь кратчайшим, инадаптивным путем приобрести необходимые для этого признаки специализации, появление и расселение более совершенно организованных конкурентов и, в частности, лошадиных, предвещало сокращение их ареала и окончательное вытеснение из занимаемых ими экологических областей. Так было почти со всеми палеогеновыми группами непарнопалых. Что же касается тапиров и носорогов, то темпы их эволюции, особенно первой из этих групп, были исключительно низки. Достаточно указать, что конечности тапиров не испытывали в течение неогена почти никаких изменений. Не находим мы сколько-нибудь существенных изменений также в строении зубов этих животных, а головной мозг современного тапира по внешним признакам почти не отличим от мозга олигоценовых бронтотериев. Следовательно, мы имеем дело с поразительно архаическими типами непарнопалых, занимающих поныне биотопы, к которым принадлежали их палеогеновые предки. Крайняя консервативность обстановки избавила их от конкуренции и экстерминация. Не следует думать, однако, что в течение огромного промежутка времени — от позднего палеогена до наших дней — тапиры и носороги не продолжали специализироваться в направлении все большей адаптации к жизни во влажной обстановке. У тапиров развивался, например, такой признак своеобразной специализации, как хоботок. Характерна также своеобразная смена функций, наблюдаемая в строении конечностей тапирид: рудиментарная первая плюсовая перемещается у них на волярную поверхность плюсны и, приобретая спору на той же поверхности верхних концов третьей и четвертой плюсовых, она служит для прикрепления мощных сгибателей пальцев (Радинский, 1963, стр. 2). У носорогов первая плюсовая сливается с первой клиновидной костью предплюсны, образуя ее задний отросток, на котором берут начало те же сгибатели пальцев (там же, стр. 6). Кроме того, носороги утратили в процессе эволюции четвертый палец передней ноги. Можно указать и на ряд других признаков специализации этих реликтовых групп непарно-

палых, но все они направлены в сторону приспособления к условиям занимаемых ими экологических ниш и не связаны со сколько-нибудь существенными сдвигами в их организации.

В палеогене были широко распространены представители вымершего отряда Condylarthra, отдельные представители которого, несмотря на относительно низкий общий уровень организации, уже становятся на путь инадаптивного развития. В этом отношении нам особенно интересным представляется семейство фенакодонтид (Phenacodontidae), рассматриваемое обычно в качестве предкового для непарнопалых. Как показал Л. Радинский (1966, стр. 416), эволюция коренных зубов фенакодонтид шла в двух направлениях: для одного из них (род *Ectosyon*) характерна адаптация к горизонтальному, перетирающему движению челюстей, для другого (род *Meniscotherium*) — к вертикальному движению челюстей. Каждая линия шла дальше гиракотериев в односторонней специализации зубов, оставаясь при этом на крайне низком уровне эволюции конечностей (присутствие пяти пальцев как на передней, так и задней ноге). Гиракотерии и их предполагаемые непосредственные предки в одинаковой мере владели способностью производить перетирающие и кусающие движения челюстей, а конечности (четырехпалая передняя нога и трехпалая задняя) были гораздо лучше приспособлены к бегу, чем у фенакодонтид. Таким образом, наметившиеся в истории фенакодонтид попытки специализации в направлении только перетирания пищи или только раздавливания, при сохранении примитивной пятипалой конечности и очень низком уровне организации, были явно инадаптивны и обречены на неудачу. Действительно, появившиеся в начале эоцена древнейшие лошадиные, по-видимому, быстро вытеснили до тех пор широко распространенных в палеарктике кондилартр. Впрочем, вполне вероятно, что предковая для гиракотериев группа, как об этом думает Радинский (там же, стр. 408), была близка к отмеченным ветвям фенакодонтид. Если принять эту точку зрения, можно будет заключить, что одна из ветвей фенакодонтид встала на адаптивный путь развития, дав начало древнейшим лошадиным и, возможно, некоторым другим группам непарнопалых.

Явно инадаптивное строение коренных зубов наблюдается у представителей палеогеновых отрядов Pantodonta и Dinosauria.

gata. У пантодонтов верхние моляры с двумя слабо развитыми скошенными гребнями, а нижние — с двумя V-образными гребнями; при этом задние гребни чаще недоразвиты и весь задний отдел зуба заметно короче и ниже переднего. Коренные зубы диноцерат с двумя поперечными гребнями, на верхних сходящимися V-образно внутрь. Как и у пантодонтов, задние гребни нижних коренных слабо развиты и не достигают высоты передних. Коронка зубов низкая. Неравномерное развитие элементов, составляющих коренные зубы, и их разобщенность почти полностью исключают возможность их дальнейшего усложнения и усовершенствования: намечающееся у позднеэоценового *Pantolambda* увеличение высоты коронки (Гренджер и Грегори, 1934, стр. 2) приводит к тому, что тригонид нижних коренных становится у него относительно высоким и заостренным, а талонид остается коротким и низким. Такое строение коренных никак нельзя назвать адаптивным. Ни пантодонты, ни диноцераты не пережили олигоцена (диноцераты исчезли из геологической летописи еще в конце эоцена).

Инадаптивность представителей, по-видимому, широко распространенного в позднем палеоцене и раннем эоцене подотряда нотиопрогоний (*Notioprogonia*) также отражается в строении коренных зубов. Коронки коренных низкие. Верхние моляры с недоразвитым металофом и не вполне отдельными прото- и гипоконном, с относительно узким и низким внутренним отделом зуба; нижние коренные с широко разделенными тригонидом и талонидом, причем передняя ветвь тригониды явно недоразвита или совершенно отсутствует. Премоляры не обнаруживают признаков моляризации (Лавока, 1958, стр. 62).

Несомненно инадаптивны зубы представителей отряда эмбриопод (*Embriopoda*), состоящие из слабо связанных между собой поперечных гребней, а также многих других, преимущественно биллодонтовых групп палеогеновых млекопитающих (например, *Pyrotheria*, *Xenungulata*, *Teniodonta*, *Tillodonta* и др.), рассмотрение которых у нас бы заняло слишком много места. Поэтому, ограничиваясь здесь приведенными примерами, попытаемся сделать некоторые выводы.

В раннетретичный период истории млекопитающих многие группы становились на путь скорейшего приобретения признаков специализации, обеспечивающих им относительное пре-

успевание. Однако, как показывает анализ этих сравнительно быстро развивающихся приспособительных особенностей палеогеновых млекопитающих, почти все они явно инадаптивного характера и ведут лишь к недолговечному господству их обладателей. Действительно, очень немногие инадаптивные ветви палеогеновых млекопитающих пережили олигоценовую эпоху и только две из них достигли наших дней. Мы склонны думать, что при ближайшем рассмотрении почти все вымершие группы палеогеновых млекопитающих окажутся инадаптивными. Все это с несомненностью свидетельствует об огромной роли инадаптивной эволюции в истории млекопитающих. По-видимому, этот способ эволюции являлся весьма важным условием вымирания млекопитающих, особенно раннетретичных групп класса Mammalia.

Нам кажется, однако, что нельзя резко противопоставлять инадаптивный путь развития адаптивному. Мы видели, в частности, что лошади, редуция конечностей которых соответствует, по схеме Ковалевского, инадаптивному типу, приобретают все же относительно адаптивное строение пясти и плюсны.

Значение инадаптивной эволюции, как условия вымирания млекопитающих не ограничивается палеогеновым временем. В неогене также возникали инадаптивные группы, но полное господство, по крайней мере, в палеарктике адаптивных форм млекопитающих в значительной мере суживало поле их развития. Поэтому инадаптивных групп, появившихся в неогене, относительно мало. Можно назвать платибелодонтов (Platybelodon) среди хоботных, плиогираксов (Pliogyax) среди даманов и др.

Заключение

Изложенный в предыдущих главах материал в достаточной мере опровергает широко распространенное мнение о внезапном исчезновении динозавров. Подытоживая данные, касающиеся хронологии исчезновения этих рептилий, прежде всего находим нужным заметить, что подавляющее большинство исследователей, безоговорочно принимающих одновременное исчезновение динозавров на всех материках земного шара, не учитывает неточности наших межконтинентальных сопоставлений. Между тем, согласно данным Гилюли (1949, стр. 587), хроно-единицы для межконтинентальной корреляции лишь в исключительных случаях составляют 2 млн. лет, в большинстве же, вероятно, — 4 млн. лет. В. Аркел (1938, стр. 30) довольно убедительно показал, что даже время миграции вида аммонита не ничтожно геологически. А нам приходится сопоставлять на разных материках находки динозавров, содержащиеся в континентальных толщах, в синхронности которых никогда нельзя быть вполне уверенным.

Примечательно в этом отношении утверждение Ю. Елецкого (1962, стр. 1006), согласно которому, позднейшие находки остатков динозавров в Северной Америке (Вайоминг, Монтана, Юта) не моложе верхнего маастрихта. Его вывод основан на том, что В. Клеменс (1963, стр. 62) установил присутствие в слоях с трицератопсами формации Лэнс скафитов (*Scaphites* sp.), встречающихся в маастрихтских песчаниках Фокс-Хилл, согласно подстилающих формацию Лэнс, которая, со своей стороны, перекрывается отложениями Форт-Юнион, переходящими по простирацию в морские датские слои.

Но позволительно спросить, соответствуют ли слои, выделяемые в Северной Америке в качестве эквивалента датского

яруса, тому же яруса в Европе? Это сопоставление основано, главным образом, на данных исследования нескольких групп фораминифер (резкое изменение состава этой фауны на границе маастрихта и дания, выражающееся в смене комплекса с *Globigerinoides* комплексом с *Globorotalia*, темпы прохореза которых пока еще никем не изучены). Однако, если даже принять принадлежность позднейших форм динозавров Северной Америки маастрихту, следует ли думать, как это делает Елецкий (там же, стр. 1010), что и самые поздние динозавры Старого Света также относятся к верхам маастрихта? К сожалению, параллелизация геологически самых молодых позднемеловых континентальных толщ Азии и Европы с морскими отложениями во многих случаях пока еще не может быть точно осуществлена. Поэтому у нас нет оснований утверждать, что эти толщи не моложе маастрихта и что динозавры вымерли в Старом Свете, как и в Новом, ранее конца маастрихтского века. Впрочем, по данным абсолютного возраста, поздний маастрихт Северной Америки соответствует, скорее, данию или даже раннему палеоцену Европы (Габуня и Рубинштейн, 1965), и если мы примем, согласно Елецкому (там же), маастрихтский возраст позднейших находок динозавров в Европе, то может оказаться, что здесь они вымерли намного раньше, чем в Америке.

Конечно, можно надеяться на то, что в будущем, при дальнейшей детализации стратиграфической схемы позднемеловых и раннепалеогеновых отложений, удастся в некоторой степени уточнить геологический возраст как позднейших находок остатков динозавров, так и самых ранних находок плацентарных млекопитающих. Но для тех, кто в полной мере учитывает неполноту геологической летописи и особенности прохореза тех или иных групп животных, сопоставление одних и тех же родов пресмыкающихся на громадных площадях едва ли может представляться достаточно точным, чтобы говорить об их одновременном появлении и особенно исчезновении из геологической летописи. Следовательно, у нас нет оснований считать, что исчезновение динозавров происходило одновременно всюду. Безусловно неверно также утверждение, будто оно было внезапным.

Как показал нам приведенный обзор форм динозавров, их эволюция происходила в течение громадного промежутка вре-

мени — на протяжении всего мезозоя появлялись и исчезали различные формы и группы форм, и если к концу этой эры угасли многие семейства динозавров и прочих отрядов рептилий (около тридцати семейств), то немало было и таких семейств пресмыкающихся, которые продолжали существовать в кайнозое (около двадцати). При этом роковую для многих мезозойских групп рептилий грань между мезозоем и кайнозоем пересекали даже столь примитивные группы, как эозухии и мезозухии (примечательно, что первую из этих групп некоторые исследователи сближают с предковой для динозавров группой текодонтов). Существовали также группы рептилий (например, бойды), которые достигли, по-видимому, широкого распространения уже в конце мела, т. е. в течение отрезка времени, когда происходило, якобы, повсеместное и почти одновременное исчезновение динозавров, сопровождавшееся, как это принято считать, столь же быстрой сменой их млекопитающими.

Изучение хронологии исчезновения из геологической летописи таких типично мезозойских групп рептилий, как гадрозавры и цератопсии, а также многих завропод, орнитопод и других показывает, что их вымирание не было мгновенным. Так, из гадрозавровых, представленных в формации Белли-Ривер семью родами, в слоях Эдмонтон известны только два рода. Разнообразная фауна цератопсией верхнего мела в течение сенона постепенно приходит к упадку и в самом конце мела представлена лишь одним родом. Среди орнитопод уже к началу верхнего мела почти полностью вымерли гипсилофодонтиды; не дожили до верхнего мела также стегозавры. Среди анкилозавров, представленных в начале и середине верхнего мела более чем двадцатью родами, по-видимому, только две-три формы достигли кампана-маастрихта. Завроподы в ранней и средней юре были представлены тремя родами, в поздней юре — шестнадцатью, в нижнем меле — тринадцатью, в верхнем — восьмью или девятью (из них только один или два рода достигли конца сенона). Наконец, среди теропод, представленных в верхнем меле Северной Америки и Евразии шестнадцатью родами, до конца периода дожил, по-видимому, лишь один род.

Что же касается других групп мезозойских рептилий (табл. VII), то как было отмечено в соответствующих главах, ихтиозавры вымерли к началу сенона, среди многочисленных плезиозав-

ров и мозазавров лишь немногие дожили до маастрихта, а среди птерозавров только две формы достигли конца мела.

У нас мало точных сведений о географическом распространении отдельных групп динозавров, но даже те скудные данные, какими мы располагаем, указывают на то, что вымиранию некоторых из них предшествовало заметное сокращение их ареала. Такая последовательность была отмечена нами, например, в истории целурозавров, теропод, цератопсией и др.

Касаюсь вопроса о продолжительности времени угасания позднемеловых групп динозавров, следует обратиться также к цифрам абсолютного возраста. Дело в том, что упадок и быстрое угасание самых поздних из них (эласмозавры, гадрозавры, цератопсии и др.), как это видно из приведенных в настоящей работе данных о времени исчезновения динозавров, соответствуют позднему кампану и раннему маастрихту. Весь период от начала упадка до окончательного вымирания групп совпадает, следовательно, с отрезком времени от начала позднего кампана до конца маастрихта, который, по довольно многочисленным уже данным абсолютного летоисчисления, равен приблизительно 15 млн. лет (Габунья и Рубинштейн, 1965). Конечно, никак нельзя считать внезапным процесс вымирания форм, протекавший в течение столь длительного времени.

На довольно значительную продолжительность процесса вымирания утконосных динозавров, между прочим, обратил внимание Колберт (1963, стр. 110). Исходя из данных Дж. Калпа по абсолютному возрасту позднемеловых морских отложений Северной Америки, а также новейших сопоставлений этих морских слоев с соответствующими им континентальными толщами, Колберт отмечает, что накопление формаций Белли-Ривер, Эдмонтон, Хелл-Крик и Лэнс, содержащих остатки позднейших динозавров, должно было происходить в течение приблизительно 20 млн. лет. При этом формации Хелл-Крик и Лэнс, соответствующие времени, продолжительностью приблизительно в 8 млн. лет, содержат представителей только двух родов гадрозаврид. Основываясь на этих данных, автор приходит к вполне логичному выводу о том, что исчезновение утконосных динозавров не было внезапным.

Таким образом, мы считаем себя вправе утверждать, что нет доказательств в пользу внезапного, одновременного и повсеместного исчезновения динозавров и прочих мезозойских групп рептилий. Имеющиеся скудные пока данные свидетельствуют, скорее, об обратном: как видно из нашей схемы (табл. VII), вымирание динозавров происходило постепенно, хотя явно в ускоренном темпе на протяжении того отрезка времени, который соответствует позднему сенону. Полному или почти полному исчезновению групп, пользовавшихся в позднемеловое время широким распространением, предшествовал их упадок. Отсутствие реликтовых форм этих групп в низах палеоцена мы склонны объяснить чрезвычайной редкостью захоронений представителей малых популяций, каковые должны были составлять угасающие группы, и, быть может, выпадением из захоронения тех типов местообитаний, где еще сохранились динозавры.

Переходя к рассмотрению вопроса о сосуществовании динозавров и плацентарных млекопитающих, мы должны заметить, что до недавних пор науке не были известны достоверные случаи совместного захоронения представителей обеих этих групп животных.

Несколько лет тому назад Э. М. Спикер писал по этому поводу, что «во всем мире еще не найдено место, где бы остатки динозавров и плацентарных млекопитающих были настолько смешаны, чтобы это могло быть доказательством одновременности существования этих организмов» (Спикер, 1961, стр. 80). Поэтому и принято считать, что млекопитающие лишь заняли то место, которое было уже ранее освобождено мезозойскими пресмыкающимися. Однако нет, нам кажется, надобности особенно распространяться о несостоятельности аргументации, исходящей из отсутствия сведений о той или иной переходной фауне. Если считать вымирание динозавров облеченным непроницаемой тайной, то, как уже было отмечено, придется признать едва ли не более загадочным и внезапное появление в начале кайнозоя разнообразной и богатой фауны млекопитающих. Совершенно очевидно, что причина якобы внезапного появления в начале кайнозоя млекопитающих кроется, прежде всего, в неполноте геологической летописи и в несовершенстве наших знаний. На это указывают почти полное отсутствие раннепалеоцено-

вых местонахождений наземных позвоночных и крайняя скудость сведений о позднемеловых млекопитающих. В связи с этим заслуживают упоминания также выводы, к которым приводит Елецкого (1962, стр. 1007) обзор местонахождений позднейших динозавров всего света. По данным этого автора, почти всюду, кроме юга Франции и некоторых областей территории Северной Америки, на грани мела и палеоцена намечается пробел в осадконакоплении. О пограничных же отложениях Патагонии, Индии, Трансильвании и некоторых других мест сведения отсутствуют.

У нас нет уверенности в том, что состояние вопроса о позднейших динозавровых отложениях именно таково, как это изображает Елецкий (нам кажется, нет достаточных оснований для допущения большого пробела на грани мезозоя и кайнозоя в Голландии, Бельгии и некоторых других местах), но исследования этого автора всё же свидетельствуют о значительной для данного отрезка времени неполноте как геологической летописи, так и наших знаний.

Действительно, нельзя не согласиться с Елецким, что континентальные толщи, содержащие остатки позднейших для Трансильвании динозавров, не могут быть моложе нижнего кампана (Елецкий, там же, стр. 1008). Между тем, их обычно относят к маастрихту-данию или просто к концу мела (Лаппаран и Лавока, 1955; Хюне, 1956). Самые поздние находки динозавров относятся в Австрии, скорее, к кампану (серия Гозау), в Голландии и Бельгии — предположительно к нижнему маастрихту, в Индии — к сантону и кампану (Елецкий, там же, стр. 1019).

В то же время не исключено, что верхи нижневитрольских отложений Прованса, которые содержат кости и многочисленные яйца динозавров и относятся к данию, принадлежат уже к палеоцену: эти отложения здесь согласно перекрываются верхневитрольскими слоями, относимыми к низам палеогена.

Еще сложнее обстоит дело с датировкой наиболее молодых динозавроносных толщ в Монголии, где они частично размыты палеоценовой денудацией (Ефремов, 1954, стр. 20).

Не вполне ясен геологический возраст позднейших местонахождений динозавров в Патагонии (Елецкий, 1960, стр. 37), а также в Северной Америке, где далеко не всюду может быть

прослежена связь формации Лэнс и ее аналогов с морскими маастрихтскими отложениями (Э. М. Спикер, 1963, стр. 65—81). Примечательно в этом отношении мнение Симпсона (1960, стр. 163) о том, что некоторые динозавры могли дожить здесь и до раннего палеоцена.

Мы видим, таким образом, что наши сведения о пограничных между мелом и палеоценом континентальных отложениях крайне скудны. Если учесть, что время, в течение которого должны были накапливаться эти отложения, исчисляется 7—8 млн. лет (Габунья и Рубинштейн, 1965), то нетрудно будет представить себе, какие громадные изменения могли произойти за этот период в истории самых поздних динозавров и ранних плацентарных млекопитающих.

Следует отметить, наконец, что многие специалисты относят к палеоцену не только монс, но и весь датский ярус, и это обосновывается главным образом кайнозойским обликом фауны дания. В связи с этим уместно, нам кажется, сослаться здесь на одно справедливое замечание А. И. Толмачева (1959, стр. 32): «...наше убеждение в том, что динозавры нигде не пережили конца мелового периода, подкрепляется тем, что любое нахождение остатков любого из поздних представителей этой группы животных толкуется как неоспоримое доказательство мелового возраста заключающей их толщи». Неудивительно, что при этих условиях до сих пор «отсутствуют» находки остатков динозавров в нижнетретичных отложениях и «крайне редки» остатки плацентарных млекопитающих в верхнемеловых слоях.

До недавнего времени нам с достоверностью было известно только одно раннепалеоценовое местонахождение плацентарных млекопитающих, но теперь уже можно говорить с уверенностью, что плацентарные существовали в позднемеловое время и даже раньше. Имеются вполне определенные указания на находки остатков млекопитающего сумчато-плацентарного уровня в юре Маньчжурии (Шикама, 1948), а исследования американского палеонтолога Б. Г. Слофтера (1965, 1968) показали, что остатки плацентарных попадают в нижнемеловых отложениях Батлер-Фарм и Уайза (Северная Америка). Это свидетельствует о том, что эволюция млекопитающих должна была значитель-

но продвинуться уже в раннем меле. К сожалению, сведения о древнейших млекопитающих пока весьма скудны. Как об этом писал Кермак (1963, стр. 98), пробел в наших знаниях о мезозойских млекопитающих соответствует огромному отрезку времени — от начала юры до конца мела, продолжительность которого исчисляется приблизительно в 100 млн. лет.

Однако в последнее время накопился палеонтологический материал, свидетельствующий о том, что в позднем меле, особенно же ближе к его концу, существовала довольно разнообразная фауна плацентарных, среди которых несомненно могли быть и относительно крупные формы, — вероятно, наиболее опасные враги динозавров без различия экологических особенностей.

Прежде всего следует подчеркнуть то обстоятельство, что если достоверные находки позднемеловых млекопитающих были известны до сих пор только из Северной Америки (формация Лэнс), то за последние годы область известных нам местонахождений мезозойских плацентарных значительно расширилась. Во-первых, благодаря исследованиям польских палеонтологов (К. Ковальский, 1966, стр. 168—170), получили окончательное подтверждение давнишние сведения о присутствии плацентарных млекопитающих в позднем меле Монголии (формация Диадохта). Во-вторых, представители *Theria* установлены недавно в позднем меле Франции (Ж. К. Леду, Ж. Л. Гартенберг, Ж. Мишо, Ж. Сюдр и Л. Талер, 1966). Кроме того, в Северной Америке обнаружены новые местонахождения позднемеловых млекопитающих (Р. Е. Слоан, Л. Ван-Вален, 1965). Фауна указанных местонахождений пока еще недостаточно изучена, но уже могут быть отмечены предварительные результаты ее исследования.

Краткий обзор лэнского комплекса млекопитающих был дан недавно в работе Клеменса (1963, стр. 58—61). По данным этого автора, в эпоху лэнса существовало по меньшей мере четыре рода многобугорчатых, размеры которых варьировали от одного из крупнейших представителей млекопитающих мезозоя *Meniscoessus robustus* до очень мелкого *Mesodoma*, близкого к палеоценовым представителям этого рода. Многобугорчатые лэнса отличались разнообразием признаков, указывающих на их

приспособление к различной пище. Как полагает Клеменс, они заполняли экологические ниши грызунов в фауне Лэнса.

Присутствовали в Лэнсе также насекомоядные, которые совместно с многобугорчатыми составляли более половины популяции млекопитающих рассматриваемой эпохи. Однако ведущая роль в фауне Лэнса принадлежала, по-видимому, сумчатым, самые крупные из которых достигали размеров фокстерьера. Морфология их зубного аппарата свидетельствует о том, что они были преимущественно всеядными, подобно ныне живущим опоссумам.

Однако целый переворот в наши представления о мезозойских млекопитающих вносят исследования Р. Э. Слоана и Л. Ван Валена (1965). Они касаются фауны местонахождения Бэг Крик (Монтана), недавние раскопки которого доставили исключительную по богатству коллекцию позднемиоценовых млекопитающих (26000 изолированных зубов, 1000 обломков челюстей и огромное число остатков посткраниального скелета млекопитающих). Остатки позвоночных связаны в Бэг Крике с пресноводными отложениями, составляющими верхнюю треть формации Хелл-Крик. Костеносный горизонт, относящийся к так называемой «зоне Triceratops», находится здесь на 24 м ниже основания нижнепалеогеновой формации Туллок, рассматриваемого в качестве границы меловой и третичной систем.

Фауна Бэг Крик, согласно предварительным исследованиям Слоана и Ван Валена (там же, стр. 2), состоит из трех экологических группировок. Одна из них представлена водными или полуводными позвоночными: лягушки, саламандры, крокодилы, аллигаторы, черепахи, клювоголовые хампсозавры (*Champsosaurus*), водные птицы и др. Две другие состоят из позвоночных суши, резко отличаясь друг от друга по количеству экземпляров. К относительно очень бедно представленному сообществу принадлежат динозавры, сумчатые из надсемейства *Didelphoidea* и характерные для позднего мела многобугорчатые из семейства *Ptilodontidae*. Второе сообщество, отличающееся исключительным обилием форм, представлено не известными до сих пор из меловых отложений видами, потомки которых характерны для раннего палеоцена. В эту группировку входят многобугорчатые из семейства *Eocosmodontidae* и *Taeniolabidae*,

насекомоядные семейства Leptictidae и довольно многочислен-
ные кондилартры, принадлежащие к семейству Arctocyoniidae.
По обилию остатков первое место принадлежит многобугорча-
тому *Mesodoma thompsoni* Clemens (34,26%¹ всего коли-
чество зубов и обломков челюстей), второе — многобугорчато-
му *Sfigimys kuszauli* gen. nov. et sp. nov. (25,7%) и третье—кон-
дилартре *Protungulatum dunae* gen. nov. et sp. nov. (16,7%).
Всего в состав фауны Бэг Крик входит 20 видов млекопитаю-
щих: многобугорчатых — 9, сумчатых — 6, насекомоядных — 4
и кондилартр—1. Однако кондилартры, выделяющиеся в фауне
Бэг Крик обилием особей одного и того же вида, встречаются, по
свидетельству тех же авторов (там же, стр. 3), и в других место-
нахождениях формации Хелл-Крик, в частности, в Бэг Крик
Вест и Гербихт-Хилл, откуда известны пять видов *Protungula-*
tum.

По-видимому, богата также фауна позднемиоценовых млекопи-
тающих Диадохты (Монголии), в составе которой, помимо мно-
гобугорчатых, устанавливается и присутствие многочисленных
насекомоядных (Киелан-Яворска и Ковальский, 1966, стр.
178; Ковальский, 1966; Киелан-Яворска, 1968).

В дополнение к вышеизложенному следует сослаться на
сообщение Ковальского (там же, стр. 169) о присутствии в ниж-
немиоценовых отложениях Северной Америки ископаемых остатков
примата, описанного под родовым названием *Purgatorius*.
Если добавить к этому, что *Deltatheridium* из Бейн-Дзака (Мон-
голия) ныне относится к особому отряду *Deltatheridia*, свя-
занному с примитивными хищными (Ван Вален, 1966, стр. 125),
то можно будет заключить, что в позднем меле вполне
определились основные направления радиации эутерий, хотя
значительная степень дифференциации позднемиоценовых плацен-
тарных позволяет думать, что обособление этого инфракласса и
его первоначальная радиация могли иметь место уже в раннем
меле.

По-видимому, прав Ковальский, усматривающий одну из
причин крайней скудости сведений о мезозойских млекопита-
ющих в том, что при исследовании континентальных мезозой-
ских отложений раньше все внимание уделялось крупным кос-
тям динозавров (Ковальский, там же, стр. 168). Однако мы не
можем согласиться с польским палеонтологом в том, что при-

сутствие в Бег Крик плацентарных млекопитающих и относительная редкость сумчатых свидетельствуют, как он думает, о похолодании, повлекшем за собой окончательное вымирание динозавров (там же, стр. 170). Это — любопытный пример влияния на ученого предвзятых идей: не учитывая в должной мере огромного значения для палеобиологии выявленного недавно разнообразия и богатства фауны плацентарных млекопитающих в позднем меле, Ковальский пытается найти даже в этом подтверждение господствующего взгляда на причины вымирания мезозойских пресмыкающихся.

Так обстоит дело с известной нам совершенно ничтожной частью фауны млекопитающих позднего мела. Если некоторые из ныне живущих всеядных млекопитающих, например, *Didelphis* и *Eginaceus*, поедают мелких позвоночных животных, а также яйца птиц и рептилий, то, по справедливому замечанию Клеменса (1963, стр. 61), представляется довольно вероятным, что в пищевой рацион сходных с ними меловых млекопитающих, в особенности хищников, входили мелкие динозавры, молось и яйца динозавров.

Нам кажется, однако, что существенную роль в вымирании динозавров играло не столько хищничество мезозойских млекопитающих (хотя оно, безусловно, могло ограничивать размеры популяций рептилий), сколько поедание ими разнообразной растительности, которой питались фитофагические динозавры.

Напомним, что представители таких групп современных мелких млекопитающих, как грызуны, иногда способны почти полностью уничтожить растительность обширных территорий. Подобные явления, если они имели, как мы думаем, место и среди позднемеловых млекопитающих, могли ставить в тяжелое положение фитофагических динозавров.

Конкуренция между мезозойскими пресмыкающимися и млекопитающими представляется нам, однако, весьма сложным процессом, тесно связанным с глубокими изменениями биотической среды вообще (в частности, вероятно, паразиты млекопитающих могли быть весьма опасны для некоторых рептилий из тех же экологических зон). В развитии взаимоотношений между позднемеловыми млекопитающими и динозаврами безусловно весьма важное значение должно было иметь широкое

распространение покрытосеменной растительности. Более активные и высокоорганизованные млекопитающие несомненно быстрее приспособлялись к новой, более питательной (покрытосеменные более калорийны, чем голосеменные) растительной пище, получая тем самым значительное преимущество перед динозаврами. Будучи в то же время разборчивыми в пище вообще (большинство меловых плацентарных, как и сумчатых и многобугорчатых, по всей видимости, всеядно), они, надо полагать, процветали и там, где наземным пресмыкающимся приходилось уже туго. Даже незначительный недостаток пищи и необходимость борьбы за нее не могли не отразиться на низкоорганизованных мезозойских пресмыкающихся, обладавших весьма слабо развитой центральной нервной системой и занимавших нередко крайне ограниченные экологические ниши, вне пределов которых они оказывались, должно быть, совершенно беспомощными.

Об экологическом разнообразии форм мезозойских млекопитающих теперь уже можно судить по тем, правда, пока скудным сведениям о многобугорчатых, сумчатых и плацентарных, которые нам известны из Лэнса, Бег-Крика и Диадохты. Но адаптивная радиация мезозойских млекопитающих была, вероятно, гораздо более значительной, чем это представляется на основании того крайне бедного материала, каким располагает в настоящее время наука. Ведь мы пока очень мало знаем о плацентарных, которые существовали, как теперь выясняется, на протяжении, быть может, поздней юры и несомненно всего мела. Эта группа млекопитающих не могла не испытывать в течение такого громадного отрезка времени адаптивной радиации, хотя вполне возможно, что темпы ее эволюции резко возросли только в позднемеловое время, уже после того, как она овладела, вслед за бурным расцветом покрытосеменной растительности, важнейшими экологическими нишами.

Нет сомнения, что по мере эволюции плацентарных экологические области, занимаемые ими и динозаврами, постепенно смыкались и перекрывали друг друга. Эти фауны, вероятно, пришли в близкое соприкосновение особенно в конце позднего мела, именно в ту пограничную между мезозоем и кайнозоем

эпоху, данные о наземных позвоночных которой до недавнего времени почти полностью отсутствовали.

Вторжение в экологические зоны динозавров различных групп млекопитающих, приспособленных как к фитофагическому (питание травами, листьями и молодыми побегами деревьев и кустов, плодами и пр.) и хищному, так и всеядному образу жизни, не могло не нарушить существовавшего до тех пор экологического равновесия, вызывая постепенное разрежение популяций пресмыкающихся и делая их более чувствительными в отношении возможных пертурбаций в биотической и абиотической среде.

Редкость ископаемых остатков плацентарных в меловых отложениях можно объяснить, как нам кажется, некоторыми особенностями их местообитаний. Мезозойские млекопитающие и, в частности, плацентарные занимали, по-видимому, не столько низменные пространства, прибрежные и зачастую заболоченные зоны крупных водоемов, где господствовали динозавры, сколько внутренние, возможно, более возвышенные и холмистые области суши. Это, естественно, должно было сильно уменьшить шансы сохранения остатков млекопитающих вообще, тем более — доступа их в динозавровые захоронения.

Все изложенное приводит к выводу, что теперь мы уже не можем сомневаться в сосуществовании в конце мелового периода некоторых типичных мезозойских пресмыкающихся, с одной стороны, и довольно разнообразных плацентарных, а также многих низших млекопитающих, с другой. Ясно, что распространение гораздо более высоко организованных и совершенных, чем динозавры, плацентарных млекопитающих должно было создать непосредственную угрозу существованию мезозойских рептилий, многие из которых уже находились к тому времени в состоянии упадка.

Главными врагами и конкурентами многих ранее вымерших (в нижнемеловое время и раньше) групп мезозойских пресмыкающихся могли быть, как это мы пытались в некоторых случаях показать, скорее всего, не млекопитающие, а другие пресмыкающиеся. Так, например, угасание плезиозавров могло быть связано с конкуренцией внутри группы, а также с развитием мозазавров; вымирание завропод могло быть в значительной

мере результатом их истребления тероподами; упадок и угасание в конце мела многих групп травоядных динозавров, безусловно связанные с экспансией млекопитающих, не могли не отразиться на хищных динозаврах.

Признавая тесную связь процесса вымирания динозавров и других мезозойских рептилий со сложными изменениями биологической среды, в которой они жили, мы не должны, конечно, забывать о воздействии на этот процесс многих абиотических факторов (прежде всего изменений климата).

Похолодание, указываемое многим исследователями в качестве одного из важнейших факторов вымирания динозавров, кое-где, действительно, могло резко отразиться на их существовании. Не исключено, что даже незначительное ухудшение климата могло оказать на динозавров такое воздействие, которое не следует игнорировать при рассмотрении причин их вымирания. Одним из главных и вполне справедливых возражений против пагубного влияния на динозавров похолодания было обычно отрицание возможности одновременных и повсеместных изменений климата. Но поскольку теперь, в свете изложенных в настоящей работе данных, необходимость подобного допущения, т. е. внезапного всесветного изменения климата, отпадает, значение рассматриваемого фактора, естественно, сильно ограничивается. Однако, если учесть все же, что в связи с похолоданием могли возникнуть зональность климата и сезонные колебания, то для многих популяций тех или иных видов динозавров это должно было оказаться событием, обуславливавшим их относительно быстрое угасание. Правда, Коулс, Боджерт и Колберт (1946, стр. 371) пытались показать, что многие взрослые динозавры, в связи с большой массой их тела, могли быть теплокровными животными, но если это даже и было так, взрослым особям более мелких и молодым всех других форм все равно пришлось бы приспособляться к ухудшению климата. Хорошо еще, если они обладали способностью впадать в спячку. Нам кажется, однако, что такой способности у многих из них могло и не быть, так как динозавры, судя по некоторым их особенностям, должны были обитать в условиях теплого климата без существенных колебаний температуры (Штехов, 1954, стр. 185).

Но и тем динозаврам, которым, быть может, удалось развить способность к спячке, приходилось, вероятно, вначале тяжело, когда состояние оцепенения у них долго длилось. Кроме того, нахождение в состоянии оцепенения ночью и в холодную погоду должно было ставить динозавров в невыгодное положение в отношении млекопитающих, оставшихся активными и в то время, когда пресмыкающиеся впадали в спячку.

Подчеркивая важное значение в вымирании динозавров такого условия, как изменение климата, мы должны заметить все же, что действие подобных причин проявлялось, по-видимому, лишь в сочетании с прочими биотическими и абиотическими факторами.

Особо следует отметить чрезвычайно своеобразную специализацию многих из рассмотренных нами позднемеловых динозавров (цератопсии, анкилозавры, гадрозавры, тираннозавры и др.). Черты этой специализации, проявившиеся у динозавров в «эксцессивном» развитии одних органов и в крайней редукции других, в сочетании с весьма несовершенным строением организма в целом, делали их легко уязвимыми для конкурентов и врагов, а также мало выносливыми вообще. Поэтому, хотя специализация, как правильно отметил В. И. Стрелковский (1966, стр. 23), не ставит границ изменчивости и приспособляемости, но у динозавров, по-видимому, нередко приводит к возникновению инадаптивных (в понимании В. О. Ковалевского) типов, обуславливая в значительной мере быстрое вымирание этих рептилий в конце мела, когда им пришлось вплотную столкнуться с плацентарными млекопитающими, имевшими перед ними решающие преимущества в организации.

Значение инадаптивной эволюции, как важнейшего условия вымирания форм, еще ярче проявляется у млекопитающих. В классических исследованиях В. О. Ковалевского (1950, 1956, 1960), посвященных палеонтологической истории копытных, убедительно показано, что развитие «адаптивных» типов парнопалых, характеризующихся высоко совершенными приспособлениями в строении тех или иных органов, обуславливает вымирание «инадаптивных» форм, у которых те же органы в меньшей степени приспособлены к условиям существования.

Обзор палеогеновых групп млекопитающих приводит к выводу, что почти все они следовали инадаптивному пути эволюции, и их вымирание неразрывно связано с появлением и распространением адаптивных групп, достигших господства в неогене и давших начало большинству ныне существующих млекопитающих. Ознакомление с историей исчезновения некоторых широко распространенных групп млекопитающих показывает, что решающими факторами их вымирания служили, как и у рептилий, изменения биотической среды и прежде всего конкуренция со стороны экологически близких, но филогенетически более молодых и совершенных форм. В то же время факты из истории млекопитающих не согласуются, вопреки взглядам П. Пирсона, развиваемым им в книге, посвященной истории животных и растений кайнозоя (Пирсон, 1964), с весьма распространенной концепцией, которая главную причину вымирания млекопитающих также усматривает в ухудшении климата. Пирсон утверждает, что в конце каждой из палеогеновых и неогеновых эпох кайнозоя в отдельности имело место ухудшение климата, вызывающее вымирание многих групп млекопитающих. С последующим же улучшением климата, по мнению этого исследователя (там же, стр. 198), выжившие формы испытывали тахитическое развитие, быстро заполняя свободные ниши и превращаясь в господствующие элементы фауны млекопитающих.

Возникновение под влиянием изменения климата экологических вакуумов в третичном периоде еще менее вероятно, чем в мезозое, так как в это время уже существовала четко выраженная климатическая, а также ландшафтно-географическая зональность, обуславливавшая значительную экологическую дифференциацию господствующих групп млекопитающих. Кроме того у млекопитающих степень приспособляемости к изменениям физико-географической обстановки безусловно намного выше, чем у рептилий.

Указанные обстоятельства не могли не способствовать переживанию широко распространенных форм млекопитающих даже при относительно резких ухудшениях климата, имевших, впрочем, лишь региональный характер (Аксельрод, 1967). Доказательством этого может служить переживание во время

плейстоценового похолодания, длившегося и в течение раннего голоцена в пределах северной и средней полос Европы, ряда южных элементов фауны млекопитающих. Как убедительно показали И. Г. Пидопличко (1954), П. С. Мартин (1958, 1966) и другие, вымирание многих четвертичных млекопитающих вызвано не периодическими изменениями климата, а биоценотическими и антропогенными факторами.

О ведущей роли в изменении состава кайнозойских фаун млекопитающих усложнения биотических отношений свидетельствуют факты из истории почти всех рассмотренных нами групп млекопитающих. Как это явствует из анализа условий их вымирания, его главной причиной служило появление и расселение новых, более совершенных форм млекопитающих, лучше приспособленных к изменениям биотической и абиотической среды. Мы не знаем ни одного достоверного случая внезапного исчезновения широко распространенных форм млекопитающих. Напротив, ареалы тех вымерших форм, о которых наука располагает достаточными сведениями, явно сокращались в течение времени, предшествующего их полному исчезновению. Следует отметить, впрочем, что вымирание, вызванное вторжением в данную экологическую область более высокоорганизованных, чем автохтонные группы, млекопитающих, могло быть в иных случаях в геологическом смысле почти мгновенным. Таков, по-видимому, результат проникновения в плиоцене в Южную Америку северных форм, весьма быстро вытеснивших многих типичных южноамериканских млекопитающих (Симпсон, 1961). Однако чаще вытеснение форм, уже занимавших те или иные местообитания, иммигрантами происходило отнюдь не «мгновенно» — оно несомненно требовало более или менее значительного времени.

Вымирание млекопитающих, как и некоторых мезозойских рептилий, происходило иногда и без решающего участия биоценотических факторов, но во всех подобных случаях оно имело место, по-видимому, на более или менее ограниченных участках и, скорее всего, на границах ареалов (вымирание некоторых крупных форм млекопитающих в плейстоцене средней полосы Европы).

Факты из истории исчезновения рассмотренных в данной работе групп организмов свидетельствуют о постоянном вытеснении архаических типов новыми, более совершенными. Этот сложный процесс борьбы «нового» со «старым», составляющий движущую силу эволюции живой природы вообще, и служил главной причиной вымирания крупных групп мезозойских рептилий и третичных млекопитающих.

L'EXTINCTION DES REPTILES ET DES MAMMIFERES ANCIENS

Sommaire

Cet ouvrage comporte une analyse des données paléobiologiques concernant les causes d'extinction des grands groupes de Reptiles et de Mammifères mézosoïques et cainosoïques, de distribution presque universelle, confirmant la conception darwiniste de l'extinction des espèces.

Les exemples frappant de la disparition planétaire des Dinosauriens et de certains groupes de Mammifères s'expliquent essentiellement par l'ensemble des rapports biotiques des espèces éteintes.

ЛИТЕРАТУРА

- Абель Аbel O. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, 1922
- Абель Аbel O. Die degeneration des Höhlenbären von Mixnitz. Speläologische Monographien. Redigiert von Univ.-Prof. Dr. Georg Kysle. Bd. XII, XIII, 1931. Wien.
- Абель и Кисл Аbel O. und Kysle G. Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläologische Monographien. Redigiert von Univ.-Prof. Dr. Georg Kysle. Bd. XII, XIII, 1931, Wien.
- Аксельрод Axelrod D. L. Origin of deciduous habits in temperate forests. Evolution, v. 20, n1, 1966.
- Аксельрод Axelrod D. J. Quaternary extinctions of large mammals. Univ. Calif. publ. in geol. sci., v. 74, 1967.
- Арамбур Ага mbourg C. Sur la presence d'un Pterosaurien gigantesque dans les phosphates de Jordanie. CR. Ac., Sc., vol. 238. 1954.
- Аркелл Arkell W. The Jurassic system in Great Britain. Oxford Press. 681p., 1933.
- Беляева Е. И. и Алексеева Л. И. Gomphotheriidae. В «Основах палеонтологии», М., 1962.
- Бергунью Bergounioux F. M. Testudinata. Traité de Paléontologie, t. V, pp. 487-544, 1955.
- Бергунью Bergounioux F. M. Les crocodiliens fossiles des dépôts phosphates du Sud-Tunisien. C.r.Ac. Sci., 240, № 19, p. 1917, 1955.
- Бинге Binge H. J. Über die vermutliche Ursache der Korrelation zwischen der phylogenetischen Entwicklung der Säugetiere und Klimawechseln in geologischen Vergangenheit. Abhandl. und Verhandl. naturwissensch. Ver. Hamburg, B. 8, 1964.
- Боуэн Bowen R. Paleotemperature analyses of Mesozoic Belemnoides from Germany and Poland. Jour. of Geology, v. 69, n. 1, 1961
- Бранка Branca W. Sind alle im innern von Ichtiosaurien liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? Abh. König. Preuss. Ak. Wiss. vom Jahre 1907. Berlin, 1908.
- Бранка Branca W. Das sogenannte Sakralgehirn der Dinosaurier. Arch. für Biontologie, 4, 1916.
- Браун и Шлайкьер Brown B. et Schlaikjer E. H. The origin of ceratopsian horn cores. Amer. Mus. Nov., № 1065, 1940.

- Ван-Вален Van-Valen L. Deltatheridia, a new order of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 132, art. I, 1966.
- Вандебрук Vandebroek G. Recherches sur l'origine des Mammifères. Extraits des Annales de la société Royale Zoologique, t. 94, 1964
- Вашичек Vašiček M. Obořacovani a oduzova ni faun a flor ve svetle geologickeho vyvoje Oceanie. Sb. českosl. spovec. zemepisne, 64, 1959.
- Веллес Welles S. P. Elasmosaurid Plesiosaurs with Description of New Material from California and Colorado. Mem. Univ. California, vol., 13. 1943.
- Виллистон Williston S. W. Mosasaurs. Univ. Geol. Surv. Kansas, 4, 1898.
- Вильфарт Wielfarth M. Gab. es russeltragenden Dinosaurier? Zeitsch. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 90, H. 2, 1938.
- Вильфарт Wielfarth M. Die Lebensweise der Dinosaurier. Stuttgart, 1949.
- Винге Winge H. The Interrelationships of the Mammalian Genera. København. 1942.
- Вире Viret J. Perissodactyla. In J. Piveteau, Traité de Paléontologie, t. VI(2), Paris, 1958.
- Вире Viret J. Artiodactyla. Traité de Paléontologie, t. VI (v. I), 1961.
- Вофре Vaufrey R. Proboscidiens. In J. Piveteau, Traité de Paléontologie, tVI (2), 1958.
- Вьюшков Б. П. Зверообразные пресмыкающиеся. В «Основах палеонтологии», Изд. «Наука», М., 1964.
- Габуния Л. К. Об остатках млекопитающих из среднего плиоцена Северного Кавказа (Косьякино). Палеонт. журн., № 1, 1961.
- Габуния Л. К. Бенарская фауна олигоценовых позвоночных. Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 1964.
- Габуния Л. К. и Рубинштейн М. М. Биостратиграфическая параллелизация кайнозойских отложений Евразии и Северной Америки в свете абсолютной геохронологии. Изв. Геологического об-ва Грузии, т. 4 в. I, 1965.
- Гиллюли Gilluly J. Distribution of Mountain building in geologic time. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 60, 1949.
- Гинзбург Ginsburg L. Plantigradie et digitigradie chez les Carnivores fissipedes. Mammalia, t. 25, № 1, 1961.
- Гинзбург Ginsburg L. Les tritylodontes. Problèmes actuels de paléontologie. Paris, 1962.
- Гинзбург Ginsburg L. Les regressions marines et le problème du renouvellement des faunes au cours des temps géologiques. Extrait du Bulletin de la Société géologique de France, 7 serie, t. VI. 1966.
- Госсан Gausson H. Classification naturelle des Spermaphytes. Recent Advances in bot., I. Montreal. 1959.
- Грегори Gregory J. T. Convergent evolution: the jaws of Hesperornis and the Mosasaurs. Evolution, 5, 1951.

- Громова В. И. Хищные. «Основы палеонтологии», стр. 182—186. М., 1962.
- Гренджер и Грегори Grenger W. et Gregory W. An apparently new family of amblypod Mammals from Mongolia. *Am. Mus. Novit.*, п. 720, 1934.
- Давиашвили Л. Ш. Курс палеонтологии. М., 1941.
- Давиашвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., 1948.
- Давиашвили Л. Ш. Теория полового отбора. Издательство Академии наук СССР. М., 1961.
- Давиашвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. Изд. «Наука», 1969.
- Дарвин Ч. Сочинения, т. 3. М.-Л., 1939.
- Дарлингтон Darlington Ph. J. Zoogeography: The geographical distribution of animals. N. Y. 1957.
- Девийе Devillers Ch. Pelycosauria. Ictidosauria (192—223). *Traité de paléontologie*, t. VI (v. I), 1961.
- Деранийагала Deraniyagala B. Some extinct elephants, their relatives and the two living species. Ceylon. 1955.
- Дешазо Dechaseaux C. Encéphales de Périssodaactyles fossiles. In: J. Piveteau, *Traité de Paléontologie*, t. VI(2), 1958.
- Дешазо Dechaseaux C. Ichthyopterygia. In: *Traité de Paléontologie*. Paris, 1955.
- Дешазо Dechaseaux C. Cerveaux d'animaux disparus. *Essai de Paléoneurologie*. Paris, 1962.
- Джилл Gill E. The Problem of extinction with special reference to Australian marsupials. *Evolution*, 9, № 9, 1955.
- Джордж George T. H. The ecology of fossil animals. *Sci. Progr.*, vol. 46, № 184, 1958.
- Долло Dollo L. Les Dinosauriens de la Belgique. *C.R.Ac.Sc.*, 136, 1903.
- Дюги, Сирюг Dughi Raymond, Sirugue Francois. Sur la fossilisation des oeufs de dinosaures. «*C.R.Acad. Sci.*», 1966.
- Дысса Ф. Н., Нестерено П. Г., Стовас М. В., Широков А. В. К вопросу о причинах вымирания больших групп организмов. *ДАН*, 131, № 1, 1960.
- Елецкий Jeletzky J. A. The allegedly danian dinosaur-bearing rocks of the globe and the problem of the Mesozoic-Cenozoic boundary. *Journ. of Paleont.*, v. 36, 1962.
- Ефремов И. А. Вопросы изучения динозавров. «*Природа*», № 6.
- Ефремов И. А. Палеонтологические исследования в МНР. Тр. Монгольской комиссии, в. 59, Изд. АН СССР, 1954.
- Ефремов И. А. Некоторые вопросы исторического развития динозавров. Тр. Палеонтологического института АН СССР, 48, стр. 125—141.

- Ефремов И. А. Фауна наземных позвоночных медистых песчаников западного Приуралья. Тр. Палеонтологического института АН СССР, т. 54, 1956.
- Иванова Е. А. К вопросу о связи этапов эволюции органического мира с этапами эволюции земной коры. ДАН, 105, № 1, 1955.
- Зиббер Sieber R. Remarques sur les Anthracothèridés de l'Oligocène français. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 70, 1936.
- Казье Casier E. Les iguanodons de Barnissart. Bruxelles. Edition au Patrimoine de l'Institut Royal des Sciences Nat. de Belgique, 1960.
- Казье Casier E. Propos sur l'importance des fluctuations de l'activité solaire et d'autres facteurs physiques de l'évolution de la biosphère. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., t. XXXVIII, 45, 1962.
- Кайзер Kaiser H. E. Die Wandlung der Typen (Baupläne) und die Frage des «Alterns» der Stämme. Z. Alterforsch., 9, № 1. 1955.
- Кайзер Kaiser H. E. Über die Problematik der Aussterbens vorzeitlicher Tiere auf Grund anatomischer Dekorrelationen. Zeitschr. Bd. 15, № 1, 1961.
- Кайзер Kaiser H. E. Die Problematik des Abnormen in der Evolution. Naturwiss. Rundschau. Bd. 17, № 2, 1964.
- Кален Kalin J. Crocodilia. Traité de Paléontologie, t. V, 1955.
- Квиринг Quiring H. Anrichte der Lebensentwicklung. Forsch. und Fortschr., 33, № 2, 1959.
- Кермак Кермак К. А. Structure cranienne et évolution des Mammifères mésozoïques. Problèmes actuels de Paléontologie, Paris, 1962.
- Кермак Кермак К. А. The cranial structure of the Triconodonts. Philos. Trans. of the Royal Soc. of London. Ser. B, № 727, v. 246, 1963.
- Кермак К. А. и Мюссет Ф. Кермак К. А. and Mussett F. The first mammals. Discovery, vol. 20, 1959.
- Киелан-Яворовска и Ковальский Kielan-Jaworowska Z. und Kowalski K. Polish-Mongolian Paleontological Expeditions to the Gobi Desert in 1963 and 1964. Bull de l'Acad. Polonaise des Sciences. Cl. II, vol. 13, n. 3 serie biol., 1965.
- Киелан-Яворовска Kielan-Jaworowska Z. Preliminary data on the upper cretaceous eutherian mammals from Bayn Dzak. Gobi desert, Palaeontol. Polonica, 19, 1968.
- Кинне Quinet G. E. Bernissart... Y. R. Sc. N. B., 1969.
- Кинне и Мизон Quinet G. E. et Misonne X. Les marsupiaux de Hoogbutsel et de Hoelen.ep Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg., 43, 2, 1967.
- Кларк Clark A. H. The ecology, evolution and distribution of the vertebrates. The Smithsonian report for 1952, 1953.
- Клеменс Клеменс W. A. Late cretaceous Mammals from Dragon Canyon, Utah. J. Paleont., 35, № 3, 1961.
- Клеменс У. А. Стратиграфия типичного разреза формации Ланс. Тр. XXI сессии Межд. геол. конгресса, в. I, М., 1963.

- Ковалевский Кowalevsky W. On the Osteology of the Hyopotamidae. Proceed. Royal Soc., London, XXI, 1874.
- Ковалевский В. О. Собрание научных трудов. Изд. АН СССР, т. 3, 1960.
- Ковальский Kowalski K. Novo badania nad ewolucia ssakow. Wszechswiat, No. 7, 8, 1966.
- Колберт Colbert E. H. Evolution of the horned dinosaurs. Evolution, v. 11, № 2, 1948.
- Колберт Colbert E. H. Giant dinosaurs. Trans. N. Y. Acad. Sci., 17, № 3, 1955.
- Колберт Colbert E. H. Tetrapod extinctions of the end of the Triassic period. Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 44, № 9, 1958.
- Колберт Colbert E. H. Climatic Zonation and Terrestrial Faunas. Problems in Palaeontology. Interscience, New York, 1963.
- Колберт Colbert E. H. Phylogeny and the dimension of time. The Amer. Nat., v. 97, № 896, 1963.
- Колберт Colbert E. H. Relationships of the Saurischian Dinosaurs. Am. Mus. Novit., № 2181, 1964.
- Колберт Colbert E. H. The appearance of new adaptations in triassic tetrapods. Israel Journal of Zoology, vol. 14, 1965.
- Колберт, Колс, Роджерт Colbert E., Coules R., Roger E. Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits, evolution and extinction of the dinosaurs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 86, 1948.
- Красовский В. И. и Шкловский Н. С. Возможность влияния вспышек сверхновых на эволюцию жизни на земле. ДАН СССР, т. 116, 2, 1957.
- Крусавонт-Пайро Crusafont-Pairo M. La evolution de los vertebrados. Ortogenesis y clenogenesis. Estud. Geol. 16, № 1, 1960.
- Крусавонт-Пайро Crusafont-Pairo M. Naissance et mort des phyla en Espagne. Problèmes actuels de Paléontologie. Centre National de la recherche scientifique. Paris, 1962.
- Куртен Куртен В. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, Ursus spelaeus Rosenmüller and Heiroth. Acta zoologica Fennica, 90, 1955.
- Кювье Cuvier G. Recherches sur les ossements fossiles. Nouv. éd., t. III, Paris, 1822.
- Кюне Kühne W. G. Mammalian fauna from the Kimmeridgian of Portugal. Natur, 192, 1961.
- Кэно Cuénot L. L'évolution biologique. Paris, 1951.
- Лавока Lavocat R. Origine et répartition primitive des Mammifères tertiaires. Mammalia, t. XIX, № 2, 1955.
- Лавока Lavocat R. Condylarthra. In: J. Piveteau, Traité de paléontologie t. VI(2), Paris, 1958.
- Лавока Lavocat R. Notoungulata. In: J. Piveteau, «Traité de paléontologie», № 2, 1958.

- Лаппаран Lapparent A. F. Les oeufs de Dinosauriens fossiles du Rousset. C.R.Acad.Sci., t. 245, 1957.
- Лаппаран и Лавока Lapparent A. F. et Lavocat R. Dinosauriens. In: J. Piveteau, Traité de Paléontologie, t. V, Paris, 1955.
- Лаубенфельс Laubenfels M. W. Dinosaur extinctions: one more hypothesis. J. Paleont., v. 30, № 1, 1956.
- Леду, Гартенбергер, Мишо, Сюдр, Талер Ledoux Jean-Claude, Hertenberger Jean-Louis, Michaux Jacques, Sudre Jean, Thaler Louis. Découverte d'un Mammifère dans le Crétacé supérieur à Dinosauriens de Champ-Garimond près de Fons (Gard.) C.R.Acad. Sci., 1966.
- Леман Lehman J. P. Répartition des Therapsida. In: J. Piveteau, Traité de Paléontologie, t. VI (v. I), 1961.
- Линнигер Liniger H. Über das Dinosauriersterben in der Provence. «Leben und Umwelt», 18, № 2, 1961.
- Личков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества. Журнал «Общая биология», т. 5, 3, 1945.
- Лолл Lull R. S. A Revision of the Ceratopsia or Horned Dinosaurs. Memoirs of the Peabody Museum of Natural History, 3, 1933.
- Лолл и Райт Lull R. S. and Wright N. E. Hadrosaurian Dinosaurs of North America. Geol. Soc. Amer., Spec., Pap., № 40, 1942.
- Мак-Кенна Мас-Кенна M. C. On the shoulder girdle of the Mammalian subclass Allotheria. Am. Mus. Novit., № 2066, 1961.
- Малеев Е. Новое семейство динозавров из верхнего мела Монголии. ДАН СССР, т. 87, 1951.
- Малеев Е. Новый анкилозавр из верхнего мела Монголии. Там же, т. 87, № 2, 1952.
- Маринелли Marinelli W. Untersuchungen über die Funktion des Gebisses der Entelodontiden. Paleontol. Zschr., 6, 1924.
- Маринелли Marinelli W. Der Schädel des Höhlenbären (II Variation), Speläologische Monographien, Bd. XII, XIII, Wien, 1931.
- Мартин Martin P. S. Pleistocene ecology and biogeography of North America. Amer. Assoc. Adv. Sci., Spec. publ. 51, 1958.
- Мартин Martin P. S. Africa and Pleistocene overkill. Nature, v. 212, 1966.
- Маттауер и Талер Mattauer M. et Thaler L. Découverte d'oeufs et d'os de Dinosauriens dans le Crétacé terminal des environs de Montpellier (Hérault), Extrait du C.r. sommaire des seances de la Soc. Geol. de France, № 1, 1961.
- Мейер-Абих Meyer-Abich A. Geistgeschichtliche Grundlagen der Biologie. G. Fischer Verlag. Stuttgart, 1964.
- Мэтью Matthew W. D. A Marsupial of the Belly River Cretaceous. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXXV, 1916.
- Мэтью Matthew W. D. Critical observations upon Siwalic mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 56, 7, 1929.
- Начао Nagaо T. Nipponosaurus sachalinensis, a new genus and species of Trachodont. Journ. Fac. of Sci. Hokkaido Imper. University, ser. IV, v. III, 1936.

- Нейман В. Б. Расширяющаяся земля. Гос. издательство геогр. лит. М., 1966.
- Новожилов Н. И. Местонахождения млекопитающих нижнего эоцена и верхнего палеоцена МНР. Тр. Монгольской комиссии, в. 59, Изд. АН СССР, 1954.
- Нопча Норса F. Die Riesenformen unter den Dinosauriern. Cbl. Min., Geol., Paleont., 2, 1917.
- Нопча Норса F. Dinosaurierreste aus Siebenburgen, IV: Die Wirbelsäule von Rhabdodon und Orthomerus. Palaeont. Hungar., I, 1925.
- Ньюэлл Newell N. D. Mass extinction at the end of the Cretaceous period. Science, 149, № 3687, 1965.
- Ньюэлл Newell N. D. Paleontological gaps and geochronology. Journ. of Paleont., v. 36, No. 3, 1962.
- Оливер Oliver W. R. B. The moas of the New Zealand and Australia. Dominion Museum Bulletin, n. 15, Wellington, 1949.
- Осборн Osborn H. F. On Achaenodon, an Eocene Bunodont. Bull. Mus. Geol. Archeol. Priceton Colloge, № 3, 1883.
- Осборн Osborn H. F. Skeletal adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. t. 35, 1916.
- Осборн Osborn H. F. The titanotheres of ancient Wyoming, Dacota and Nebraska, U. S. Geol. Surv., Monogr., 55,2 vol., Washington, 1929.
- Остром Ostrom John H. Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 122, article 2, 1961.
- Остром Ostrom J. H. The cranial crests of hadrosaurian dinosaurs. Yale Peabody Mus., Postilla, no. 62, 1962.
- Остром Ostrom J. H. A reconsideration of the Paleoeology of hadrosaurian Dinosaurs. Am. Journ. Sc., V. 262, 1964.
- Павлов Pavlov A. P. Notes sur l'histoire géologique des oiseaux. Bull. Sc. Nat., Moscou, t. IX, 3, 1884.
- Павлов А. П. О некоторых еще мало изученных факторах вымирания. Добавление в книге М. В. Павловой «Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи». М.-Пгр., 1924.
- Паль Pales L. Pathologie de l'ours des cavernes. Ann. Paléont., 1958.
- Парамонов А. А. Пути и закономерности эволюционного процесса (основные принципы филогенетики). В книге «Совр. пробл. эволюционной теории», Изд-во «Наука», М., 1967.
- Паттерсон Patterson V. Early Cretaceous Mammals from Northern Texas. Amer. Journ. Sc., v. 249, 1951.
- Паттерсон Patterson V. Early Cretaceous Mammals and the evolution of mammalian molar teeth. Fieldiana, geol., v. 13, № 1, 1956.
- Петерсон Peterson O. A. A revision of the Entelodontidae. Mem. Carnegie Mus., vol. 4, 1909.

- Пивто Piveteau J. L'origine des Pleiosaues. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 241, 1955.
- Пивто Piveteau J. Sous-classe: Allotheria Marsh, 1880. In: «Traité de paléontologie», 1961.
- Пивто Piveteau J. Carnivora (641 — 820). In: Traité de paléontologie, t. VI (v. I), 1961.
- Пивто и Дешазо Piveteau J. et Dechaseaux C. Ste reospondyli. In: «Traité de paléontologie», Paris, 1955.
- Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде, т. 2, Изд-во АН УССР, 1951.
- Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде, т. 3, Изд-во АН УССР, 1954.
- Пирсон Persson P. O. A revision of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group. Lunds Univ. Arsskrift, N. F. Avd. 2, Bd. 59, № 1, 1963.
- Пирсон Pearson R. Animals and plants of the Cenozoic Era. London, Butterworths. 1964.
- Радинский Radinsky L. B. The Perissodactyl Hallux. Amer. Mus. Novit., n. 2145, 1963.
- Радинский Radinsky L. B. The adaptive radiation of the Phenacodontid Condylarthrs and origin of the Perissodactyla. Evolution, v. 20, № 3, 1966.
- Рассел Russe D. S. Body temperature of dinosaurs and its relationships to their extinction. Journ. of Paleont., v. 39, № 3, 1965.
- Рождественский А. К. Встречи с динозаврами. Изд-во «Знание», 1966.
- Ромер Romer A. S. Osteology of the Reptiles. Univ. Chicago Press, 1956.
- Ромер Romer A. S. Explosive Evolution. Zool. Jahrb., Abt. 3, 88, n. I, pp. 79—90.
- Ромер Romer A. S. Bibliography of fossil Vertebrates Exclusive o, North America, 1909 — 1927. Mem. Geol. Soc. Amer. 87, 1 — 2f 1962.
- Ромер Romer A. S. Vertebrate Paleontology. Third Edition. Chicago a. London, 1966.
- Рюттен Rütten M. G. Gezeiten und Dinosaurier. Geol. Rundschau, 45 — № 1, 1956.
- Рябинин Riabinin A. Mandschurosaurus amurensis, a hadrosaurian Dinosaurs from the Upper Cretaceous of Amur River. Mem. Soc. Paleont. Russie., 1930.
- Саведж, Рассел и Луи Savage D., Russel D. et Louis P. European Eocene Equidae. Univ. Calif. Publ., v. 56, 1965.
- Северцов С. А. Проблемы экологии животных, т. в. М., 1951.
- Сен-Бланка De Saint-Blancat U. Quelques lézards énormes ou bizarres évoquent aujourd'hui encore les reptiles du Secondaire. Sci. et avenir, 121, 1957.

- Сен-Жирон Saint-Giron H. et M. C. Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles. Vie et milieu, t. VII, f. 2, 1956.
- Сен-Сен Saint-Seine J. Sauropterygia, Pterosauria. Jn: J. Piveteau, «Traité de Paléontologie», t. 5. Paris, 1955.
- Симпсон Simpson G. G. Mesozoic Mammalia. I. American Triconodonts. Amer. Journ. Sc., v. 10, 1925.
- Симпсон Simpson G. G. Mesozoic Mammalia. IV. The Multituberculates as living animals. Amer. Journ. Sc., v. XI, 1926.
- Симпсон Simpson G. G. Mesozoic Mammalia. VIII. Amer. Jour. Sc., v. XIV, 80, 1927.
- Симпсон Simpson G. G. A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Mus. London, 1928.
- Симпсон Simpson G. G. American Mesozoic Mammals. Memoirs of the Peabody Mus. of Yale Universiti. 3, 1, 1929.
- Симпсон Simpson G. G. A new crocodylian from the Notostylops beds of Patagonia. Ibid, 623, 1933.
- Симпсон Simpson G. G. The first Mammals. Quarterly Review of Biology. 10, 154, 1935.
- Симпсон Simpson G. G. An ancient eosuchian crocodile from Patagonia. Ibid. 965, 1937.
- Симпсон Simpson G. G. The affinities of the Borhyaenidae. Amer. Mus. Nov., № 1118, 1941.
- Симпсон Simpson G. G. The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85, 1945.
- Симпсон Simpson G. G. Holarctic mammalian faunas. Bull. Geol. Soc. Amer. 58, 1947.
- Симпсон Simpson G. G. Темпы и формы эволюции. Перевод с англ., М., 1948.
- Симпсон Simpson G. G. Mesozoic Mammals and the polyphyletic origin of Mammals. Evolution, v. 13n. 3, 1959.
- Симпсон Simpson G. G. The history of life. Evolution after Darvins, the Univ. Chicago centennial. I, 1960.
- Симпсон Simpson G. G. The Meaning of Evolution. New Haven. 1960.
- Симпсон и Ильфман Simpson G. G. and Elitman H. O. Hind limb musculature and habits of a Paleocene Multituberculata. Amer. Mus. Nov. № 333, 1928.
- Скотт Scott W. B. A history of Land mammals in the Western Hemisphere. New York, 1937.
- Скотт, Джемсон и Вуд Scott W., Jerson G. and Wood A. The mammalian fauna of the White River oligocene. Trans. Amer. Phil. Soc., n. s. v. 28, pt. 5, 1941.
- Слоан, Ван-Вален Sloan R. E., Van-Valen L. Cretaceous Mammals from Montana. Science, v. 148, № 3667, 1965.

- Слафтер Slaughter B. H. Atherian from the Lower Cretaceous (Albian) of Texas. Postilla. Peabody Mus. of Nat. Hist. Yale University, New Haven, Connecticut, U.S.A., № 93, 1965.
- Слафтер Slaughter B. H. Earliest known marsupials. «Science», 1962, 162, № 3850.
- Степанов Д. Л. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней. Палеонт. ж., 4, 11 — 16, 1959.
- Стаблфилд Stubblefield C. G. Evolution in trilobites. Quart. Journ. Geol. Soc. London, v. 115, 1959.
- Спикер Э. М. Граница меловых и третичных отложений в штате Юта. Тр. XXI Межд. геол. конгресса, в. I, 1963.
- Стернберг Sternberg C. H. New restoration of a hooded duck-billed dinosaur. J. Paleont., v. 16, № 1, 1942.
- Стернберг Sternberg C. H. Complete skeleton of *Leptoceratops gracilis* Broun, from the Upper Edmonton member of Red Deer River. Alberta Bull. Nat. Mus. Canada, n. 123, 1951.
- Стиртон Stirton R. A. The first Lower Oligocene vertebrate fauna from northern South America. Comp. Estud. Geol. Colombia, vol. 7, 1947.
- Стрелковский В. И. Специализация и проблема вымирания. Сборник статей Ин-та палеобиологии. Изд. «Мецниереба», 1967.
- Стрельников И. Д. О терморегуляции у современных и вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий. В сб. «Вопр. палеобиологии и биостратиграфии». Госгеотехиздат. М. 1959.
- Сунтон Swinton W. E. The causes of extinction. Discovery. 15, 3, 1954.
- Талер Thaler L. Les oeufs des Dinosaures du Midi de la France livrant le secret de leur extinction. La Nature, n. 2, 1965.
- Татаринов Л. П. Тритилодонты. Основы палеонтологии, стр. 273 — 275, 1964.
- Телегди-Рот Telegdi-Roth K. A kihalas problemaja. Elet es tudomany. 9, № 46, 1964.
- Тениус Thenius E. Ursiden phylogenese und Biostratigraphie. Z. Säugetierkunde, 24, n. 1 — 2, 1959.
- Токе Tosquet R. Les lois de l'évolution. «Inform. scient.», 4, 1961.
- Толмачев А. И. Географические закономерности эволюции в недавнем и отдаленном геологическом прошлом. Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. Тр. II сессии ВПО. М., 1959.
- Трофимов Б. А. Новые энтелодонты из Монголии и Казахстана. Тр. Палеонтологического ин-та АН СССР, Г. 1952.
- Уотсон Watson D. Elasmosaurid shoulder-girdle and fore-limb. Proc. Zool. Soc., v. II, London, 1924.
- Уотсон Watson D. Paleontology and Modern Biology. Yale Univ. Press, 1951.
- Уотсон Watson D. The two great breaks in the history of life. Quart. J. Geol. Soc., 112, 4, London, 1957.
- Фишер Fischer A. G. Latitudinal variations in organic diversity. Evolution, 14, № 1, 1960.

- Флеров К. К. Пантодонты. Диноцераты. В «Основах палеонтологии», 1962.
- Флетчер Fletcher H. O. Giant marsupial remains of Brewarrina. New South Wales. Austral. Mus. Mag., II, n. 8, 1954.
- Фриан Friant M. L'ours des cavernes, *Ursus spelaeus* Rosem. Principaux caractères anatomiques de sa mandibule. Mitt. Naturforsch. Ges. 17, Bern. 1959.
- Хофштеттер Hoffstetter R. Caractères ancestraux et phylogénie des édentés xénarthres. Colloq. internat., Centre nat. rech. Scient., 60, 1955.
- Хофштеттер Hoffstetter R. Les serpents marins de l'Eocène. С. r. Soc. Geol. Fr., № 1 — 2, 1955.
- Хофштеттер Hoffstetter R. Nouveaux restes d'un serpent Boidé (*Madstoia madagascarensis* n. sp.) dans le Crétacé supérieur de Madagascar. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 2, t. 33, № 2, 1961.
- Хофштеттер Hoffstetter R. Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systemetique des Squamates. Probl. actuels de paléontologie. Paris, 1962.
- Хюне Huene F. von. Neue Pseudosuchiaer Coelurosaurier aus dem Württembergischen Keuper. Acta Zool. II, 1921.
- Хюне Huene F. von. Lebensbild des Saurischier-Vorkommens im obersten Keuper von Trossingen in Württemberg. Paleobiologica. 1928.
- Хюне Huene F. von. Ein primitiver Phytosaurier in der jüngeren nordostalpinen trais. Centralbl. Min. Geol. Pal. Abt. B, № 4, 1939.
- Хюне Huene F. von. Die Saurierwelt und ihre geschichtlichen Zusammenlünge. Gustav Fischer, Jena, 1952.
- Хюне Huene F. von. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Gustav Fischer, Jena, 1956.
- Хюрцлер Hürzeler J. Osteologie und Odontologie der Caenotheriiden. Abh. Schweiz. Pal. Gesellsch., Bd. LVIII, LIX, 1936.
- Шикама Shikama T. Teilhardosaurus and Endotherium, new reptilia and mammalia from Museo Coul field South Mandchouria. Proc. Jap. Acad., v. 23, 1947.
- Шиндевольф Schindewolf O. H. Über die möglichen Ursachen der grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte. Neues Jahrb. Geol. und Paläont., Monatsh., 10, 1954.
- Шиндевольф Schindewolf O. H. Neokatastrophismus? Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., 144, teil, 2, 1962 (1963).
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., 1939.
- Штехов Stechow E. Zur Frage nach der Ursache des grossen Sterbens am Ende der Kreidezeit. N. J. Geol. u. Pal., Monatschr., 4, 1954.
- Эдингер Edinger T. Die fossilen Gehirne. Zeits. gesamte Anat., Berlin, t. 28, 1929.
- Эдингер Edinger T. The pituitary body in giant animals fossil and living: a survey and a suggestion. Quart. Rev. Biology, v. 17, I, 1942.

- Эдингер Edinger T. Objet et résultats de la paléoneurologie. Ann. Paléont., t. XLII, 1956.
- Эдингер Edinger T. Anthropocentric misconceptions in paleoneurology. Proc. Rudolf Virchow med. Soc. 9, New-York, 1962.
- Экхнер Exner R. Der Untergang der Dinosaurier. Ann. Naturhistor. Mus. 60, Wien, 1955.
- Элленбергер, Гинзбург Ellenberger F., Ginsburg L. Le gisement de Dinosauriens triassiques de Maphutseng (Basutoland) et l'origine des Sauropodes. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 262, 1966.
- Эмихен Oemichen E. Essai sur la dynamique des Ichthyosauriens longipinnati et particulièrement d'Ichthyosaurus burgundiae (Gaud) Ann. Paléont., 27, Paris, 1938.
- Эскола Escola P. On the geological eras and the factors controlling organic evolution. Verhandl. Koninkl. Nederl. geol. — Mijnbouwk. Genootschap., Geol. ser., deel 16, S. — Gravenhage, 1956.
-

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Пояснения к схемам стратиграфического расчленения мезозоя и кайнозоя	12
Условия и факторы вымирания отдельных крупных групп рептилий мезозоя	18
Завроптеригин	13
Ихтиозавры	30
Мозазавры	37
Заврисхи	40
Орнитисхи	60
Птерозавры	106
К вопросу о возможных причинах вымирания терапсид	110
О переживании в позднем мере змей, черепах, клювоголовых, крокодилов	118
Причины вымирания мезозойских млекопитающих	127
Условия и факторы вымирания некоторых групп кайнозойских млекопитающих	135
Сумчатые	135
Древнейшие плацентарные млекопитающие	140
Хищники	148
Хоботные	158
Лошадиные	167
Халикотерии, бронтотерии и носорогообразные	174
Архаические свинообразные	183
Инадаптивная эволюция по В. О. Ковалевскому как одно из важнейших условий вымирания млекопитающих	192
Заключение	204
Литература	222

Напечатано по постановлению Редакционно-Издательского Совета
Академии наук Грузинской ССР

Редактор издательства Л. Н. Саркисян
Техредактор Э. Б. Бокерия
Корректор Л. Ш. Джаши

Сдано в набор 28.2. 1969; Подписано к печати 12.6. 1969.
Формат бумаги $60 \times 90^{1/16}$; Печатных л. 14,75; Уч.-Издат. л. 12,78.
УЭ 01272; Тираж 1000; Заказ 752;
Цена 1 руб. 33 коп.

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 60, კუტუზოვის ქ., 15
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 60, ул. Кутузова, 15

გამომცემლობა „მეცნიერების“ სტამბა, თბილისი, 60, კუტუზოვის ქ., 15
Типография Издательства «Мецниереба» Тбилиси, 60, ул. Кутузова, 15

Лео Каллистратович Габуня

ВЫМИРАНИЕ ДРЕВНИХ РЕПТИЛИИ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ლეო კალისტრატეს ძე გაბუნია

უძველესი რეპტილიებისა და მშაშფოვნებების ამოწყდომა

1914