

Г. О. ЧЕРЕПАНОВ, А. О. ИВАНОВ

ИСКОПАЕМЫЕ ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Г. О. Черепанов, А. О. Иванов

ИСКОПАЕМЫЕ ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Учебное пособие



ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2001

УДК 568+569
ББК 28.1
Ч-46

Рецензенты: д-р биол. наук А. О. Аверьянов (Зоологический ин-т РАН), канд. геол.-минер. наук
Ю. В. Савицкий (Институт физиологии РАН
им. И. П. Павлова)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
С.-Петербургского государственного университета*

Черепанов Г. О., Иванов А. О.

Ч-46 **Ископаемые высшие позвоночные:** Учеб. пособие. —
СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. — 204 с.
ISBN 5-288-02410-3

В книге приведены современные данные об ископаемых высших позвоночных (амниотах), их строении и эволюции. Крупные таксономические группы рассмотрены в большинстве случаев до отрядного уровня. Для каждого таксона даны основные сведения о морфологии, составе, времени существования и географическом распространении. Пособие снабжено словарем терминов, геохронологической таблицей, схемой классификации высших позвоночных. При относительно лаконичной текстовой части морфологический материал подробно проиллюстрирован.

Пособие предназначено для студентов биологических и геологических специальностей, а также для всех интересующихся палеонтологией; может быть использовано в качестве справочника по палеонтологии позвоночных.

Темплан 2000 г., № 71

ББК 28.1

На обложке — реконструкция иностранцевии. Рисунок А. П. Быстрова

© Г. О. Черепанов,
А. О. Иванов, 2001

ISBN 5-288-02410-3

© Издательство
С.-Петербургского
университета, 2001

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Высшие позвоночные и их классификация	7
План строения скелета высших позвоночных (номен- клатура и условные обозначения)	13
Череп	—
Посткраниальный скелет	16
Условные обозначения	20
Раздел Amniota. Высшие позвоночные	24
Класс Anapsida. Анапсиды	32
Подкласс Cotylosauria. Котилозавры	—
Подкласс Testudinata. Тестудинаты	37
Класс Eureptilia (Diapsida). Настоящие пресмыкаю- щиеся	41
Подкласс Ichthyopterygia. Ихтиоптеригии	49
Подкласс Synaptosauria. Синаптозавры	51
Подкласс Lepidosauria. Лепидозавры	57
Подкласс Archosauria. Архозавры	63
Класс Aves. Птицы	92
Подкласс Sauriurae. Ящерохвостые	98
Подкласс Ornithurae. Веерохвостые	102
Класс Theromorpha (Synapsida). Зверообразные	107
Отряд Pelycosauria. Пеликозавры	108
Подкласс Therapsida. Терапсиды	112
Класс Mammalia. Млекопитающие	122
Подкласс Eotheria. Эотерии	126
Подкласс Allotheria. Аллотерии	130
Подкласс Prototheria. Первозвери	131
Подкласс Theria. Звери	132
Инфракласс Pantotheria. Пантотерии	134

Инфракласс Tribotheria. Триботерии	136
Инфракласс Metatheria. Метатерии	—
Инфракласс Eutheria (Placentalia). Плацентарные . . .	140
Когорта Paratheria. Паратерии	143
Когорта Epitheria. Эпитерии	146
Словарь основных терминов	187
Указатель латинских названий таксонов (до уровня надсемейств)	194
Указатель русских названий таксонов (до уровня надсемейств)	198
Рекомендуемая литература	202

ПРЕДИСЛОВИЕ

Палеозоология позвоночных — интенсивно развивающаяся наука. В последнее время накоплен обширный новый материал, который дал возможность по-иному взглянуть на эволюцию и систематику этих животных. Этот материал в полном объеме не был включен ни в один из существующих учебников, что и явилось одной из основных причин, побудивших авторов создать настоящее учебное пособие.

В предлагаемой книге приведены данные об ископаемых высших позвоночных — амниотах, их строении и эволюции. Первые две главы являются вводными, в них дана современная система амниот, план строения их скелета, номенклатура его элементов, а также все условные обозначения. Таксономические группы рассмотрены в большинстве случаев до отрядного уровня, иногда до уровня подотрядов. При описании каждого таксона приведены основные сведения в следующих рубриках: общая характеристика группы, состав, возраст, распространение, особенности строения, разнообразие, замечания. В общей характеристике группы представлены внешний вид, образ жизни, размеры. В рубрике «Состав» даны сведения о таксономической структуре и объеме группы, таксон подразумевается как голофилетический, если нет специального указания на его иной статус. Геологический возраст указан с детальностью до эпохи. Данные о распространении ограничены в основном материками или частями света. Раздел «Разнообразие» вводится только для таксономически многочисленных групп. Для типичных и самых интересных представителей каждой группы приведено большое количество иллюстраций. На первых рисунках, относящихся к главе «План строения скелета высших позвоночных», показан наиболее полный набор скелетных элементов. На остальных рисунках, иллюстрирующих конкретных представителей групп, отмечены главным образом специфические элементы скелета. Книга снабжена кратким словарем морфологических и общепалеонтологических терминов.

Предлагаемое издание является второй частью двухтомного учебного пособия. Первая его часть «Ископаемые низшие позво-

ночные» содержит общие вводные главы, касающиеся вопросов тафономии, геохронологии, палеогеографии, данные об ископаемых бесчелюстных, рыбах и земноводных, а также о происхождении позвоночных. Эти части объединены единым планом построения и стилем изложения и могут быть использованы в качестве справочника по палеонтологии позвоночных.

Авторы глубоко признательны доктору биологических наук А. О. Аверьянову (Зоологический ин-т РАН), доктору биологических наук В. Г. Борхвардту и кандидату геолого-минералогических наук Ю. В. Савицкому (С.-Петербургский университет) за полезные предложения и ценные замечания.

ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Высшие позвоночные, или амниоты, — это группа первично наземных животных, включающая пресмыкающихся (в широком понимании), птиц и млекопитающих. В отличие от подавляющего большинства первичноводных позвоночных (анамниот), включающих бесчелюстных, рыб и земноводных, размножение, развитие и жизнь амниот происходит на суше в относительно сухой воздушной среде. С отрывом от воды связаны все основные особенности высших позвоночных. Яйцо амниот содержит все необходимое для полного (без личинки) и почти автономного развития зародыша: скорлуповую оболочку, обеспечивающую механическую и химическую защиту; белковую оболочку, содержащую запасы воды; крупный желток — резерв питательных веществ. Развитие эмбриона происходит в особой амниотической полости, образованной особыми зародышевыми оболочками и заполненной амниотической жидкостью. Продукты обмена накапливаются в выросте кишки — алантоисе (зародышевом мочевом пузыре). Дефицит воды и приспособление к поддержанию экономного водного баланса обусловили специфическое строение всех дефинитивных органов амниот. Особенно это сказалось на покровах, органах дыхания и выделения. Наружные слои кожи амниот сильно ороговевают и в итоге становятся плохо проницаемыми для воды и газов. Предохраняя организм от иссушения, кожа практически исключается из процессов дыхания и выделения. Функция газообмена перекладывается почти исключительно на легкие, функция выделения — на почки, которые значительно более сложно устроены, чем легкие и почки анамниот. В связи с развитием замкнутой грудной клетки у амниот сформировался всасывающий механизм вентиляции легких (за счет расширения грудной клетки), таким образом, ротовая полость освободилась от выполнения функции насоса, присущей земноводным.

Конкретные родственные связи высших позвоночных не вполне ясны. По-видимому, они возникли в раннем карбоне (табл. 1) от одной или нескольких ветвей древних земноводных (Amphibia). В позднем карбоне амниоты представлены тремя основными линиями — парарептилиями, завропсидами и теропсидами, расхождение которых произошло, вероятно, еще на амфибийном уровне организации. Вероятными предками амниот считают рептилиоподобных амфибий — антракозавров (Anthracosauria), однако некоторые их группы сближают с микрозав-

Таблица 1. Геохронологическая шкала

Эра	Период		Эпоха		Время
Кайнозой (Kz)	Четвертич- ный	Q	Голоцен (2)		1,78
			Плейстоцен (1)		
	Неоген	N	Плиоцен (2)		23,8
			Миоцен (1)		
	Палеоген	P	Олигоцен (3)		65
			Эоцен (2)		
Палеоцен (1)					
Мезозой (Mz)	Мел	K	Поздняя (2)		141
			Ранняя (1)		
	Юра	J	Поздняя (3)		205
			Средняя (2)		
			Ранняя (1)		
	Триас	T	Поздняя (3)		251
			Средняя (2)		
			Ранняя (1)		
Палеозой (Pz)	Пермь	P*	Поздняя (2)	Поздняя	298
				Средняя	
			Ранняя (1)	Ранняя	
	Карбон	C*	Поздняя (3)	Поздняя	354
			Средняя (2)		
			Ранняя (1)	Ранняя	
	Девон	D			408
	Силур	S			434
	Ордовик	O			490
	Кембрий	Є			545

млн лет

* Для карбона и перми приведены два варианта деления на эпохи: слева — используемый в данном издании, справа — предложенный Международным геологическим конгрессом в 2000 г.

рами (Microsauria) — животными, напоминающими современных тритонов и саламандр.

В нашем издании принята следующая классификация амниот.

Раздел Amniota. Высшие позвоночные

Amniota incertae sedis

+ Отряд Captorhinomorpha. Капториноморфы

+ Отряд Millerosauria. Миллерозавры

+ Отряд Mesosauria. Мезозавры

Ветвь Parareptilia. Парарептилии

Класс Anapsida. Анапсиды

Подкласс Cotylosauria. Котилозавры

+ Отряд Diadecta. Диадекты

+ Отряд Procolophonia. Проколофоны

+ Отряд Pareiasauria. Парейазавры.

Подкласс Testudinata. Тестудинаты

Отряд Chelonia. Черепахи

Ветвь Sauropsida. Завропсиды

Класс Eureptilia (Diapsida). Настоящие пресмыкающиеся (Диапсиды)

+ Отряд Araeoscelidia. Ареосцелидии

+ Отряд Thalattosauria. Талаттозавры

+ Отряд Choristodera. Хористодеры

+ Отряд Protorosauria (Prolacertilia). **Проторозавры**

+ Отряд Rhynchosauria. Ринхозавры

Подкласс Ichthyopterygia. Ихтиоптеригии

+ Отряд Ichthyosauria. Ихтиозавры

Подкласс Synaptosauria. Синаптозавры

Надотряд Sauropterygia. Завроптеригии

+ Отряд Nothosauria. Нотозавры

+ Отряд Plesiosauria. Плезиозавры

Надотряд incertae sedis

+ Отряд Placodontia. Плакодонты

Подкласс Lepidosauria. Лепидозавры

+ Отряд Eosuchia (Younginiiformes). **Эозухии**

Отряд Rhynchocephalia. Клювоголовые

Отряд Squamata. Чешуйчатые

Подкласс Archosauria. Архозавры

+ Отряд Thecodontia. Текодонты

Отряд Crocodilia. Крокодилы

+ Отряд Pterosauria. Птерозавры (Летающие ящеры)

- Надотряд Dinosauria. Динозавры
- + Отряд Ornithischia. Птицетазовые
- + Отряд Saurischia. Ящеротазовые

Класс Aves. Птицы

Подкласс Sauriurae. Ящерохвостые

Надотряд Archaeornithes. Археорнисы (Первоптицы)

- + Отряд Archaeopteriformes. Археоптериформы

Надотряд Enantiornithes. Энантиорнисы

- + Отряд Euornithiformes. Эуорнитиформы
- + Отряд Alexornithiformes. Алексорнитиформы

Подкласс Ornithurae. Веерохвостые

Надотряд Odontornithes. Одонторнисы (Зубастые птицы)

- + Отряд Hesperornithiformes. Гесперорнисообразные

Надотряд Ichthyornithes. Ихтиорнисы

- + Отряд Ichthyornithiformes. Ихтиорнисообразные

Надотряд Palaeornithes (Palaeognathae). Древненебные

- + Отряд Aeryornithiformes. Эпиорнисообразные
- + Отряд Dinornithiformes. Моаобразные

6 отрядов современных птиц

Надотряд Neornithes (Neognathae). Новонебные

- + Отряд Diatrymiformes. Диатримообразные

30 отрядов современных птиц

Ветвь Theropsida. Теропсиды

Класс Theromorpha (Synapsida). Зверообразные (Синапсиды)

- + Отряд Pelycosauria. Пеликозавры

Подкласс Therapsida. Терапсиды

Надотряд Deinocerphalia (Dinocerphalia). Странноголовые

- + Отряд Titanosuchia. Титанозухии
- + Отряд Tapinocerphalia. Тапиноцефалы

Надотряд Anomodonta. Аномодонты

- + Отряд Venjukoviamorpha. Веньюковиаморфы
- + Отряд Dromasauria. Дромазавры
- + Отряд Dicynodontia. Дицинодонты

Надотряд Theriodontia. Териодонты (Зверозубые)

- + Отряд Eotitanosuchia (Phthinosuchia). Эотитанозухии
- + Отряд Gorgonopsia. Горгонопсы
- + Отряд Eutheriodontia. Настоящие териодонты

Класс Mammalia. Млекопитающие

Подкласс Eotheria. Эотерии

- + Отряд Triconodonta. Триконодонты
- + Отряд Docodonta. Докодонты

Подкласс Allotheria. Аллотерии

- + Отряд Multituberculata. Многобугорчатые
- Подкласс Prototheria. Первозвери
 - Отряд Monotremata. Однопроходные
- Подкласс Theria. Звери
 - Инфракласс Pantotheria. Пантотерии
 - + Отряд Symmetrodonta. Симметродонты
 - + Отряд Shuotheridia. Шуотеридии
 - + Отряд Eupantotheria. Эупантотерии
 - Инфракласс Tribotheria. Триботерии
 - Инфракласс Metatheria. Метатерии
 - + Отряд Deltatheroidea. Дельтатероиды
 - + Отряд Asiadelphia. Азиадельфии
 - Отряд Marsupialia. Сумчатые
 - Инфракласс Eutheria (Placentalia). Эутерии (Плацентарные)
 - + Отряд Proteutheria. Протэутерии
 - Когорта Paratheria. Паратерии
 - + Отряд Palaeonodonta. Палеанодонты
 - Отряд Edentata (Xenarthra). Неполнозубые
 - Отряд Pholidota. Ящеры (Панголины)
 - Когорта Epitheria. Эпитерии
 - + Отряд Tillodontia. Тиллодонты
 - + Отряд Taeniodonta. Тениодонты
 - + Отряд Pantodonta. Пантодонты
 - + Отряд Dinocerata (Uintatheria). Диноцераты
 - Надотряд Insectivora. Насекомоядные
 - + Отряд Leptictida. Лептиктиды
 - Отряд Erinaceomorpha. Ежеобразные
 - Отряд Soricomorpha. Землеройкообразные
 - Отряд Tenrecomorpha. Тенрекообразные
 - Надотряд Archonta. Архонты
 - Отряд Primates. Приматы
 - Отряд Scandentia. Тупайи
 - Отряд Dermoptera. Шерстокрылы
 - Отряд Chiroptera. Рукокрылые
 - Надотряд «Anagalida». «Анагалиды»
 - + Отряд Anagalida. Анагалиды
 - Отряд Macroscelidea. Прыгунчиковые
 - Отряд Rodentia. Грызуны
 - Отряд Lagomorpha. Зайцеобразные
 - Надотряд Ungulata. Копытные
 - + Отряд Condylarthra. Кондилартры («Древние копытные»)

- Отряд Artiodactyla. Парнопалые
- + Отряд Mesonychia. Мезонихии
- Отряд Cetacea. Китообразные
- Отряд Tubulidentata. Трубчатозубые
- Отряд Perissodactyla. Непарнопалые
- + Отряд Arctostylopida. Арктостилопиды
- Грандотряд Meridiungulata. «Южноамериканские копытные»
- + Отряд Notoungulata. Нотоунгуляты
- + Отряд Astrapotheria. Аstrapотерии
- + Отряд Litopterna. Литоптерны
- + Отряд Xenungulata. Ксенунгуляты
- + Отряд Pyrotheria. Пиротерии
- Грандотряд Paenungulata. «Африканские копытные»
- Отряд Hyracoidea. Даманы
- + Отряд Embrithopoda. Эмбритоподы
- Отряд Proboscidea. Хоботные
- + Отряд Desmostylia. Десмостилии
- Отряд Sirenia. Сиреновые
- Надотряд Ferae. Хищные
- + Отряд Creodonta. Креодонты
- Отряд Carnivora. Настоящие хищные

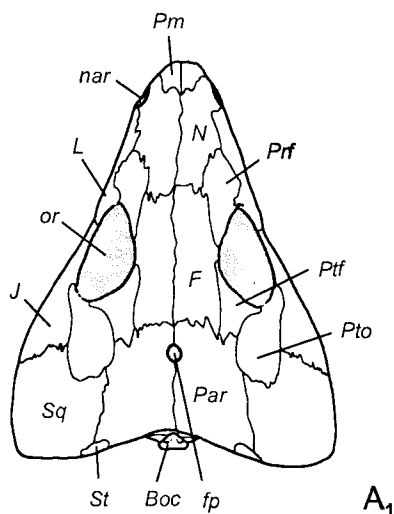
ПЛАН СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ (НОМЕНКЛАТУРА И УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ)

В скелете позвоночных различают два основных типа костей: замещающие и покровные. Первые развиваются в процессе замещения (оссификации) хрящевых зачатков, расположенных внутри тела. Эти кости слагают внутренний скелет животного, или эндоскелет. Вторые развиваются в коже (в ее глубоком слое — дерме) и характеризуются отсутствием хрящевых предшественников. Эти окостенения формируют наружный скелет позвоночного, или экзоскелет. Состав костей в скелете амниот различен. Ниже приводится их набор, близкий к исходному (этот набор не является полным).

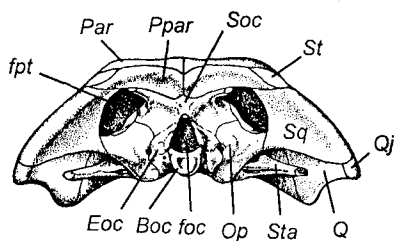
Череп

В черепе (рис. 1) выделяют четыре морфофункциональных блока: мозговую коробку, крышу черепа, небный комплекс, нижнюю челюсть.

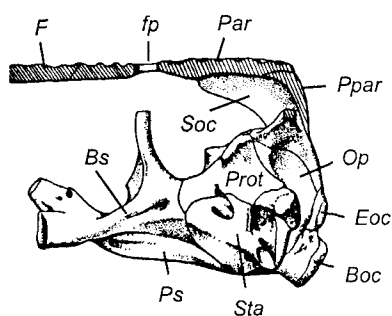
Мозговая коробка сложена замещающими костями, окружающими головной мозг. Основание мозговой коробки образуют расположенные по медиальной линии основная клиновидная (*basisphenoideum*) и основная затылочная (*basioccipitale*) кости. Последняя выходит на заднюю поверхность черепа и формирует здесь центральную часть затылочного мыщелка. К затылочному отделу относятся также непарная верхнезатылочная кость (*supraoccipitale*) и парная боковая затылочная кость (*exoccipitale*), ограничивающие сверху и с боков большое затылочное отверстие. Боковые стенки мозговой коробки слагаются парными переднеушной (*prooticum*) и заднеушной (*opisthoticum*) костями. Заднеушная кость несет околозатылочный (парокципитальный) отросток, соединяющий мозговую коробку и крышу черепа. Кроме этого, мозговая коробка крепится к небному комплексу черепа (а именно к крыловидным костям) при помощи расположенных на боковых сторонах основной клиновидной кости базиптеригоидных отростков (базиптеригоидное сочленение). Снизу мозговая коробка подстилается расположенной по средней линии покровной костью — парасфеноидом (*parasphenoideum*). В ушной области мозговой коробки лежит слуховая косточка, или стремя (*columella auris*, или *stapes*) — парная замещающая кость па-



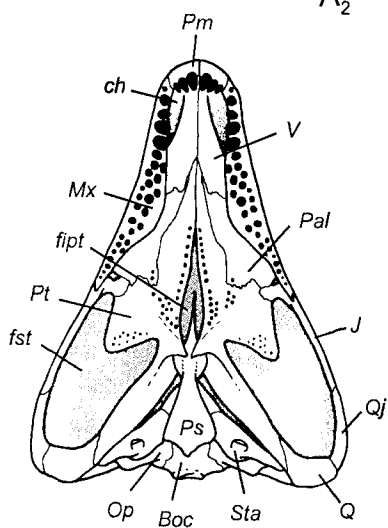
A₁



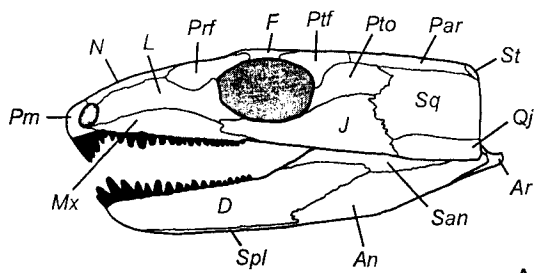
A₂



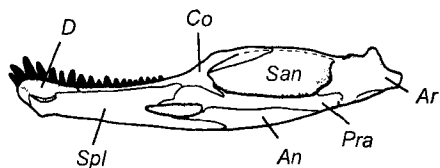
A₄



A₃



A₅



A₆

лочковидной формы, формально относящаяся к элементам подъязычной дуги.

Крыша черепа представляет собой костный щит, сложенный парными покровными костями, покрывающими голову сверху и с боков. В нем имеется несколько отверстий: ноздри, глазницы (орбиты) и теменное отверстие; на нижнезаднем краю крыши обычно присутствует ушная вырезка — место крепления барабанной перепонки. Переднебоковой край крыши черепа составляют предчелюстная (praemaxillare) и верхнечелюстная (maxillare) кости с расположенными на них зубами. Позади верхнечелюстной лежит скуловая кость (jugale), формирующая нижний край глазницы. Окологлазничную группу составляют также слезная (lacrimale), предлобная (praefrontale), заднелобная (postfrontale) и заглазничная (postorbitale) кости. По медиальной линии черепа лежат вытянутые спереди назад носовая (nasale), лобная (frontale), теменная (parietale) и заднетеменная (postparietale) кости. Сбоку от двух последних окостенений расположен продольный височный ряд, состоящий из надвисочной (supratemporalе) и табличной (tabulare) костей. Щечную область черепа составляют чешуйчатая (squamosum) и квадратноскуловая (quadratojugale) кости. Между этим отделом крыши и мозговой коробкой расположена аддукторная полость, вмещающая смыкающую челюсти аддукторную мускулатуру.

Нёбный комплекс включает в себя замещающие окостенения нёбноквадратного хряща и ряд покровных костей крыши ротовой полости. В передней части нёба имеются отверстия внутренних ноздрей, или хоан, в задней — лежащие медиально межкрыловидные впадины и латерально подвисочные впадины; последние являются местом прохождения аддукторных мускулов. Основную часть нёбного комплекса составляют четыре пары покровных костей: разделяющие хоаны сошники (vomer), расположенные за ними и образующие боковой край нёба нёбные (palatinum) и

Рис. 1. Строение черепа амниот.

А — капториноморф *Captorhinus* (р. пермь): А₁ — череп, вид сверху; А₂ — череп, вид сзади; А₃ — череп, вид снизу; А₄ — черепная коробка сбоку, левая часть крыши черепа удалена; А₅ — череп, вид сбоку; А₆ — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны (А₁, А₃, А₅, А₆ — Ricqlès, Bolt, 1983; А₂, А₄ — Romer, 1956).

поперечные (*transversum*, или *ectopterygoideum*) кости, покрывающие всю середину нёба крыловидные кости (*pterygoideum*). На базе нёбноквадратного хряща, в его задней части, формируется парная квадратная кость (*quadratum*), образующая поверхность для сочленения с нижней челюстью, и верхнекрыловидная кость (*epipterygoideum*), соединяющая кости нёбного комплекса (в частности, крыловидные) с мозговой коробкой. У многих амниот разросшиеся предчелюстные, верхнечелюстные, нёбные, а иногда и крыловидные кости формируют вторичное костное нёбо, отделяющее носовую полость от ротовой.

Нижняя челюсть сформирована главным образом покровными костями, окружающими нижнечелюстной, или меккелев, хрящ. Единственным замещающим элементом нижней челюсти является сочленовная кость (*articulare*), несущая челюстной сустав (подвижное соединение с квадратной костью). Латеральную поверхность челюсти образуют расположенные спереди назад зубная (*dentale*) и угловая (*angulare*) кости и лежащая выше последней надугловая кость (*supraangulare*). Медиальная поверхность челюсти выстлана пластинчатой (*spleniale*), предсочленованной (*praearticulare*) и одной или несколькими венечными (*coronoideum*, *intercoronoideum*) костями.

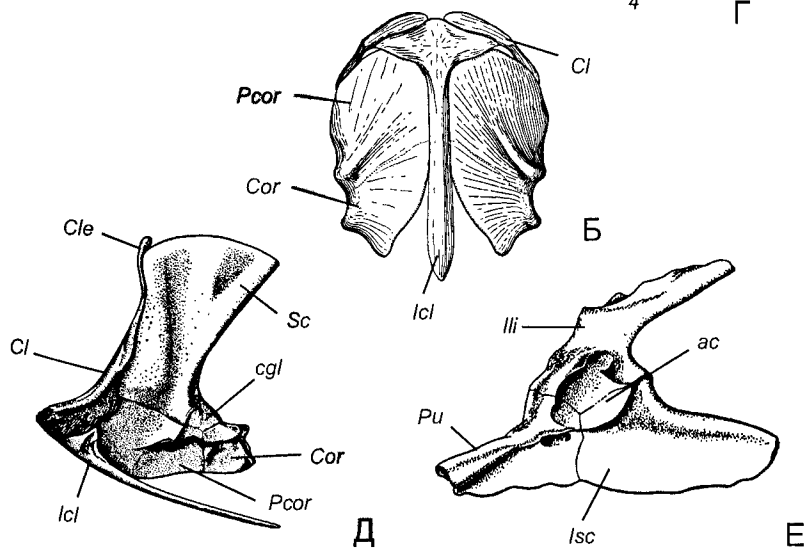
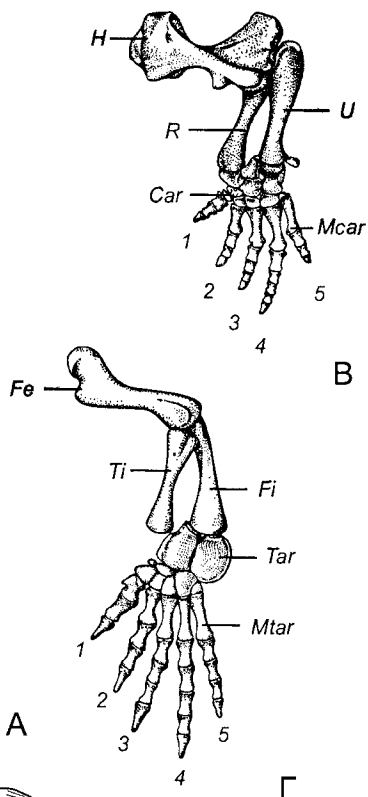
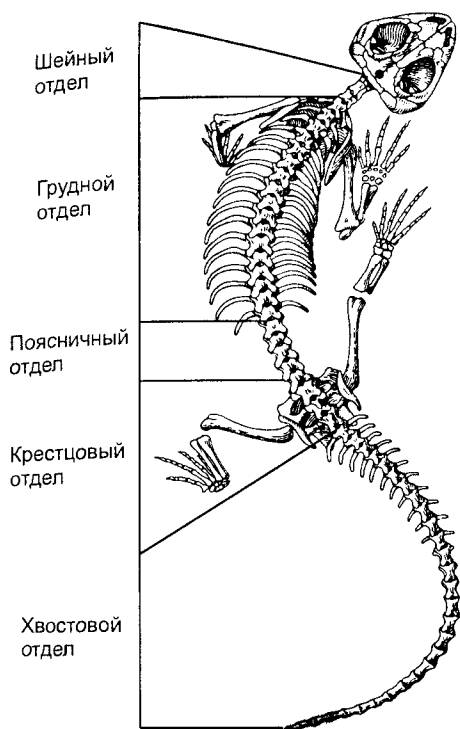
Посткраниальный скелет

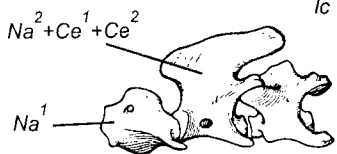
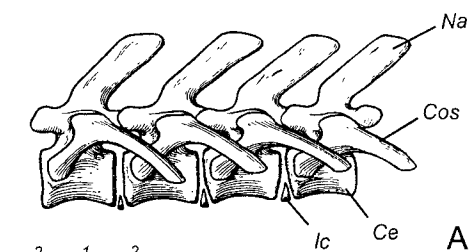
Посткраниальный скелет (рис. 2; 3, А–В) включает следующие отделы: осевой скелет, плечевой и тазовый пояса, скелет передней и задней конечностей, дермальный панцирь.

Осевой скелет состоит из замещающих костей: позвонков (*vertebrae*) и прикрепленных к ним ребер (*costae*). Каждый позвонок сформирован двумя основными элементами — невральной дугой (*arcus neuralis*) и телом (*centrum*); снизу между телами

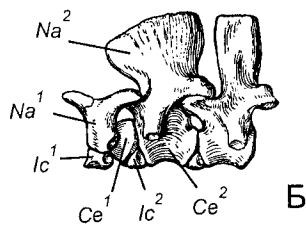
Рис. 2. Строение посткраниального скелета амниот.

А, Б — проколофон *Nyctiphruretus* (п. пермь): А — скелет; Б — плечевой пояс, вид с вентральной стороны. В–Е — пеликозавр *Ophiacodon* (п. карбон): В — передняя конечность; Г — задняя конечность; Д — плечевой пояс, вид сбоку; Е — тазовый пояс, вид сбоку (А, Б — Ефремов, 1940; В–Е — Romer, 1956).





B₁

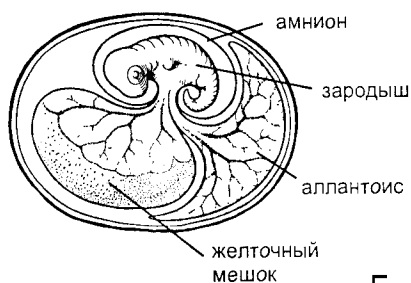


Б

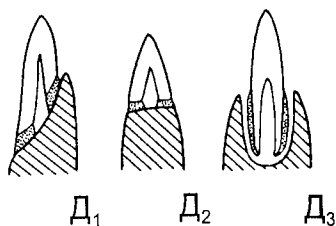
A



B₂



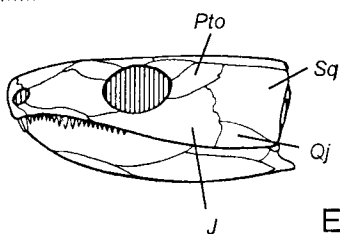
Г



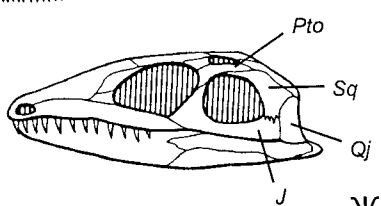
D₁

D₂

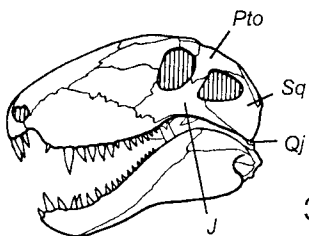
D₃



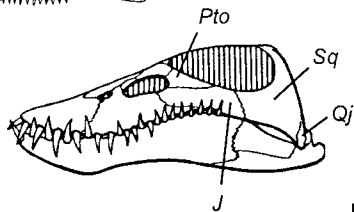
Е



Ж



3



И

иногда присутствуют вставочные кости — интерцентры (intercentrum, или hyposentrum). На невральных дугах расположены парные поперечные отростки, а также сочленовные отростки, или зигапофизы, и непарный вертикально направленный остистый отросток. В позвоночнике выделяют пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Передние шейные позвонки имеют особое устройство. Первый шейный позвонок, или атлант (atlas), представляет собой костное кольцо, на передней поверхности которого снизу имеется суставная площадка для сочленения с затылочным мыщелком. Второй шейный позвонок, или эпистрофей (epistropheus, или axis), отличается наличием направленного вперед зубовидного отростка, который наряду с атлантом принимает участие в формировании затылочного сустава. Хвостовые позвонки характеризуются наличием нижних, или гемальных, дуг.

Плечевой пояс образован замещающими и покровными костями. К эндоскелетным элементам пояса относятся дорсально расположенная лопатка (scapula) и занимающие вентральное положение передний коракоид (procoracoideum) и задний коракоид (coracoideum), а также расположенная между ними грудина (sternum), часто остающаяся хрящевой. В месте соединения лопатки и коракоидов расположена гленоидная ямка, служащая для причленения плечевой кости. Покровные кости плечевого

Рис. 3. Строение амниотического яйца, элементов осевого скелета и черепа амниот.

А — горгонопс *Scymnognathus* (п. пермь), грудные позвонки, вид сбоку. Б — горгонопс *Sauroctonus* (п. пермь), шейные позвонки, вид сбоку. В — барсук *Meles* (совр.): В₁ — три передних шейных позвонка, вид сбоку; В₂ — эпистрофей, вид сбоку. Г — строение амниотического яйца. Д — схема крепления зубов к челюсти: Д₁ — плевродонтный тип, Д₂ — акродонтный тип, Д₃ — текодонтный тип (кость показана штриховкой, цемент — точками, дентин — не окрашен). Е-И — основные типы строения черепа амниот: Е — анапсидный тип (капториниморф), Ж — диапсидный тип (лепидозавр), З — синапсидный тип (пеликозавр), И — эвриапсидный тип (плезиозавр) (А-Г — Быстров, 1957; Д-И — Romer, 1939, 1956, с изменениями).

пояса представлены парными **клейтрумом** (cleithrum) и **ключицей** (clavicula) и непарной **межключицей** (interclavicula, или episternum).

Тазовый пояс состоит из трех пар замещающих костей: сочлененной с крестцовым отделом позвоночника подвздошной кости (ilium) и расположенных более вентрально лобковой (pubis) и седалищной (ischium) костей. В области схождения этих трех костей расположена вертлужная впадина — место приращения бедренной кости.

Скелет передней конечности включает только замещающие кости. Это — плечевая кость (humerus), кости предплечья — лучевая (radius) и локтевая (ulna), кости запястья (carpalia), пясти (metacarpalia) и фаланги пальцев.

Скелет задней конечности также включает только замещающие кости. Это — бедренная кость (femur), кости голени — большая берцовая (tibia) и малая берцовая (fibula), кости предплюсны (tarsalia), плюсны (metatarsalia) и фаланги пальцев.

Дермальный панцирь представлен двумя видами покровных окостенений: гастралиями (gastralia) — палочковидными костями, расположенными на брюхе, и остеодермами — разнообразными по форме костными пластинками, встречающимися на разных частях тела.

Условные обозначения

<i>ac</i>	acetabul	вертлужная впадина
<i>acr</i>	acromion	акромиальный отросток
<i>Al</i>	Alisphenoideum	крылоклиновидная кость
<i>An</i>	Angulare	угловая кость
<i>Ar</i>	Articulare	сочленовная
<i>Boc</i>	Basioccipitale	основная затылочная кость
<i>Bs</i>	Basisphenoideum	основная клиновидная кость
<i>C</i>	Canini	клыки
<i>Car</i>	Carpalia	кости запястья
<i>Ce</i>	Centrum	тело позвонка
<i>cgl</i>	cavitas glenoidalis	гленоидная впадина
<i>ch</i>	choana	хоана
<i>cin</i>	cingulum	цингулум
<i>Cl</i>	Clavicula	ключица
<i>Cle</i>	Cleithrum	клейтрум
<i>Cmc</i>	Carpometacarpus	пряжка

<i>Co</i>	Coronoideum	венечная кость
<i>coc</i>	condylus occipitalis	затылочный мыщелок
<i>Cor</i>	Coracoideum	коракоид
<i>Cos</i>	Costa (Costale)	ребро (реберная пластинка)
<i>D</i>	Dentale	зубная кость
<i>ent</i>	entoconid	энтоконид
<i>Eoc</i>	Exoccipitale	боковая затылочная кость
<i>Ept</i>	Epipterygoideum	верхнекрыловидная кость
<i>F</i>	Frontale	лобная кость
<i>fan</i>	fenestra antorbitale	предглазничное отверстие
<i>Fe</i>	Femur	бедренная кость
<i>Fi</i>	Fibula	малая берцовая кость
<i>fipt</i>	fossa interpterygoideus	межкрыловидная впадина
<i>fm</i>	fenestra mandibularis	мандибулярное отверстие
<i>foc</i>	foramen occipitale magnum	большое затылочное отверстие
<i>fp</i>	foramen parietale	теменное отверстие
<i>fpt</i>	fenestra posttemporalis	задневисочное отверстие
<i>fst</i>	fossa subtemporalis	подвисочная впадина
<i>ft</i>	fenestra temporalis	височное отверстие
<i>G</i>	Gastralia	гастралии
<i>H</i>	Humerus	плечевая кость
<i>hy</i>	hypocone	гипокон
<i>hyd</i>	hypoconid	гипоконид
<i>I</i>	Incisivi	резцы
<i>Ic</i>	Intercentrum	интерцентр
<i>Ico</i>	Intercoronoideum	межвенечная кость
<i>Icl</i>	Interclavicula	межключица
<i>Ili</i>	Ilium	подвздошная кость
<i>In</i>	Incus	наковальня
<i>iot</i>	incisura oticalis	ушная вырезка
<i>Isc</i>	Ischium	седалищная кость
<i>J</i>	Jugale	скуловая кость
<i>L</i>	Lacrimale	слезная кость
<i>M</i>	Molares	заднекоренные зубы
<i>Mal</i>	Malleus	молоточек
<i>Mcar</i>	Metacarpalia	кости пясти
<i>me</i>	metacone	метакон
<i>med</i>	metaconid	метаконид
<i>Mtar</i>	Metatarsalia	кости плюсны
<i>Mx</i>	Maxillare	верхнечелюстная кость
<i>N</i>	Nasale	носовая кость
<i>Na</i>	Arcus neuralis (Neurale)	невральная дуга (позвоночная пластинка)
<i>nar</i>	naris	ноздря

<i>No</i>	Notarium	спинная кость
<i>Nu</i>	Nuchale	загрийковая пластинка
<i>Op</i>	Opisthoticum	заднеушная кость
<i>or</i>	orbita	глазница
<i>Os</i>	Osteodermae	остеодермы
<i>P</i>	Praemolares	переднекоренные зубы
<i>pa</i>	paracone	паракон
<i>pad</i>	paraconid	параконид
<i>Pal</i>	Palatinum	нёбная кость
<i>pan</i>	processus angularis	угловой отросток
<i>Par</i>	Parietale	теменная кость
<i>part</i>	processus articularis	сочленовный отросток
<i>pco</i>	processus coronoideus	венечный отросток
<i>Pcor</i>	Procoracoideum	передний коракоид
<i>Pd</i>	Praedentale	предзубная кость
<i>Pet</i>	Petrosum	каменистая кость
<i>Ph</i>	Peripherale	краевая пластинка
<i>Pm</i>	Praemaxillare	предчелюстная кость
<i>Ppar</i>	Postparietale	заднетеменная кость
<i>Ppu</i>	Praepubis	предлобковая кость
<i>pr</i>	protocone	протокон
<i>Pra</i>	Praearticulare	предсочленовная кость
<i>prd</i>	protoconid	протоконид
<i>Prf</i>	Praefrontale	предлобная кость
<i>Prot</i>	Prooticum	переднеушная кость
<i>Ps</i>	Parasphenoideum	парасфеноид
<i>Pt</i>	Pterygoideum	крыловидная кость
<i>Pter</i>	Pteroid	птероид
<i>Ptf</i>	Postfrontale	заднелобная кость
<i>Pto</i>	Postorbitale	заглазничная кость
<i>Pu</i>	Pubis	лобковая кость
<i>Py</i>	Pygale	хвостовая пластинка
<i>Pyg</i>	Pygostyle	пигостиль
<i>Q</i>	Quadratum	квадратная кость
<i>Qj</i>	Quadratojugale	квадратноскуловая кость
<i>R</i>	Radius	лучевая кость
<i>Ro</i>	Rostrale	ростральная кость
<i>San</i>	Supraangulare	надугловая кость
<i>Sc</i>	Scapula	лопатка
<i>Ser</i>	Sclerae	кости склеры
<i>So</i>	Supraorbitale	надглазничная кость
<i>Soc</i>	Supraoccipitale	верхнезатылочная кость
<i>Spl</i>	Spleniale	пластинчатая кость

<i>Sq</i>	Squamosum	чешуйчатая кость
<i>St</i>	Supratemporale	надвисочная кость
<i>Sta</i>	Stapes	стрема
<i>Ster</i>	Sternum	грудина
<i>Syn</i>	Synsacrum	сложный крестец
<i>T</i>	Temporale	височная кость
<i>Ta</i>	Tabulare	табличная кость
<i>Tar</i>	Tarsalia	кости предплюсны
<i>td</i>	talonid	талонид
<i>Ti</i>	Tibia	большая берцовая кость
<i>Tit</i>	Tibiotarsus	тибиотарзус
<i>Tmt</i>	Tarsometatarsus	цевка
<i>tr</i>	trigon	тригон
<i>trd</i>	trigonid	тригонид
<i>Trs</i>	Transversum	поперечная кость
<i>Tym</i>	Tympanicum	барабанная кость
<i>U</i>	Ulna	локтевая кость
<i>V</i>	Vomer	сошник
<i>Ver</i>	Vertebra	позвонок
<i>1-11</i>	порядковые номера элементов	
←	указатель переднего направления, расположен с лингвальной стороны зубов	

РАЗДЕЛ AMNIOTA. ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Общая характеристика. Наружные слои кожи роговые, плохо проницаемые для воды и газов. Дыхание обеспечивается почти исключительно легкими, выделение — почками. У примитивных форм сердце трехкамерное, но в желудочке имеется перегородка, частично разделяющая его на две части — артериальную и венозную. У продвинутых амниот (птицы и млекопитающие) сердце четырехкамерное, устроенное так, что артериальный кровоток полностью обособлен от венозного. Низшие амниоты являются пойкилотермными животными, т. е. температура их тела зависит от температуры окружающей среды; высшие — гомотермными (теплокровными). Оплодотворение внутреннее. Яйца крупные, богатые желтком, защищены плотными яйцевыми оболочками; их откладка происходит на суше. У яйцеживородящих и живородящих амниот яйцевые оболочки вторично утрачены, так как яйцо или зародыш развиваются в половых органах самки. Развитие эмбрионов происходит в амниотической полости. С помощью окружающих эту полость зародышевых оболочек осуществляется дыхание эмбриона, а у живородящих форм — и его питание (посредством диффузии питательных веществ из кровотока матери в кровь эмбриона). Личиночная стадия отсутствует. Амниоты заселили разнообразные наземные обитания, освоили воздушную среду, многие вторично возвратились в воду.

Состав (табл. 2). Пять классов — Anapsida (Анапсиды), Eureptilia, или Diapsida (Настоящие пресмыкающиеся, или Дипсиды), Aves (Птицы), Theromorpha, или Synapsida (Зверообразные, или Синапсиды), Mammalia (Млекопитающие). Эти группы составляют три филогенетические ветви, вероятно, разошедшиеся еще на амфибийном уровне организации. Первая ветвь — Parareptilia (Парарептилии) представлена одним классом Anapsida. Вторая ветвь — Sauropsida (Завропсиды) включает настоящих рептилий и птиц. Третья ветвь — Theropsida (Теропсиды) представлена зверообразными и их потомками млекопитающими. Филогенетические связи и таксономическое положение отрядов Captorhinomorpha (Капториноморфы), Millerosauria (Миллерозавры) и Mesosauria (Мезозавры) являются весьма спорными, и трудно отнести к какой-либо из перечисленных ветвей, и мы рассматриваем их как Amniota incertae sedis.

Традиционное деление наземных позвоночных на три класса — Reptilia (Рептилии, или Пресмыкающиеся), Aves (Птицы

Таблица 2. Филогения высших позвоночных

Геологический возраст															Таксон		
Pz					Mz								Kz				
C			P		T			J			K		P	N	Q		
1	2	3	1	2	1	2	3	1	2	3	1	2					
															Parareptilia		

и Mammalia (Млекопитающие) — представляется устаревшим, так как не отражает в должной мере современные представления о филогенетических связях между группами амниот. Пресмыкающиеся в широком понимании представляют собой либо парафилетический, либо полифилетический таксон. Представителей этой группы объединяет только общий уровень организации («рептилийный»), их можно охарактеризовать исключительно как амниоты, которые не являются ни птицами, ни млекопитающими.

Возраст. Поздний карбон — современность.

Особенности строения (см. рис. 1, 2, 3). Примитивные амниоты (в частности, парарептилии), как и их предки — древние амфибии, имеют череп со сплошной крышей, полностью перекрывающей сверху и с боков аддукторную полость. Такой тип черепа называется анапсидным. У более продвинутых амниот аддукторная полость открыта в результате недоразвития ряда костей и формирования в крыше черепа височных отверстий (окон), которые ограничены снизу костными перемычками, име-

нуемыми височными дугами. Завропсиды характеризуются диапсидным типом черепа, т. е. черепом с двумя височными окнами (верхним и нижним) и соответственно с двумя височными дугами. Верхняя височная дуга сложена заглазничной и чешуйчатой костями, нижняя — скуловой и квадратноскуловой. Диапсидные черепа претерпели различные преобразования. В результате редукции височных дуг в черепе может сохраняться лишь одно височное отверстие (и одна дуга) или вовсе их не быть. По-видимому, модификацию диапсидного черепа представляет собой эвриапсидный тип, отличающийся наличием верхнего височного окна и обычно очень широкой подстилающей его дуги. Теропсиды характеризуются черепом, изначально имеющим одно височное отверстие и дугу, сложенную скуловой и чешуйчатой костями. Такой тип черепа получил название синапсидного. У большинства амниот (за исключением примитивных групп) имеется хорошо развитая ушная вырезка. Она занимает боковое положение в черепе и образована обычно чешуйчатой, квадратноскуловой или квадратной костями, к заднему краю которых крепится барабанная перепонка (у млекопитающих барабанная перепонка расположена очень низко и поддерживается угловой костью). Важная особенность неба ранних амниот — наличие поперечного выступа крыловидной кости. Его развитие, вероятно, связано с появлением отсутствующего у анамниот крыловидного мускула, который наряду с аддукторным осуществляет смыкание челюстей. Зубы амниот закреплены на челюсти различными способами: поверхностно (акродонтный тип), изнутри (плевродонтный тип) или погружены в отдельные ячейки — альвеолы (текодонтный тип). У примитивных форм зубы имеются не только на челюстях, но и на костях неба. Затылочный мышечлок одинарный или парный.

Тела позвонков различны по форме: двояковогнутые (амфицельные), передневогнутые (процельные), задневогнутые (описцельные), с плоскими (платицельные) или седловидными (гетероцельные) сочленовными поверхностями. Они представляют собой видоизмененные плевроцентры амфибий. Рудименты хорды и клиновидные гипоцентры (интерцентры) сохраняются только у самых примитивных форм. Невральные дуги соединены с телами позвонков при помощи швов или сращены с ними. В позвоночнике пять отделов: шейный, грудной, поясничный, тазовый и хвостовой. Шейный отдел хорошо обособлен. Его передние позвонки четко дифференцированы и формируют два различных по составу элемента — атлант и эпистрофей. Атлант

представляет собой лишь невральную дугу и интерцентр первого позвонка, эпистрофей — объединенный комплекс невральной дуги, интерцентра и тела второго позвонка с приросшим к нему телом первого, образующим зубовидный отросток. Грудные позвонки несут хорошо развитые ребра. Их нижние концы обычно соединены с грудиной, таким образом формируется замкнутая грудная клетка. Поясничный отдел не всегда четко отличим от грудного (часто сохраняет ребра). Крестцовый отдел включает как минимум два позвонка (за исключением случаев редукции таза). Хвостовой отдел позвоночника сильно варьирует по длине. Внутренний плечевой пояс состоит из лопатки и одного или двух (переднего и заднего) коракоидов, иногда срастающихся в единый скапулокоракоид (*scapulocoracoideum*). Покровные кости плечевого пояса обычно сильно редуцированы: клейтрум имеется только у самых примитивных форм, ключицы и межключица могут отсутствовать. Тазовый пояс состоит из трех парных костей — подвздошной, седалищной и лобковой, которые во взрослом состоянии могут срастаться. Исходным типом конечности является пятипалая лапа с фаланговой формулой: 2:3:4:5:3 — для кисти и 2:3:4:5:4 — для стопы.

Отряд *Captorhinomorpha*. Капториноморфы

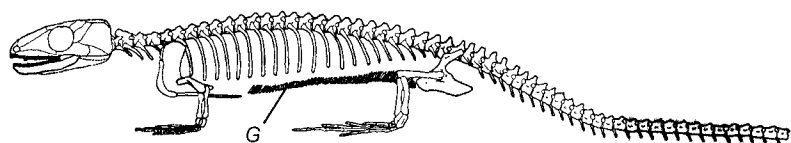
Общая характеристика. Примитивные сухопутные ящерице-подобные амниоты. Исходно и в большинстве своем насекомоядные или хищные животные. Размеры преимущественно мелкие (20–50 см), лишь поздние представители могли достигать в длину 2 м.

Состав. Четыре или пять семейств, более 25 родов.

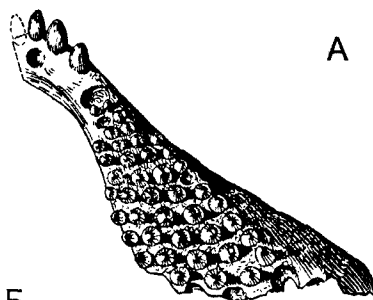
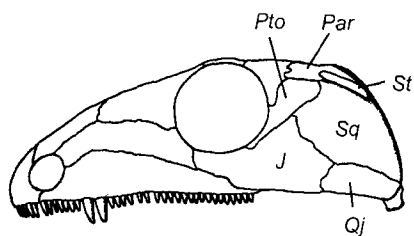
Возраст. Поздний карбон — поздняя пермь.

Распространение. Европа, Азия, Северная Африка и Северная Америка.

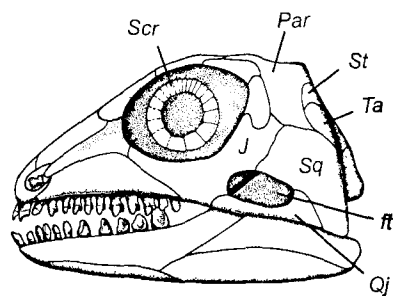
Особенности строения (см. рис. 1; 4, А–Д). Череп относительно крупный и высокий. У примитивных форм (*Hylonomus*, *Protorothyris*) он анапсидный, с терминально расположенными ноздрями, округлыми глазницами и небольшим теменным отверстием. У некоторых продвинутых родов (*Bolosaurus*) в крыше черепа имеется низко расположенное височное окно, подстилаемое квадратноскуловой костью. Хоаны широко расставлены. Ушная вырезка отсутствует (барабанной перепонки не было, и звуковые колебания передавались через кости черепа). Мозговая коробка не сращена с крышей черепа, ее поддержка осущест-



A

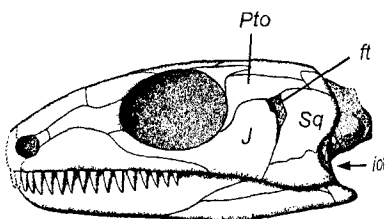
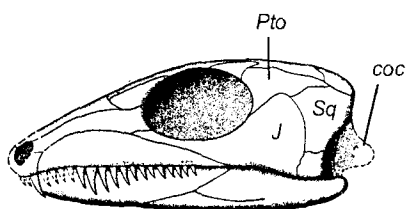


B



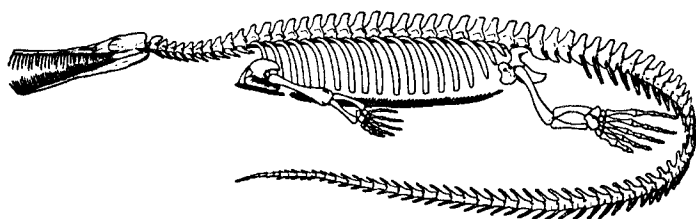
Д

Г



E

Ж



3

влялась массивной слуховой косточкой (стременем). Соединение между основной клиновидной и крыловидными костями нёба (базиптеригоидное сочленение) подвижное. Заднетеменные, табличные и надвисочные кости претерпевают редукцию и смещены на затылочную поверхность черепа. Челюстные (краевые) зубы конические, у ранних форм со следами лабиринтной складчатости дентина, сходные с лабиринтодонтными зубами древних амфибий. У большинства родов имеются нёбные зубы, расположенные в три ряда. На челюстях зубы часто также образуют несколько продольных рядов. У специализированных форм (сем. *Captorhinidae*), предположительно склерофагов или фитофагов, одновременно могло функционировать до 12 зубных рядов. Тела позвонков амфицельные, построенные крупными катушкоподобными плевроцентрами и мелкими серповидными интерцентрами. Невральные дуги изначально узкие, со сближенными (левым и правым) сочленовными отростками. В крестце 2 позвонка. В предкрестцовом отделе от 32 (примитивное состояние) до 24 позвонков, из них 5 приходятся на шею. Комплекс атлант-эпистрофей примитивного типа, но более консолидированный, чем у амфибий-антракозавров: дуга и тело эпистрофея срастаются. Ребра присутствуют по всей длине туловища и в основании хвоста. Ключица, межключица и клейтрум небольшие и относительно узкие. Коракоидов всегда два — передний и задний; во взрослом состоянии они сращены с лопаткой в единый скапулоракоид. Кости тазового пояса имеют примитивную форму широких пластин. Кисть и стопа удлиненные, с исходной для амниот фаланговой формулой. На брюхе сохраняются ряды

Рис. 4. Капториноморфы (А-Д), миллерозавры (Е, Ж) и мезозавры (З).

А — *Hylonomus* (п. карбон), скелет. Б — *Protorothyris* (р. пермь), череп, вид сбоку. В — *Gecatogomphius* (п. пермь), нижняя челюсть, вид сверху. Г — *Bolosaurus* (р. пермь), череп, вид сбоку. Д — *Cephalerpeton* (п. карбон), реконструкция. Е — *Milleretops* (п. пермь), череп, вид сбоку. Ж — *Milleretta* (п. пермь), череп, вид сбоку. З — *Mesosaurus* (р. пермь), скелет (А — Carroll, 1969; Б — Watson, 1954; В — Вьюшков, Чудинов, 1956; Г — Daly, 1969; Д — Carroll, Baird, 1972; Е, Ж — Romer, 1956; З — McGregor, 1908).

мелких костных чешуй (предшественники гастралий). На спине костных чешуй нет.

Замечания. Капториноморфы включают наиболее древние известные амниот, и ранние их формы характеризуются очень примитивным строением. В связи с этим некоторые исследователи считают их базальной группой для всех высших позвоночных и, таким образом, придерживаются идеи монофилии амниот. По мнению других авторов, капториноморфы представляют собой исходную группу только для завропсид или для завропсид и теропсид, но определенно не имеют близких родственных связей с парарептилиями.

Отряд *Millerosauria*. Миллерозавры

Общая характеристика. Примитивные наземные амниоты по внешнему виду напоминающие некрупных ящериц. Насекомоядные формы. Длина тела от 0,3 до 0,5 м.

Состав. Два семейства, около 10 родов.

Возраст. Поздняя пермь.

Распространение. Южная Африка и Восточная Европа.

Особенности строения (рис. 4, Е, Ж). Череп треугольный в плане. Глазницы большие, овальные. Ноздри расположены терминально. Теменное отверстие небольшое. У примитивных форм (*Milleretops*) височных окон нет, у более продвинутых (*Milleretta*, *Millerosaurus*) имеется зачаточное или хорошо развитое височное отверстие, соответствующее нижнему диапсидному. Височная дуга может быть неполной, квадратная кость подвижно сочленена с крышей черепа (стрептостилия). Базиптеригоидное сочленение тоже подвижное. Стремя относительно массивное, направлено вбок к вырезке на заднем крае чешуйчатой и квадратноскуловой кости, где, по-видимому, располагалась барабанная перепонка. Заднетеменные, табличные и надвисочные кости расположены на затылочной поверхности, как у капториноморфов. Челюстные зубы простые, конические; сидят в неглубоких альвеолах (субтекодонтные). Нёбные зубы мелкие, многочисленные. Позвонки амфицельные, со свободными интерцентрами. Плечевой пояс пластинчатый. Клейтрума нет. Коракоид только один.

Замечания. Миллерозавры сочетают в себе признаки различных амниот. Наличие нижнего височного отверстия и развитие стрептостилии послужили основанием для сближения их с лепидозаврами (см. *Eureptilia*). Однако не менее вероятно, что

миллерозавры представляют собой небольшую самостоятельную филогенетическую линию, логически завершающую эволюцию типичных капториноморфов.

Отряд Mesosauria. Мезозавры

Общая характеристика. Древнейшие специализированные вторичноводные амниоты. Крокодилоподобные формы, питавшиеся водными беспозвоночными или мелкой рыбой. Длина тела около 1 м.

Состав. Одно семейство, 3 рода.

Возраст. Поздний карбон (?). Ранняя пермь.

Распространение. Южная Африка и Южная Америка.

Особенности строения (рис. 4, 3). Череп анапсидный, сильно удлинённый за счёт разрастания костей предноздревой области. Стремя массивное, направлено к квадратной кости. Челюстные зубы очень тонкие и длинные, возможно, служили фильтрующим аппаратом. Нёбные зубы хорошо развиты. Ребра толстые, сложенные уплотнённой костной тканью (пахиостозные), что характерно для ныряющих животных. Позвонки амфицельные, без интерцентров. Шея удлинена (10–12 позвонков), спинных позвонков 22–23, крестцовых — 2. Хвост длинный, с высокими остистыми отростками позвонков; вероятно, он служил основным двигателем при водной локомоции. Конечности с широкой веслообразной кистью и стопой, задние заметно крупнее передних. Число фаланг увеличено: в первом пальце их 4, в остальных четырех — по 5. Гастралии тонкие и многочисленные.

Замечания. Раньше предполагали, что в черепе мезозавров имеется нижнее височное окно. Это служило основанием для выделения их в особый подкласс рептилий — Proganosauria (Проганозавры). Переисследование останков мезозавров показало отсутствие височных окон в их черепе.

КЛАСС ANAPSIDA. АНАПСИДЫ

Общая характеристика. Примитивные амниоты переходного к рептилийному или рептилийного уровня организации. У современных форм (черепахи) кожа покрыта роговыми чешуями и практически лишена желез. У древних анапсид (диадекты, парейазавры), судя по скульптуре покровных костей, она сохраняла некоторые амфибийные черты: слабо ороговела и несла большое количество желез. Яйцекладущие. Пойкилотермные. Большинство анапсид водные или околоводные животные, лишь небольшое число черепах приспособилось к сухопутному образу жизни.

Состав (см. табл. 2). Два подкласса — *Cotylosauria* (Котилозавры) и *Testudinata* (Тестудинаты). Котилозавры — примитивная группа анапсид, по-видимому, анцестральная (предковая) для тестудинат.

Возраст. Поздний карбон — современность.

Особенности строения. Череп анапсидный. Ушная вырезка расположена по заднему краю чешуйчатой и квадратноскуловой кости. В отличие от капториноморфов, табличные и надвисочные кости редуцируются без смещения на затылочную поверхность.

ПОДКЛАСС COTYLOSAURIA. КОТИЛОЗАВРЫ

Состав. Три отряда — *Diadecta* (Диадекты), *Procolophonina* (Проколофоны) и *Pareiasauria* (Парейазавры). Родственные связи между отрядами не вполне ясны.

Возраст. Поздний карбон — поздний триас.

Особенности строения. Череп очень архаичный, стегальный, с почти полным, как у древних амфибий, набором костей крыши. Теменное отверстие всегда имеется. Хоаны открываются прямо под ноздрями. Зубная система акродонтная или текодонтная. На небных и крыловидных костях обычно присутствуют мелкие зубы. Позвонки амфицельные, часто с отверстием для хорды и свободными интерцентрами; их особая черта — вздутые (широкие) невральные дуги. В шейном отделе 2–4 позвонка Крестцовых позвонков от 2 до 5. Пояса конечностей массивные, пластинчатые. В плечевом поясе обычно сохраняется клейтрум. Конечности широко расставлены в стороны. Гастралии обычно имеются. Покров из остеодерм часто хорошо развит.

Отряд *Diadecta*. Диадекты

Общая характеристика. Тяжеловесные растительноядные котилозавры. Полуводные, а возможно, постоянноводные формы. Длина тела до 3 м.

Состав. Два семейства, 5 родов.

Возраст. Поздний карбон — ранняя пермь.

Распространение. Европа, Западная Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 5, А–В). Череп высокий и овальный в проекции, с гладкими или слабо скульптурированными костями. Небо прочно сращено с мозговой коробкой и краями крыши черепа. Оно сводчатое, со срединным продольным гребнем и мелкими расположенными на нем зубами. Ушная вырезка хорошо выражена. Зубы субтекодонтные. Передние челюстные зубы высокие и лопатовидные, задние — низкие и широкие, давящего типа. У продвинутых форм (*Diadectes*) на жевательной поверхности задних зубов имеются краевые бугры, между которыми расположены впадины. Посткраниальный скелет массивный, с крупными позвонками и расширенными ребрами. Клейтрум крупный, плотно примыкает к лопатке. Коракоид один. Конечности мощные и короткие. Остеодермальный покров развит не сильно, может отсутствовать.

Замечания. В последнее время диадектов часто относят к рептилиоморфным амфибиям (отряд *Diadectomorpha*), наиболее близким к настоящим амниотам.

Отряд *Procolophonía*. Проколофоны

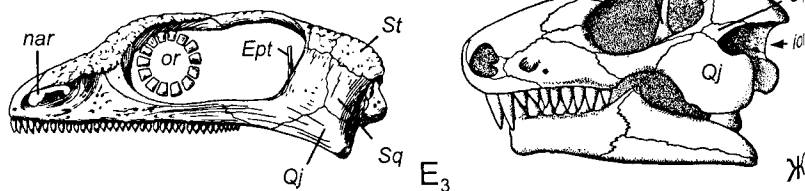
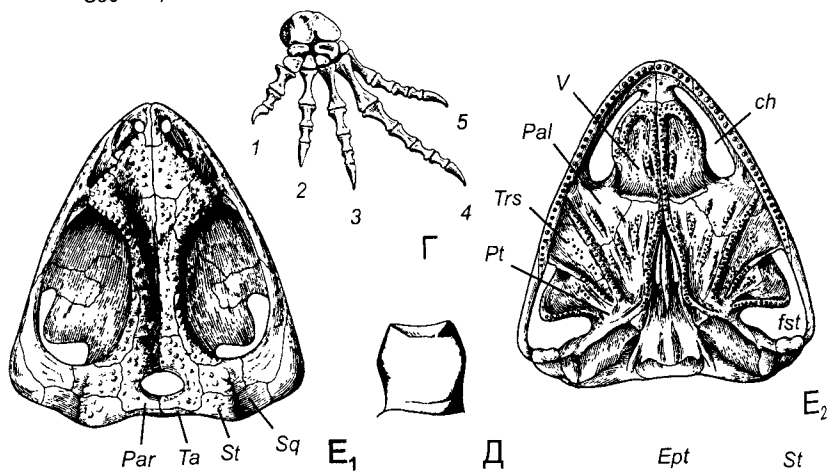
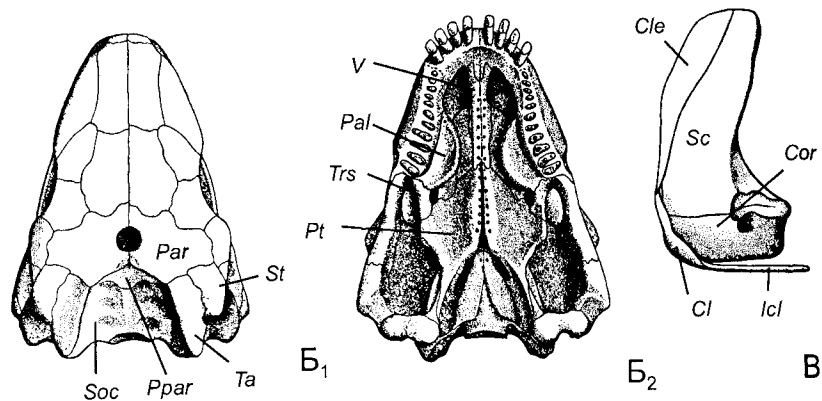
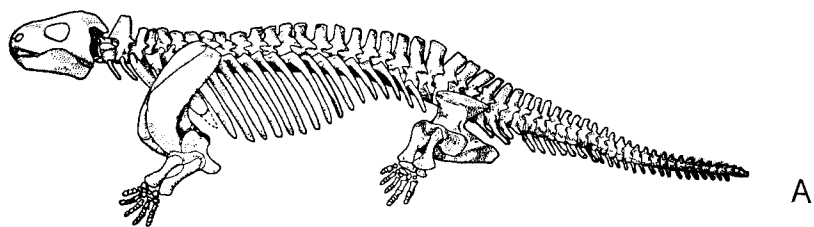
Общая характеристика. Полуводные и наземные котилозавры, внешне напоминающие ящериц. Насекомоядные, моллюскоядные, а возможно, и растительноядные формы. Длина тела обычно не превышает 0,5 м.

Состав. Три семейства, около 30 родов.

Возраст. Поздняя пермь — поздний триас.

Распространение. Все материки, включая Антарктиду.

Особенности строения (см. рис. 2, А, Б; 5, Г–Ж). Череп треугольный в плане, нередко с глубокими ушными вырезками. Орбиты очень крупные, однако только передняя их часть была занята глазом, а задняя — аддукторной мускулатурой (т. е. представляла собой аналог височного окна). Базиптеригоидное сочленение подвижное, у высших проколофонов развит кинетизм небно-челюстного комплекса наподобие ящеричного. Зубная си-



стема акродонтная или субтекодонтная. Зубы конические; у примитивных форм (*Nyctiphruretus*) они мелкие и многочисленные, у продвинутых (*Macrophon*, *Procolophon*) — крупные, относительно редкие, с широкими коронками. Осевого скелет в целом примитивен, но имеется хорошо обособленный поясничный отдел (от 2 до 5 позвонков, расположенных впереди крестца и не несущих ребер), и в креплении таза принимает участие дополнительный третий позвонок. Клейтрум имеется. Коракоидов два, они срастаются с лопаткой в единую кость. Конечности стройные и относительно длинные. Остеодерм нет.

Отряд *Paraeisauria*. Парейазавры

Общая характеристика. Тяжеловесные бегемотоподобные растительноядные котилозавры. Наземные или, более вероятно, полуводные формы. Длина тела от 1 до 3 м.

Состав. Два семейства, около 10 родов.

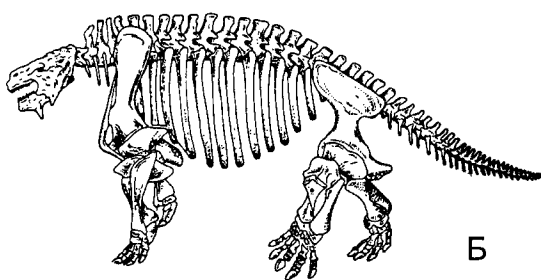
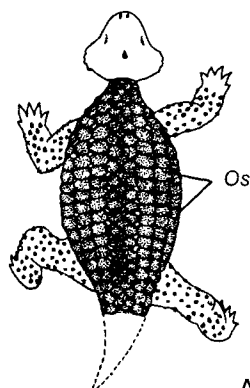
Возраст. Поздняя пермь.

Распространение. Европа, Восточная Азия и Африка.

Особенности строения (рис. 6). Череп высокий, сверху и с боков покрыт остеодермами, часто перекрывающими ушные вырезки. Эти остеодермы образуют бугры и шипы, особенно крупные по затылочному краю. Череп акинетичный: небо прочно сращено с мозговой коробкой и краями крыши черепа. Зубы текодонтные. Их коронки лопатовидно расширены и зазубрены по режущему краю. Нёбные зубы образуют несколько продольных рядов. Посткраниальный скелет очень массивный. Коракоид один. Клейтрум может отсутствовать. Конечности мощные и короткие. Плечевая и бедренная кости с крупными буграми, к которым крепилась мускулатура. Фаланги короткие, их число

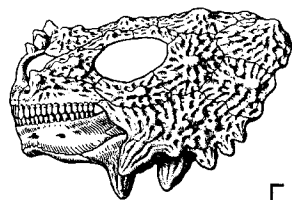
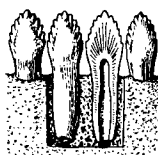
Рис. 5. Диадекты (А-В) и проколофоны (Г-Ж).

А-В — *Diadectes* (р. пермь): А — скелет; Б₁ — череп, вид сверху; Б₂ — череп, вид снизу; В — плечевой пояс, вид сбоку. Г — *Nycteroleter* (п. пермь), стопа. Д — *Macrophon* (р. триас), зуб, вид сбоку. Е — *Nyctiphruretus* (п. пермь), череп: Е₁ — вид сверху, Е₂ — вид снизу, Е₃ — вид сбоку. Ж — *Procolophon* (р. триас), череп, вид сбоку (А — Carroll, 1969; Б, В, Ж — Romer, 1956; Г — Efremov, 1940; Д, Е — Ивахненко, 1979).

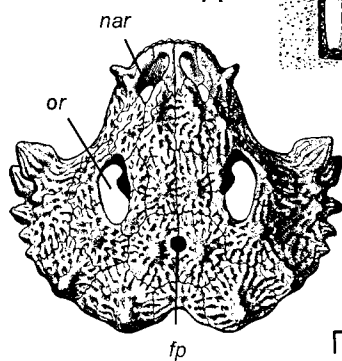


A

Б

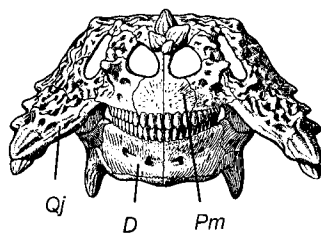


Γ_2

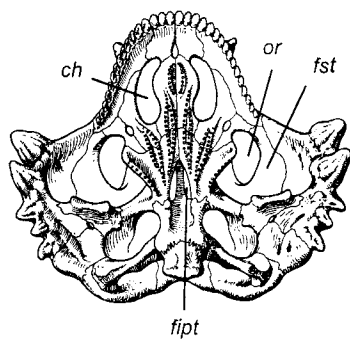


Γ_1

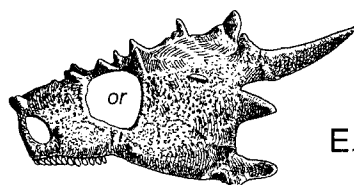
B



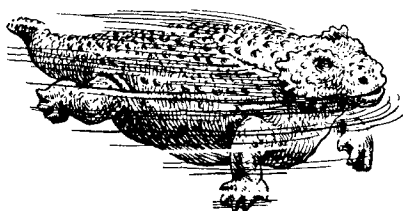
Γ_3



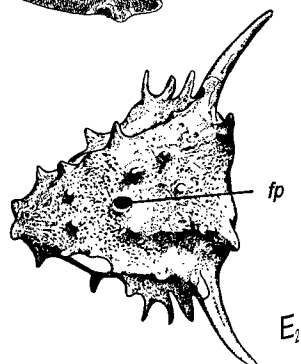
Γ_4



E_1



Д



E_2

может быть сокращено до формулы 2:3:4:3:1 на передней конечности и 2:3:3:4:0 — на задней. Концевые фаланги копытообразные. Остеодермальный покров развит в различной степени. Обычно он представлен отдельными костными пластинками, лежащими над остистыми отростками позвонков и рядами вдоль ребер. У некоторых форм остеодермы, контактируя между собой, образуют консолидированные надплечевой и надкрестцовый щиты (*Scutosaurus*), а иногда практически сплошной мозаичный панцирь (*Anthodon*).

ПОДКЛАСС TESTUDINATA. ТЕСТУДИНАТЫ

Отряд Chelonia. Черепахи

Общая характеристика. Разнообразные по образу жизни (сухопутные, пресноводные, морские) панцирные анапсиды. Животоядные, редко растительноядные формы. Средние размеры от 30 см до 1 м, максимальные — 3,7 м.

Состав. Три подотряда — Proganochelydia (Проганохелидии), Cryptodira (Скрытошейные) и Pleurodira (Бокошейные); около 200 ископаемых и 90 современных родов. Проганохелидии — группа, включающая наиболее древних черепах, однако не являющаяся непосредственно предковой для более продвинутых скрытошейных и бокошейных. Последние две группы, несмотря на раннее расхождение в эволюции, представляют собой единый филум Casichelydia (Казихелидии), сестринский проганохелидиям.

Возраст. Поздний триас — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

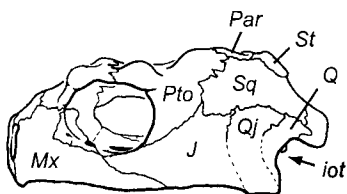
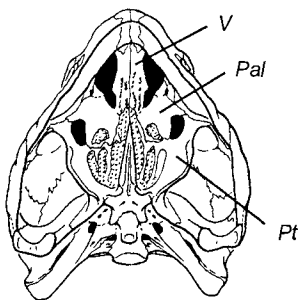
Рис. 6. Парейазавры.

А — *Anthodon* (п. пермь), реконструкция дермального панциря. Б–Д — *Skutosaurus* (п. пермь): Б — скелет; В — строение зубов; Г₁ — череп, вид сверху; Г₂ — череп, вид сбоку; Г₃ — череп, вид спереди; Г₄ — череп, вид снизу; Д — реконструкция. Е — *Elginia* (п. пермь), череп: Е₁ — вид сбоку, Е₂ — вид сверху (А — Lee, 1997; Б — Gregory, 1951; В, Г — Быстров, 1957; Д — Ивахненко, Корабельников, 1987; Е₁ — Abel, 1924; Е₂ — Newton, 1893).

Особенности строения (рис. 7). У примитивных форм череп типичный анапсидный, у продвинутых он преобразованный анапсидный, характеризующийся глубокими височными и/или скуловыми вырезками (аналогами височных отверстий). Теменное отверстие отсутствует. Табличных и заднетеменных костей нет, надвисочные сохраняются только у проганохелидий (*Proganochelys*). Предглазничная область сильно укорочена, некоторые ее кости (слезные, носовые) редуцированы. Заглазничная область, напротив, удлинена и расширена, служит для крепления мощной челюстной мускулатуры. Череп акинетичный: кости верхней челюсти и нёба прочно связаны между собой и с мозговой коробкой. Хоаны оттеснены от края челюсти разросшимися нёбными флангами верхнечелюстных костей, формирующими зачаток вторичного костного нёба. Челюсти лишены зубов и покрыты роговым чехлом, у древнейших черепах сохраняются рудименты нёбных зубов. Посткраниальный скелет сильно преобразован. Шея удлиненная (8 длинных позвонков), очень подвижная. Туловище, напротив, короткое (10–11 спинных позвонков), иммобилизированное и покрытое костным панцирем. Спинушкой щит, или карапакс, образован видоизмененными элементами осевого скелета — разросшимися в коже невральными дугами позвонков и ребрами (позвоночные и реберные пластинки), а также окаймляющими их по периферии многочисленными кожными костями (загрявковая, краевые, надхвостовые и хвостовая пластинки). Брюшной щит, или пластрон, составляют расширенные элементы плечевого пояса — ключицы и межключица (эпипластроны и энтопластрон), а также 3–5 пар преобразованных гастралий. Ребра лежат снаружи от поясов конечностей. Грудины нет. Ость лопатки высокая, у большинства форм почти

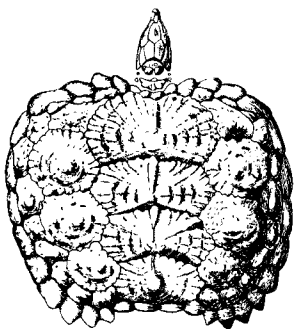
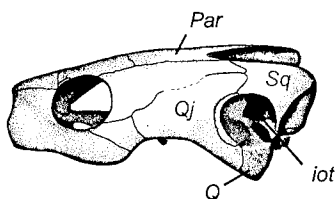
Рис. 7. Черепахи: проганохелидии (А–В) и скрытошейные (Г–Е).

А–В — *Proganochelys* (п. триас): А₁ — череп, вид снизу, А₂ — череп, вид сбоку; В — панцирь, вид сверху; В — скелет, левая половина панциря удалена. Г — *Trinitichelys* (п. юра), череп, вид сбоку. Д — морская черепаха *Archelon* (п. мел), скелет, вид сверху. Е — *Ferganemys* (п. мел), панцирь: Е₁ — вид сверху, Е₂ — вид снизу (А, В — Gaffney, 1990; В — Jaekel, 1916; Г — Gaffney, 1979; Д — Wieland, 1900; Е — Nessov, 1986).



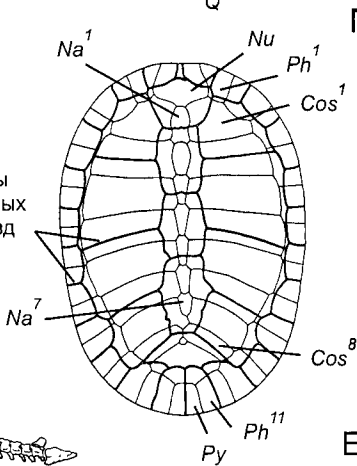
A₂

A₁



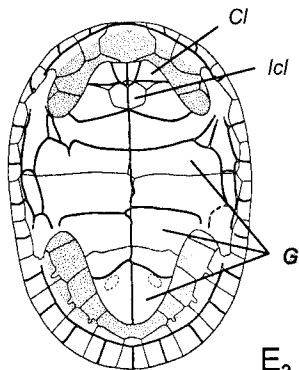
Б

следы
роговых
борозд



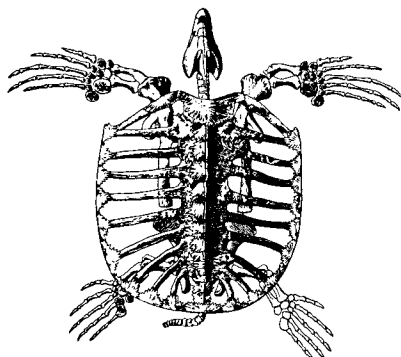
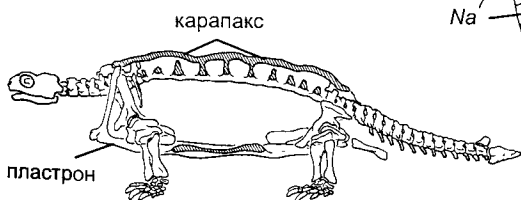
E₁

В



E₂

Д



под прямым углом к ней расположен очень длинный акромиальный отросток. Коракоид один.

Разнообразие. Проганохелидии — наиболее примитивная группа черепах, известная только из позднего триаса. Череп относительно крупный, бугристый, с утолщенными костями крыши (голова не убиралась под защиту панциря). В плечевом поясе сохраняется клейтрум. Панцирь характеризуется большим, в сравнении с остальными черепахами, количеством костных пластинок и роговых щитков. Шея относительно короткая, была защищена шиповатыми остеодермами. Остеодермы располагались также на хвосте и конечностях. Кисть и стопа короткие, фаланговая формула — 2:2:2:2:2 (у современных черепах обычно — 2:3:3:3:3). Предполагается, что проганохелидии вели полуводный образ жизни.

Известные с юрского времени скрытошейные и бокошейные черепахи приблизительно в конце мезозоя независимо друг от друга приобрели способность прятать голову под панцирь. Осуществляли они это (как и современные виды) различным способом: криптодиры S-образно изгибали шею в вертикальной плоскости, плевродиры — в горизонтальной. Скрытошейные черепахи дали наибольшее разнообразие жизненных форм, наряду с обычными для черепах пресноводными биотопами они освоили и сушу, и морскую среду.

КЛАСС EUREPTILIA (DIAPSIDA). НАСТОЯЩИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

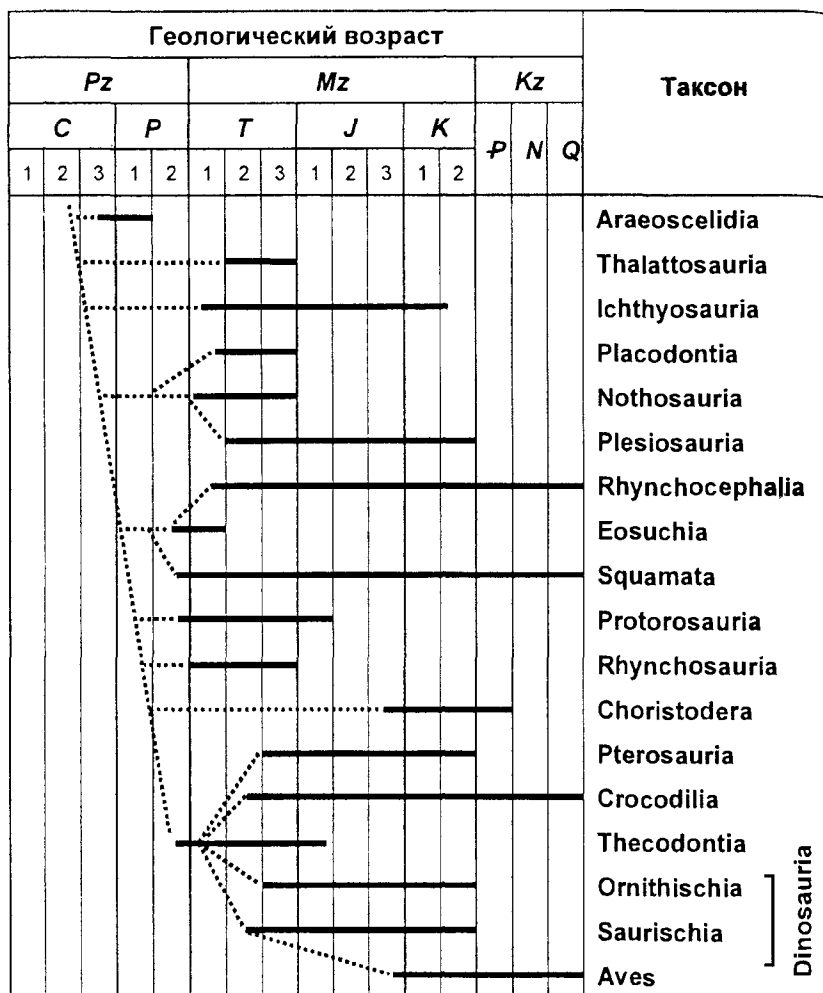
Общая характеристика. Относительно примитивные амниоты, относящиеся к завропсидной линии эволюции (Sauropsida). Кожа почти лишена желез и сильно ороговевает, формируя по всему телу чешуи. Сердце трехкамерное, с неполной перегородкой в желудочке; происходит частичное смешивание артериальной и венозной крови. Пойкилотермные, но обычно температура тела выше температуры окружающей среды. Для динозавров и птерозавров предполагается гомотермия. Яйцекладущие, яйцеживородящие, а иногда и живородящие формы. Для некоторых высших диапсид (крокодилы, динозавры) отмечаются сложные формы заботы о потомстве: охрана, выкармливание и др. Заселили разнообразные наземные места обитания, освоили воздушную среду, некоторые вторично вернулись в воду. По разнообразию жизненных форм занимают одно из ведущих мест среди позвоночных.

Состав (табл. 3). Четыре подкласса — Ichthyopterygia (Ихтиоптеригии), Synaptosauria (Синаптозавры), Lepidosauria (Лепидозавры) и Archosauria (Архозавры), а также несколько самостоятельных отрядов примитивных диапсид, систематическое положение которых неопределенно или спорно. Лепидозавры и архозавры — наиболее близкие друг другу подклассы диапсид, связанные единым происхождением, вероятно, от капториноморфов. Синаптозавры берут свое начало от примитивных диапсид, вероятно, близких эозухиям. Предки ихтиоптеригий неизвестны, ими могли быть или ранние архозавроморфные диапсиды, или капториноморфы.

Возраст. Поздний карбон — современность.

Особенности строения. Череп у примитивных форм типичный диапсидный, с двумя височными дугами, сложенными скуловой и квадратноскуловой костями (нижняя) и заглазничной и чешуйчатой (верхняя). У продвинутых форм череп модифицированный диапсидный, с частично или полностью редуцированными дугами. Стремля обычно маленькое, палочковидное; барабанная перепонка крепится к квадратной кости. Табличные и надвисочные кости редуцируются со смещением на затылочную поверхность черепа. В шейном отделе более 5 позвонков. Тела позвонков амфицельные, процельные, опистоцельные или платицельные. Интерцентры сохраняются только у примитивных форм. Конечности характеризуются наличием суставов, прохо-

Таблица 3. Филогения завропсид



дящих между элементами запястья (интеркарпальный) и предплюсны (интертарзальный).

Отряд Araeoscelidia. Преосцелидии

Общая характеристика. Очень примитивные, неспециализированные диапсиды. Ящерицеподобные формы с длинными и тонкими конечностями. Животоядные. Длина тела около 0,5 м.

Состав. Два семейства, 2–4 рода.

Возраст. Поздний карбон — поздняя пермь. Ранний триас (?).

Распространение. Европа, Африка и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 8, А–В). Череп у самой древней формы (*Petrolacosaurus*) типично диапсидный, у более поздних родов (*Araeoscelis*) нижнее височное окно закрыто разросшимися элементами височных дуг. Ушной вырезки нет, массивное стремя участвует в прикреплении щечного отдела крыши черепа к мозговой коробке. Парокципитальные отростки прирастают к костям щеки не плотно. Теменное отверстие не крупное. Ноздри терминальные, хоаны расположены в передней части нёба. Базиптеригоидное сочленение подвижное. Зубная система субтекодонтная или плевродонтная. Челюстные зубы конические, некоторые из них могут быть увеличены в виде клыков. Крыло-видные кости несут три ряда мелких зубов. Позвонки амфицельные, с отверстием для хорды и со свободными интерцентрами. Шейные позвонки в два раза длиннее туловищных, их количество возрастает от 5 до 9. Спинальных позвонков около 20. Пояса конечностей пластинчатые. В плечевом поясе иногда сохраняется клейтрум, имеются два коракоида. Кости предплечья и голени удлинены, что заметно увеличивало длину шага (продвинутая черта в сравнении с капториноморфами). Фаланговая формула примитивная — 2:3:4:5:3(4). Гастралии обычно хорошо развиты.

Замечания. Хотя ареосцелидии включают в себя самых древних диапсид, специализированные черты (удлинение шейных позвонков и костей конечностей) не позволяют считать их предками всех настоящих рептилий. По-видимому, ареосцелидии — это сестринская группа для остальных таксонов *Euraptilia*.

Отряд *Thalattosauria*. Талаттозавры

Общая характеристика. Морские ящерицеподобные диапсиды, с умеренно длинной головой, короткими конечностями и длинным хвостом. Рыбоядные формы. Длина тела до 2 м.

Состав. Три семейства, 3 рода.

Возраст. Средний — поздний триас.

Распространение. Европа и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 8, З–К). Череп диапсидный. Верхнее височное окно узкое, у продвинутых родов оно может отсутствовать. Нижнее окно широкое, выходящее далеко назад

за уровень затылочного мыщелка; подстилаящая его дуга может быть неполной (*Thalattosaurus*). Предглазничная часть черепа удлинена, главным образом за счет разрастания предчелюстных костей. Ноздри смещены назад и открываются недалеко от орбит. В верхней челюсти (ее половине) до 20 зубов, около половины их расположено на предчелюстной кости. Зубы конические, субтекодонтные. Позвонки амфицельные. Шейных позвонков 13-14, спинных — около 25, крестцовых — 2, хвостовых — около 70. Кости предплечья и голени укорочены, но в целом конечность не преобразована в ласт. Гастралии имеются.

Замечания. Талаттозавры, по-видимому, представляют собой особую филогенетическую ветвь, отошедшую от общего ствола диапсид на самых ранних этапах его эволюции. Их положение в системе класса *Eureptilia* дискуссионно.

Отряд *Choristodera*. Хористодеры

Общая характеристика. Пресноводные крокодилоподобные диапсиды, с относительно короткими конечностями и длинным хвостом. Рыбоядные формы. Длина тела до 1,5 м.

Состав. Два семейства, около 10 родов.

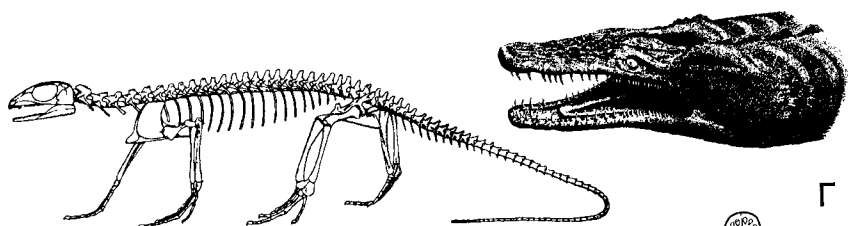
Возраст. Поздний триас (?). Поздняя юра — олигоцен.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 8, Г-Ж). Череп диапсидный, с длинным узким рылом и с очень широкими височными окнами. Ноздря непарная, расположена терминально. Разросшиеся фланги предчелюстных и верхнечелюстных костей формируют вто-

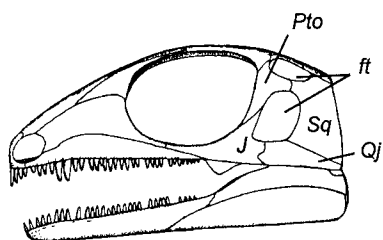
Рис. 8. Ареосцелидии (А-В), хористодеры (Г-Ж) и талаттозавры (З-К).

А, Б — *Petrolacosaurus* (п. карбон): А — скелет; Б — череп, вид сбоку. В — *Araeoscelis* (р. пермь), череп, вид сбоку. Г, Д — *Simoedosaurus* (п. мел): Г — реконструкция головы; Д — череп, вид снизу. Е, Ж — *Champsosaurus* (п. мел): Е — череп, вид сверху; Ж — реконструкция. З, И — *Thalattosaurus* (п. триас): З — реконструкция; И₁ — череп, вид сверху; И₂ — череп, вид сбоку. К — *Askeptosaurus* (ср. триас), скелет (А, Б — Reisz, 1981; В — Reisz et al., 1984; Г, Д — Erickson, 1987; Е — Brown, 1905; Ж — Erickson, 1985; З, И — Nicholls, 1999; К — Kuhn-Schwyder, 1974).

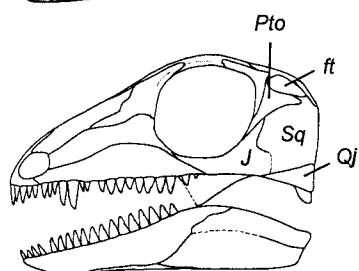


A

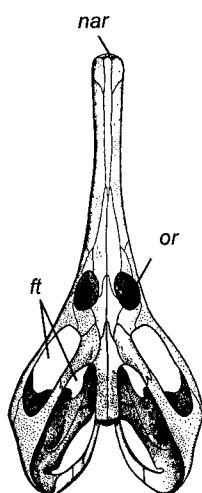
Г



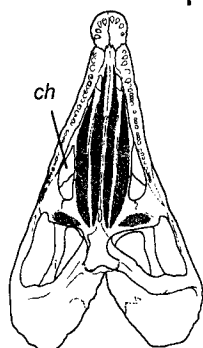
Б



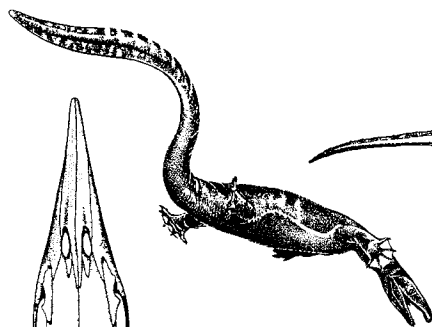
B



Д

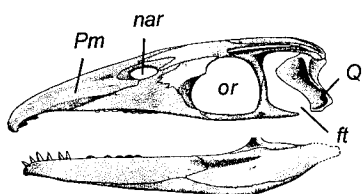


Е



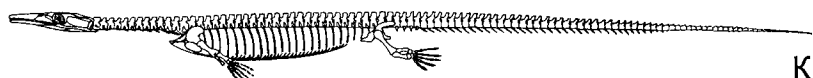
Ж

3



И₁

И₂



К

ричное нёбо, хоаны открываются у заднего края зубного ряда. Теменного отверстия нет. Зубы конические, текодонтные. Нёбные зубы мелкие, расположены рядами, иногда они образуют широкие зубные поля. Позвонки слабо амфицельные или платицельные. Ребра утолщенные, пахиостозные. Пояса конечностей пластинчатые. Брюхо защищено гастралиями.

Замечания. Систематическое положение хористодер спорно, одни авторы сближают их с лепидозаврами, другие — с архозаврами.

Отряд *Protorosauria* (*Prolacertilia*). Проторозавры

Общая характеристика. Наземные, древесные и околотовные ящерцеподобные диапсиды со стройными конечностями и длинной шеей. Мелкие формы насекомоядные, крупные — возможно, рыбающие. Длина тела от 0,1 до 5 м.

Состав. Два семейства, около 10 родов.

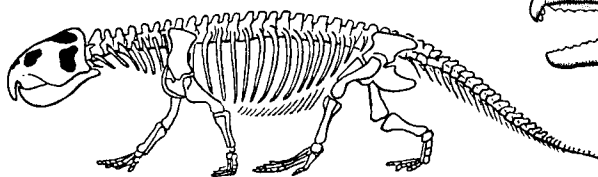
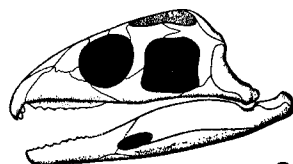
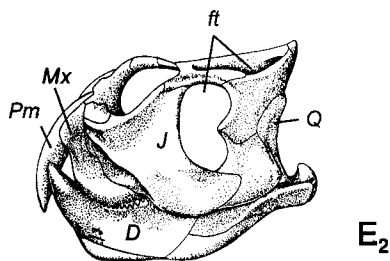
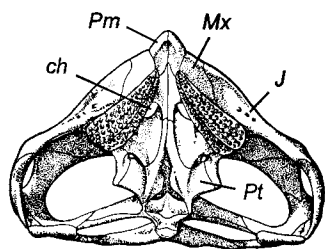
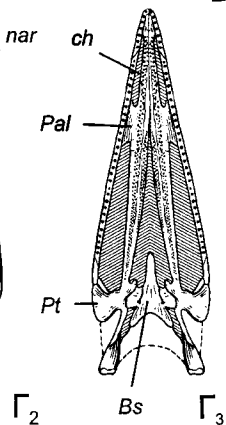
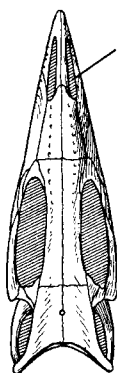
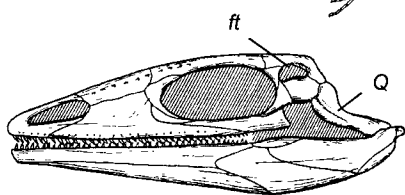
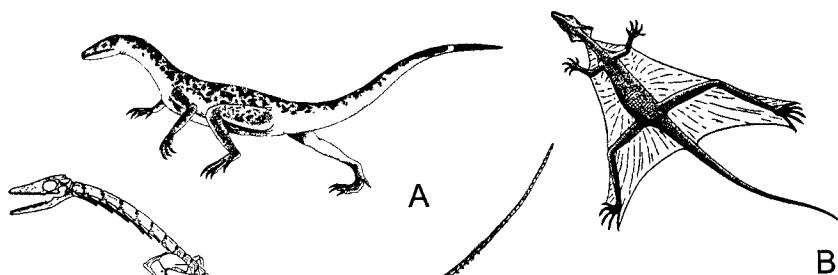
Возраст. Поздняя пермь — ранняя юра.

Распространение. Европа, Азия, Африка, Австралия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 9, А–Д). Череп удлинённый, глазницы расположены примерно в его середине, ноздри терминальные. Нижняя височная дуга редуцирована (как у примитивных ящеров), но квадратная кость сохраняет неподвижность. Теменное отверстие нередко утрачено. Челюстные зубы субтекодонтные, конические по форме (у молодых особей они с усложненной трехбугорчатой коронкой). Нёбные зубы имеются. Позвонки амфицельные, пронизанные хордой; часто сохраняются

Рис. 9. Проторозавры (А–Д) и ринхозавры (Е–З).

А — *Malerisaurus* (п. триас), реконструкция. Б — *Macrocnemus* (ср. триас), скелет. В — *Sharovipteryx* (п. триас), реконструкция. Г — *Boreopricea* (ср. триас), череп: Г₁ — вид сбоку, Г₂ — вид сверху, Г₃ — вид снизу. Д — *Tanystropheus* (ср. триас), скелет. Е — *Paradapedon* (п. триас), череп: Е₁ — вид снизу, Е₂ — вид сбоку. Ж — *Cephalonia* (п. триас), скелет. З — *Mesosuchus* (р. триас), череп, вид сбоку (А — Chatterjee, 1986; Б — Rieppel, 1989; В — Шаров, 1971; Г — Татаринов, 1978, с изменениями; Д — Peyer, 1941; Е — Chatterjee, 1974; Ж — Huene, 1939; З — Romer, 1956).



3

интерцентры. Предкрестцовых позвонков около 25, из них от 7 до 12 приходится на шею. У некоторых форм (*Tanystropheus*) шейный отдел позвоночника необычайно протяженный, так как длина каждого шейного позвонка в 3–5 раз превышает длину туловищного. Конечности стройные, задние длиннее передних иногда в 1,5 раза. У планирующего проторозавра *Sharovipteryx* между конечностями, туловищем и хвостом была натянута летательная перепонка. Водные формы имели перепонки между пальцами задних конечностей. Гастралии обычно хорошо развиты.

Замечания. Традиционно проторозавров сближают с лепидозаврами, в частности, на основании редукции нижней височной дуги. Однако недавние находки древнейших ящериц показали, что форма квадратной кости у них не похожа на таковую у проторозавров. Черты сходства в строении конечностей проторозавров и архозавров позволяют некоторым авторам рассматривать первых внутри этого подкласса.

Отряд Rhynchosauria. Ринхозавры

Общая характеристика. Наземные ящерицеподобные диапсиды. Типичные представители — тяжеловесные, коротконогие животные с массивной головой и коротким хвостом. Насекомоядные и специализированные растительноядные формы. Длина тела от 0,5 до 5 м.

Состав. Одно семейство, около 10 родов.

Возраст. Ранний — поздний триас.

Распространение. Европа, Азия, Африка, Северная и Южная Америка.

Особенности строения (рис. 9, Е–З). Череп диапсидный; спереди узкий, сзади очень широкий. Височные дуги резко выступают наружу, окружая крупные височные окна. Теменное отверстие у продвинутых форм отсутствует. Теменные кости образуют высокий сагиттальный гребень, к которому крепились челюстная мускулатура. Ноздря непарная, открывается вблизи глазниц. Хоаны расположены прямо под ней. Предчелюстные кости обычно лишены зубов и образуют нависающий клюв. У продвинутых растительноядных родов (*Paradapedon*) нижняя поверхность верхнечелюстной кости расширена, и на ней расположено несколько зубных рядов. Зубы текодонтные, но без регулярного замещения (у старых особей зубы стерты до основания). Нёбные зубы утрачены. Посткраниальный скелет тяжеловесный. Кости поясов пластинчатые, кости конечностей массивные. Гастралии хорошо развиты.

Замечания. На основании общего сходства в строении черепа и зубного аппарата ринхозавров обычно сближают с клювоголовыми из подкласса лепидозавров. Но существует и иная точка зрения на их систематическое положение, согласно которой ринхозавры представляют собой линию примитивных диапсид, своими корнями связанную с архозаврами.

ПОДКЛАСС ICHTHYOPTERYGIA. ИХТИОПТЕРИГИИ

Отряд Ichthyosauria. Ихтиозавры

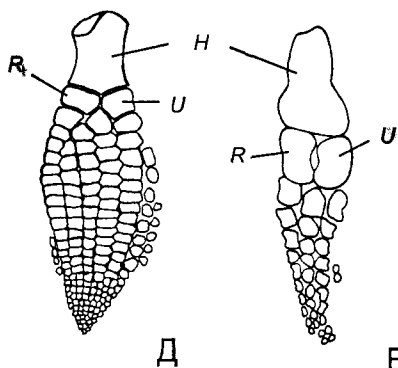
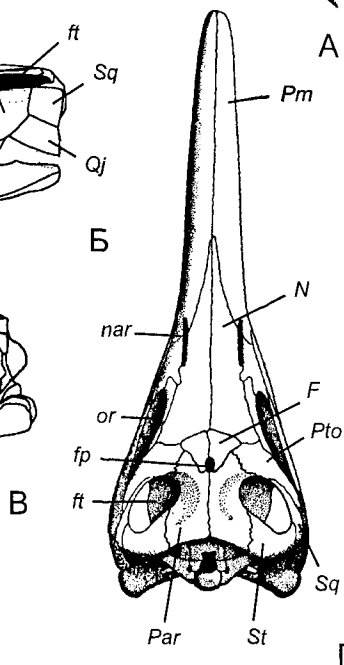
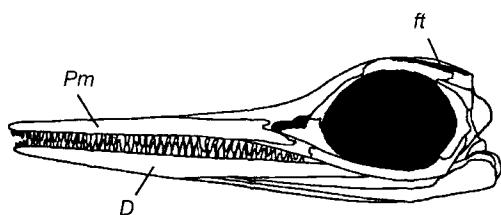
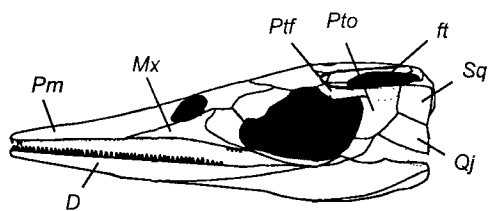
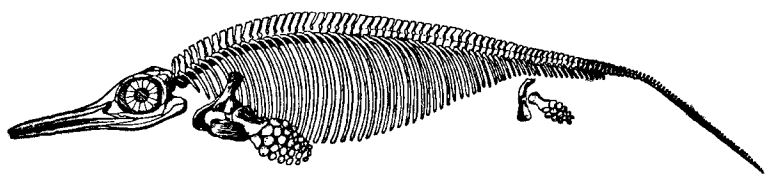
Общая характеристика. Высоко специализированные морские рептилии, полностью потерявшие связь с сушей. Внешне напоминали дельфинов или рыб: шея не выражена, голова удлинена, конечности ластообразные, имелись спинной и вертикальный хвостовой плавники. В основном ихтиофаги. Размножались в воде посредством яйцеживорождения. Средние размеры от 1,5 до 3 м, максимальные — 15 м в длину.

Состав. Восемь или девять семейств, около 30 родов.

Возраст. Ранний триас — середина позднего мела.

Распространение. Европа, Азия, Австралия, Северная и Южная Америка.

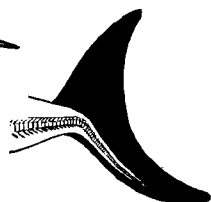
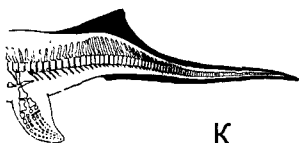
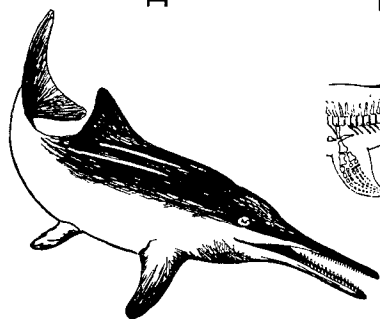
Особенности строения (рис. 10). Череп характеризуется наличием только верхнего височного окна. Височная дуга сложена заглазничной, квадратноскуловой и чешуйчатой костями, кроме этого, в край височного окна включены заднелобная и надвисочная кости. У раннетриасовых форм (*Grippia*, *Utatsusaurus*) височная дуга широкая, у большинства продвинутых родов (*Ophthalmosaurus*, *Ichthyosaurus*) щечный отдел черепа сильно редуцирован в связи с прогрессирующим увеличением орбит. Ноздри расположены непосредственно перед глазами. Стремя массивное, на квадратной кости нет вырезки для крепления барабанной перепонки. Челюсти удлинены. Зубы конические и многочисленные, у продвинутых родов они расположены не в отдельных ячейках, а в общей борозде. Позвонки амфицельные, короткие и без поперечных отростков. Невральные дуги не сращены с телами позвонков. Задний конец позвоночника изогнут вниз, поддерживал лопасть хвостового плавника. Ребра многочисленные и длинные. Гастралии тонкие и короткие. В плечевом поясе крупные размеры имеют только коракоид и лопатка. Ключицы палочковидные, межключица Т-образная. Тазовый пояс сильно редуцирован и не соединен с позвоночником. У древнейших форм (*Chaohusaurus*) ласты пятипалые, фаланго-



Ж₁

Ж₂

3



К

И

Л

вая формула — 2:3:4:4:2. Для продвинутых родов характерна крайняя полифалангия: число фаланг в пальце достигает 30 штук. Ласты могут быть широкими или узкими, передние всегда крупнее задних. Число пальцев в широком ласте может быть увеличено до 10–11 (полидактилия), в узком ласте уменьшено до 4 или 3.

Замечания. Иногда с ихтиозаврами сближают ихтиозавроподобную рептилию *Nanchangosaurus*, имеющую наряду с верхним височным отверстием нижнее височное и предглазничное окна (признаки, характерные для архозавров). Если эта гипотеза верна, то указанный род представляет собой переходную форму между примитивными архозаврами и ихтиозаврами.

ПОДКЛАСС SYNAPTOSAURIA. СИНАПТОЗАВРЫ

Состав. Три отряда — Nothosauria (Нотозавры), Plesiosauria (Плезиозавры) и Placodontia (Плакодонты). Первые два отряда объединяются в надотряд Sauropterygia (Завроптеригии) и чаще всего рассматриваются как предки и потомки. Однако наличие у всех ныне известных нотозавров особого комплекса продвинутых черт в строении неба и плечевого пояса приводит к заключению об их ранней дивергенции от общего с плезиозаврами примитивного предка и, в известной степени, независимом развитии. Происхождение и родственные связи плакодонтов менее ясны, и положение этой группы в системе Eureptilia неустойчиво.

Возраст. Поздняя пермь — поздний мел.

Рис. 10. Ихтиозавры.

А, В — *Ophthalmosaurus* (п. юра): А — скелет; В — череп, вид сбоку. Б — *Utatsusaurus* (р. триас), череп, вид сбоку. Г, Д — *Ichthyosaurus* (р. юра): Г — череп, вид сверху; Д — ласт. Е — *Merriamia* (п. триас), ласт. Ж, З — позвонки ихтиозавров: Ж₁ — вид спереди, Ж₂ — вид сбоку, З — продольный срез. И — реконструкция ихтиозавра. К — *Mixosaurus* (ср. триас), хвостовой плавник. Л — *Stenopterygius* (р. юра), хвостовой плавник (А — Andrews, 1910; Б, В — Motani, 1999; Г — Romer, 1956; Д — Lydekker, 1889; Е — McGowan, 1972; Ж — Орлов, 1989; З — Marsh, 1895; И — Давиташвили, 1941; К, Л — Abel, 1924).

Особенности строения. Череп модифицированный диапсидный, первично с узкой верхней и утраченной нижней височной дугой. У продвинутых форм разрастание скуловой и чешуйчатой костей приводит к формированию широкой височной дуги (эвриапсидный тип черепа). Квадратная кость неподвижна и прочно соединена с крыловидной. Зубы текодонтные. Брюшные отделы поясов конечностей сильно расширены и вместе с гастралиями образуют своеобразный вентральный щит. Конечности в различной степени преобразованы в лапы. Позвонки и ребра пахиостозные.

Отряд Nothosauria. Нотозавры

Общая характеристика. Прибрежные амфибиотические синаптозавры, с небольшой головой и относительно длинной шеей. Хвост, наряду с гибким туловищем, служил основой водной локомоции. Конечности короткие, с широко расставленными пальцами, но слабо преобразованные в лапы и пригодные для передвижения по суше. Рыбоядные формы. Длина тела от 20 см до 4 м.

Состав. Пять или шесть семейств, около 20 родов.

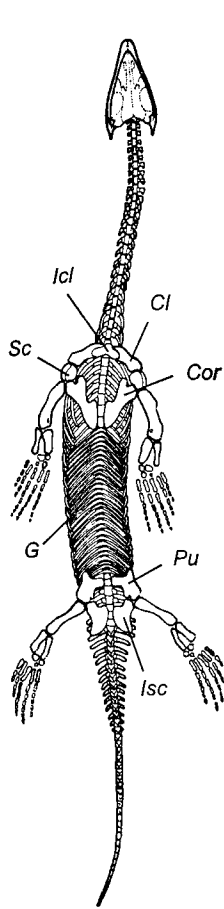
Возраст. Поздняя пермь (?). Ранний — поздний триас.

Распространение. Европа и Азия.

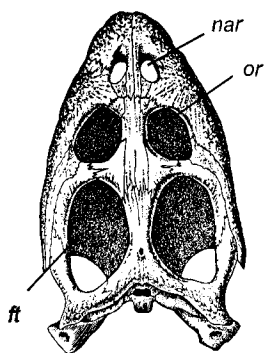
Особенности строения (рис. 11, А, Б). Череп треугольный в плане, очень низкий. Заглазничная область обычно удлинена. Ноздри занимают срединное положение между передним краем морды и глазами. Небная область укреплена: крыловидные кости сростаются по медиальной линии, перекрывая снизу ос-

Рис. 11. Нотозавры (А, Б) и плезиозавры-плезиозавроиды (В-З).

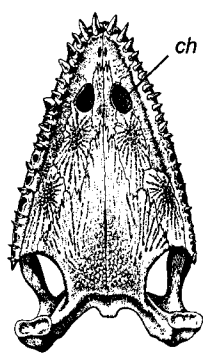
А — *Ceresiosaurus* (ср. триас), скелет, вид снизу. Б — *Simosaurus* (ср. триас), череп: Б₁ — вид сверху, Б₂ — вид снизу. В — *Cryptocleidus* (п. юра), скелет, вид сверху. Г, Д — *Rhomaleosaurus* (р. юра): Г — скелет, вид снизу; Д — череп, вид снизу. Е — реконструкция плезиозавра. Ж — *Styxosaurus* (п. мел), череп, вид сбоку. З — *Tri-cleidus* (п. юра), плечевой пояс, вид с дорсальной стороны (А — Peyer, 1931; Б, Д — Romer, 1956; В — Орлов, 1961; Г — Fraas, 1910; Е — Ивахненко, Корабельников, 1987; Ж — Welles, 1952; З — Write, 1940).



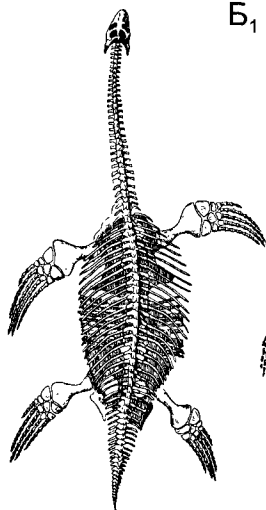
A



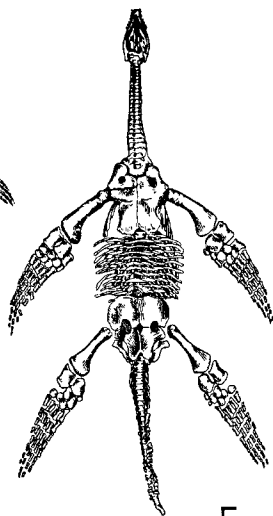
Б₁



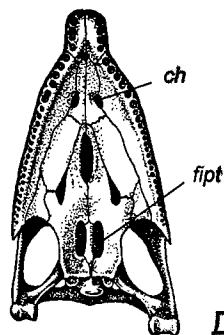
Б₂



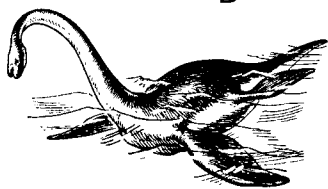
B



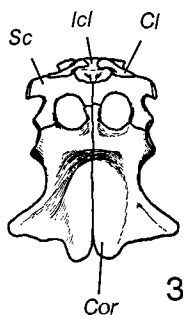
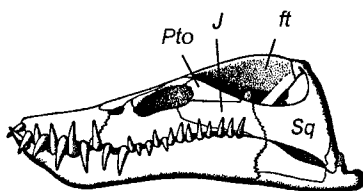
Г



Д



E



3

Ж

нование мозговой коробки. Челюстные зубы многочисленные и острые. Нёбные зубы имеются только у самых примитивных форм. Пропорции тела относительно однородны: в позвоночнике 10–20 шейных, 20–30 туловищных и около 50 хвостовых позвонков. Тела позвонков короткие, интерцентры обычно отсутствуют. Плечевой пояс имеет форму широкого вентрального кольца с крупным срединным отверстием, ограниченным спереди ключицами, межключицей и основаниями лопаток, а сзади коракоидами. Лобковые и седалищные кости таза широкие, подвздошная кость сильно уменьшена. Причленение таза к крестцу слабое, несмотря на то, что количество крестцовых позвонков увеличено до 3–6. Конечности с укороченными костями предплечья и голени и с удлиненными проксимальными костями кисти и стопы. Фаланговая формула близка к первичной для диансид.

Отряд Plesiosauria. Плезиозавры

Общая характеристика. Специализированные морские хищники, выходившие на сушу, по-видимому, только для размножения (откладки яиц). Тяжеловесные животные с широким имобилизированным туловищем, коротким хвостом и мощными ластообразными конечностями. Длина тела от 2,5 до 13 м.

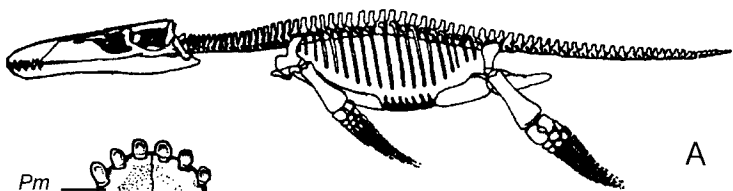
Состав. Два надсемейства: Plesiosauroidea (Плезиозавроиды) и Pliosauroidea (Плиоизавроиды); приблизительно 40 родов.

Возраст. Средний триас — поздний мел.

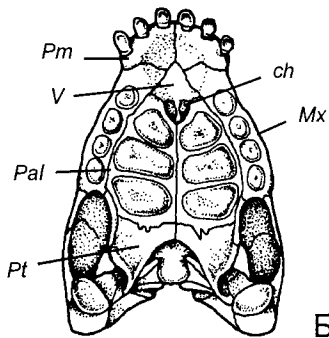
Распространение. Все материки, включая Антарктиду.

Рис. 12. Плезиозавры-плиозавроиды (А), непанцирные плакодонты (Б, В) и панцирные плакодонты (Г–З).

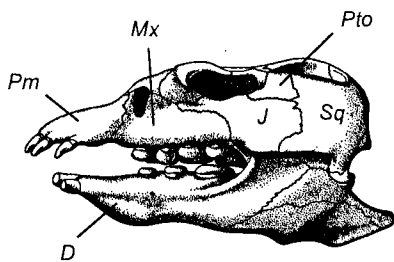
А — *Liopleurodon* (п. юра), скелет. Б, В — *Placodus* (ср. триас): Б₁ — череп, вид снизу; Б₂ — череп, вид сбоку; В — скелет. Г — *Placochelys* (п. триас), скелет. Д — *Cyamodus* (ср. триас), поперечный срез панциря. Е–З — *Psephoderma* (п. триас): Е — реконструкция; Ж — череп, вид снизу; З — участок остеодермального панциря (А — Robinson, Б — Romer, 1956; 1975; В — Peyer, 1950; Г — Jackel, 1907; Д — Pinna, 1992; Е–З — Pinna, Nosotti, 1989).



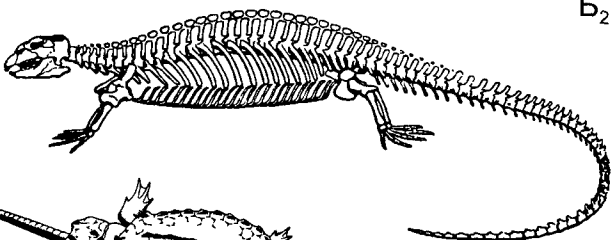
A



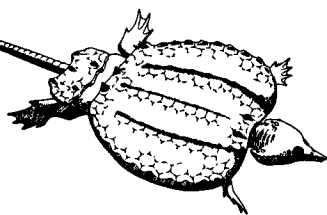
Б₁



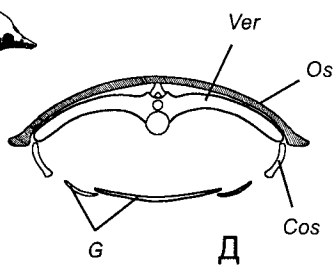
Б₂



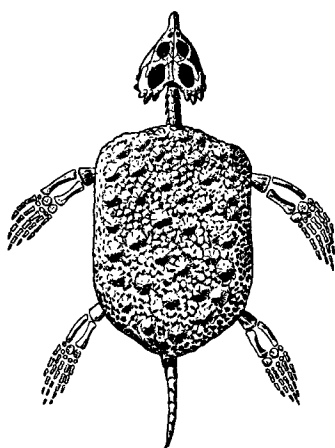
B



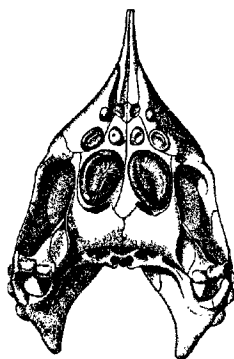
E



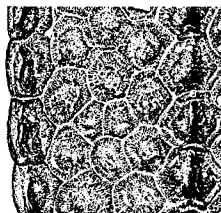
Д



Г



Ж



3

Особенности строения (рис. 11, В-З; 12, А). Череп уплощенный, с очень крупными височными окнами. Крыловидные кости широкие, но между ними сохраняется отверстие. Зубы многочисленные, конические. Пояса конечностей имеют форму очень широких вентральных щитов. Они сближены между собой, в результате чего область брюха, занимаемая гастралиями, сильно уменьшена. Гастральный аппарат гипертрофирован и внешне напоминает костное переплетение в виде корзины. Передние и задние ласты примерно равны по величине и сходны по строению. Плечевая и бедренная кости широкие и достаточно длинные, с шаровидными суставными головками. Кости предплечья и голени сильно укорочены и мало отличимы от мелких костей кисти и стопы. Суставы внутри лапа отсутствуют. Конечности пятипалые, длина пальцев увеличена за счет образования дополнительных фаланг (самый длинный средний палец включает 13-15 фаланг).

Разнообразие. Плезиозавроиды отличаются относительно маленькой головой, сидящей на очень длинной шее; количество шейных позвонков варьирует от 28 до 76 позвонков (*Elastmosaurus*). Зубы высокие и тонкие. По-видимому, эти животные были ихтиофагами.

Плиозавроиды характеризуются крупными, нередко огромными (до 3 м в длину) черепами, но короткой шеей, которую составляли от 11 до 32 позвонков. Зубы варьируют по размеру, часть их превращена в клыки. Не вызывает сомнения, что плиозавроиды были охотниками на крупную добычу — возможно, морских рептилий.

Отряд Placodontia. Плакодонты

Общая характеристика. Прибрежные морские синаптозавры, специализированные склерофаги. Длина тела от 1 до 2 м.

Состав. Два подотряда: Placodontoidea (Непанцирные плакодонты) и Суамодонтоidea (Панцирные плакодонты); около 10 родов. Непанцирные плакодонты представляют собой более примитивную группу по сравнению с панцирными.

Возраст. Конец раннего триаса — поздний триас.

Распространение. Западная Европа, Западная Азия и Северная Африка.

Особенности строения (рис. 12, Б-З). Череп консолидированный: височная дуга очень широкая, кости неба плотно сращены между собой и с мозговой коробкой. Хоаны отнесены

назад, окружены нёбными костями и сошником. Зубная система давящего типа, зубы необычайно крупные и уплощенные. Передние краевые зубы претерпевают редукцию, задние краевые, как и нёбные, — напротив, усиливаются. В позвоночнике 6–12 шейных, 13–30 спинных и 20–40 хвостовых позвонков. У многих форм ребра укорочены, а туловищные позвонки несут невероятно длинные поперечные отростки. Пояса конечностей пластинчатые, расширенные вентрально. Кости предплечья и голени не намного короче плеча и бедра. Фаланговая формула близка к исходной для диапсид, но сами фаланги удлинены. Гастралии расширены. Остеодермальный покров обычно хорошо развит.

Разнообразие. Непанцирные плакодонты (*Placodus* и др.) имели несколько удлиненное туловище и длинный сжатый с боков хвост. Крупные позвонки, расширенные ребра и гастралии придавали их телу некоторую бронированность. Состав кожного панциря ограничивался отдельными остеодермами, идущими вдоль хребта. Предглазничный отдел черепа не укорочен. По переднему краю предчелюстных и зубных костей располагаются длинные зубы хватательного типа, с долотовидными коронками.

Панцирные плакодонты (*Placochelys*, *Cyamodus*, *Psephoderma*) характеризуются укороченным иммобилизованным туловищем и усиленным остеодермальным покровом. Последний образует сплошной туловищный щит, состоящий из многоугольных контактирующих между собой костных пластинок. Предглазничная часть черепа сильно укорочена. Предчелюстные кости короткие, зубы на них обычно отсутствуют.

ПОДКЛАСС LEPIDOSAURIA. ЛЕПИДОЗАВРЫ

Состав. Три отряда — Eosuchia (Эозухии), Rhynchocephalia (Клювоголовые) и Squamata (Чешуйчатые). Эозухии являются предковой группой для остальных отрядов. Иногда эозухий и клювоголовых объединяют в одну группу на основании того, что по уровню организации они очень близки.

Возраст. Поздняя пермь — современность.

Особенности строения. Череп изначально типичный диапсидный, с двумя височными дугами (дизигальный); у продвинутых форм модифицированный диапсидный, с редуцированными одной или обеими височными дугами (монозигальный или азигальный). Для большинства форм, кроме самых примитивных, характерен внутричерепной кинетизм (а именно — подвижность квадратной кости, нёбного комплекса, лобно-носовой об-

ласти). Зубная система акродонтная или плевродонтная, только в редких случаях зубы расположены в альвеолах.

Отряд Eosuchia (Younginiformes). Эозухии

Общая характеристика. Примитивные ящерицеподобные лепидозавры. Наземные (*Youngina*) или слабо специализированные водные формы (*Hovasaurus*), питавшиеся животной пищей. Длина тела до 0,5 м.

Состав. Два семейства, около 10 родов.

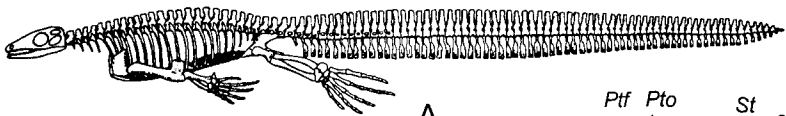
Возраст. Поздняя пермь — ранний триас.

Распространение. Африка и Мадагаскар.

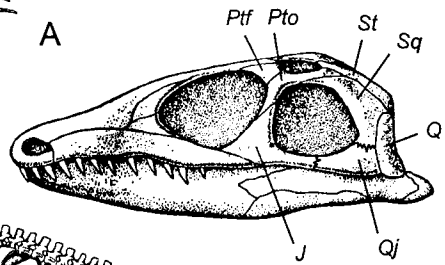
Особенности строения (рис. 13, А–В). Череп дизигальный, с большим нижним и маленьким верхним височным отверстием. Ноздри округлые, расположены терминально, хоаны щелевидные. Квадратная кость закреплена неподвижно. Стремя сохраняет массивность и поддерживает щечный отдел черепа; паракципитальные отростки не плотно срастаются с костями щеки. На затылочной поверхности черепа сохраняются рудиментарные надвисочные, заднетеменные и табличные кости. Зубы конические, субтекодонтные; хорошо развиты и на костях нёба. Позвонки амфицельные, в предкрестцовом отделе присутствуют интерцентры. Шейных позвонков 5, спинных — около 20, крестцовых — 2, хвостовых — более 50. Плечевой пояс пластинчатый, с небольшим клейтрумом. Коракоид один, у взрослых особей он сращен с лопаткой. Конечности стройные, пятипалые. Плечевая и бедренная кости расставленные в стороны. Фаланговая формула примитивна — 2:3:4:5:3(4), но пальцы отличаются меньшей длиной, чем у самых древних диапсид — ареосцелидий. Гастролалии обычно небольшие.

Рис. 13. Эозухии (А–В) и клювоголовые (Г–Ж).

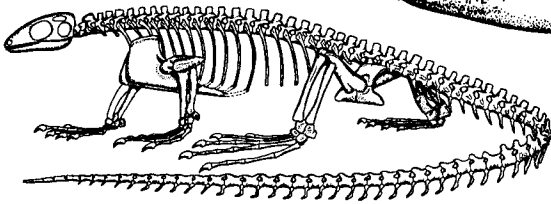
А — *Hovasaurus* (п. пермь), скелет. Б — *Youngina* (п. пермь), череп, вид сбоку. В — *Thadeosaurus* (п. пермь), скелет. Г — *Clevosaurus* (в. юра), череп: Г₁ — вид сверху, Г₂ — вид сбоку. Д — *Planoscephalosaurus* (п. триас), череп: Д₁ — вид сбоку, Д₂ — вид снизу. Е — *Paleopleurosaurus* (р. юра), скелет. Ж — *Pleurosaurus* (п. юра), реконструкция (А — Currie, 1981; Б — Romer, 1956; В — Carroll, 1984; Г — Sues et al., 1994; Д — Fraser, 1982; Е, Ж — Carroll, 1985).



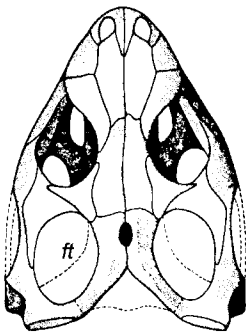
A



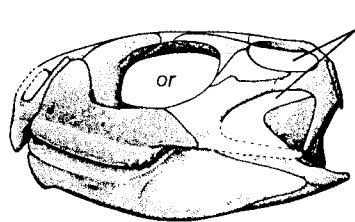
Б



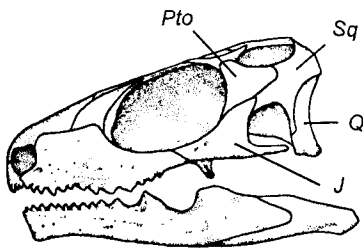
B



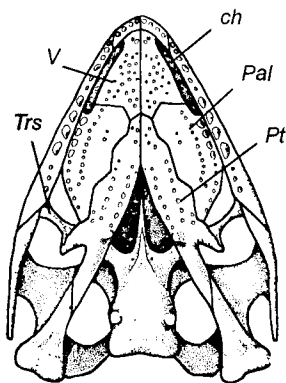
Г₁



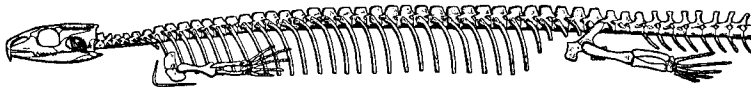
Г₂



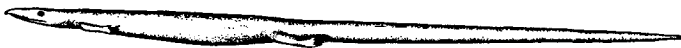
Д₁



Д₂



E



Ж

Отряд Rhynchoscephalia. Клювоголовые

Общая характеристика. Ящерицеподобные прибрежные сухопутные и морские лепидозавры. Насекомоядные или моллюскоядные животные. Длина тела до 1 м.

Состав. Два или три семейства, более 20 ископаемых и 1 современный род.

Возраст. Ранний триас — современность.

Распространение. Европа, Азия, Африка, Северная Америка и Новая Зеландия.

Особенности строения (рис. 13, Г–Ж). Череп обычно дизигальный, но у некоторых родов нижняя височная дуга может быть частично редуцирована. Квадратная кость неподвижна. Стремя тонкое палочковидное. Надвисочные, заднетеменные и табличные кости утрачены. Предчелюстные кости образуют изогнутый книзу клюв. Зубы акродонтные, иногда они могут отсутствовать. Позвонки амфицельные, со свободными интерцентрами или в редких случаях процельные. В скелете примитивных наземных форм (сем. *Sphenodontidae*), к которым относится и единственный современный представитель отряда — гаттерия (*Sphenodon*), 25 предкрестцовых, 2 крестцовых и около 50 хвостовых позвонков. Водные клювоголовые (*Paleopleurosaurus*, *Pleurosaurus*) характеризуются сильно удлинненным туловищем и хвостом (до 35 предкрестцовых и 100 хвостовых позвонков). Конечности обычно средней длины, но у водных форм они заметно укорочены. Гастралии хорошо развиты.

Отряд Squamata. Чешуйчатые

Общая характеристика. Наиболее продвинутые, многочисленные и разнообразные лепидозавры. Освоили все среды, кроме воздушной (но имелись планирующие формы — *Icarosaurus*, *Longisquama*). Размер от 3–4 см до 12 м.

Состав. Два подотряда — *Lacertilia* (Ящерицы) и *Ophidia* (Змеи). Около 250 ископаемых и 880 современных родов. Ящерицы (вероятно, вараноидные) являются предковой группой для змей.

Возраст. Поздняя пермь — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

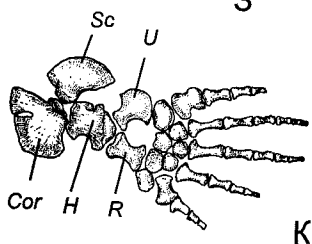
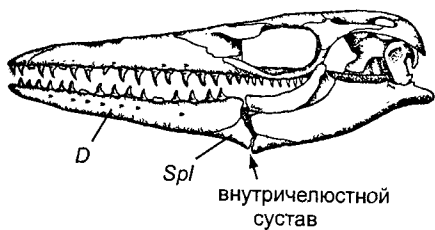
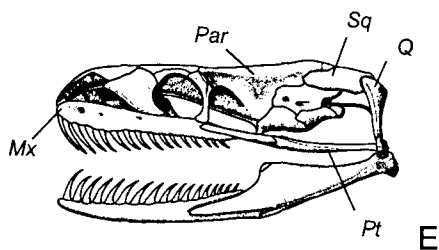
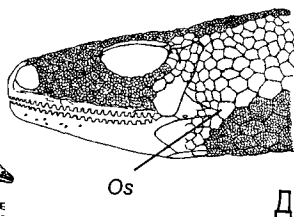
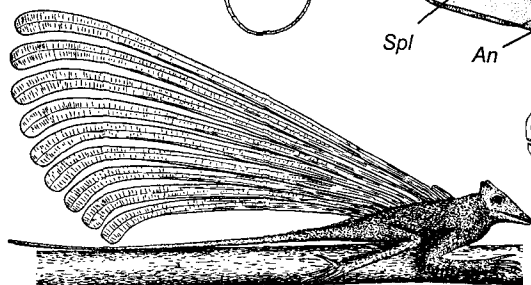
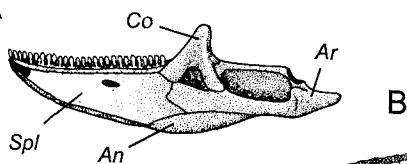
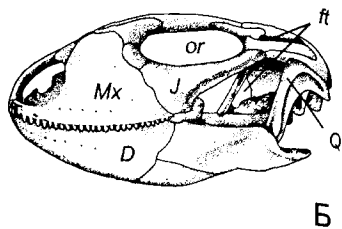
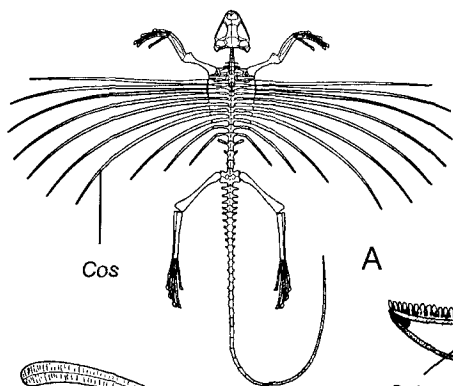
Особенности строения (рис. 14). Череп преобразованный диспидный, с утраченными височными дугами (только нижней или обеими). Квадратная кость образует подвижное сочленение

с чешуйчатой костью (стрептостилия), нёбная область и крыша черепа у большинства форм подвижны по отношению к мозговой коробке. Гастралий нет. У многих ящериц хорошо развит остеодермальный покров.

Разнообразие. Древнейшие ящерицы — мелкие, длиной до 20 см, формы. Они характеризуются комплексом примитивных черт: череп монозигальный, зубы плевродонтные, позвонки амфицельные, конечности достаточно длинные. Продвинутые ящерицы, в том числе большинство современных, имеют процельные позвонки и зубы с плевродонтным или акродонтным способом прикрепления. У типичных форм число позвонков колеблется от 50 до 80. Во многих семействах независимо друг от друга происходит процесс редукции конечностей и переход к ундулирующей локомоции. Тело значительно удлиняется, число позвонков может достигать 175 (например, современные амфисбены).

Крупнейшими ящерицами являются позднемеловые мозазавры (сем. *Mosasauridae*). Эти морские хищники достигали в длину 12 м. Череп вытянутый. Длинные челюсти усажены крупными, обычно коническими по форме зубами, каждый из которых расположен на плотном костном основании. В средней части нижней челюсти (позади зубной кости) имеется хорошо развитый сустав. Туловище и хвост одинаково длинные, по-видимому, их изгибы служили основой водной локомоции. Тазовый пояс мал и не связан с позвоночником. Конечности ластообразные, выполняли функцию рулей. Проксимальные элементы лап короткие, кисть и стопа, напротив, удлинены за счет увеличения числа фаланг.

Змеи — морфологически однородная группа чешуйчатых, известная с раннего мела. Череп азигальный и в высшей степени кинетичный (вторичная утрата кинетизма наблюдается у роющих форм). Плотно сочленены между собой только окостенения мозговой коробки, а также разросшиеся вентрально и окружающие передний мозг лобные и теменные кости. Зубы акродонтные, острые и отогнутые назад. Туловище невероятно длинное. Количество позвонков варьирует от 140 до 565. Связь между соседними позвонками усилена за счет образования дополнительных сочленовных отростков. Грудины нет, дистальные концы ребер свободные, что позволяет змеям заглатывать очень крупную добычу. Передние конечности и плечевой пояс полностью отсутствуют. Рудименты таза и задних конечностей сохраняются только у примитивных родов.



ПОДКЛАСС ARCHOSAURIA. АРХОЗАВРЫ

Состав. Пять отрядов — Thecodontia (Текодонты), Crocodilia (Крокодилы), Pterosauria (Птерозавры, или Летающие ящеры), Saurischia (Ящеротазовые) и Ornithischia (Птицетазовые). Текодонты — парафилетический таксон, включающий предков всех остальных групп архозавров. Ящеротазовых и птицетазовых нередко объединяют в надотряд Dinosauria (Динозавры).

Возраст. Поздняя пермь — современность.

Особенности строения. Череп диапсидный, обычно сохраняющий обе височные дуги, кинетичный или акинетичный. Его характерная черта — наличие дополнительного отверстия между ноздрей и глазницей (предглазничное отверстие). Зубная система текодонтная, с постоянным зубозамещением.

Отряд Thecodontia. Текодонты

Общая характеристика. Очень разнообразные примитивные архозавры. В основном четвероногие (квадрупедальные) животные, ведущие наземный или полуводный образ жизни; некоторые сухопутные формы перешли к двуногой локомоции (бипедализму). Преимущественно хищники. Длина тела от 0,3 до 6 м.

Состав. Четыре подотряда — Proterosuchia (Протерозухии), Phytosauria (Фитозавры), Aetosauria (Этозавры) и Pseudosuchia (Псевдозухии); около 90 родов. Протерозухии — это вероятные предки остальных текодонтов. Фитозавры и этозавры — специ-

Рис. 14. Чешуйчатые.

А — *Icarosaurus* (п. триас), скелет. Б, В — *Macrocephalosaurus* (п. мел): Б — череп, вид сбоку; В — нижняя челюсть, вид изнутри. Г — *Longisquama* (п. триас), реконструкция. Д — *Glyptosaurus* (эоцен), остеодермальный покров головы и шеи. Е — удавовая змея *Python* (совр.), череп, вид сбоку. Ж — мозазавр *Pluridens* (п. мел), зуб на костном основании. З-Л — мозазавр *Clidaster* (п. мел): З — реконструкция; И — череп, вид сбоку; К — передняя конечность; Л — скелет (А — Colbert, 1970, с изменениями; Б, В — Sulimski, 1975; Г — Шаров, 1970; Д — Sullivan, 1986; Е, И — Romer, 1956; Ж — Lingham-Soliar, 1998; З — Давиташвили, 1941; К — Merriam, 1897; Л — Caldwell et al., 1995).

ализированные голофилетические группы. Псевдозухии представляют собой сборную группу, которая включает анцестральные формы для крокодилов, птерозавров, динозавров и, возможно, птиц.

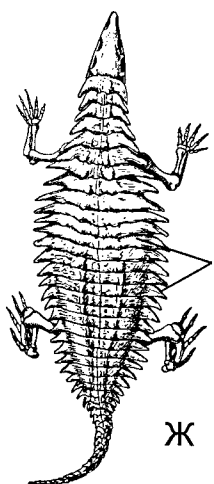
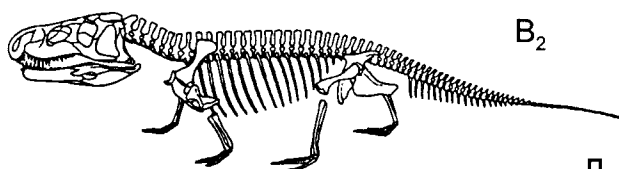
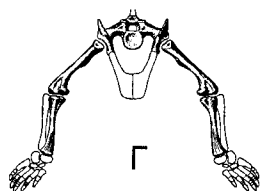
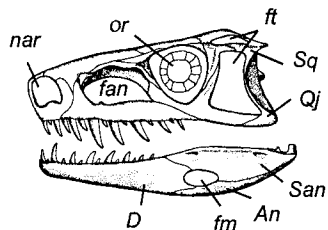
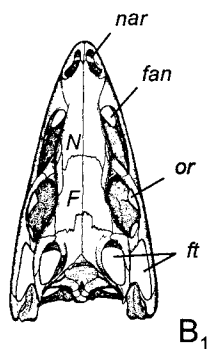
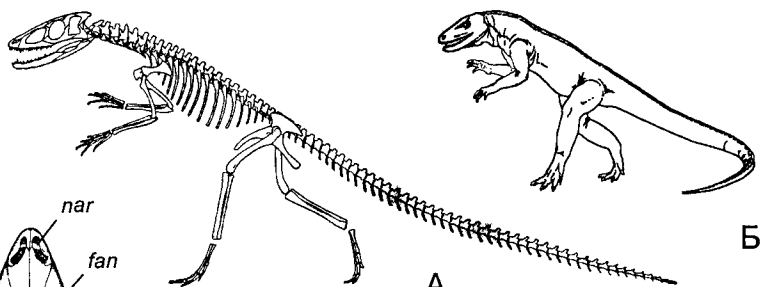
Возраст. Поздняя пермь — ранняя юра.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

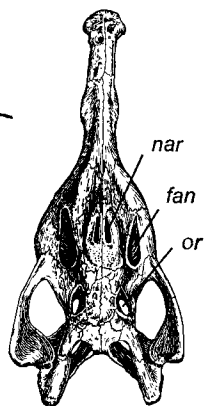
Особенности строения (рис. 15). Череп облегченный, с предглазничным отверстием и с крупными верхним и нижним височными окнами. У продвинутых форм имеется также окно в нижней челюсти (боковое мандибулярное отверстие), расположенное между зубной, надугловой и угловой костями. Стремечное тонкое, на квадратной кости хорошо выражена вырезка для крепления барабанной перепонки. У древнейших форм (*Chasmatosaurus*, *Euparkeria*) сохраняются небольшие надвисочные и/или заднетеменные кости. Зубы ножевидные, уплощенные с боков и обычно зазубренные по переднему и заднему краям. Они расположены в один ряд на предчелюстной, верхнечелюстной и зубной костях. Зубы на костях неба имеются только у примитивных родов. Коракоид один, никогда не сращен с лопаткой. Клейтрум утрачен, но ключица и межключица большие и широкие. Лобковая и седалищная кости примитивные: они имеют форму широких пластин и расположены в горизонтальной плоскости (только у продвинутых текодонтов эти кости удлинены и тазовый пояс приобрел трехлучевое строение). Конечности пятипалые, с примитивным набором фаланг. У продвинутых форм

Рис. 15. Текодонты: псевдозухии (А–Г), протерозухии (Д, Е), этозавры (Ж, З) и фитозавры (И–Л).

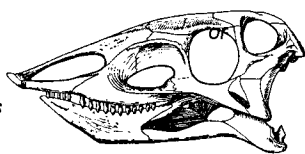
А, Б — *Hesperosuchus* (п. триас): А — скелет, Б — реконструкция. В — *Euparkeria* (р. триас), череп: В₁ — вид сверху, В₂ — вид сбоку. Г — *Dorosuchus* (ср. триас), таз и задние конечности, вид спереди. Д — *Erythrosuchus* (р. триас), скелет. Е — *Chasmatosaurus* (р. триас), череп, вид сбоку. Ж — *Typothorax* (п. триас), спинной панцирь. З — *Stagonolepis* (п. триас), череп, вид сбоку. И — *Rutiodon* (п. триас), череп, вид сверху. К — *Machaeroprotopus* (п. триас), череп, вид сбоку. Л — *Belodon* (п. триас), скелет (А, Б — Colbert, 1952; В — Ewer, 1965; Г — Сеников, 1995; Д — Huene, 1960; Е — Broili, Schroder, 1934; Ж — Sawin, 1947; З — Walker, 1961; И — Camp, 1930; К — Помер, 1939; Л — Romer, 1945).



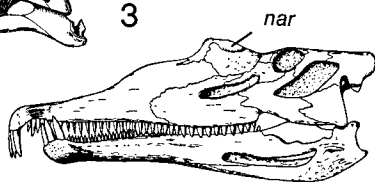
Е



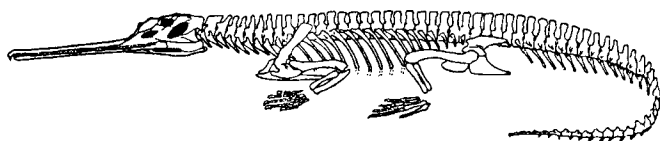
И



3



К



Л

головка бедра развернута медиально, что говорит о некотором смещении задних конечностей под туловище. У большинства родов имеются гастралии и остеодермальный покров.

Разнообразие. Протерозухии — наиболее примитивные текодонты, известные из отложений поздней перми и раннего триаса. Характеризуются очень крупным черепом, достигающим в длину 1 м, и нависающей над нижней челюстью загнутой вниз предчелюстной костью. Сохраняют теменное отверстие. Бокового мандибулярного отверстия нет. Квадрупедальные животные, сохраняющие примитивную, «растопыренную» ориентацию задних конечностей.

Фитозавры — триасовые полуводные хищники длиной до 5 м. Крокодилоподобные формы с узким и длинным черепом. Ноздри расположены на возвышении, в средней по длине части черепа. Хоаны открываются прямо под ними. Туловище и хвост покрыты рядами остеодерм.

Этозавры — средние и крупные по размеру, специализированные растительноядные текодонты позднетриасового времени. Внешне напоминают крупных ящериц. Характерная черта — спина, брюхо и хвост защищены чрезвычайно мощным остеодермальным панцирем. Череп относительно мал. У продвинутых родов верхняя челюсть с мелкими листовидными зубами, нижняя челюсть лишена зубов (возможно, была покрыта роговым чехлом).

Псевдозухии — наиболее продвинутые по строению задних конечностей и таза квадрупедальные и факультативно бипедальные текодонты. Широко распространенные многочисленные и разнообразные формы, известные из отложений триаса и ранней юры. Хищники с большими кинжаловидными зубами. Передние конечности обычно на $1/3$ короче задних. Крестцовый отдел нередко усилен третьим позвонком. Остеодермальный покров представлен одним-двумя рядами спинных пластинок или может полностью отсутствовать. Размеры тела варьируют от самых мелких до самых крупных внутри отряда.

Отряд *Crocodilia*. Крокодилы

Общая характеристика. Наземные, пресноводные и морские архозавры, ведущие почти исключительно хищный образ жизни (исключение составляет растительноядный крокодил *Chimaera suchus* из раннего мела Восточной Азии). Длина тела от 0,3 до 15 м.

Состав. Четыре подотряда — *Sphenosuchia* (Сфенозухии), *Protosuchia* (Протозухии), *Mesosuchia* (Мезозухии) и *Eusuchia* (Эзухии). Около 170 родов (из них 8 современных). Подотряды крокодилов представляют собой скорее уровни их организации, а не филогенетические линии.

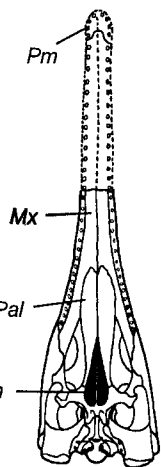
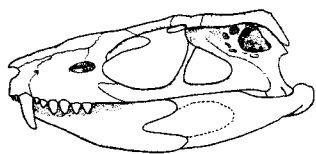
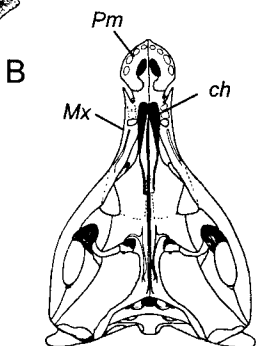
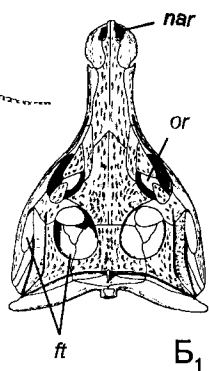
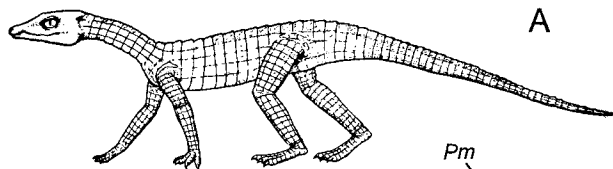
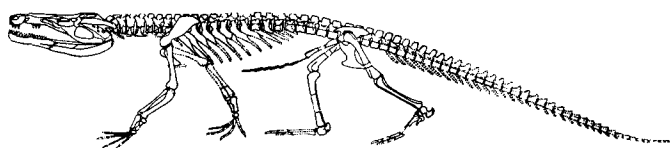
Возраст. Средний триас — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

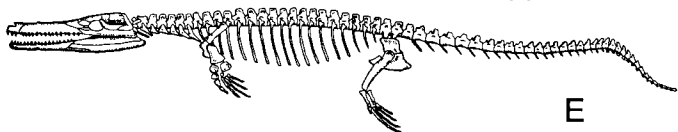
Особенности строения (рис. 16). Череп акинетичный, массивный, но в то же время сильно пневматизированный. Предглазничная часть черепа обычно удлинена. Ноздри открываются на его переднем конце, хоаны смещены назад вследствие вентрального разрастания предчелюстных, верхнечелюстных и нёбных костей, формирующих вторичное костное нёбо. Предглазничное отверстие чаще всего отсутствует, боковое мандибулярное отверстие обычно сохраняется. Височные окна редко бывают крупными, верхнее окно иногда может полностью зарастать. Зубы конические, нередко дифференцированные по размеру. Посткраниальный скелет консервативен. У большинства крокодилов 24 предкрестцовых, 2 крестцовых и 30–40 хвостовых позвонков. Ключицы отсутствуют. Межключица представляет собой узкую кость, идущую вдоль хрящевой грудины. Лопатка и коракоид, так же как и тазовые кости, широкие. Передние конечности заметно короче задних. Гастралии длинные и тонкие, иногда могут отсутствовать. Для большинства крокодилов характерен спинной, а для некоторых и брюшной остеодермальный покров.

Разнообразие. Сфенозухии и протозухии — наиболее примитивные группы крокодилов, известные из отложений триаса, юры и даже мела (*Gobiosuchus*). Они отличаются легким скелетом, относительно коротким черепом, длинными конечностями. Вторичное нёбо развито слабо, хоаны открываются впереди нёбных костей. Это были небольшие (до 1 м) сухопутные подвижные формы, обитавшие по берегам водоемов и питавшиеся мелкой добычей.

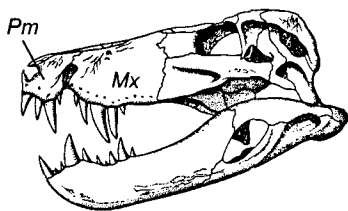
Мезозухии представляют собой группу крокодилов, стоящих на среднем уровне организации. Они сохраняют позвонки примитивной амфицельной формы, но их нёбные кости уже принимают участие в образовании вторичного нёба (хоаны открываются позади нёбных костей). Мезозухии просуществовали с ранней юры до миоцена и дали разнообразные жизненные формы. Кроме типичных пресноводных (*Shamosuchus*), к ним относятся многочисленные специализированные морские крокодилы (*Metriorhynchus*, *Pelagosaurus*, *Teleosaurus*), характеризующиеся ластообразными конечностями и высоким хвостовым плавником.



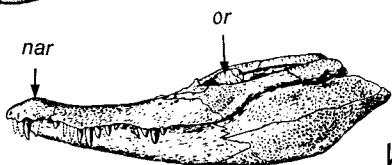
Д



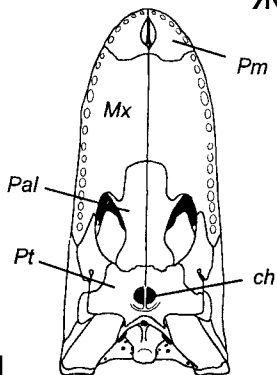
Е



3



И



К

Некоторые группы мезозухий перешли к сухопутному существованию, дав начало ряду крупных наземных хищников (*Baurusuchus*, *Sebecus*).

Эзуххии — наиболее продвинутая группа крокодилов, известная с раннего мела и включающая всех современных представителей отряда. Позвонки процельные. В комплекс вторичного костного неба включены крыловидные кости (хоаны открываются между ними или позади них). По образу жизни это полуводные животные.

Отряд Pterosauria. Летающие ящеры

Общая характеристика. Крайне специализированные архозавры, приспособленные к активному полету. Крыло было образовано кожной перепонкой, натянутой между туловищем и передней конечностью. Судя по следам, по земле передвигались на задних лапах, опираясь на кисти согнутых крыльев. Местобитания приурочены в основном к побережьям морей и пресных водоемов. Ранние и мелкие формы были насекомоядными. Более поздние в большинстве своем питались рыбой, которую добывали слету или опускаясь на воду. Размеры варьируют от 15–20 см до 15 м в размахе крыльев. Вес крупнейших форм мог достигать 70 кг.

Состав. Два подотряда — Rhamphorhynchoidea (Рамфоринхоиды) и Pterodactyloidea (Птеродактилоиды); около 50 родов. Подотряды представляют собой два уровня организации птерозавров, переходные формы между этими группами неизвестны.

Рис. 16. Крокодилы: протозухия (А–В), мезозухия (Г–И) и эзухия (К).

А, Б — *Notochamps* (р. юра): А — скелет; Б₁ — череп, вид сверху; Б₂ — череп, вид снизу. В — *Gobiosuchus* (п. мел), реконструкция. Г — *Notosuchus* (п. мел), череп, вид сбоку. Д, Е — *Metriorhynchus* (п. юра): Д — реконструкция; Е — скелет. Ж — *Pelagosaurus* (р. юра), череп, вид снизу. З — *Baurusuchus* (п. мел), череп, вид сбоку. И — *Shamosuchus* (п. мел), череп, вид сбоку. К — *Alligator* (совр.), череп, вид снизу (А, Б, Ж, К — Nash, 1975; В — Osmolska et al., 1997; Г — Bonaparte, 1991; Д — Abel, 1907; Е — Steel, 1973; З — Romer, 1956; И — Конжукова, 1954).

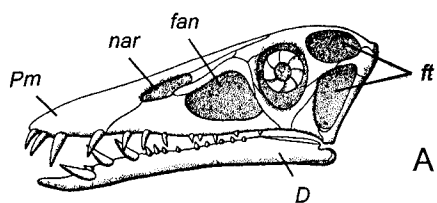
Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Распространение. Все материки, включая Антарктиду.

Особенности строения (рис. 17). Череп крупный, обычно с длинными челюстями. Он имеет ажурное строение и отличается очень крупными глазницами, предглазничным и височными отверстиями. Черепные кости часто срастались. Зубы длинные и узкие, их число варьирует от нескольких единиц до нескольких сотен. У некоторых родов зубов не было, челюсти были покрыты роговым чехлом. Посткраниальный скелет облегченный: кости полые и тонкостенные. Позвоночник относительно короткий. Грудной и крестцовый отделы имеют тенденцию к консолидации, с образованием неподвижных костных блоков. Наибольшей подвижностью обладает шейный отдел, обычно из 8 удлинённых позвонков. Длина хвоста очень различна. Плечевой пояс состоит из широкой, несущей киль грудины и L-образного скапулокоракоида, похожего на птичий. Тазовый пояс небольшой и относительно слабый, отличается наличием дополнительных предлобковых костей (*praepubis*). Передняя конечность четырехпалая (фаланговая формула — 2:3:4:4), сильно удлинённая за счет гипертрофии последнего пальца. Именно этот палец поддерживал кожную перепонку крыла, первые три пальца оставались свободными и короткими. Впереди и медиально от кисти имеется особая кость — птероид (*pteroïd*), служившая

Рис. 17. Птерозавры: рамфоринхоиды (А-Ж) и птеродактилоиды (З-Р).

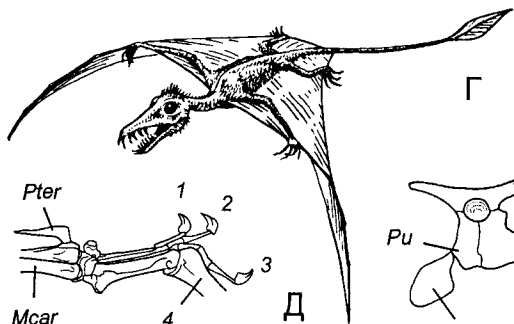
А-В — *Rhamphorhynchus* (п. юра): А — череп, вид сбоку; Б — скелет и отпечатки крыльев и хвоста; В — плечевой пояс, вид спереди. Г — *Sordes* (п. юра), реконструкция. Д-Ж — *Eudimorphodon* (р. юра): Д — часть кисти; Е — тазовый пояс; Ж — череп, вид сбоку. З — *Dimorphodon* (р. юра), череп, вид сбоку. И — *Gallodactylus* (п. юра), череп, вид сбоку. К — *Dsungaripterus* (р. мел), череп, вид сбоку. Л — *Pterodactylus* (п. юра), скелет. М — *Criorhynchus* (п. мел), череп, вид сбоку. Н — *Pterodaustro* (п. мел), череп, вид сбоку. О, П — *Pteranodon* (п. мел): О — череп, вид сбоку; П — скелет. Р — *Ornithodesmus* (р. мел), череп, вид сбоку (А, Б — Romer, 1956; В, К, М — Wellnhofer, 1978; Г — Ивахненко, Корабельников, 1987; Д, Е — Wild, 1978; Ж-И, Н, О, Р — Wellnhofer, 1980; Л — Bennett, 1997; П — Eaton, 1910).



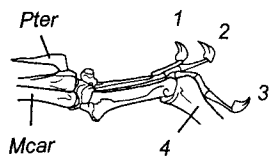
A



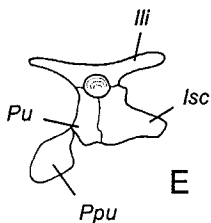
Б



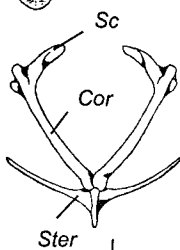
Г



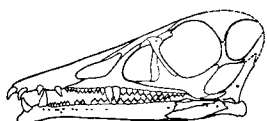
Д



Е



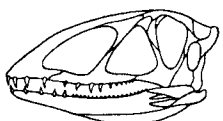
В



Ж



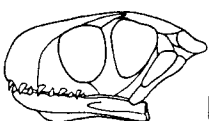
И



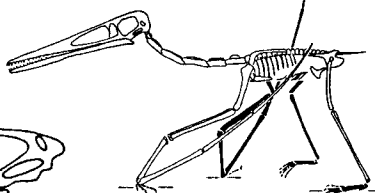
З



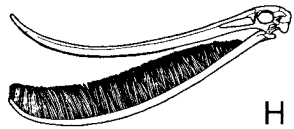
К



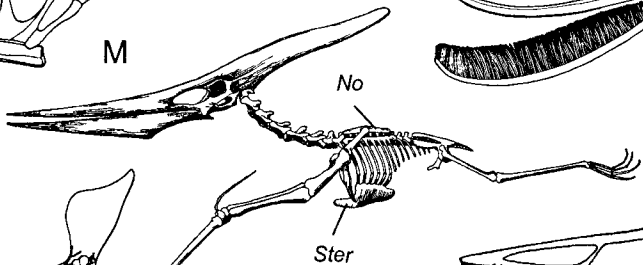
М



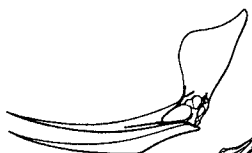
Л



Н



П



О



Р

для прикрепления дополнительной летательной перепонки, тянувшейся от основания шеи. Задние конечности короткие. Малая берцовая кость значительно редуцирована и приросла к большой берцовой. Стопа пятипалая, но последний палец имеет всего две фаланги и отведен в сторону. У некоторых форм и между пальцами задних конечностей имелась кожная перепонка.

Разнообразие. Рамфоринхоиды известны с позднего триаса до конца юры. Этот подотряд объединяет относительно примитивных мелких и средних по размеру птерозавров (*Rhamphorhynchus*, *Sordes*). Для них характерны длинные, узкие и заостренные крылья, с ограниченной способностью к складыванию и изменению площади несущих плоскостей. Управление полетом осуществлялось главным образом длинным (до 35 позвонков) хвостом, на конце которого имелась широкая кожная лопасть, игравшая роль стабилизатора и руля.

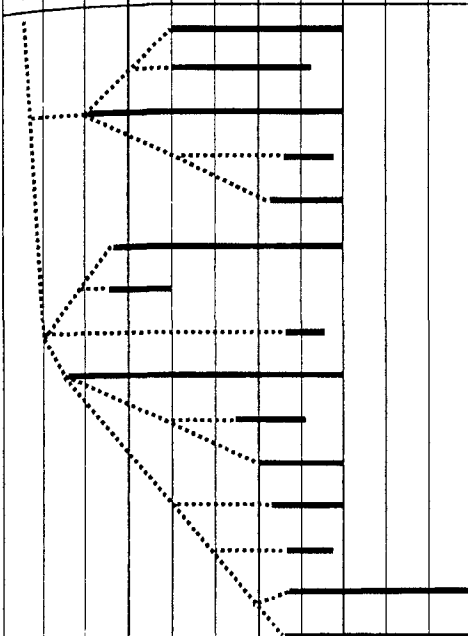
Птеродактилоиды известны со средней юры до конца мела. Это продвинутые летающие ящеры, поздние формы которых достигали иногда гигантских размеров (*Pteranodon*, *Azhdarcho*, *Quetzalcoatl*). Они имели относительно широкие и короткие крылья и обычно очень короткий хвост. Маневренность обеспечивалась изменением очертаний и площади крыльев за счет их частичного складывания. У некоторых форм (*Dsungaripterus*, *Pteranodon*) дополнительным рулем при полете служила голова, несущая продольный костный гребень.

Надотряд Dinosauria. Динозавры

Общая характеристика. Динозавры — повсеместно распространенная и очень разнообразная по строению и образу жизни группа наземных архозавров. Бипедальные и квадрупедальные животные. Среди динозавров преобладают крупные формы массой от 1 до 10 т. Некоторые из них были гигантами и, как предполагают, могли весить 70–80 т. Яйцекладущие. Есть данные, что некоторые формы проявляли заботу о потомстве: строили наземные гнезда, сопровождали и охраняли детенышей, приносили в гнездо корм. Предполагается, что динозавры имели очень высокий уровень обменных процессов и могли быть гомотермными животными.

Состав (табл. 4). Два отряда — Saurischia (Ящеротазовые) и Ornithischia (Птицетазовые); более 300 родов. Ближайшими предками всех динозавров являются текодонты, однако родственные связи между отрядами не вполне ясны. Возможно,

Таблица 4. Филогения динозавров и птиц

Геологический возраст										Таксон		
Mz								Kz				
T			J			K		P	N	Q		
1	2	3	1	2	3	1	2					
												
										Ankylosauria		
										Stegosauria		
										Ornithopoda		
										Pachycephalosauria		
										Ceratopsia		
										Sauropoda		
										Prosauropoda		
										Segnosauria		
										Theropoda		
										Archaeornithes		
										Enantiornithes		
										Odontornithes		
										Ichthyornithes		
										Palaeognathae		
										Neognathae		

Dinosauria

Aves

ящеротазовые и птицетазовые имеют независимое происхождение от различных групп текодонтов и вместе представляют собой сборный (дифилитический) таксон. С другой стороны, не исключено, что птицетазовые берут свое начало от примитивных ящеротазовых, и тогда надотряд Dinosauria — это монофилетическая группа.

Возраст. Средний триас — поздний мел.

Особенности строения. Для ранних динозавров характерна диспропорция конечностей (передние значительно короче задних), что указывает на их первичный бипедализм. Задние конечности расположены почти вертикально под туловищем, их внутренние суставы имеют поперечную ориентацию. Движение ноги осуществлялось в парасагитальной плоскости без значительного отклонения вбок, свойственного другим рептилиям.

Тазовые кости удлинены, тазовый пояс имеет трех- или четырехлучевую конструкцию. Вертлужная впадина обычно имеет сквозное отверстие.

Отряд Ornithischia. Птицетазовые

Состав. Пять подотрядов — Ornithopoda (Орнитоподы, или Птиценогие), Stegosauria (Стегозавры), Ankylosauria (Анкилозавры, или Панцирные динозавры), Pachycephalosauria (Пахицефалозавры) и Ceratopsia (Цератопсии, или Рогатые динозавры). Орнитоподы представляют собой базальную группу птицетазовых динозавров, от ранних представителей которых, возможно, берут начало остальные таксоны. Родственных друг другу стегозавров и анкилозавров принято объединять в группу Thyreophora (Тириофоры), характеризующуюся наличием хорошо развитого костного панциря. Пахицефалозавров и рогатых динозавров объединяют в группу Marginocephalia (Маргиноцефалии), в частности, по наличию у них расширения затылочной части черепа.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Особенности строения. В нижней челюсти имеется особая предзубная кость (praedentale), при жизни покрытая роговым клювом. Зубы смещены от края челюстей внутрь, что свидетельствует о присутствии кожистых щек, удерживающих пищу во рту во время ее пережевывания. Бокового мандибулярного окна обычно нет. Таз первично четырехлучевой: три луча образованы лобковой, седалищной и подвздошной костями, четвертый — задним отростком лобковой кости, проходящим вдоль седалищной. Тяжеловесные формы характеризуются преобразованием когтевидных фаланг в копытовидные и окостенением сухожилий, идущих вдоль позвоночного столба. Гастралий обычно нет.

Подотряд Ornithopoda. Птиценогие

Общая характеристика. Динозавры с относительно длинными передними лапами, способные двигаться как на двух, так и на четырех конечностях. Растительноядные животные, амфибиотические или тяготеющие к околотовным биотопам. Хорошо плавали при помощи хвоста и перепончатых лап. Длина тела от 1 до 18 м.

Состав. Пять — семь семейств, более 60 родов.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

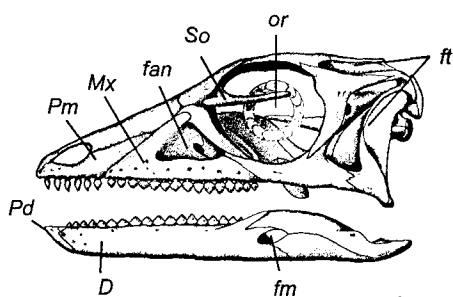
Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

Особенности строения (рис. 18). Череп относительно небольшой, у продвинутых видов с удлинённой предглазничной частью и широкой беззубой предчелюстной костью. Челюстной сустав расположен значительно ниже уровня зубов (показатель растительности). Нижняя челюсть характеризуется наличием высокого венечного отростка, что говорит об усилении челюстной мускулатуры. Посткраниальный скелет массивный. В эволюции орнитопод наблюдалась тенденция удлинения предкрестцовой части позвоночника: число шейных позвонков возрастает с 8 до 15, туловищных — с 14 до 19, крестцовых — с 5 до 8. Хвостовые позвонки высокие с длинными верхним и нижним остистыми отростками. Вдоль них протягивались многочисленные окостеневшие сухожилия, ограничивавшие подвижность хвоста. В кисти и стопе первый и пятый пальцы обычно редуцированы.

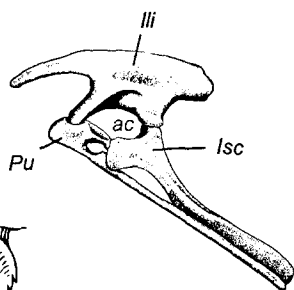
Разнообразие. Примитивные триасово-юрские орнитоподы (*Heterodontosaurus*, *Lesothosaurus*) имели длину от 1 до 3 м. Череп короткий, с большими глазницами. Зубы слабо специализированы к растительным кормам, размещены по всей длине челюстей, в том числе и на предчелюстной кости; они немногочисленны и расположены только в один ряд.

Более продвинутые и крупные орнитоподы (*Iguanodon*, *Gasparrinisaura*) относятся к семейству игуанодонтов (*Iguanodontidae*). Череп удлинён. На челюстных костях зубы образовывали два ряда, расположенные ярусами. Они крупные, шпательвидные, с одним или несколькими гребнями на плоской поверхности коронки. Предчелюстная кость и передняя часть нижней челюсти зубов не несли.

Наиболее специализированные орнитоподы представлены позднемеловыми утконосыми динозаврами (сем. *Hadrosauridae*), нередко достигавшими гигантских размеров. Череп удлинён и спереди расширен в виде утиного клюва. Зубы, расположенные компактно в задней части челюстей, образовывали своеобразные «зубные батареи». Они располагались поперечными (вертикальными) рядами, каждый из которых состоял из 5–6 зубов, одновременно функционирующих и постепенно замещающихся по мере стирания. Количество таких поперечных рядов достигало 45–60 в каждой половине челюсти. При смыкании зубов верхнечелюстная кость отодвигалась вбок, таким образом, перетирание пищи обеспечивалось за счёт поперечного движения зубов нижней и верхней челюстей относительно друг друга. Особенностью многих утконосых динозавров (*Saurolophus*, *Parasaurolophus*, *Lambeosaurus*) является развитие на черепе разнообразных по форме гребней. Они сформированы главным образом за счёт

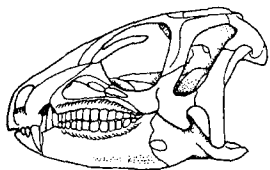


A

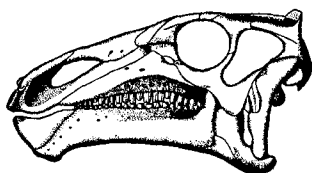


Б

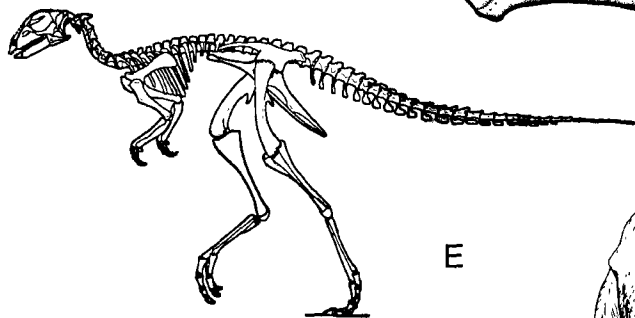
Б



Г



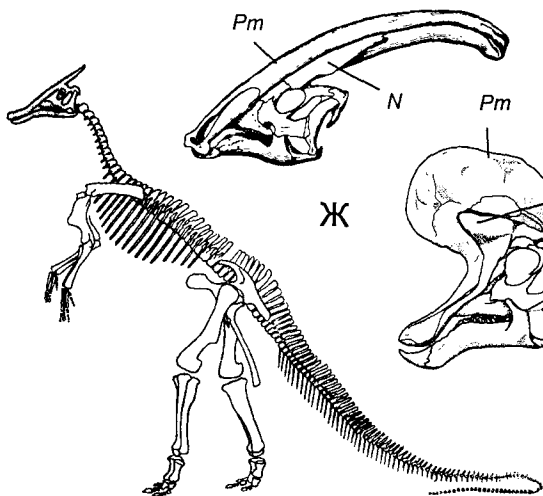
Д



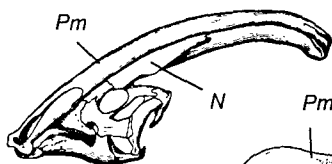
Е



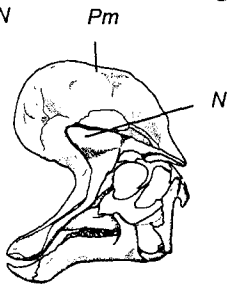
И



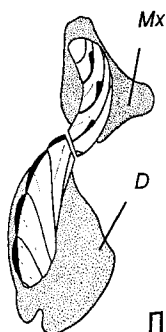
Ж



З



К



Л

разрастания предчелюстных и носовых костей и пронизаны воздухоносными каналами. Предполагается, что эти образования могли усиливать обоняние или служили резонаторами при издавании звуков.

Подотряд *Stegosauria*. Стегозавры

Общая характеристика. Тяжеловесные квадрупедальные динозавры, с небольшой головой, короткой шеей, массивным туловищем и относительно коротким хвостом. Передние конечности намного короче задних, так что тазовая область была значительно приподнята над остальными частями тела. Растительные формы. Длина тела от 1 до 9 м.

Состав. Два семейства, 12–15 родов.

Возраст. Ранняя юра (?). Средняя юра — начало позднего мела.

Распространение. Европа, Азия, Африка и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 19, А–Г). Череп низкий и узкий, с длинной лицевой частью. Предглазничное отверстие отсутствует. В каждой челюсти только один зубной ряд, на предчелюстной кости зубов нет. Зубы маленькие, их коронки сжаты с боков и зазубрены по краю. Тазовый пояс четырехлучевой. Подвздошная кость сильно удлинена в переднем направлении, лобковая кость несет длинные передний и задний отростки. Кости конечностей массивные. Кисть пятипалая, стопа четырех- или трехпалая. Тело покрыто небольшими остеодермами. У ти-

Рис. 18. Орнитоподы.

А–В — *Lesothosaurus* (р. юра): А — череп, вид сбоку; В — тазовый пояс, вид сбоку; Г — зуб, вид с внутренней стороны. Г — *Heterodontosaurus* (р. юра), череп, вид сбоку. Д — *Iguanodon* (р. мел), череп, вид сбоку. Е — *Gasparinisaura* (п. мел), скелет. Ж — *Parasaurolophus* (п. мел), череп, вид сбоку. З — *Lambeosaurus* (п. мел), череп, вид сбоку. И, К — *Saurolophus* (п. мел): И — реконструкция, К — скелет. Л — срез верхней и нижней челюстей утконосого динозавра (А, Б — Sereno, 1991; В — Attridge et al., 1985; Г — Charig, Crompton, 1974; Д — Romer, 1956; Е — Coria, Salgado, 1996; Ж, З — Lull, Wright, 1942; И — Орлов, 1989; К — Рождественский, 1957; Л — Ostrom, 1961).

пичных стегозавров (сем. Stegosauridae) вдоль хребта тянулся двойной гребень из вертикально стоящих костных пластин, наиболее крупные из них находились над тазовым поясом. На хвосте от двух до четырех пар длинных костных шипов.

Подотряд Ankylosauria. Панцирные динозавры

Общая характеристика. Бронированные квадрупедальные динозавры, с небольшой головой, уплощенным туловищем и короткими конечностями; хвост мощный и длинный (составляет примерно 1/2 длины тела). Размеры от 2 до 8 м.

Состав. Два семейства, около 25 родов.

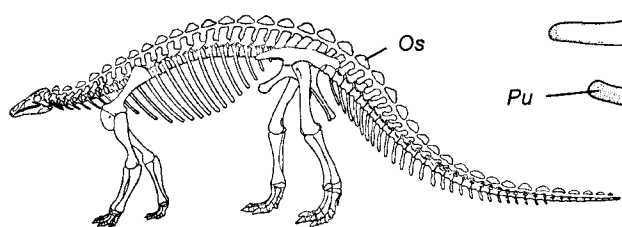
Возраст. Средняя юра — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия, Северная Америка и, возможно, Австралия.

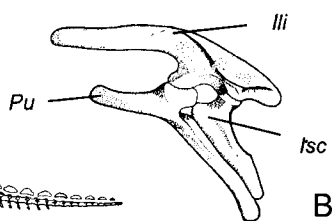
Особенности строения (рис. 19, Д–К). Череп низкий и массивный. Предглазничного отверстия и верхнего височного окна нет, нижнее височное окно небольшое. Зубы немногочисленные (16–21 в каждой челюсти), расположены в один ряд. Они мелкие, с парадоксально слабыми следами стирания, что послужило основанием для предположения об овофагии некоторых анкилозавров, а именно о питании яйцами других динозавров. Предчелюстная кость обычно беззубая. Спинная и боковые стороны тела покрыты мозаичным панцирем из соединенных швами остеодерм. На черепе остеодермы плотно срастались с нижележащими костями, иногда перекрывали нижние височные окна. У продвинутых родов туловищные остеодермы, сливаясь между собой, формировали поперечные костные пояса или даже круп-

Рис. 19. Стегозавры (А–Г) и анкилозавры (Д–К).

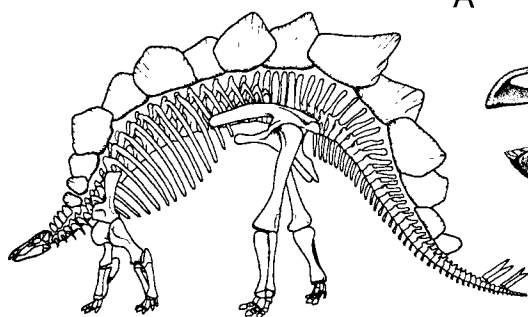
А — *Scelidosaurus* (р. юра), скелет. Б–Г — *Stegosaurus* (п. юра): Б — скелет; В — тазовый пояс, вид сбоку; Г — череп, вид сбоку. Д — *Syrmosaurus* (п. мел), зуб, вид с внутренней стороны. Е, Ж — *Talarurus* (п. мел): Е — реконструкция, Ж — стопа. З — *Tarchia* (п. мел), череп, вид сбоку. И — *Pawpawsaurus* (п. мел), череп: И₁ — вид сверху, И₂ — вид снизу. К — *Ankylosaurus* (п. мел), скелет (А — Marsh, 1895; Б — Lull, 1910; В — Romer, 1945; Г — Sereno, Zhimin, 1992; Д — Малеев, 1956; Е — Рождественский, 1969; Ж — Орлов, 1989; З — Туманова, 1977; И — Lee, 1996; К — Huene, 1956).



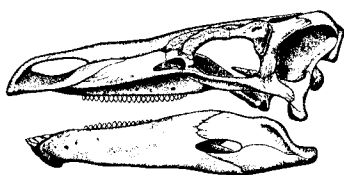
A



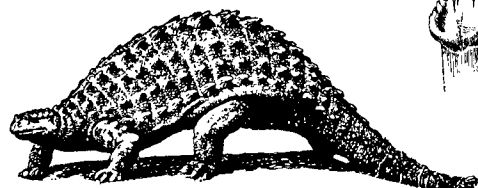
B



Б



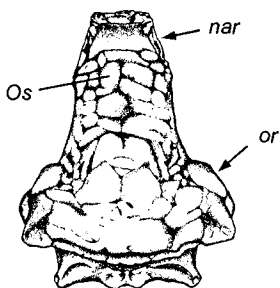
Г



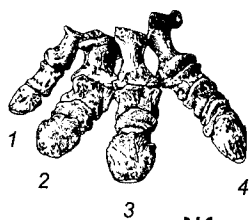
E



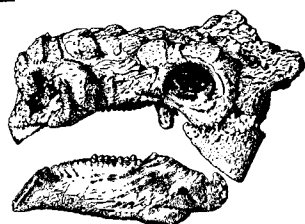
Д



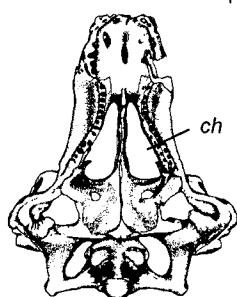
И₁



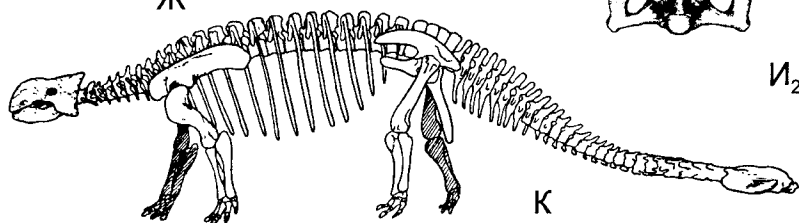
Ж



З



И₂



К

ные костные щиты. Предкрестцовых позвонков около 25, хвостовых 25–40. Крестец массивный, в нем от 3 до 9 сросшихся позвонков. Лобковая кость крайне мала, у продвинутых форм без переднего отростка. Широкие и длинные подвздошная кость и лопатка изнутри поддерживали дермальный панцирь. Кисть пятипалая, пятый палец стопы обычно редуцирован. Хвост мощный, наиболее подвижный в своем основании (судя по расположенным здесь коротким позвонкам) и почти консолидированный в задней половине. В отличие от примитивных (сем. *Nodosauridae*), у продвинутых панцирных динозавров (сем. *Ankylosauridae*) хвост оканчивался массивной булавой, сформированной за счет срастания остеодерм, позвонков и окостеневших сухожилий.

Подотряд *Ceratopsia*. Рогатые динозавры

Общая характеристика. Примитивно бипедальные (*Psittacosaurus*), но в основном квадрупедальные динозавры. Тяжеловесные формы, обычно с очень крупной рогатой головой, короткими туловищем и относительно коротким хвостом, массивными и примерно равными по величине конечностями. Сухопутные или амфибиотические животные. Растительноядные формы, однако для некоторых родов (*Triceratops*) предполагается животнойядность (падалеядность). Длина тела от 0,5 до 9 м.

Состав. Три семейства, около 20 родов.

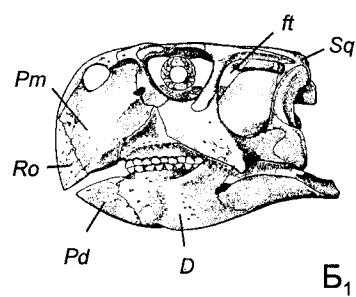
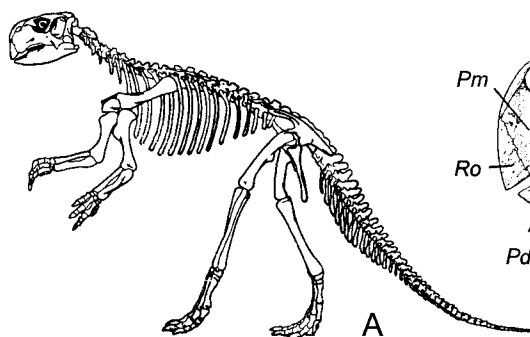
Возраст. Ранний — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

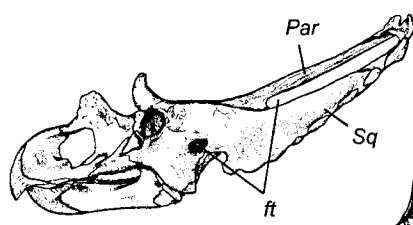
Особенности строения (рис. 20). Череп крупный. Конеч морды образует сжатый с боков клюв, заканчивающийся на верхней челюсти парной роstralной костью (*rostrale*). Крупная

Рис. 20. Рогатые динозавры.

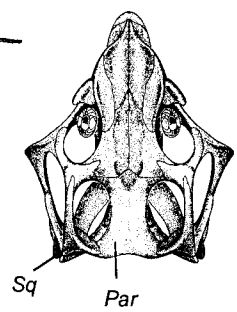
А, Б — *Psittacosaurus* (р. мел): А — скелет; Б₁ — череп, вид сбоку; Б₂ — череп, вид сверху. В, Г — *Chasmosaurus* (п. мел): В₁ — череп, вид сбоку, В₂ — череп, вид сверху; Г — нижняя челюсть, вид сбоку. Д — *Protoceratops* (п. мел), череп, вид сбоку. Е–З — *Triceratops* (п. мел): Е — череп, вид сбоку; Ж — реконструкция; З — тазовый пояс, вид сбоку. И — *Monoclonius* (п. мел), скелет (А — Osborn, 1924; Б — Sereno et al., 1988; В, Г — Godfrey, Holmes, 1995; Д — Орлов, 1989; Е, З — Hatcher et al., 1907; Ж — Bakker, 1968; И — Romer, 1956).



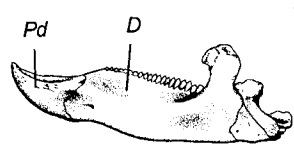
Б₁



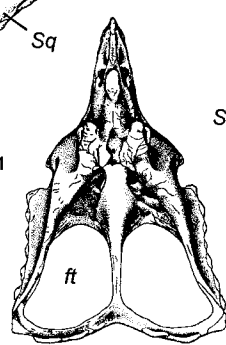
Б₁



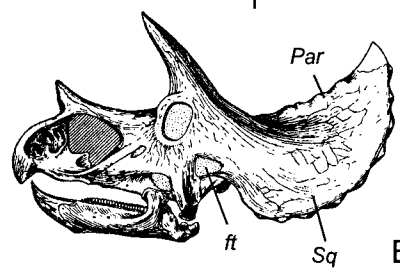
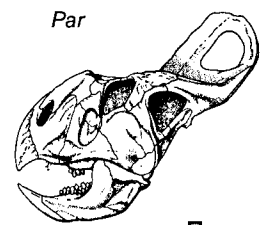
Б₂



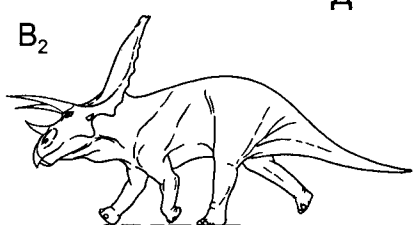
Г



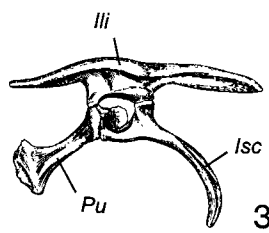
Д



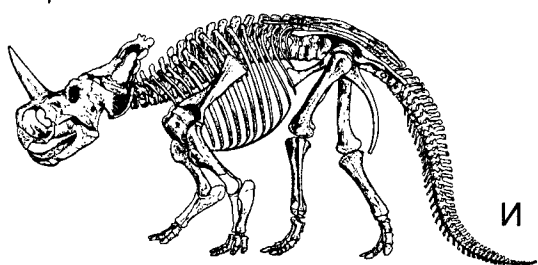
Е



Ж



3



И

предзубная кость нижней челюсти клювообразно загнута вверх. Затылочная часть черепа почти всегда расширена в форме воротника, закрывающего шею, а иногда и переднюю часть туловища. Он образован за счет разрастания теменных и чешуйчатых костей. У продвинутых родов на дорсальной поверхности черепа имеются костные рога (один, три или пять), при жизни покрытые роговыми чехлами. Они расположены следующим образом: непарный — по средней линии черепа на носовых костях; парные — в заглазничной области. Зубы расположены в задней части челюстей вертикальными рядами (от 2 до 5 зубов в каждом ряду), наподобие зубных батарей орнитопод, но в каждый момент времени функционировал только один из зубов ряда. Челюсти работали подобно ножницам, разрезая пищу. Нижняя челюсть поздних форм несет очень высокий венечный отросток, что говорит о чрезмерной для предположительно растительноядных животных силе челюстной мускулатуры. Крестцовый отдел включает от 6 до 11 сросшихся позвонков. Тазовый пояс отличается широкой, равно разрастающейся вперед и назад подвздошной костью и редуцированным задним отростком лобковой кости. Кисть пятипалая, стопа четырехпалая. На туловище, а иногда на голове по краю воротника располагались небольшие остеодермы.

Подотряд *Rachycephalosauria*. Пахицефалозавры

Общая характеристика. Бипедальные динозавры с относительно крупной бронированной головой и стройным незащищенным туловищем. Хвост умеренно длинный, передние конечности значительно короче задних. Растительноядные формы, длиной до 1 м.

Состав. Два семейства, 13 родов.

Возраст. Ранний — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия, Мадагаскар и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 21, А–Г). Череп короткий куполообразный, с шишковатым разрастанием теменных и чешуйчатых костей, в виде воротника, нависающего над затылочным мышцелком. Предглазничного и верхнего височного окна нет, лобные и теменные кости сильно утолщены, вокруг головного мозга имеются дополнительные окостенения (все это указывает на возможное использование головы в качестве тарана для защиты от хищников или во внутривидовых турнирах). Зубная система очень примитивна: зубы имеют листовидные коронки, располагаются только в один ряд и сохраняются на предчелюст-

ных костях. Посткраниальный скелет в целом напоминает конструкцию скелета ранних орнитопод. Таз характеризуется сильной редукцией заднего отростка лобковой кости, как у рогатых динозавров. Передние конечности пятипалые, задние — четырехпалые.

Отряд *Saurischia*. Ящеротазовые

Состав. Четыре подотряда — *Prosauropoda* (Прозавроподы), *Sauropoda* (Завроподы), *Theropoda* (Тероподы, или Хищные динозавры) и *Segnosauria* (Сегнозавры). Прозавроподы представляют собой парафилетический таксон, включающий непосредственных предков завропод, поэтому эти две группы часто объединяются вместе в таксон *Sauropodomorpha* (Завроподоморфы). Сегнозавры, впервые выделенные в ранге инфраотряда теропод, скорее всего, представляют собой особую эволюционную линию, возникшую, вероятно, во время расхождения теропод и завроподоморфов.

Возраст. Средний триас — поздний мел.

Особенности строения. Предзубной кости нет. Зубы расположены равномерно по краю челюстей, обычно без медиального смещения. Тазовый пояс трехлучевой; первично и в большинстве случаев препубический, с лобковыми костями, вытянутыми в переднем направлении, иногда (сегнозавры и некоторые тероподы) опистопубический, с лобковыми костями, развернутыми назад. Концевые фаланги когтевидные. Окостеневших сухожилий вдоль позвоночника обычно нет. Гастралии имеются.

Подотряд *Prosauropoda*. Прозавроподы

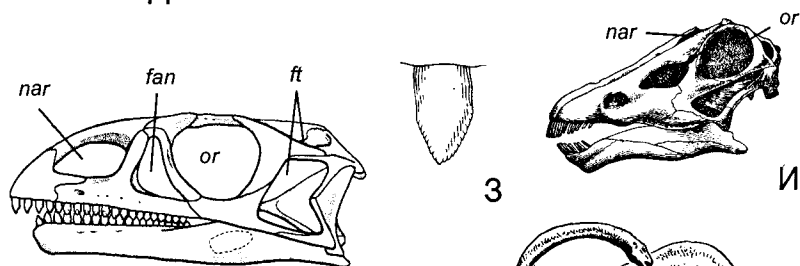
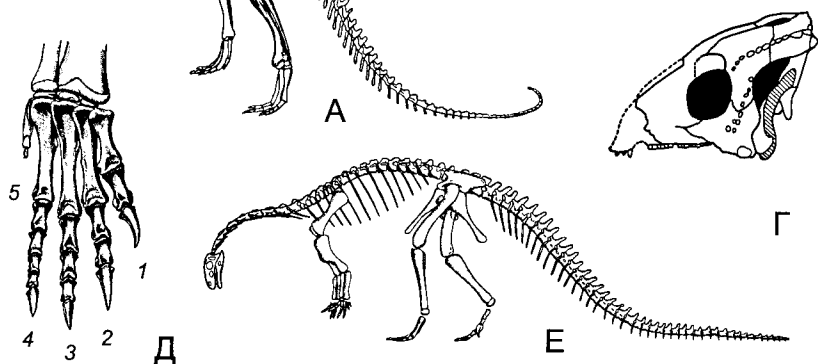
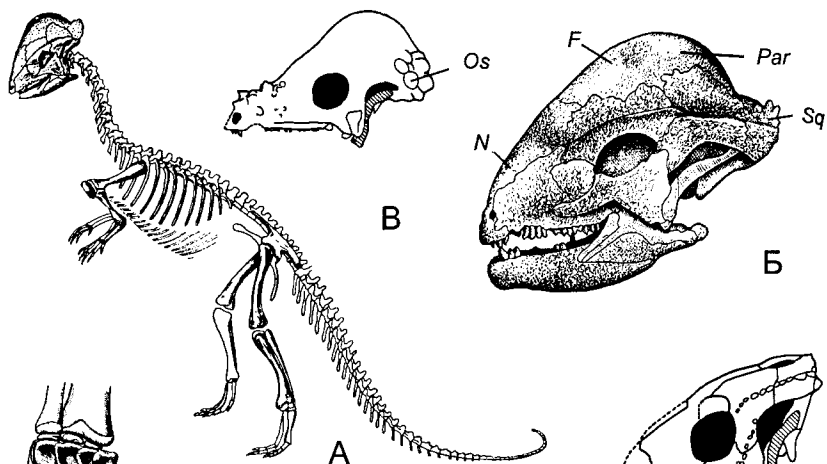
Общая характеристика. Примитивные, факультативно бипедальные (переходящие к квадрупедализму) динозавры. Голова небольшая, шея и хвост умеренно длинные. Конечности массивные, передние составляют приблизительно 2/3 длины задних. Всеядные и растительноядные формы. Длина тела от 1 до 7 м.

Состав. Четыре семейства, около 15 родов.

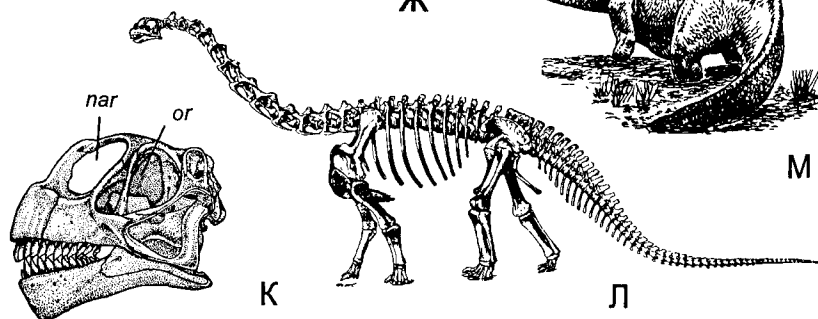
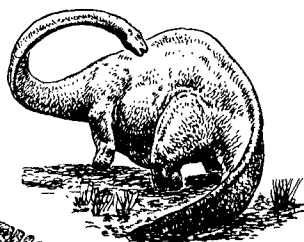
Возраст. Поздний триас — ранняя юра.

Распространение. Европа, Азия, Южная Африка, Северная и Южная Америка.

Особенности строения (рис. 21, Д-3). Череп слегка удлинённый, сильно суженный в рыльной части. Ноздри расположены терминально. Зубы уплощены с боков, с мелкими зубчиками эмали по краю коронки. У продвинутых форм челюстной сустав расположен значительно ниже уровня зубов (показатель фито-



Ж



К

Л

фагии). Шейных позвонков 9–10, грудных — около 15, крестцовых — 3–4, хвостовых — до 60. Таз трехлучевой с короткой подвздошной и удлиненными лобковой и седалищной костями. Положение задних конечностей примитивно: бедренная кость отклонена от вертикали на 25°. Конечности пятипалые. В кисти четвертый и пятый пальцы укорочены и лишены когтей, в стопе пятый палец редуцирован до 1–2 фаланг.

Подотряд *Sauropoda*. Завроподы

Общая характеристика. Околоводные или полуводные растительноядные динозавры с маленькой головой, длинной шеей, столбовидными конечностями и обычно очень длинным хвостом. Квадрупедальные тяжеловесные формы, возможно, способные в воде вставать на задние ноги. Длина тела от 6 до 35 м.

Состав. Шесть семейств, около 50 родов.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

Особенности строения (рис. 21, И–М). Череп относительно величины туловища крайне мал (у 30-метрового *Diplodocus* длина головы не превышала 0,5 м). У многих форм ноздри смещены дорсально, что считается показателем водного образа жизни. Зубы немногочисленные (10–17 в каждой половине челюсти) резцеподобные, расположены только в один ряд. Такая зубная система позволяла лишь скусывать части растений (предполагается, что механическая переработка пищи производилась в же-

Рис. 21. Пахицефалозавры (А–Г), прозавроподы (Д–З) и завроподы (И–М).

А, Б — *Stegoceras* (п. мел): А — скелет; Б — череп, вид сбоку. В — *Pachycephalosaurus* (п. мел), череп, вид сбоку. Г — *Homalocephale* (п. мел), череп, вид сбоку. Д — *Ammosaurus* (р. юра), стопа. Е — *Plateosaurus* (п. триас), скелет. Ж, З — *Massospondylus* (р. юра): Ж — череп, вид сбоку; З — зуб, вид с внутренней стороны. И — *Diplodocus* (п. юра), череп, вид сбоку. К, Л — *Camarasaurus* (п. юра): К — череп, вид сбоку; Л — скелет. М — реконструкция завропода (А — Gilmore, 1924; Б, К — Romer, 1956; В, Г — Giffin, 1989; Д — Marsh, 1889; Е — Galton, 1971; Ж, З — Attridge et al., 1985; И — Holland, 1905; Л — Osborn, Mook, 1921; М — Ивахненко, Корабельников, 1987).

лудке с помощью камней-гастролитов). Шея включает 10–19 позвонков, каждый из которых в 1,5–2,5 раза длиннее туловищных. Туловищных позвонков около 12, крестцовых — от 4 до 6; в хвостовом отделе — до 80 позвонков. Череп и осевой скелет облегченные, с рыхлой структурой костной ткани. Кости конечностей, напротив, сильно утолщены и сложены плотным костным веществом. Кисть и стопа пятипалые, но четвертый и пятый пальцы несколько редуцированы. Первые три пальца несли очень крупные когти.

Подотряд *Segnosauria*. Сегнозавры

Общая характеристика. Примитивные квадрупедальные динозавры, внешне напоминающие прозавропод: маленькая голова, длинные шея и хвост, передние конечности немногим короче задних. Пищевая специализация не вполне ясна (возможно, растительноядность и насекомоядность). Длина тела от 4 до 7 м.

Состав. Три семейства, 4 рода.

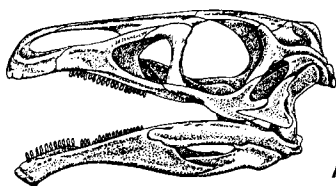
Возраст. Конец раннего — первая половина позднего мела.

Распространение. Центральная Азия и Северная Америка.

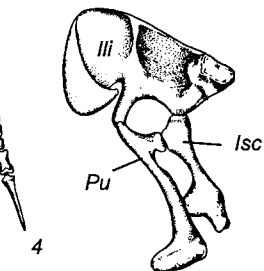
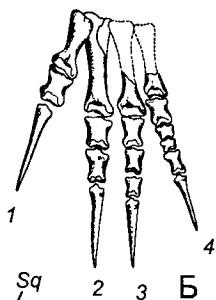
Особенности строения (рис. 22, А–Г). Череп слегка удлинённый. Зубной ряд сдвинут внутрь от края челюсти, как у птицеподобных динозавров. Зубы мелкие, часто уплощенные и заостренные на вершине. На предчелюстной кости и на передней части зубной кости зубов нет (вероятно, концы челюстей были покрыты роговыми чехлами). Скелет облегченный, сильно пнев-

Рис. 22. Сегнозавры (А–Г) и тероподы-карнозавры (Д–М).

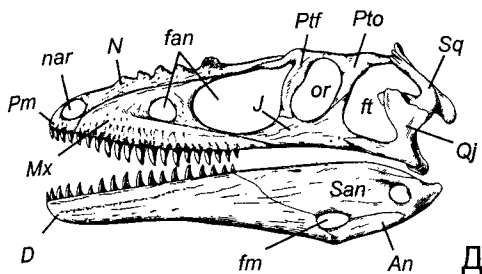
А, Б — *Erlicosaurus* (п. мел): А — череп, вид сбоку; Б — лапа. В — *Segnosaurus* (п. мел), тазовый пояс, вид сбоку. Г — реконструкция сегнозавра. Д — *Alioramus* (п. мел), череп, вид сбоку. Е, Ж — *Carnotaurus* (п. мел): Е — реконструкция головы, Ж — скелет. З — отпечаток стопы карнозавра. И — *Allosaurus* (п. юра), тазовый пояс, вид сбоку. К — *Tyrannosaurus*, череп, вид сбоку. Л — реконструкция крупного карнозавра. М — *Spinosaurus* (п. мел), скелет (А — Paul, 1984; Б — Barsbold, Perle, 1980; В — Barsbold, 1983; Г — Несов, 1995; Д — Курзанов, 1976; Е, Ж — Bonaparte, 1996; И — Romer, 1945; К — Малеев, 1955; Л — Ивахненко, Корабельников, 1987; М — Laparent, 1955).



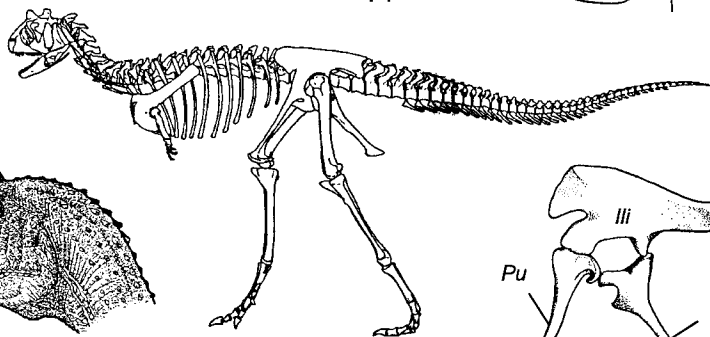
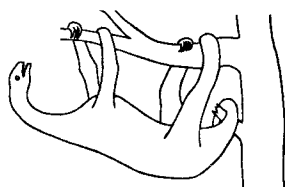
A



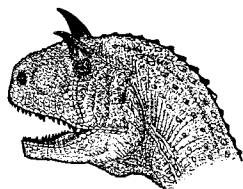
B



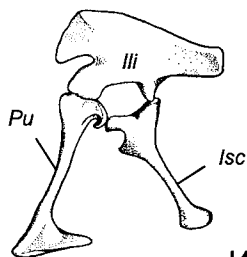
D



Г



E

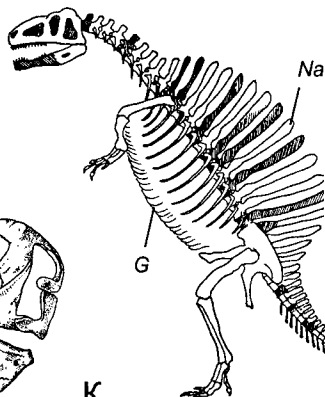


Ж

И



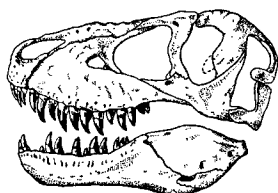
3



K



Л



M

матизированный. Таз крайне специализированный — опистопу-
бический, но с широкой подвздошной костью, как у теропод.
Когтевые фаланги отличаются очень крупными размерами, иног-
да длиной до 60 см (*Therezinosaurus*). У одних родов они сильно
изогнутые, у других — напротив, прямые. Это позволяет пред-
полагать, что мелкие формы сегнозавров вели древесный образ
жизни, а крупные — наземный «роющий» (наподобие современ-
ных ленивцев и муравьедов соответственно).

Замечания. Сегнозавры характеризуются весьма примитив-
ным строением, которое не свойственно поздне меловым динозав-
рам. Кроме того, они сочетают в себе признаки динозавров
различных эволюционных линий.

Подотряд Theropoda. Хищные динозавры

Общая характеристика. Бипедальные динозавры, в боль-
шинстве специализированные хищники. Лишь для некоторых
мелких форм (*Ornithomimidae*, *Caudipteryx*) предполагается рас-
тительность. Передние конечности заметно короче задних.
Хвост длинный, уравнивающий предкрестцовую массу тела
(при движении туловище занимало положение, близкое к гори-
зонтальному). Размеры от 25 см до 15 м.

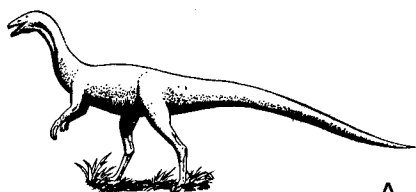
Состав. Два инфраотряда — Carnosauria (Карнозавры) и
Coelurosauria (Целурозавры); более 100 родов. Указанные ин-
фраотряды являются сборными, в последнее время внутри под-
отряда различают до семи монофилетических групп.

Возраст. Средний триас — поздний мел.

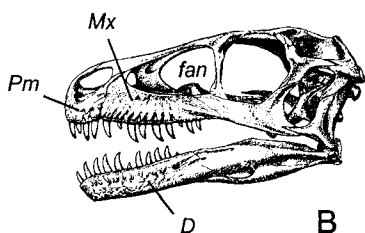
Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

Рис. 23. Тероподы-целурозавры.

А, Б — *Coelophysis* (п. триас): А — реконструкция;
Б — зуб, вид сбоку. В, Г — *Dromaeosaurus* (п. мел): В —
череп, вид сбоку; Г — стопа. Д — *Dilophosaurus* (р. юра),
скелет. Е — *Adasaurus* (п. триас), тазовый пояс, вид сбоку.
Ж-И — *Ornithomimus* (п. мел): Ж — стопа; З — скелет;
И — череп, вид сбоку. К — *Caudipteryx* (р. мел), скелет
и отпечаток тела. Л — *Oviraptor* (п. мел), череп, вид сбоку
(А — Флинт, 1978; Б — Attridge et al., 1985; В — Currie,
1995; Г, Е — Барсболд, 1983; Д — Welles, 1984; Ж —
Osborn, 1917; З, И — Romer, 1956; К — Qiang et al.,
1998; Л — Барсболд, 1988).



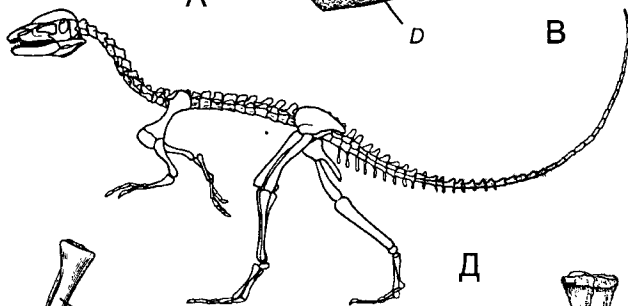
A



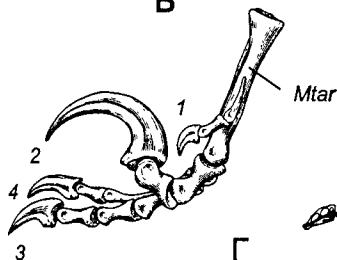
B



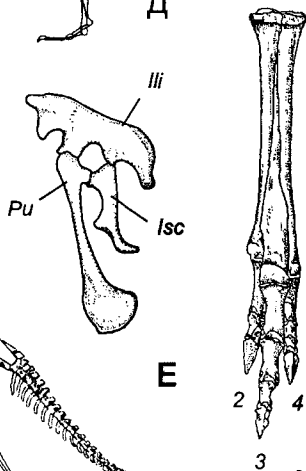
Б



Д

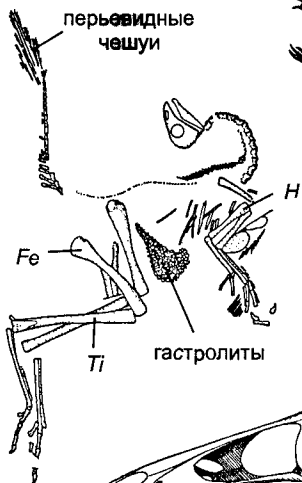


Г

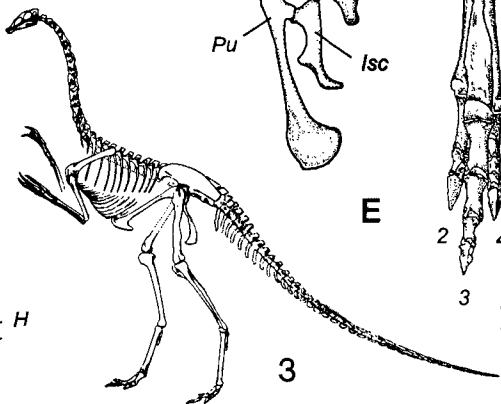


Е

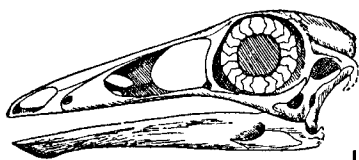
Ж



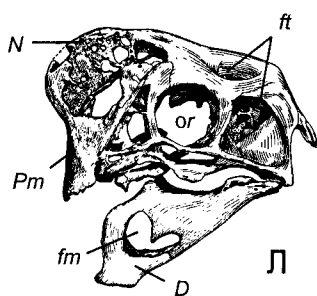
К



3



И



Л

Особенности строения (рис. 22, Д-М; 23). Череп облегченный, с крупными отверстиями и тонкими костными перемычками между ними, часто с развитым внутричерепным кинетизмом. Зубы острые, кинжалоподобные, с мелкой зазубренностью по краю коронки. У некоторых родов зубы отсутствуют. Тазовое сочленение усилено: длинная и широкая подвздошная кость сочленена с 2-6 сросшимися крестцовыми позвонками. У мелких теропод, приспособленных к быстрому бегу, берцовые кости нередко на 20% длиннее бедренных. У примитивных форм передние конечности пятипалые, у придвинутых они несут обычно только 2-3 пальца. Задние конечности четырех- или трехпалые.

Разнообразие. Типичные карнозавры отличаются крупными размерами тела. Они обладают непропорционально большим черепом с огромными зубами. Шея короткая. Передние конечности зачастую уродливо маленькие, двупалые. К этой группе относится крупнейший из живших на земле хищников — тираннозавр (*Tyrannosaurus*), масса которого могла превышать 7 т.

Типичные целурозавры — мелкие, чрезвычайно легкие и подвижные формы, обладающие небольшой головой и слабыми челюстями. Шея часто длиннее туловища. Конечности длинные и тонкие, их кости полые. Многие целурозавры обладают выраженными признаками птиц. Череп некоторых из этих животных (*Ornithomimus*) беззубый, с полностью сросшимися между собой покровными костями. Мозговая коробка крупная. Задние конечности строением и пропорциями мало отличимы от конечностей птиц: головка бедра сидит под прямым углом к стволу кости, сросшиеся большая и малая берцовые кости вместе с костями предплюсны формируют типичный тибiotарзус, кости плюсны удлинены и, консолидируясь с элементами предплюсны, образуют настоящую цевку. Сросшиеся с подвздошными костями многочисленные крестцовые позвонки формируют единый крестцово-тазовый комплекс. Для многих мелких теропод характерен тазовый пояс с развернутой назад лобковой костью (опистопубический); в плечевом поясе часто наблюдается срастание ключиц, как у птиц. У некоторых форм (*Sinosauropteryx*, *Caudipteryx*, *Protarchaeopteryx*) тело было покрыто перьевидными или волосовидными чешуями, самые длинные из которых располагались на хвосте.

Замечания. Наиболее сходных с птицами целурозавров обычно выделяют в группу манирапторных динозавров (*Maniraptora*).

Иногда к ним относят проблематичное позднемеловое семейство альвареззаурид (*Alvarezsauridae*). Череп и посткраниальный скелет этих животных имеют больше птичьих черт, нежели это наблюдается у первоптиц (*Archaeopteryx*). Хотя наличие перьевого покрова у альвареззаурид достоверно не известно, большинство исследователей объединяет это семейство с птицами (см. ниже).

КЛАСС AVES. ПТИЦЫ

Общая характеристика. Продвинутое двуногие авропсиды, передние конечности которых преобразованы в крылья. Тело покрыто перьями, представляющими собой видоизмененные роговые чешуи. В отличие от чешуй, перо имеет более сложное строение. Оно состоит из закрепленного в коже стержня и свободных переднего и заднего опахал. Каждое опахало образовано отходящими от боковой стороны стержня роговыми пластинками — бородками первого порядка, от которых, в свою очередь, отходят бородки второго порядка с расположенными на них крючочками. Крючочки, сцепляясь с соседними бородками, образуют упругую пластинку, особенностью которой является способность к быстрому восстановлению при механических повреждениях. Оперение считается основополагающим отличием птиц от рептилий (возможно, исключение составляют «оперенные динозавры»). Оно выполняет термоизоляционную функцию, обеспечивая постоянную температуру тела (гомотермию); играет важнейшую роль при полете — основном способе передвижения большинства птиц. Сердце четырехкамерное, с полным разделением венозной и артериальной крови. Легкие имеют трубчатое строение и снабжены воздушными мешками (воздух проходит через легкие и на вдохе, и на выдохе, обеспечивая «двойное дыхание»). Птицы характеризуются большой интенсивностью обмена веществ и очень высоким уровнем развития нервной системы и органов чувств. Однако характер репродукции птиц можно назвать примитивным: они размножаются исключительно путем откладки яиц. Жизнеспособность детенышей обеспечивается активной заботой о потомстве со стороны родителей (насиживание, выкармливание, обучение и т. д.). Для современных птиц характерны очень быстрое эмбриональное развитие и высокие темпы постэмбрионального роста: за 1–3 месяца жизни они достигают своих максимальных размеров. В отличие от них древние птицы (археоптерикс, энантиорнисы), судя по микроструктуре кости и наличию в ней слоев годовичного прироста, росли медленно (как рептилии), и процесс их роста продолжался в течение 4–5 лет. Теплокровность, высокая подвижность и сложное поведение позволили птицам широко расселиться и освоить практически все наземные местообитания, часть птиц перешла даже к водно-наземному образу жизни. Однако первичная специализация к полету ограничила

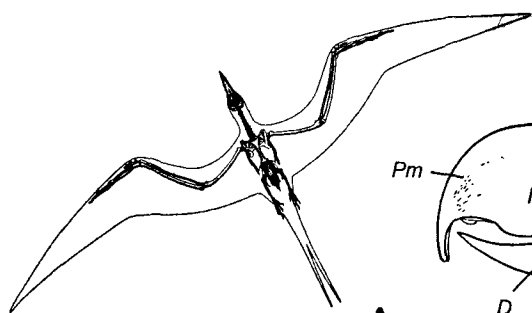
морфологическое разнообразие птиц и их возможности в освоении ряда биотопов, например водных или подземных.

Состав (см. табл. 4). Два подкласса — Sauriurae (Ящерохвостые) и Ornithurae (Веерохвостые). Ящерохвостые и веерохвостые происходят, возможно независимо, от текодонтов (Pseudosuchia) или, что более вероятно, от ранних теропод (Theropoda). Обособленное место в системе птиц занимает проблематичное семейство Alvarezsauridae (Альвареззауриды).

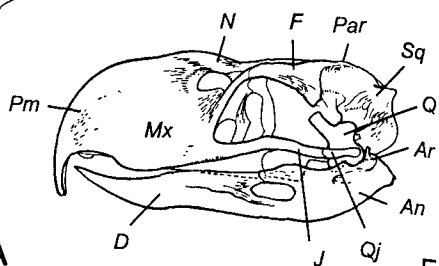
Возраст. Поздняя юра — современность.

Особенности строения (рис. 24). Скелет птиц характеризуется, с одной стороны, сохранением признаков, присущих их предкам — двуногим архозаврам, с другой — приобретением морфологических особенностей, связанных с полетом. Череп у большинства форм (кроме самых примитивных) модифицированный диапсидный, с редуцированной верхней височной дугой (заглазничная кость отсутствует) и объединенными височными окнами, слитыми с большой глазницей. Нижняя височная дуга длинная и узкая. У ранних форм сохраняется предглазничное отверстие. Мозговая коробка большая. Кости крыши черепа во взрослом состоянии обычно срастаются. Квадратная кость подвижна (стрептостилия). Кости нёба претерпевают частичную редукцию, что приводит к становлению различных типов кинетизма. У примитивных форм базиптеригиоидное сочленение имеется (палеогнатаческий тип нёба), у продвинутых — его нет (неогнатиический тип нёба). Затылочный мыщелок одинарный. Зубная система, сохраняющаяся у древних птиц, текодонтная.

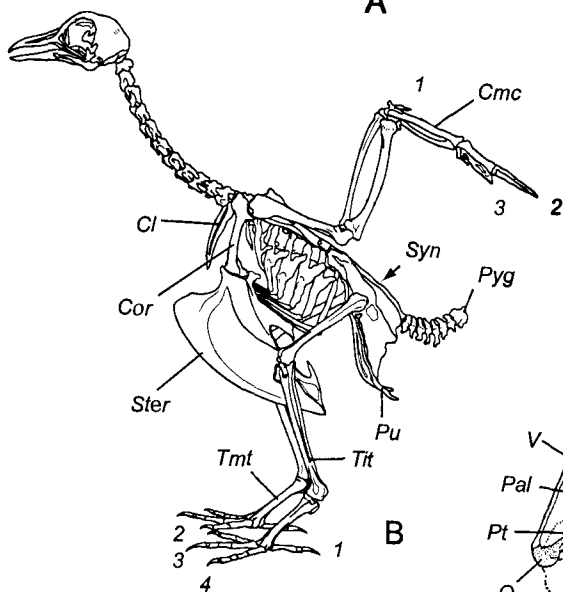
У летающих птиц посткраниальный скелет чрезвычайно легкий и прочный: кости тонкие и полые, многие срослись в единые блоки. Позвоночник укороченный и малоподвижный (за исключением шейного отдела). Число шейных позвонков варьирует от 11 до 25. У большинства примитивных форм тела позвонков амфицельные, у продвинутых — гетероцельные. Грудных позвонков от 3 до 10, они иногда сращены в единую спинную кость (notarium). От 8 до 24 позвонков (грудных, поясничных, крестцовых и хвостовых) сливаются друг с другом, формируя сложный крестец (synsacrum). Хвост у большинства птиц короткий, задние хвостовые позвонки обычно объединены в пигостиль (pygostyle) — место крепления рулевых перьев. Ребра несут крючковидные отростки, которые, налегая на соседние ребра, превращают грудную клетку в прочную коробку. Она защищает внутренние органы от больших механических нагрузок, возникающих при полете. Плечевой пояс отличается



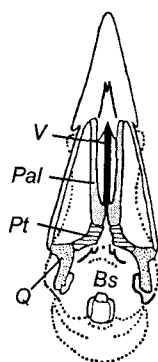
А



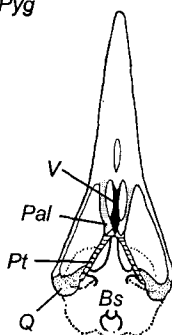
Б



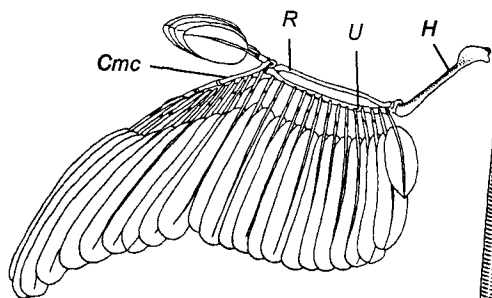
В



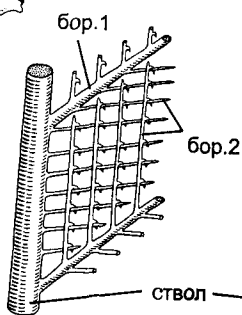
Г



Д



Е



Ж



З

сросшимися ключицами, образующими вилочку (*furcula*), удлинёнными, саблевидными по форме лопатками, крупными коракоидами, очень большой грудиной с высоким килем (у нелетающих птиц грудина без кила). Тазовый пояс опистопубический, с длинными разросшимися назад лобковыми костями. У большинства форм лобковые и седалищные кости левой и правой сторон не образуют между собой сращений (симфизов), их нижние концы широко раздвинуты (открытый таз), что является приспособлением для откладки крупных яиц. У современных птиц тазовые кости срастаются друг с другом в области вертлужной впадины и прирастают к крестцу, образуя единый крестцово-тазовый комплекс. Конечности с интеркарпальным и интертарзальным суставами. Передние конечности преобразованы в крылья, которые на всем своем протяжении несут длинные маховые перья. Они трехпалые. У примитивных форм пальцы длинные (фаланговая формула — 2:3:4) и частично свободные от перьев; у продвинутых форм пальцы короткие (фаланговая формула — 1:2:1) и все оперенные. У большинства птиц кости запястья и пясти, срастаясь между собой, образуют комплексную кость — пряжку (*carpometacarpus*). Бедро значительно короче голени. Малая берцовая кость сильно редуцирована и обычно в проксимальной части прирастает к большой берцовой, к последней прирастают и два элемента предплюсны, в целом образуя комплексную кость — тибіотарзус (*tibiotarsus*). Кости плюсны (в частности, вторая, третья и четвертая метатарзалии) сильно удлинены и вместе с дистальными костями предплюсны образуют обычно единую цевку (*tarsometatarsus*). Ноги первично четырехпалые, фаланговая формула — 2:3:4:5:0. Первый палец развернут назад и противопоставлен остальным.

Рис. 24. Скелет птиц и строение пера.

А — фрегат *Fregata* (совр.), скелет и контуры птицы в полете. Б — *Phororhacos* (миоцен), череп, вид сбоку. В — голубь *Columba* (совр.), скелет. Г, Д — схема строения нёба птиц: Г — палеогнатический тип, Д — неогнатический тип. Е — крыло современной птицы, схема крепления маховых перьев. Ж, З — строение пера: бор. 1 — бородки первого порядка, бор. 2 — бородки второго порядка (А — Welty, 1955; Б — Swinton, 1975; Е — Kampfe et al., 1955; Ж, З — Карташев и др., 1981).

Замечания. Морфологическая граница между примитивными птицами и продвинутыми архозаврами (в частности, тероподами) практически отсутствует. Поэтому широкое распространение получила идея причислять птиц к динозаврам на правах младшего таксона.

Aves incertae sedis

Семейство Alvarezsauridae. Альвареззауриды

Общая характеристика. Проблематичные нелетающие (бегающие) птицы. Легкие и грациозные животные с длинными ногами и длинным хвостом. Передние конечности могут быть сильно редуцированными. Длина тела от 1 до 1,7 м (около половины длины приходится на хвост).

Состав. 5–6 родов.

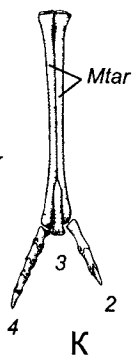
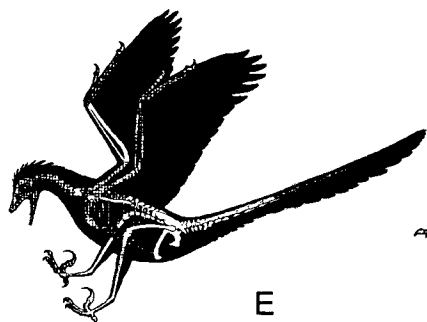
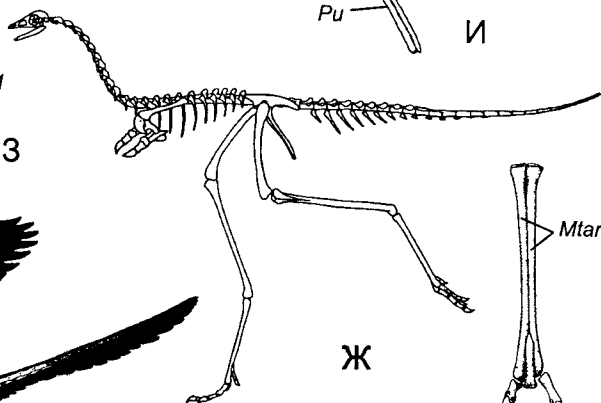
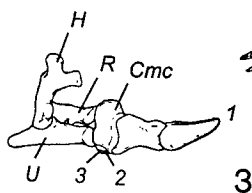
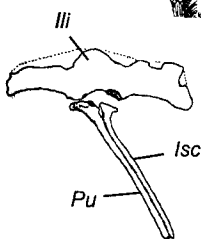
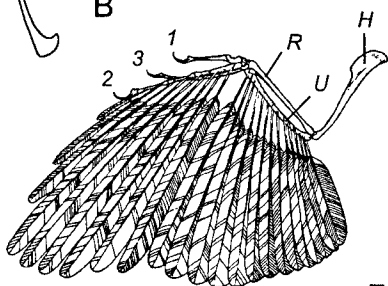
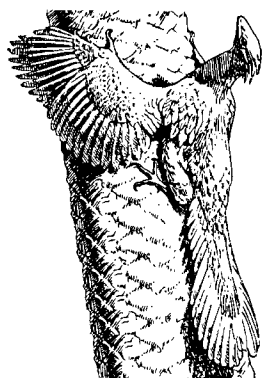
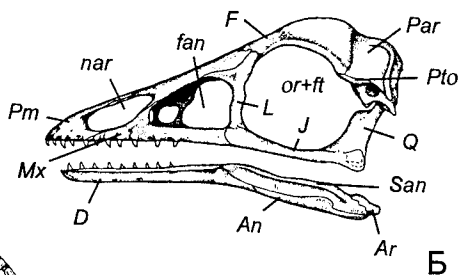
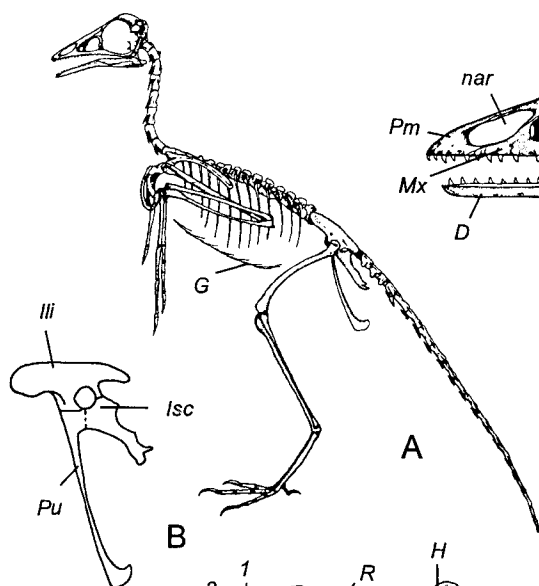
Возраст. Поздний мел.

Распространение. Азия, Южная Америка и, возможно, Северная Америка.

Особенности строения (рис. 25, Ж–К). Череп почти типичный диапсидный (*Shuvuuia*). Верхняя височная дуга сохраняется, имеется небольшая заглазничная кость. Нижняя височная дуга тонкая, ее скуловая кость не контактирует с заглазничной, вследствие чего нижнее височное окно соединено с глазницей. Предглазничное отверстие крупное. Челюсти озубленные. Посткраниальный скелет легкий. Предкрестцовые позвонки опистоцельные, их около 25; хвостовые позвонки свободные, процельные, их не менее 20. Подвздошная кость широкая. Лобковая

Рис. 25. Археорнисы (А–Е) и альвареззауриды (Ж–К).

А–Д — *Archaeopteryx* (п. юра): А — скелет; Б — череп, вид сбоку; В — тазовый пояс, вид сбоку; Г — оперенное крыло; Д — реконструкция. Е — *Rahona* (п. мел), скелет и контуры оперения. Ж, З — *Mononykus* (п. мел): Ж — скелет, З — передняя конечность. И — *Shuvuuia* (п. мел), тазовый пояс, вид сбоку. К — *Parvicursor* (п. мел), стопа (А, Б — Martin, 1991; В — Bonaparte, 1996; Г — Swinton, 1975; Д — Reichel, 1941; Е — Forster et al., 1998; Ж, З — Novas, 1997; И — Hutchinson, Chiappe, 1998; К — Карху, Раутиан, 1996).



и седалищная кости узкие и длинные, тесно сближены и ориентированы назад, они не образуют симфизов с одноименными элементами противоположных сторон (таз открытый). В области вертлужной впадины тазовые кости могут быть сращены. Передние конечности (известные у *Mononykus*) сильно редуцированы: кости плеча и предплечья укорочены, пружка представлена единой округлой костью, из пальцев сохраняется практически только один внутренний, состоящий из двух крупных фаланг. Задние конечности стройные, очень длинные, четырехпалые. Тибиотарзус хорошо сформирован, при этом малая берцовая кость рудиментарна и прирастает к большой берцовой. Цевка сложена преимущественно двумя (второй и четвертой) метатарзалиями, третья метатарзалия вклинивается между ними в виде дистально расположенного рудимента.

Замечания. Альвареззауриды — очень своеобразная группа птиц, которые никогда не летали и не имели летающих предков. По своим признакам они занимают промежуточное положение между ящерохвостыми и веерохвостыми и, по-видимому, представляют собой уклоняющуюся линию в ранней эволюции птиц. Согласно другой точке зрения, альвареззаурид следует относить к хищным динозаврам.

ПОДКЛАСС SAURIURAE. ЯЩЕРОХВОСТЫЕ

Состав. Два надотряда — *Archaeornithes* (Археорнисы, или Первоптицы) и *Enantiornithes* (Энантиорнисы). Вероятно, археорнисы и энантиорнисы являются сестринскими группами. Однако некоторые исследователи не исключают более близкое родство энантиорнисов с веерохвостыми птицами.

Возраст. Поздняя юра — поздний мел.

Особенности строения. Череп примитивно устроенный, часто с предглазничным отверстием. Зубы, как правило, имеются. Нёбо палеогнатического типа, с крупными базиптеригοидными отростками (на основной клиновидной кости). Общими продвинутыми чертами являются: проксимально-дистальное направление консолидации (сращения) метатарзалий (второй, третьей и четвертой) и наличие особого anteriодорсального отростка на седалищной кости.

Надотряд Archaeornithes. Первоптицы

Общая характеристика. Наиболее примитивные летающие птицы. Характер оперения (асимметрия переднего и заднего опахал) говорит о способности их к активному полету. Наземные бегающие или древесные лазающие хищники. Длина тела до 80 см, размах крыльев до 50 см.

Состав. Один отряд — Archaeopteriformes (Археоптериформы); 3–4 рода.

Возраст. Поздняя юра — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия и Мадагаскар.

Особенности строения (рис. 25, А–Е). Череп с крупным предглазничным отверстием. Возможно, сохранялось обособленное верхнее височное окно (*Archaeopteryx*). Зубы развиты по всей длине челюстей, рогового клюва нет. Позвонки амфицельные; все, кроме крестцовых, сохраняют самостоятельность. Предкрестцовых позвонков около 25, крестцовых — 6, хвостовых — от 20 до 28. Хвостовые позвонки длинные, к ним попарно крепились рулевые перья. Грудина без киля. Таз узкий, лобковые кости образуют длинный симфиз (это указывает на то, что первоптицы откладывали относительно небольшие яйца). Тазовые кости не сращены друг с другом. В передней конечности кости пясти остаются свободными, хорошо развиты три длинных пальца с острыми когтями (фаланговая формула — 2:3:4). В задней конечности малая берцовая кость, так же как кости предплюсны и плюсны, сохраняет самостоятельность (на некоторых экземплярах *Archaeopteryx* наблюдается частичное слияние метатарзалий в их проксимальных отделах). Часто имеется пятая метатарзалия, отсутствующая у большинства птиц. Нога четырехпалая, фаланговая формула примитивная — 2:3:4:5. Гастралии имеются.

Замечания. Долгое время первоптицы были представлены только археоптериксом (*Archaeopteryx*) из нижнеюрских отложений Западной Европы. Обнаружение археоптериксоподобной птицы (*Rahona*) в верхнемеловых отложениях Мадагаскара серьезно расширило знание о географическом распространении и времени существования этой самой примитивной группы птиц.

Надотряд Enantiornithes. Энантиорнисы

Общая характеристика. Многочисленные и разнообразные по образу жизни птицы (древесные, береговые, бегающие и

плавающие), с хорошо развитыми крыльями и в большинстве своем способные к активному полету. Размеры от мелких до сравнительно крупных (до 80–90 см в размахе крыльев).

Состав. Два отряда — Eoornithiformes (Эуорнитиформы) и Alexornithiformes (Алексорнитиформы); более 20 родов. Первый отряд включает примитивные формы, второй — продвинутые.

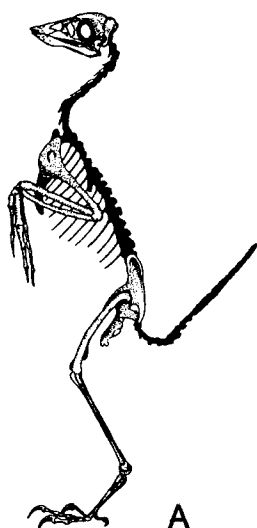
Возраст. Ранний — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия, Австралия, Мадагаскар, Северная и Южная Америка.

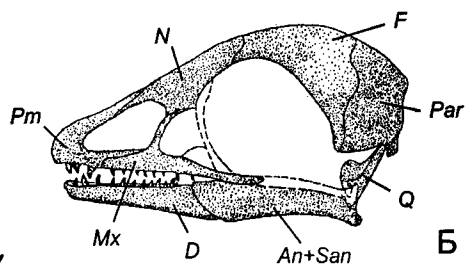
Особенности строения (рис. 26). Череп модифицированный диапсидный, без обособленных височных окон. Предглазничное отверстие небольшое или отсутствует. Челюсти озубленные (*Cathayornis*, *Sinornis*) или чаще беззубые и покрытые роговым клювом. Посткраниальный скелет примитивных форм (*Confuciusornis*) напоминает скелет археоптерикса: туловищный и хвостовой отделы позвоночника длинные, пальцы крыла с примитивным числом фаланг, кости запястья и пясти свободные, малая берцовая кость сохраняет самостоятельность, цевка слабо консолидирована, есть пятая метатарзалия, сохранен симфиз между лобковыми костями. У некоторых ранних родов (*Sinornis*) описаны гастралии. Конструкция скелета продвинутых энантиорнисов (*Nanantius*) сходна с таковой современных веерохвостых птиц. У большинства таких форм имеются хорошо сформированные пряжка, цевка, тибиятарзус, крестцово-тазовый комплекс и пигостиль; грудина несет киль; фаланговая формула кисти сокращенная — 1:2:1. Нелетающие энантиорнисы (*Patagopteryx*) характеризуются заметной редукцией плечевого пояса и крыльев.

Рис. 26. Энантиорнисы (А–Ж) и птицы неясного систематического положения (З).

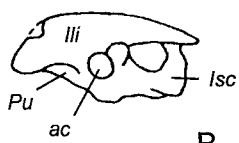
А — *Confuciusornis* (р. мел), скелет. Б — *Eoenantiornis* (р. мел), череп, вид сбоку. В — тазовый пояс энантиорниса, вид сбоку. Г — *Sinornis* (р. мел), скелет и контуры оперения. Д — *Nanantius* (п. мел), скелет. Е, Ж — *Patagopteryx* (п. мел): Е — тазовый пояс, вид сбоку; Ж — скелет. З — проблематичная птица *Iberomesornis* (р. мел), скелет (А — Hou et al., 1995; Б — Hou et al., 1999; В, Е, Ж — Bonaparte, 1996; Г — Sereno, Chenggang, 1992; Д — Kurochkin, 1996; З — Sanz et al., 1988).



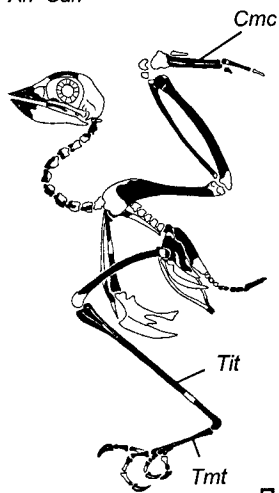
A



Б



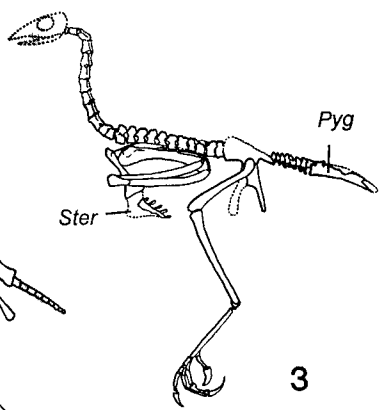
B



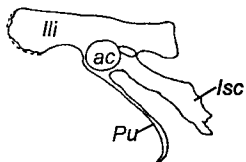
Д



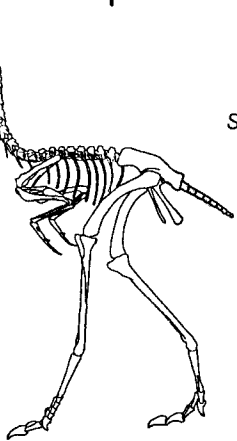
Г



3



E



Ж

ПОДКЛАСС ORNITHURAE. ВЕЕРОХВОСТЫЕ

Состав. Четыре надотряда — *Odontornithes* (Одонторнисы, или Зубастые птицы), *Ichthyornithes* (Ихтиорнисы), *Palaeornithes* (Древненёбные) и *Neornithes* (Новонёбные). По-видимому, примитивные древненёбные дали начало новонёбным птицам. Взаимоотношения одонторнисов и ихтиорнисов и их связи с остальными таксонами птиц остаются неясными. На уровне предположения высказывалась идея, что эти две группы могли быть предками современных околотовных птиц: одонторнисы — гагар и поганок, ихтиорнисы — ржанкообразных.

Возраст. Ранний мел — современность.

Особенности строения. Череп модифицированный диапсидный, с объединенными височными окнами, слитыми с глазницей. Предглазничного отверстия нет. У примитивных форм нёбо палеогнатическое, у продвинутых (*Neornithes*) — неогнатическое: на основной клиновидной кости нет базиптеригиоидных отростков; крыловидные кости, нёбные кости и сошники сильно редуцированы и соединены подвижно. У большинства родов цевка, пряжка, тибитарзус, крестцово-тазовый комплекс и пигостиль полностью сформированы. Обычная фаланговая формула кисти — 1:2:1. Общая продвинутая черта — срастание метатарзалий в дистально-проксимальном направлении.

Надотряд *Odontornithes*. Зубастые птицы

Общая характеристика. Крупные морские нелетающие птицы, плавающие при помощи мощных задних конечностей. По облику напоминали современных гагар. Рыбоядные формы, специализированные к нырянию на относительно большую глубину. Длина тела 1–1,8 м.

Состав. Один отряд — *Hesperornithiformes* (Гесперорнисообразные); 6 родов.

Возраст. Ранний — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия, Северная и Южная Америка.

Особенности строения (рис. 27, А–В). Челюсти длинные, зубчатые. Роговой клюв обычно покрывал только беззубую предчелюстную кость. Нёбо палеогнатического типа. Посткраниальный скелет утяжелен отложениями солей в полостях костей (выполнял роль балласта при занывании). Позвонки амфицельные или гетероцельные. Хвостовой отдел позвоночника от-

носителем длинный, включает около 13 свободных позвонков (пигостиля нет). Передние конечности редуцированы, сохраняется только плечевая кость. Грудина без киля. Ключицы не слиты в вилочку. Задние конечности четырехпалые, очень мощные, приспособленные для гребли. Таз узкий и длинный, как у современных плавающих птиц.

Надотряд Ichthyornithes. Ихтиорнисы

Общая характеристика. Морские летающие рыбообразные птицы, вероятно, способные к плаванию на поверхности воды и, возможно, неглубокому заныванию. Внешне напоминали современных чаек. Длина тела около 30 см.

Состав. Один отряд — Ichthyornithiformes (Ихтиорнисообразные); 3 рода.

Возраст. Конец раннего — поздний мел.

Распространение. Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 27, Г, Д). Череп крупный, с длинными озубленными челюстями. Небо палеогнатическое. Позвонки амфицельные. Хвост короткий, с пигостилем. Крылья большие, хорошо развитые, но они, по-видимому, не могли складываться на спине, как у современных птиц. Третий палец крыла сильно редуцирован или отсутствует. Грудина широкая, с высоким килем. Ключицы образуют вилочку. Ноги четырехпалые, с примитивным набором фаланг.

Надотряд Palaeornithes (Palaeognathae). Древненёбные

Общая характеристика. Относительно продвинутые, в основном нелетающие страусоподобные птицы. Растительоядные формы или охотники на мелкую добычу. Размеры варьируют от 0,2 до 3,7 м в высоту.

Состав. Три ископаемых — Ambiortiformes (Амбиортиформы), Aepyornithiformes (Эпиорнисообразные) и Dinornithiformes (Моаобразные) и шесть современных отрядов; более 25 ископаемых и 12 современных родов.

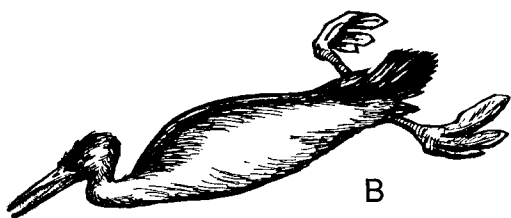
Возраст. Ранний мел — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

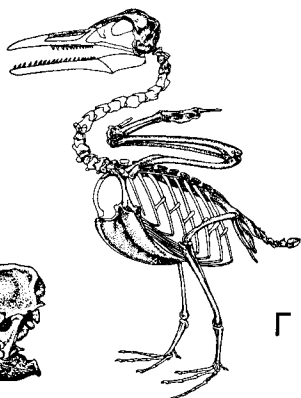
Особенности строения (рис. 27, И, К). Челюсти покрыты роговым клювом. Небо палеогнатическое, неподвижное и неспособное к манипулированию пищевыми объектами. Грудина с килем и длинные крылья имеются только у примитивных



А



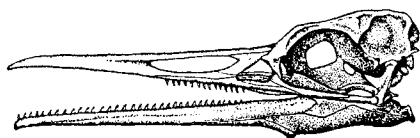
В



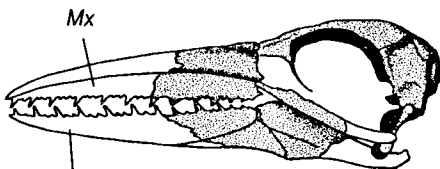
Б



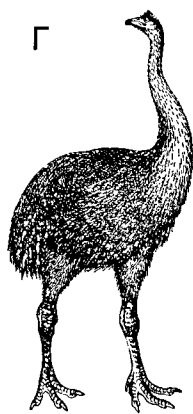
Д



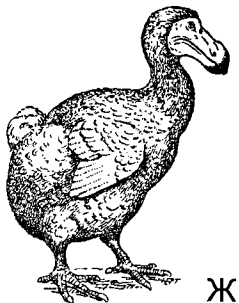
Г



Е



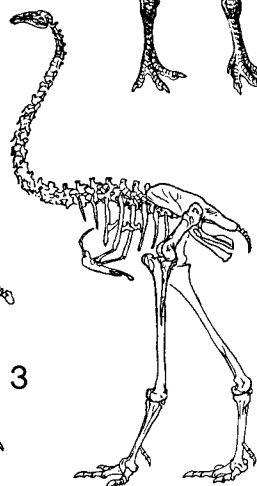
И



Ж



З



К

палеогнат, еще способных к полету (например, *Ambiortus*). У большинства форм грудина плоская. Лопатка и коракоид срастаются в единую кость. Ключицы не образуют вилочки. Крылья рудиментарны или полностью утрачены. Таз широкий. Ноги мощные, часто приспособленные к быстрому бегу. Число пальцев на них обычно уменьшено до трех или двух.

Разнообразие. Эпиорнисообразные известны только из плейстоценовых отложений Мадагаскара и Северной Африки. Это были высокие (до 3 м) растительноядные формы, самые тяжеловесные из всех птиц: масса наиболее крупных представителей достигала 600 кг. Вместе с костями сохранились яйца эпиорнисов. Они достигали 30 см в длину при объеме 7,3 л.

Моаобразные обнаружены в отложениях плиоцена и плейстоцена Новой Зеландии. Они представлены разнообразными формами высотой от 1 до 3,7 м и весом до 300 кг. Внешний вид варьирует от грациозных длинноногих форм до приземистых птиц с толстым туловищем и короткими ногами. Предполагается, что моаобразные питались побегами кустарников и деревьев.

Надотряд *Neornithes* (*Neognathae*). Новонёбные

Общая характеристика. Наиболее продвинутые и очень разнообразные летающие птицы. Даже формы, вторично утратившие способность к полету, сохраняют черты летающих птиц (например, пингвины). Размах крыльев от 10 см до 7,6 м.

Состав. Один ископаемый отряд — *Diatrymiformes* (Диатримообразные) и около 30 современных отрядов; приблизительно

Рис. 27. Веерохвостые птицы.

А–В — зубастая птица *Hesperornis* (п. мел): А — скелет; Б — череп, вид сбоку; В — реконструкция. Г, Д — ихтиорнитид *Ichthyornis* (п. мел): Г — скелет, Д — цевка. Е — пелагорнитид *Odontopteryx* (эоцен), череп, вид сбоку. Ж — нелетающий голубь додо *Raphus* (голоцен), реконструкция. З — диатримообразная птица *Diatrima* (эоцен), скелет. И, К — моаобразная птица *Dinornis* (плиоцен — голоцен): И — реконструкция, К — скелет (А, В, Г — Marsh, 1880; Б — Помер, 1939; Д — Attridge et al., 1985; Е, З — Lambrecht, 1933; Ж — Дементьев, 1940; И — Гиляров, 1989; К — Swinton, 1975).

3000 родов. Ископаемые роды составляют около 20% от общего числа.

Возраст. Ранний мел — современность.

Распространение. Все материки.

Особенности строения (см. рис. 24, А–В; 27, Е–З). Челюсти покрыты роговым клювом. Нёбо неогнатическое, очень подвижное, в результате чего клюв способен обрабатывать пищевые объекты и продвигать их к входу в пищевод (палеогнатическое нёбо сохраняется только у некоторых примитивных форм). Грудина, как правило, с килем. Лопатка и коракоид не срастаются. Ключицы образуют вилочку. Крылья обычно хорошо развиты. Ноги чаще всего четырехпалые, у некоторых форм — трехпалые (первый палец редуцирован).

Разнообразие. Диатримообразные известны из палеоценовых и эоценовых отложений Евразии и Северной Америки. Они представляют собой очень крупных (высотой от 1,5 до 2 м) нелетающих птиц, близких журавлеобразным. Это были хищные (по другим источникам, растительноядные) формы. Они обладали массивной головой с огромным клювом, мощными четырехпалыми ногами и сильно редуцированными крыльями.

Форораки (сем. *Phororhacidae*) из отряда журавлеобразных, известные в основном из третичных отложений Южной Америки, были, вероятно, крупнейшими хищными птицами в истории Земли. По строению они сходны с диатримами, но их высота достигала 3 м, а размер черепа превышал лошадиный (до 70 см в длину).

Одними из крупнейших летающих птиц были эоценово-миоценовые пелагорнитиды (сем. *Pelagornithidae*), относящиеся к отряду пеликанообразных. Размах крыльев этих гигантов достигал 6 м. Это были морские птицы-парители, жившие по побережьям почти всех материков. Их длинные челюсти отличались многочисленными зубовидными костными выростами. Питались рыбой.

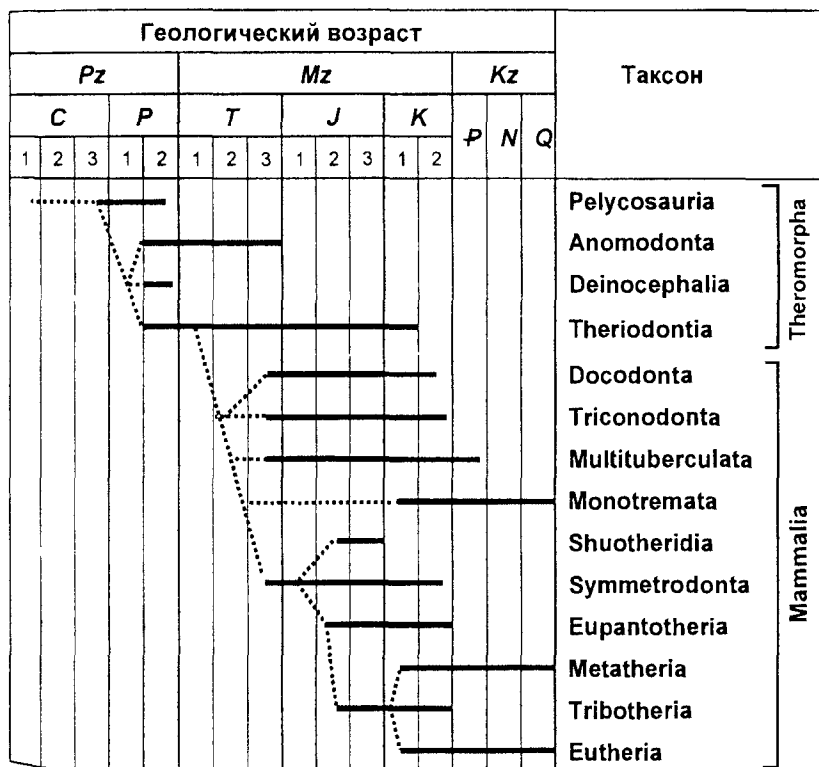
Еще больших размеров достигали тераторнитиды (сем. *Teratornithidae*) — птицы, родственные современным американским грифам. Эти пернатые хищники (или падалеяды) обитали в Америке с позднего миоцена до конца плейстоцена. У относящегося к ним *Argentavis* размах крыльев оставлял 7–7,6 м, а вес достигал 120 кг. Это была самая крупная летающая птица из когда-либо существовавших на Земле.

КЛАСС THEROMORPHA (SYNAPSIDA). ЗВЕРООБРАЗНЫЕ

Общая характеристика. Примитивные древние теропсиды (Theropsida). Судя по отпечаткам, кожа ороговевала без образования чешуи и, в отличие от зауропсид, в ней сохранялось большое количество желез. У продвинутых форм, вероятно, имелся волосяной покров, обеспечивающий термоизоляцию. В большинстве своем пойкилотермные животные, но высшие зверообразные могли быть гомотермными. Размножались путем откладки яиц. Заселяли преимущественно наземные местообитания, некоторые формы были полуводными.

Состав (табл. 5). Две группы — подкласс без названия с отрядом Pelycosauria (Пеликозавры) и подкласс Therapsida (Терапсиды). Обычно терапсиды считаются потомками сфенакодонтных пеликозавров. Однако различия в строении височной обла-

Таблица 5. Филогения теропсид



сти черепа у пеликозавров и терапсид позволяет считать их родство более отдаленным и предполагать дивергенцию этих групп на уровне стегальной (допеликозавровой) конструкции черепа.

Возраст. Поздний карбон — ранний мел. Палеоцен (?).

Особенности строения (рис. 28). Череп синапсидный: с одним височным окном и височной дугой, сложенной скуловой и чешуйчатой костями. Ушной вырезки нет (барабанная перепонка появилась, по-видимому, только у самых продвинутых терапсид). Табличные и надвисочные кости претерпевают редукцию, заднечелюстная кость непарная, всегда присутствует на затылочной поверхности черепа. Зубы субтекодонтные или текодонтные, зубозамещение шло постоянно. В плечевом поясе два коракоида. Дистальные суставы конечностей формируются на границе предплечья и кисти (предплечно-запястный), голени и стопы (голеностопный).

Отряд *Pelycosauria*. Пеликозавры

Общая характеристика. Примитивные наземные и полуводные синапсиды, внешне напоминавшие крупных ящериц. Хищные, рыбоядные и растительноядные формы. Длина тела от 0,5 до 4 м.

Состав. Три подотряда — *Ophiacodontia* (Офиакодонты), *Sphenacodontia* (Сфенакодонты) и *Edaphosauria* (Эдафозавры), валидность которых сейчас оспаривается. От шести до десяти семейств и приблизительно 50 родов.

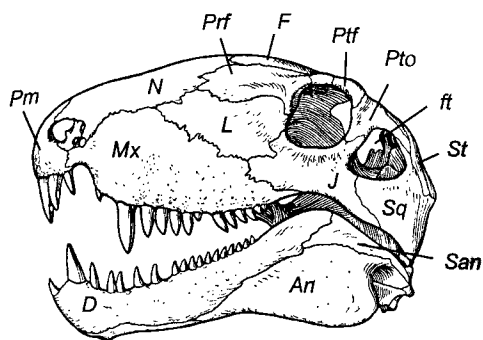
Возраст. Поздний карбон — поздняя пермь.

Распространение. Европа, Азия, Южная Африка и Северная Америка.

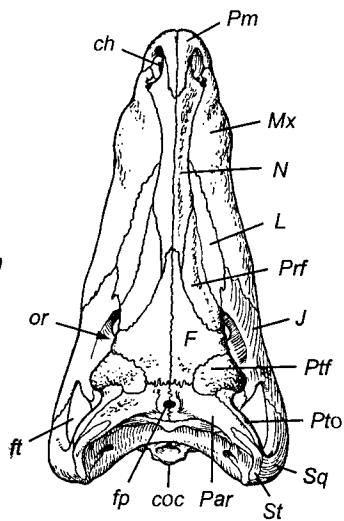
Особенности строения (см. рис. 28; 29, А–Д). Череп высокий и узкий, с маленькой височной ямой. Теменное отверстие

Рис. 28. Строение скелета примитивных зверообразных (пеликозавров).

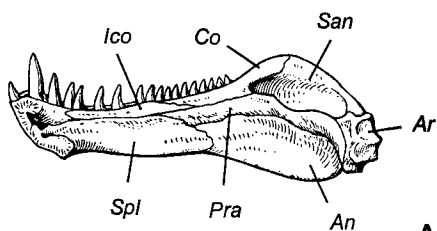
А — *Dimetrodon* (р. пермь): А₁ — череп, вид сбоку; А₂ — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны; А₃ — череп, вид сверху; А₄ — череп, вид сзади; А₅ — череп, вид снизу. Б — *Ophiacodon* (р. пермь), скелет (А — Быстров, 1957; Б — Romer, 1940).



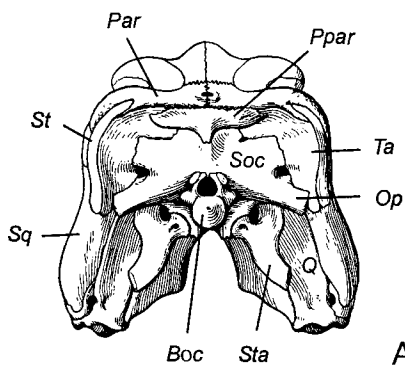
A₁



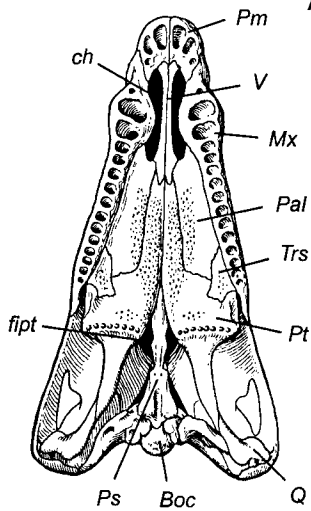
A₃



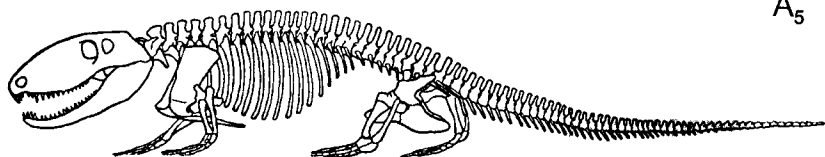
A₂



A₄



A₅



Б

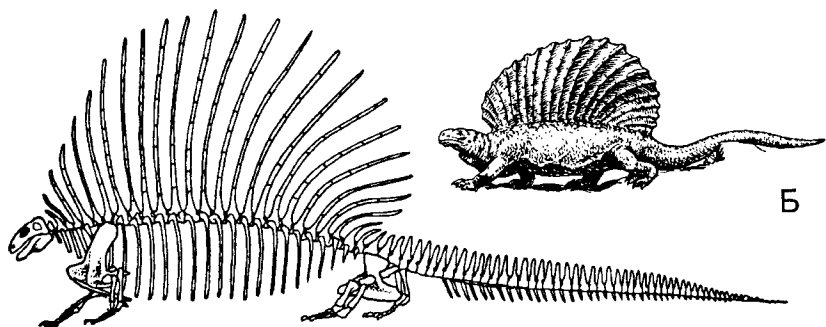
обычно крупное. Затылок сильно скошен назад. Затылочный мышцелок одинарный. Челюстной сустав отодвинут каудально, занимая положение позади затылочного мышцелка. Мозговая коробка рыхло связана с костями крыши черепа; крупное стремя, контактирующее со щечной областью черепа, по-видимому, выполняло функцию его укрепления. Тела позвонков амфицельные, с отверстием для хорды. Интерцентры хорошо развиты. Остистые отростки позвонков изначально низкие, но у представителей некоторых семейств сфенакодонтов и эдафозавров они чрезмерно удлинены (до 1 м), образуя над туловищем своеобразный гребень. При жизни животного между такими отростками была натянута кожная перепонка, называемая «парус», пронизанная, вероятно, кровеносными сосудами и выполнявшая функцию терморегуляции. В плечевом поясе сохраняется келт-рум. У ранних пеликозавров имеются лишь два крестцовых позвонка и узкая подвздошная кость; у поздних более тяжеловесных форм тазовое сочленение усилено (3 или 4 позвонка), подвздошная кость широкая. Кости конечностей массивные, с крупными буграми для крепления мышц. Плечо и бедро располагались в горизонтальной плоскости (латеральное положение конечностей). Фаланговая формула обычно — 2:3:4:5:3(4). Гастралии имелись.

Разнообразие. Офиакодонты представлены в основном мелкими ранними пеликозаврами, имевшими наиболее примитивные черты строения. К данному подотряду относят также некоторые крупные полуводные формы (*Ophiacodon*), вероятно, рыбацкие по способу питания.

Сфенакодонты представлены наземными хищниками (*Dimetrodon*, *Varanosaurus*), которые отличаются крупными высокими черепами и увеличенными клыками.

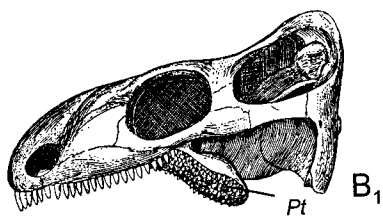
Рис. 29. Пеликозавры (А–Д) и дейноцефалы (Е–З).

А–В — *Edaphosaurus* (р. пермь): А — скелет; Б — реконструкция; В₁ — череп, вид сбоку; В₂ — нижняя челюсть, вид изнутри. Г — *Cotylorhynchus* (р. пермь), череп, вид сбоку. Д — *Varanosaurus* (р. пермь), череп, вид сбоку. Е–З — *Titanophoneus* (п. пермь): Е — череп, вид сбоку; Ж — череп, вид спереди; З — скелет (А, Г, Д — Romer, Price, 1940; Б — Ивахненко, Корабельников, 1987, В — Williston, 1925; Е, Ж — Орлов, 1958).

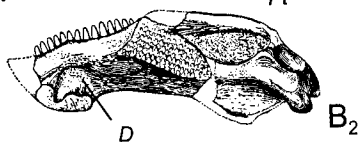


Б

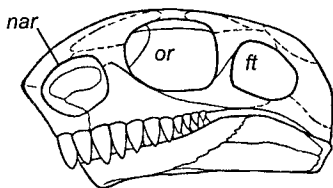
А



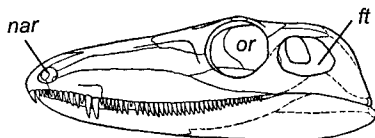
B₁



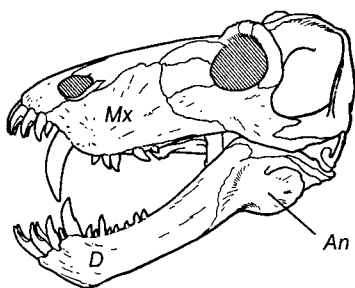
B₂



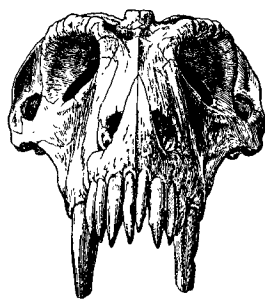
Г



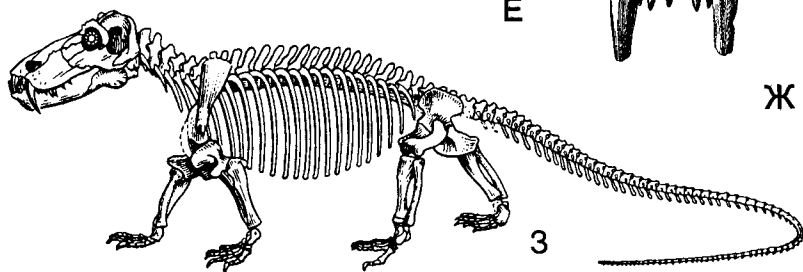
Д



Е



Ж



3

Эдафозавры включают растительноядные группы пеликозавров (*Edaphosaurus*, *Cotylorhynchus*). Они характеризуются наличием относительно небольшого черепа с широким нёбом и многочисленными рядами мелких нёбных зубов.

ПОДКЛАСС THERAPSIDA. ТЕРАПСИДЫ

Состав. Три надотряда — *Deinocerphalia* (Дейноцефалы, или Странноголовые), *Theriodontia* (Териодонты, или Зверозубые) и *Anomodontia* (Аномодонты). Долгое время дейноцефалы рассматривались в качестве предков для остальных терапсид. Сейчас связующим звеном с пеликозаврами считаются наиболее примитивные териодонты *Eotitanosuchia* (иногда выделяемые в особый надотряд), а дейноцефалы и аномодонты рассматриваются как уклоняющиеся от основного ствола группы, проявляющие тенденцию перехода к растительноядности.

Возраст. Поздняя пермь — ранний мел. Палеоцен (?).

Особенности строения. Череп обычно крупный. Височное отверстие большое, ограничивающая его дуга сильно выступает наружу, освобождая место для увеличенной челюстной мускулатуры. Стремя короткое. Челюстное сочленение расположено впереди или на одном уровне с затылочным мыщелком. Зубная система обычно дифференцированная: хорошо выражены резцы, клыки и щечные (заклыковые) зубы; иногда зубы могут отсутствовать. Нёбные зубы редуцируются. Позвонки амфицельные или платицельные, обычно отверстия для хорды нет. Интерцентры, как правило, отсутствуют. В позвоночнике 5–7 шейных, около 20 туловищных и 3–5 крестцовых позвонков. Клейтрума обычно нет, межключица сохраняется. Пластина подвздошной кости широкая. Задняя конечность смещена под туловище (у продвинутых форм занимает парасагиттальное положение), ее движение осуществлялось в передне-заднем направлении. Фаланговая формула обычно редуцирована до 2:3:3:3:3, но иногда имеется большее число фаланг. Гастралии почти всегда отсутствуют.

Надотряд Deinocerphalia (Dinocephalia). Странноголовые

Общая характеристика. Разнообразные примитивные терапсиды, включающие как сравнительно мелких наземных хищников, так и очень крупных (до 5 м длиной) малоподвижных и тяжело построенных растительноядных животных.

Состав. Два отряда — Titanosuchia (Титанозухии) и Tapinocephalia (Тапиноцефалы); около 40 родов.

Возраст. Поздняя пермь.

Распространение. Европа, Африка и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 29, Е-З; 30, А-Д). Череп высокий, длинный у хищных форм и относительно короткий у растительноядных. Височные ямы сравнительно малы. Затылок всегда широкий. Затылочный мыщелок одинарный. Стремя сохраняет массивность. Кости крыши черепа часто сильно утолщены (до 10 см), что, как предполагают, указывает на использование головы в качестве тарана в турнирных боях. Хоаны расположены вблизи переднего края верхней челюсти, их отверстия сильно удлинены. Нёбные зубы сохраняются. У хищных форм зубная система дифференцирована, растительноядные дейноцефалы четкой дифференциации не имеют. Позвонки амфицельные, прободенные хордой. В плечевом поясе присутствует клейтрум.

Разнообразие. Титанозухии включают хищных и неспециализированных растительноядных дейноцефалов (*Titanophoneus*, *Estemmenosuchus*). Резцы и клыки всегда крупные, щечные зубы небольшие, заостренные. Посткраниальный скелет напоминает скелет пеликозавров и отличается очень длинным хвостовым отделом позвоночника.

Тапиноцефалы — специализированные растительноядные дейноцефалы (*Moschops*, *Struthiocephalus*). Передние зубы крупные, с уплощенными участками («пятками») по внутреннему краю, обеспечивающими плотное смыкание зубов и увеличивающими их эффективность при раздавливании пищи; задние зубы мелкие. Такое устройство зубной системы связывают с отсутствием вторичного костного нёба, исключающим пережевывание пищи с помощью задних зубов без нарушения дыхания. Посткраниальный скелет массивный. Хвост короткий.

Надотряд Anomodontia. Аномодонты

Общая характеристика. Специализированные растительноядные терапсиды. Длина тела от 30 см до 3 м.

Состав. Три отряда — *Venjukoviamorpha* (Веньюковиаморфы), *Dromasauria* (Дромазавры) и *Dicynodontia* (Дидинодонты); около 80 родов.

Возраст. Поздняя пермь — поздний триас.

Распространение. Все материки, кроме Австралии.

Особенности строения (рис. 30, Е–И). Череп обычно короткий и крупный, посткраниальный скелет массивный. Нижняя челюсть отличается наличием бокового мандибулярного отверстия. У продвинутых форм имеется вторичное нёбо, сформированное предчелюстными и верхнечелюстными костями, из-за чего хоаны отнесены назад. Нёбные зубы отсутствуют. Челюстные зубы однообразные, обычно низкие и уплощенные сверху; иногда они расположены несколькими рядами, иногда их число может быть сильно уменьшено. Посткраниальный скелет сохраняет ряд примитивных черт: позвонки амфицельные, имеются клейтрум и гастралии.

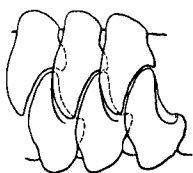
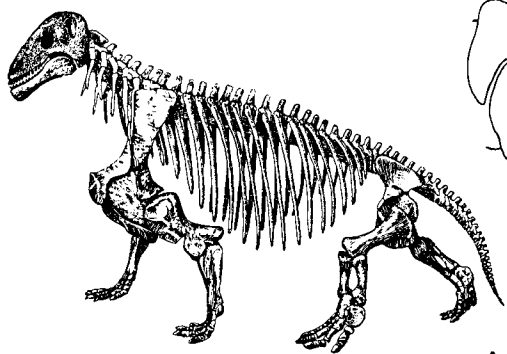
Разнообразие. Веньюковиаморфы — мелкие примитивные аномодонты, внешне напоминающие растительноядных пеликозавров. Череп короткий. Клыки заметные, но небольшие, щечные зубы невысокие и тупые.

Дромазавры — небольшие позднепермские аномодонты с длинными и тонкими конечностями. Клыки неотличимы от щечных зубов, зубы на предчелюстных костях внутри группы постепенно утрачиваются.

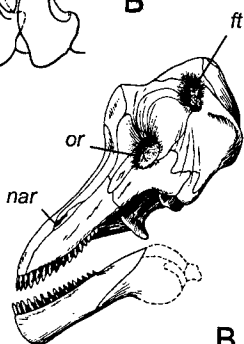
Дидинодонты — крупные и тяжеловесные пермско-триасовые аномодонты. Щечные зубы сохраняются только у некоторых примитивных форм. У типичных представителей (*Dicynodon*, *Rhinodicynodon*, *Kannemeyeria*) в зубной системе присутствует

Рис. 30. Дейноцефалы (А–Д) и аномодонты (Е–И).

А, Б — *Moschops* (п. пермь): А — скелет; Б — зубы, вид сбоку. В — *Struthiocephalus* (п. пермь): череп, вид сбоку. Г, Д — *Estemmenosuchus* (п. пермь): Г — череп, вид сбоку; Д — реконструкция. Е — *Venjukovia* (п. пермь), череп, вид сбоку. Ж — *Rhinodicynodon* (ср. триас), череп, вид сбоку. З — *Kannemeyeria* (р. триас), скелет. И — *Dicynodon* (п. пермь), реконструкция головы (А — Gregory, 1925; Б, Е — Ефремов, 1940; В, Г — Чудинов, 1983; Д — Ивахненко, Корабельников, 1987; Ж — Шишкин и др., 1995; З — Romer, 1956; И — Быстров, 1935).

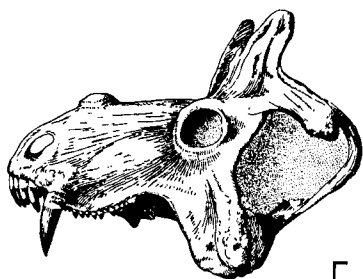


Б

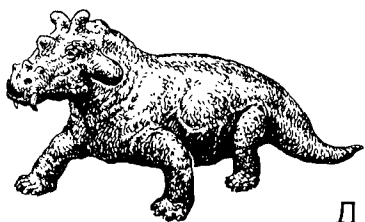


В

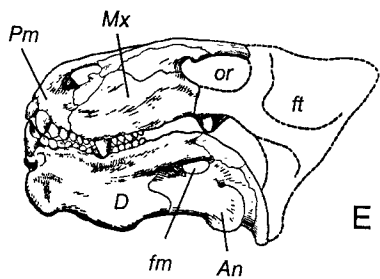
А



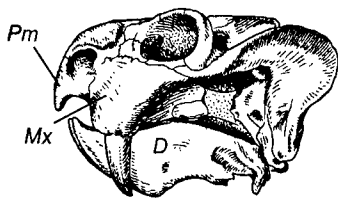
Г



Д



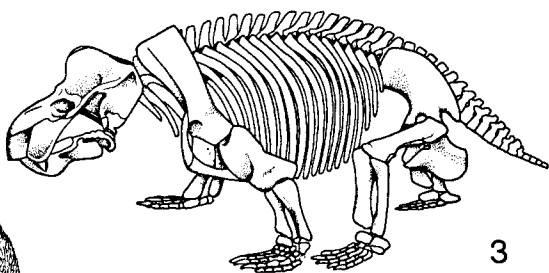
Е



Ж



И



З

лишь пара длинных верхнечелюстных клыков. Неозубленные части челюстей были покрыты роговыми чехлами (растирание пищи происходило на них в результате переднезаднего движения нижней челюсти).

Надотряд Theriodontia. Зверозубые

Общая характеристика. Очень многочисленные хищные и растительноядные терапсиды, продвинутые представители которых приобретают признаки, свойственные млекопитающим (материнские признаки). Длина тела от 0,2 до 3 м.

Состав. Три отряда — Eotitanosuchia, или Phthinosuchia (Эотитанозухии, или Фтинозухии), Gorgonopsia (Горгонопсы) и Eutheriodontia (Настоящие териодонты); более 130 родов. Эотитанозухии — наиболее примитивные зверозубые, давшие начало остальным их отрядам. Горгонопсы представляют собой уклоняющуюся монофилетическую группу. Настоящие териодонты, по-видимому, являются сборным таксоном, который целесообразно разделять на несколько самостоятельных отрядов. Именно эта группа включает предков млекопитающих.

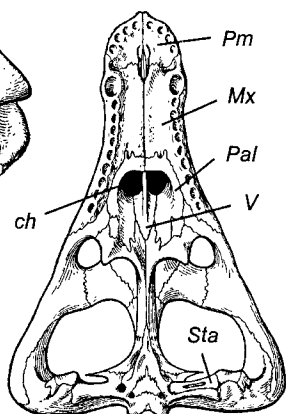
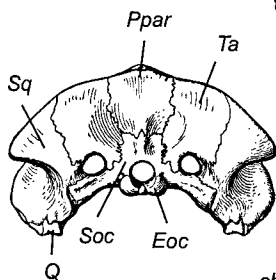
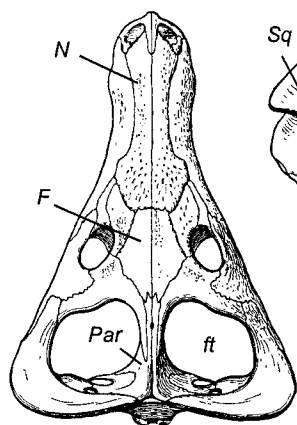
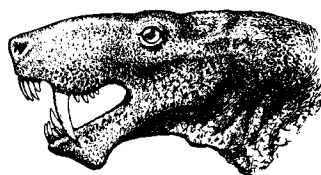
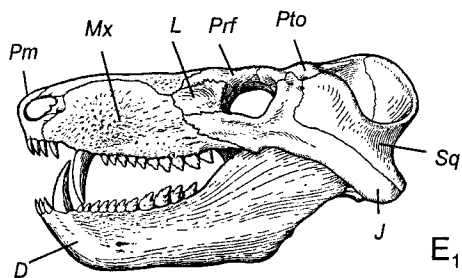
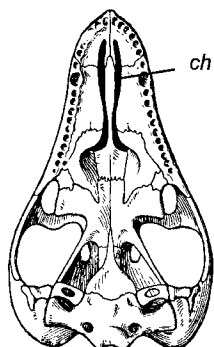
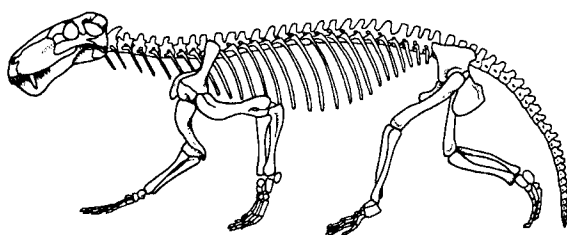
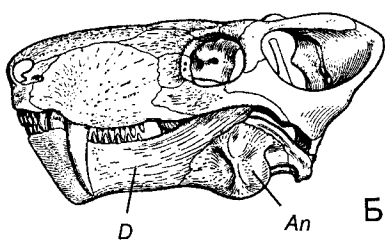
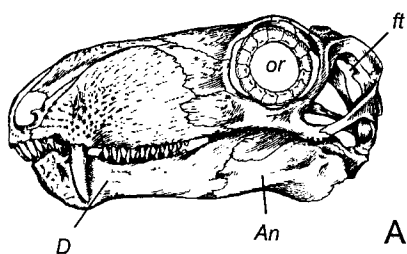
Возраст. Поздняя пермь — ранний мел. Палеоцен (?).

Распространение. Все материки, кроме Австралии.

Особенности строения (рис. 31, 32). Скелет сравнительно легко построен. Височное отверстие обычно очень крупное, нередко слито с глазницей в результате редукции заглазничной перегородки. Мозговая коробка увеличена в размерах (значительно возрастает объем больших полушарий мозга). Расширение большого затылочного отверстия и редукция задней части основной затылочной кости привели к разделению затылочного

Рис. 31. Териодонты: эотитанозухии (А), горгонопсы (Б-Г) и эутериодонты (Д, Е).

А — *Biarmosuchus* (п. пермь), череп, вид сбоку. Б — *Sauroctonus* (п. пермь), череп, вид сбоку. В — *Lycaenops* (п. пермь), скелет. Г — *Inostrancevia* (п. пермь), реконструкция головы. Д — *Procynosuchus* (п. пермь), череп, вид снизу. Е — *Cynognathus* (р. триас), череп: Е₁ — вид сбоку, Е₂ — вид сзади, Е₃ — вид сверху, Е₄ — вид снизу (А — Ивахненко, 1990; Б, Д, Е — Быстров, 1957; В — Broom, 1932; Г — рисунок А. П. Быстрова).



E₃

E₂

E₄

E₁

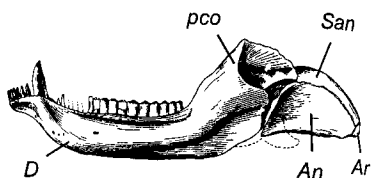
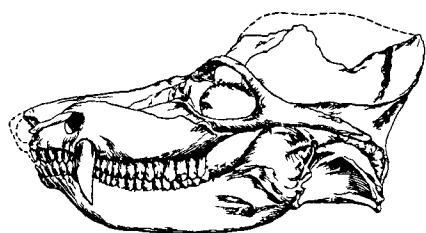
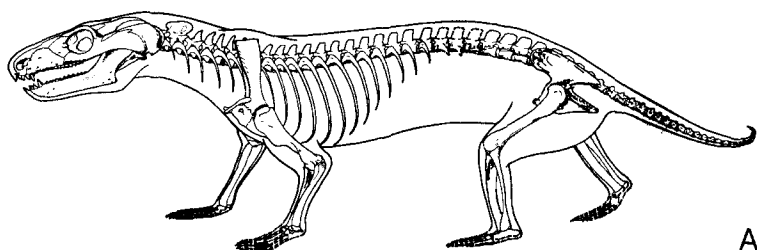
Д

В

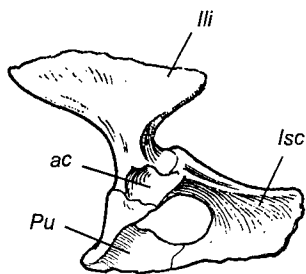
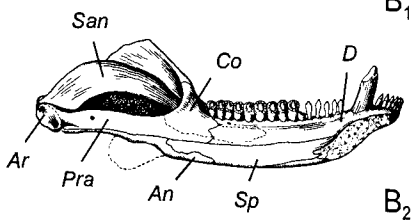
А

Б

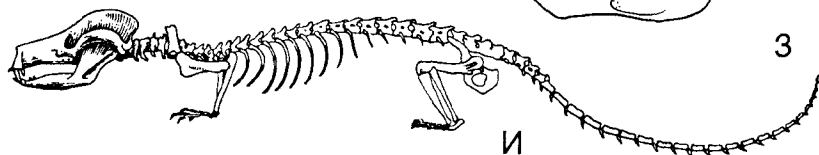
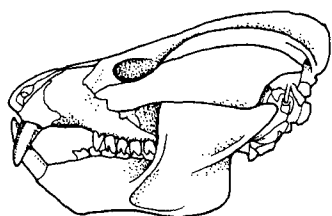
Г



Б



Д₁ ← Д₂ ← Е



мышцелка на две обособленные части. Теменное отверстие обычно отсутствует. Теменные кости узкие и образуют высокий сагиттальный гребень. Челюстные и нёбные кости формируют вторичное нёбо, хоаны отодвинуты далеко назад (за исключением примитивных форм, например *Procynosuchus*). Обособление носовой полости от ротовой обеспечивает бесперебойное прохождение воздуха в легкие, обуславливая возможность длительной обработки пищи во рту. Зубная кость очень крупная, на ее верхнем краю формируется венечный отросток, увеличивающий площадь крепления челюстной мускулатуры. Задние кости нижней челюсти (сочленовная, угловая, надугловая, венечная), называемые постдентальными, уменьшаются в размерах. У продвинутых териодонтов задний конец зубной кости входит в контакт с чешуйчатой костью, таким образом, возникает дополнительное челюстное сочленение. Зубы дифференцированы на резцы, клыки и щечные. Эта гетеродонтность связана с выполнением зубами различных функций: схватывание добычи, ее удержание, размельчение и т. д. У эотитанозухий и горгонопсов щечные зубы простые конические, у более продвинутых териодонтов — усложненные, трехбугорчатые или многобугорчатые. Поясничные позвонки теряют ребра, что предполагает приобретение диафрагмы и переход к маммальному механизму вентиляции легких. Хвостовой отдел позвоночника претерпевает редукцию. Передние конечности (как до этого задние) смещаются под туловище, в парасагиттальную плоскость, что говорит о способности к длительной локомоторной активности. Есть осно-

Рис. 32. Териодонты: растительоядные цинодонты.

А — *Massetognathus* (ср. триас), скелет. Б-Е — *Dvinia* (п. пермь): Б — череп, вид сбоку; В₁ — нижняя челюсть, вид сбоку; В₂ — нижняя челюсть, вид изнутри; Г — тазовый пояс, вид сбоку; Д₁ — верхний щечный зуб, наружная поверхность; Д₂ — верхний щечный зуб, жевательная поверхность; Е — нижний щечный зуб, жевательная поверхность. Ж, З — тритилодонт *Kayentatherium* (р. юра): Ж — верхние щечные зубы, жевательная поверхность; З — череп, вид сбоку. И — тритилодонт *Oligokyphus* (р. юра), скелет (А — Jenkins, 1970; Б, Г, Д — Конжукова, 1949; В, Е — Татаринцов, 1974; Ж, З — Sues, 1986; И — Kuhne, 1956).

вания предполагать, что у высших териодонтов присутствовал шерстный покров и были сформированы мягкие, снабженные зачаточной мускулатурой губы, способствующие удержанию пищи в ротовой полости при ее пережевывании (наличие губ некоторые исследователи считают показателем перехода к сосанию молока).

Разнообразие. Эотитанозухии включают до десяти родов позднепермских терапсид (*Biarmosuchus* и др.), сохранивших в строении черепа многие признаки сфенакодонтных пеликозавров. Хоаны занимают примитивное переднее положение. Зубы на нёбных и крыловидных костях хорошо развиты. Височные окна небольшие или умеренной величины. Теменная кость широкая и несет крупное отверстие теменного глаза. Постдентальные кости почти не редуцированы. Затылочный мышцелок одинарный. Эотитанозухии были хищниками средних и крупных размеров (длина черепа от 15 до 40 см).

Горгонопсы объединяют около 20 родов средних и крупных хищников поздней перми. Череп массивный, длиной до 45 см (*Inostrancevia*). Клыки длинные, саблевидные; щечные зубы маленькие, конические, иногда отсутствуют. Очевидно, горгонопсы были способны только отрывать куски мяса от добычи и проглатывать их целиком, не пережевывая.

Настоящие териодонты — обширный и разнообразный отряд (более 100 родов) мелких и среднеразмерных зверозубых, известный с позднепермского времени до середины мела. Включает две наиболее продвинутые группы терапсид — подотряды *Therocerphalia* (Тероцефалы) и *Cynodontia* (Цинодонты). Тероцефалы объединяют мелкие, возможно, насекомоядные формы, некоторых крупных хищников и растительноядных животных. Несмотря на то, что поздние тероцефалы приобретают ряд млекопитающих признаков (почти полностью сформированное вторичное костное нёбо, высокий сагиттальный гребень на черепе, неполная заглазничная перегородка, большая зубная кость), они стоят в стороне от линии, предковой для млекопитающих. Цинодонты представлены несколькими группами хищных (*Cynognathus*) и растительноядных (*Massetognathus*, *Kayentatherium* и др.) териодонтов. По строению они существенно приближаются к примитивным млекопитающим. Нёбных зубов нет. Щечные зубы удлинены в переднезаднем направлении и несут несколько (три или более) бугров, обычно окруженных по периферии зазубренным пояском. У специализированных растительноядных форм (надсемейство *Tritylodontoidea*) крупные бугры многочисленные и располага-

ются в два или три продольных ряда. Большой венечный отросток зубной кости, высокий сагиттальный гребень, обширное височное отверстие — все это указывает на усиление челюстной мускулатуры и на ее преобразование в мускулатуру млекопитающего типа (свойственный примитивным терапсидам аддуктор нижней челюсти подразделяется на несколько функциональных единиц: височную мышцу, идущую от латеральной поверхности мозговой коробки и сагиттального гребня к медиальной поверхности венечного отростка; глубокую и поверхностную жевательные мышцы, направленные от медиальной поверхности височной дуги и впередилежащей области черепа к латеральной поверхности нижней челюсти). Мелкие хищные цинодонты — наиболее вероятные предки млекопитающих.

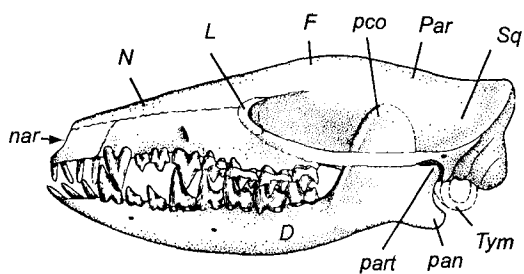
КЛАСС MAMMALIA. МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Общая характеристика. Млекопитающие — прогрессивная группа теропсид. Гомотермные животные, с высокой температурой тела и с очень высокой интенсивностью обмена веществ (для их поддержания млекопитающим требуется в 10 раз больше пищи, чем рептилиям того же размера). Кожа покрыта волосами, которые функционируют как органы осязания, но главным образом обеспечивают хорошую термоизоляцию. В коже расположены многочисленные железы (сальные, потовые), вследствие чего она активно участвует в процессах выделения. Кроме того, потовые железы играют важную роль в терморегуляции. Легкие имеют замкнутую (альвеолярную) структуру. Полость тела поделена диафрагмой на грудной и брюшной отделы (дыхание обеспечивается не только расширением и сужением грудной клетки, как у других амниот, но и движением диафрагмы, чем достигается большая его эффективность). Сердце четырехкамерное, с полным разделением артериального и венозного кровотоков. Головной мозг крупный, особенно сильно развиты полушария переднего мозга, управляющие поведенческими реакциями. По характеру размножения различают яйцекладущих, сумчатых и плацентарных млекопитающих. Из современных форм яйца откладывают только австралийские однопроходные — ехидны и утконосы. Сумчатые характеризуются рождением незрелых детенышей, донашиваемых в брюшной сумке. Плацентарные отличаются длительным эмбриональным развитием и наличием плаценты — вставания зародышевых оболочек в слизистую матки, посредством которого эмбрионы получают от материнского организма питательные вещества и кислород и выделяют конечные продукты обмена. В результате этого детеныши рождаются более развитыми, чем у сумчатых. В начальный период жизни детеныши всех млекопитающих вскармливаются молоком — продуктом выделения млечных желез. Забота о потомстве (защита, обогрев, кормление), сложное поведение, высокая активность и подвижность обеспечили млекопитающим всеветное распространение и освоение всевозможных сред обитания.

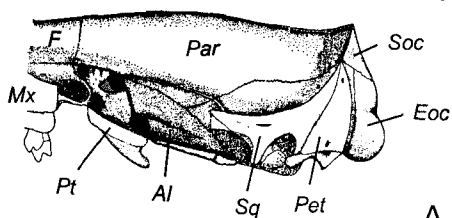
Состав (см. табл. 5). Четыре подкласса — Eotheria (Эотерии), Allotheria (Аллотерии), Prototheria (Первозвери) и Theria (Звери). Вероятнее всего, эти таксоны представляют собой формальные группы, так как данные об их родственных связях очень скудны. В отношении аллотериев предполагается, что они имели независимое происхождение от высших териодонтов.

Возраст. Поздний триас — современность.

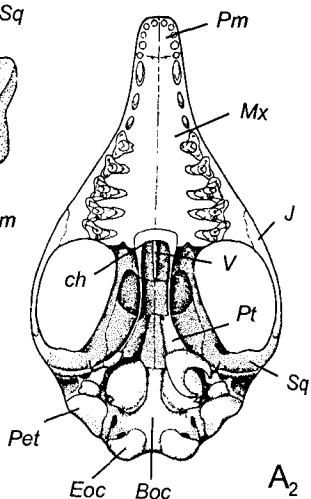
Особенности строения (рис. 33). Млекопитающие характеризуются комплексом продвинутых признаков, часть из которых встречается у их предков — териодонтов. Череп синапсидный, но с сокращенным числом костей (отсутствуют предлобная и заднелобная кости) и редуцированной заглазничной перегородкой (у некоторых высокоразвитых форм заглазничная дуга может быть вторично развита за счет соединения отростков лобной и скуловой костей). Височная дуга (обычно называемая скуловой) развита в различной степени. Слуховая капсула, сформированная изначально переднеушной и заднеушной костями, у млекопитающих представлена одной каменной (околоушной) костью (*petrosus*, или *perioticum*). Мозговая коробка хорошо окостеневает. Ее боковые стенки, отсутствующие у большинства териодонтов, сформированы выростами лобных, теменных и чешуйчатых костей; в их образовании также участвуют каменная кость и верхнекрыловидная кость, называемая у млекопитающих крылоклиновидной (*alisphenoides*). Все элементы затылочного отдела обычно слиты в единую затылочную кость (*occipitale*). Подвижных сочленений в черепе нет (не считая челюстного сустава и слуховых косточек). Затылочный мыщелок парный и расположен по бокам от большого затылочного отверстия. Основная зона подвижности головы смещена из области затылочного мыщелка в область зубовидного отростка эпистрофея. Вторичное костное нёбо сформировано предчелюстными, верхнечелюстными и нёбными костями. Ноздри открываются одним отверстием. В носовой полости присутствует сложная система костных или хрящевых обонятельных раковин, которые увеличивают поверхность, занятую обонятельным эпителием, и обеспечивают обогрев, увлажнение и очистку вдыхаемого воздуха. Теменного отверстия нет, теменная и верхнезатылочная кости обычно несут высокий сагиттальный гребень. Маммальное челюстное сочленение образовано зубной и чешуйчатой костями. Нижняя челюсть большинства млекопитающих, кроме самых ранних форм, образована только зубной костью. Последняя, наряду с сочленовным отростком, несет еще два выроста — венечный и угловой отростки — основные места крепления сложно устроенной челюстной мускулатуры (подробнее см. *Theriodontia*). Постдентальные кости нижней челюсти и квадратная кость частично редуцировались, частично присоединились к мозговой коробке. Наряду со стремением они образовали слуховой аппарат: квадратная кость превратилась в наковальню (*incus*),



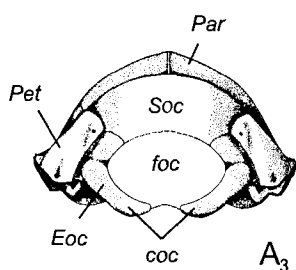
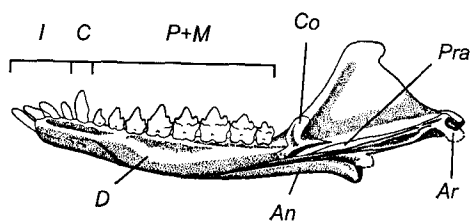
A₁



A₄

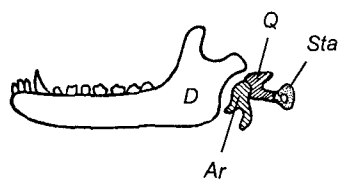


A₂

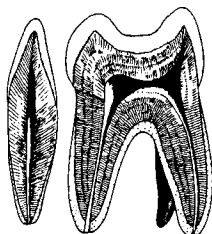


A₃

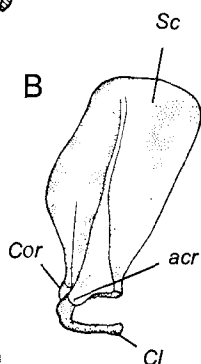
Б



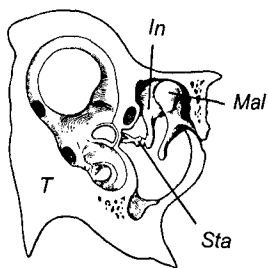
В



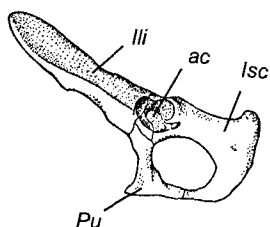
Д



Е



Г



Ж

суставная — в молоточек (*malleus*), угловая — в барабанную кость (*tympanicum*) — кольцевидный элемент, поддерживающий барабанную перепонку. Таким образом, у большинства млекопитающих сформировалась рычажная система звукопередачи, состоящая из трех слуховых косточек (молоточек, наковальня и стремя) и позволяющая улавливать даже очень слабые звуки. У продвинутых форм барабанная кость самостоятельно или с участием других прилежащих костей, разрастаясь, образовала слуховые барабаны (вместилище слуховых косточек) и наружный слуховой проход. Кроме того, у некоторых млекопитающих барабанная и каменистая кости прирастают к чешуйчатой, в итоге образуя комплексное височное окостенение (*temporale*).

Млекопитающие имеют единственный краевой ряд зубов. Зубы текодонтные, с одним или несколькими корнями. Они дифференцированы на резцы, клыки и щечные, последние подразделяются на переднекоренные (премоляры) и заднекоренные (моляры). Зубы каждой категории обозначаются символами (резцы — латинской буквой *I*, клыки — *C*, премоляры — *P*, моляры — *M*), а их количество описывается зубной формулой, отражающей число зубов в половинках верхней и нижней челюстей, например: $I1/2, C0/1, P4/4, M3/3$, или $1/2, 0/1, 4/4, 3/3$. Непрерывного зубозамещения нет, сохраняются лишь две зубные генерации — молочная и постоянная (моляры молочной

Рис. 33. Строение скелета млекопитающих.

А — протэутерий *Asioryctes* (п. мел), череп: А₁ — вид сбоку; А₂ — вид снизу; А₃ — вид сзади; А₄ — вид мозговой коробки сбоку, скуловая дуга удалена. Б — триконодонт *Morganucodon* (р. юра), нижняя челюсть, вид изнутри. В — схема расположения постдентальных костей у примитивных млекопитающих. Г — срез височной кости и барабанной полости человека. Д — строение резца и коренного зуба млекопитающего (дентин показан штриховкой, цемент — точками, эмаль — не окрашена). Е — опоссум *Didelphis* (совр.), плечевой пояс, вид сбоку. Ж — кошка *Felis* (совр.), тазовый пояс, вид сбоку (А₁ — Kielan-Jaworowska, 1975; А₂ — Kielan-Jaworowska, 1984; А₃, А₄ — Kielan-Jaworowska, 1981; Б — Kermack et al., 1973; В — Наумов, 1973; Г — Быстров, 1957; Д, Ж — Romer, 1976; Е — Jenkins, Weijs, 1979).

генерации не имеют, у сумчатых сменным является только последний премоляр). Зубная система млекопитающих характеризуется тесным смыканием зубов верхней и нижней челюсти (окклюзией), которое увеличивает возможности механической обработки пищи. Это ускоряет пищеварение, что крайне важно для животных с высоким уровнем обменных процессов.

Осевой скелет отличается относительной стабильностью. В шейном отделе, вне зависимости от его длины, почти всегда 7 позвонков. Грудных позвонков обычно не больше 15, поясничных — от 5 до 7, крестцовых — от 2 до 5. Число хвостовых позвонков колеблется, но редко доходит до 30. Хвост чаще всего резко обособлен от туловища и выглядит как его небольшой придаток (длина тела млекопитающих обычно дается без учета длины хвоста). Шейные ребра сращены с позвонками, большинство грудных ребер соединено с костной грудной, в поясничном отделе ребер нет. Позвоночник дуговидно изогнут в вертикальной плоскости, обеспечивая упругость тела и амортизацию при беге и прыжках. Почти у всех млекопитающих, за исключением некоторых низших форм, в плечевом поясе отсутствуют межключица и коракоиды, сохранившийся рудимент коракоида обычно прирастает к лопатке в виде коракоидного отростка. У большинства быстро бегающих млекопитающих исчезает и ключица. Тазовый пояс отличается узкой и длинной подвздошной костью, целиком расположенной впереди вертлужной впадины, и срастающимися в области симфиза лобковыми и седалищными костями, ограничивающими крупное запирающее отверстие. Для многих примитивных форм характерны предлобковые (сумчатые) кости (praerubis). Передние и задние конечности у большинства форм, за исключением самых архаичных, занимают парасагитальное положение — максимально совершенное для локомоторного аппарата амниот. Дистальные суставы конечностей — предплечно-запястный и голеностопный. Исходная фаланговая формула — 2:3:3:3:3, во многих линиях млекопитающих она претерпеваает различные изменения.

ПОДКЛАСС EOTHERIA. ЭОТЕРИИ

Состав. Два отряда — Triconodonta (Триконодонты) и Docodonta (Докодонты). Триконодонты — наиболее примитивная группа млекопитающих, сохраняющая многие черты организации териодонтов. Докодонты, по-видимому, представляют собой

небольшую уклоняющуюся группировку эотериев, не давшую потомков.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Особенности строения. Мозговая полость очень маленькая. Головной мозг чрезвычайно архаичный, с большими обонятельными долями и узкими, гладкими полушариями переднего мозга. Боковая стенка мозговой коробки образована в основном за счет разрастания каменистой кости, доля крылоклиновидной кости в ее формировании незначительна. Перечисленные выше признаки свойственны всем нетериевым млекопитающим. Моляры с тремя крупными линейно расположенными буграми (они обозначаются латинскими буквами: средний бугор — *A/a*, передний — *B/b*, задний — *C/c*). Исходно жевательная поверхность зуба ограничена расположенным по ее периферии бугристым эмалевым пояском, называемым на верхнечелюстных зубах цингулумом, а на нижнечелюстных — цингулидом. У триконодонтов при жевании челюсть двигалась только вверх — вниз, без поперечного сдвига (сходство с териодонтами), у докодонтов появилась поперечная компонента движения челюстей. У большинства форм сочленовная и угловая кости остаются в составе нижней челюсти. Таким образом, наряду с млекопитающим челюстным суставом сохраняется и архаичный сустав между квадратной и сочленовной костями.

Отряд Triconodonta. Триконодонты

Общая характеристика. Мелкие наземные или иногда околоводные по образу жизни млекопитающие. Хищные, насекомоядные и, возможно, рыбацкие формы. Длина тела около 10–15 см, самые крупные представители имели до 35 см в длину.

Состав. Четыре семейства, более 20 родов.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (см. рис. 33, Б; 34, А–Г). Череп длинный и узкий. Половины нижней челюсти не сращены и, по-видимому, могли двигаться независимо друг от друга. Углового отростка обычно нет. Примитивная зубная формула (*Morganucodon*): 5/4, 1/1, 4/4, 5/5. Резцы маленькие, клыки большие и острые. Премоляры и моляры слабо дифференцированы, на верхней и нижней челюсти они почти неразличимы. Премоляры и моляры относятся к зубам режущего типа, они сжаты с боков

и несут по три бугра, расположенных по одной линии вдоль длинной оси челюсти. Средний бугор обычно выше остальных, но у некоторых триконодентов бугры на зубах могут быть равными по величине. Цингулум развит со всех сторон зуба, цингулид — только изнутри. У примитивных форм точная окклюзия отсутствует. Крупные представители отряда (*Gobiconodon*) характеризуются сменными молярами, сходными по этому признаку с задними щечными зубами териодонтов.

Отряд Docodonta. Докодонты

Общая характеристика. Мелкие хищные или насекомоядные зотерии.

Состав. Одно семейство с 5–6 родами.

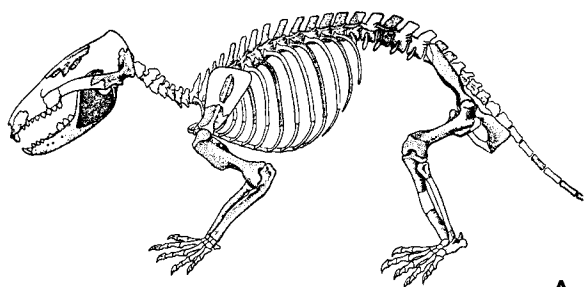
Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия, Южная и Северная Америка.

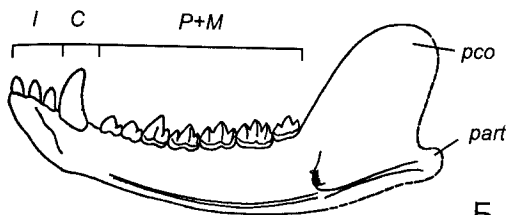
Особенности строения (рис. 34, Д, Е). Череп удлинённый. У поздних форм число зубов увеличено: четыре премоляра и восемь моляров. Щечные зубы давящего типа. Нижние моляры вытянуты в переднезаднем направлении, их жевательная поверхность имеет прямоугольную форму и несет продольный ряд из

Рис. 34. Триконодонты (А–Г), докодонты (Д, Е), многобугорчатые (Ж–К) и однопроходные (Л, М).

А — *Gobiconodon* (р. мел), скелет. Б — *Priacodon* (п. юра), нижняя челюсть, вид изнутри. В — *Jeholodens* (р. мел), верхний моляр, вид сбоку. Г — *Morganucodon* (р. юра), верхний и нижний моляры, вид жевательной поверхности. Д, Е — *Haldanodon* (п. юра): Д — нижний моляр, вид жевательной поверхности; Е — вид окклюзии. Ж — *Ctenacodon* (п. юра), верхние моляры, вид жевательной поверхности. З — *Cimolomys* (п. мел), верхние моляры, вид жевательной поверхности. И, К — *Ptilodus* (палеоцен): И — скелет; К — череп, вид сбоку. Л — утконос *Ornithorhynchus* (совр.), внешний вид. М — *Obdurodon* (миоцен), моляр, вид сбоку (А — Jenkins, Schaaff, 1988; Б, Ж, З — Simpson, 1928; В — Qiang et al., 1999; Г — Crompton, Jenkins, 1968; Д, Е — Butler, 1997; И — Krause, Jenkins, 1983; К — Kielan-Jaworowska, Nessov, 1992; Л — Гиляров, 1989; М — Clemens, 1979).



A



Б



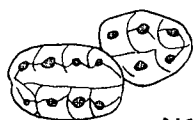
В



Г



Д



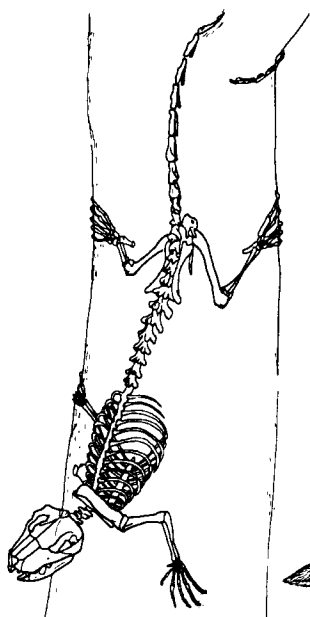
Ж



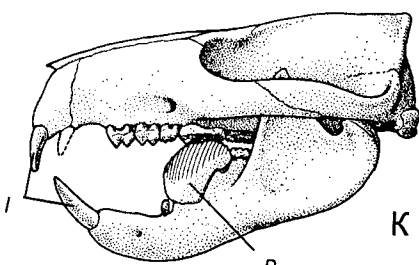
З



Е



И



К



Л



М

трех высоких наружных бугров и ряд более низких внутренних конусов (последние, вероятно, происходят из бугорков цингулида). Верхние моляры расширены в поперечном направлении за счет сильно разросшейся внутренней доли. В этой области коронка зуба несет уплощение, на котором раздавливалась и перетиралась пища.

ПОДКЛАСС ALLOTHERIA. АЛЛОТЕРИИ

Отряд Multituberculata. Многобугорчатые

Общая характеристика. Многочисленные мелкие всеядные и растительноядные млекопитающие — экологические аналоги появившихся позже грызунов. Наземные и древесные формы. Предположительно, живородящие животные, которые, наподобие современных сумчатых, рождали маленьких и недоразвитых детенышей. Длина тела варьирует от 4 до 40 см.

Состав. Пять подотрядов (включая в качестве древнейшего — Haramiyioidea), около 60 родов.

Возраст. Поздний триас — олигоцен.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 34, Ж–К). Лицевой отдел черепа короткий. Нижняя челюсть массивная, с низким венечным отростком. Ранние формы сохраняют два челюстных сустава, у поздних родов квадратная и сочленовная кости вошли в состав среднего уха. Зубная формула $3/1, 0/0, 1-5/1-4, 2/2$. Вторая пара верхних резцов и особенно нижние резцы сильно увеличены. Они отделены от щечных зубов беззубым пространством — диастемой, что придает им сходство с резцами грызунов. Моляры и премоляры перетирающего типа, они округлые или овальные, с большим числом бугорков, расположенных двумя или тремя продольными рядами (предполагается, что дополнительные ряды бугров развились из бугорков цингулума и цингугида). У большинства видов четвертый премоляр нижней челюсти преобразован в режущий зуб. У поздних форм он очень высокий и длинный, с зубчатым лезвием на вершине (*Ptilodus*). В целом, челюстной аппарат характеризуется отсутствием поперечной составляющей движения челюстей. Таз относительно узкий (это наводит на мысль, что многобугорчатые не откладывали яйца, а рождали мелких детенышей). У некоторых форм обнаружены сумчатые кости.

ПОДКЛАСС PROTOTHERIA. ПЕРВОЗВЕРИ

Отряд Monotremata. Однопроходные

Общая характеристика. Яйцекладущие млекопитающие, в современной фауне представленные утконосом и ехидной. Яйца высиживают или вынашивают в выводковой сумке. Имеют клоаку, в которую открываются протоки мочеполовых органов и прямая кишка (отсюда происходит название однопроходные). Лапы с длинными когтями, приспособлены к рытью. Современные утконосы питаются мелкими водными животными, ехидны специализированны к питанию термитами. Длина тела от 40 до 80 см.

Состав. Четыре семейства (из них 2 ископаемые), несколько ископаемых и 3 современных рода.

Возраст. Ранний мел — современность.

Распространение. Австралия, Новая Гвинея и Южная Америка.

Особенности строения (рис. 34, Л, М). Череп сильно вытянутый, с удлинненными челюстями. В крыше сохраняются рудименты предлобных и заднелобных костей. Барабанная кость свободна (не сращена с каменистой). Звукопроводящий аппарат включает три слуховые косточки. У взрослых животных ныне живущих видов зубы отсутствуют, и челюсти покрыты роговыми чехлами. У молодых современных утконосов (*Ornithorhynchus*) имеются рудиментарные зубы, с многочисленными неправильно расположенными буграми, отдаленно напоминающие зубы многобугорчатых. Древние однопроходные (*Obdurodon*, *Steropodon*) имели зубы с прямоугольной жевательной поверхностью и с четырьмя-пятью разными по высоте буграми, расположенными подобно тому, как располагаются бугры на зубах примитивных Theria (см. ниже). В плечевом поясе сохраняются межключица и два (передний и задний) свободных коракоида. В тазовом поясе имеются сумчатые кости. Конечности примитивные: пятипалые, стопоходящие, расставленные в стороны, как у териодонтов.

Замечания. Таксономическое положение однопроходных проблематично. Примитивная биология и архаичное строение скелета позволяют предполагать дивергенцию их предков от самых ранних триконодонтов. Однако согласно другой гипотезе, базирующейся на находке в нижнемеловых отложениях Австралии однопроходных с зубами трибосфенического типа, эта группа рассматривается как близкородственная метатериям и плацен-

тарным. Предполагается, что однопроходные могли отделиться от общего ствола *Theria* на уровне эупантотериев.

ПОДКЛАСС THERIA. ЗВЕРИ

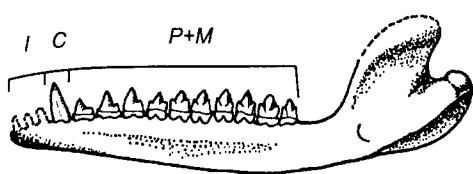
Состав. Четыре инфракласса — *Pantotheria* (Пантотерии), *Tribotheria* (Триботерии), *Metatheria* (Метатерии) и *Eutheria* (Эутерии, или Плацентарные). Пантотерии — наиболее примитивная группа настоящих зверей, предковая для остальных таксонов. Инфракласс триботерии представляет собой искусственный таксон, включающий формы переходные, с одной стороны, от пантотериев к метатериям, с другой — от пантотериев к плацентарным. Таким образом, последние две группы имеют независимое происхождение от разных триботериев. Ныне триботериев, метатериев и плацентарных по сходству в строении зубов (см. ниже) принято объединять в голофилетический таксон *Tri-bosphenida* (Трибосфениды).

Возраст. Поздний триас — современность.

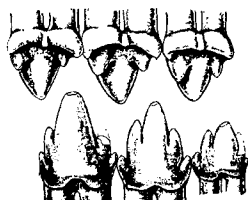
Особенности строения (рис. 35, И). Мозговая полость обычно крупная. Головной мозг, за исключением самых примитивных

Рис. 35. Симметродонты (А–В), шуотеридии (Г, Д), эупантотерии (Е–З) и примитивные метатерии (К–М).

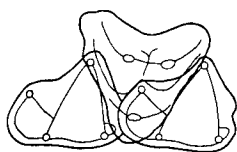
А — *Spalacotherium* (р. мел), нижняя челюсть, вид изнутри. Б — вид окклюзии у симметродонтов. В — *Zhangheotherium* (р. мел), верхние и нижние моляры, вид сбоку. Г, Д — *Shuotherium* (с. юра): Г — вид окклюзии; Д — верхний моляр, вид жевательной поверхности. Е — *Peramus* (п. юра), вид окклюзии. Ж — *Crusafontia* (р. мел), нижняя челюсть, вид сбоку. З — *Henkelotherium* (р. мел), скелет. И — схема строения верхнего и нижнего моляров трибосфенического типа, вид жевательной поверхности. К — дельтатероид *Deltatheridium* (п. мел), череп, вид сбоку. Л, М — азиадельфий *Asiatherium* (п. мел): Л — скелет; М — тазовый пояс, вид сверху (А — Cassiliano, Clemens, 1979; В — Hu et al., 1997; Г, Д — Wang et al., 1998; Е — Clemens, Mills, 1971; Ж — Krebs, 1971; З — Krebs, 1991; И — Nesselov et al., 1998; К — Kielan-Jaworowska et al., 1979; Л, М — Szalay, Trofimov, 1996).



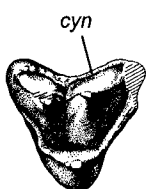
Б



В



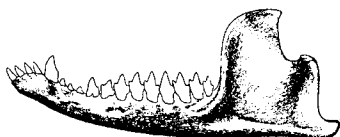
Г



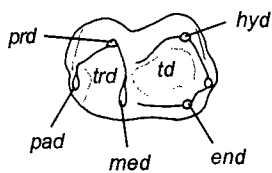
Д



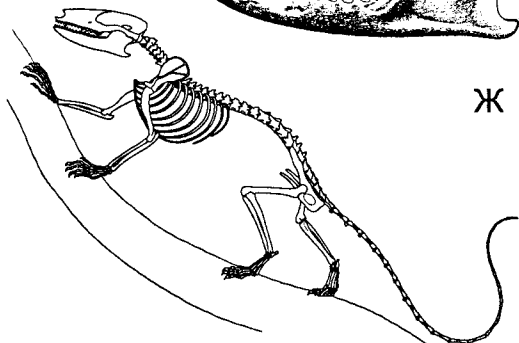
Е



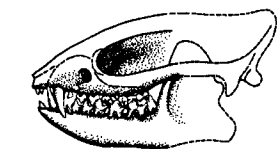
Ж



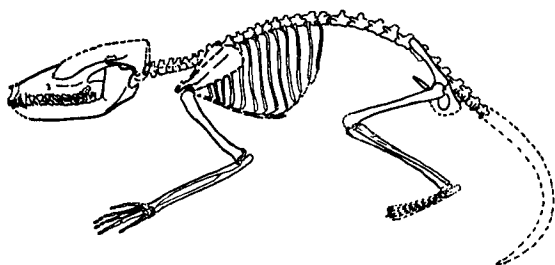
И



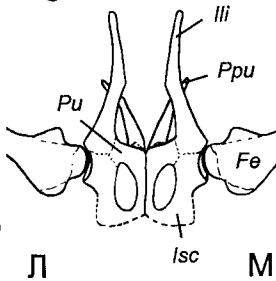
3



К



Л



М

форм, отличается наличием крупных полушарий переднего мозга. Боковая стенка мозговой коробки образована в основном за счет разрастания крылоклиновидной кости. У большинства териов в исходном состоянии жевательные поверхности моляров представляют собой треугольники с треугольным расположением на них трех (или более) бугров, связанных между собой острыми гребнями. Вершина верхнего треугольника (тригона) обращена к языку, или лингвально, нижнего (тригониды) — к щеке, или буккально. При смыкании моляры каждой из челюстей вклиниваются между соседними молярами противоположащей челюсти, таким образом, гребни сторон тригона и тригониды действуют как разрезающий аппарат. На верхних зубах вершинный бугор получил название протокона, передний и задний — паракон и метакон. На нижних зубах — протокониды, паракониды и метакониды соответственно. Моляры нижней челюсти позади тригониды имеют обычно хорошо выраженный выступ, называемый пяткой (талонидом), несущий углубление (бассейн) в своей середине и невысокие бугры по краям. При смыкании челюстей в талонидный бассейн упирается вершина протокона последующего зуба верхней челюсти. Таким образом, к режущему действию, осуществляемому сторонами тригона и тригониды, добавляется давящее действие в области талонида. Описанный тип зуба называется трибосфеническим и является исходным для зубов метатериов и плацентарных. У низших териов моляры не являются истинными трибосфеническими. Пережевывание пищи у зверей происходит не только за счет вертикального, но и за счет интенсивного горизонтального (главным образом поперечного) движения челюсти.

ИНФРАКЛАСС PANTOTHERIA. ПАНТОТЕРИИ

Состав. Три отряда — Symmetrodonia (Симметродонты), Eupantotheria (Эупантотерии) и Shuotheridia (Шуотеридии). Симметродонты являются предковой группой для эупантотериев и шуотеридий, первые из которых представляют собой генеральную линию развития пантотериев, вторые — небольшую боковую ветвь.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Особенности строения. Моляры с треугольным расположением основных бугров. Протокон небольшой или отсутствует. Талонид, если имеется, то небольшой и без бассейна. Нижняя

челюсть примитивных форм сохраняет в своем составе небольшие сочленовную и угловую кости.

Отряд *Symmetrodonta*. Симметродонты

Общая характеристика. Мелкие насекомоядные звери. Длина черепа около 1,5 см.

Состав. Три семейства, 12 родов.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Распространение. Все материка, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 35, А–В). Челюсти длинные. Нижняя челюсть без углового отростка и сохраняет в своем составе постдентальные кости. Заклыковых зубов 10–11, все они режущего типа. Верхние и нижние моляры одинаковы по форме, они имеют вид симметричных треугольников, обычно их длина больше ширины. На верхних молярах имеется высокий внутренний бугор и небольшие бугры по передней и задней сторонам треугольника, на нижних — один высокий наружный бугор и два более низких внутренних. При смыкании челюстей гребни, соединяющие бугры, формируют передний и задний режущие края. У ранних форм в задней части нижних коренных имеется зачаточный талонид. У более поздних симметродонтов этот элемент зуба вторично утрачен. Бугры верхних коренных не полностью соответствуют главным буграм трибосфенического зуба (в частности, на них нет протокона). Но бугры нижних коренных, по-видимому, гомологичны протокониду, паракониду и метакониду.

Отряд *Shuotheridia*. Шуотеридии

Общая характеристика. Мелкие насекомоядные звери. Длина нижней челюсти около 1,2 см.

Состав. Одно семейство, 2–3 рода.

Возраст. Средняя — поздняя юра.

Распространение. Европа и Азия.

Особенности строения (рис. 35, Г, Д). Нижняя челюсть без углового отростка, с желобком для постдентальных костей (вероятно, сохранялся древний челюстной сустав). Нижние моляры отличаются наличием особого пяткоподобного выступа — псевдоталонида, который расположен не на заднем, как талонид у остальных териев, а на переднем конце тригониды. Раздавлива-

ние пищи на псевдоталониде происходило при помощи внутреннего (лингвального) бугра тригона, называемого псевдопротоконом.

Отряд Eupantotheria. Эупантотерии

Общая характеристика. Мелкие насекомоядные звери.

Состав. Четыре семейства, около 25 родов.

Возраст. Средняя юра — поздний мел.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды (в Австралии известны из отложений раннего мела).

Особенности строения (рис. 35, Е-3). Челюсти длинные, несут до 4 резцов, 1 клык и от 8 до 12 щечных зубов. В нижней челюсти хорошо развит угловой отросток зубной кости, следов архаичного челюстного сустава нет. Моляры имеют вид остроугольных треугольников, их ширина обычно больше длины. Верхние моляры особенно широкие. На них имеется относительно небольшой протокон (этот элемент зуба развивается как новая структура, расположенная у вершины медиального разрастания тригона). Талонид обычно несет один бугорок.

ИНФРАКЛАСС TRIBOTHERIA. ТРИБОТЕРИИ

Общая характеристика. Мелкие и средние по размеру насекомоядные формы. Длина черепа 1–4 см.

Состав. Около 20 родов.

Возраст. Средняя юра — поздний мел.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения. Моляры полностью развитые трибосфенические: верхние — с высоким протоконом, нижние — с трехбугорчатым талонидом и с четко выраженным талонидным бассейном. Число премоляров варьирует от 3 до 5, моляров — от 3 до 4. Зубная система не несет черт специализации, которые характерны для метатериев и плацентарных.

ИНФРАКЛАСС METATHERIA. МЕТАТЕРИИ

Состав. Три отряда — Deltatheroidea (Дельтатероиды), Asiadelphia (Азиадельфии) и Marsupialia (Сумчатые). Дельтатероиды представляют собой наиболее древнюю и примитивную группу

метатериев, анцестральную для азиадельфий и сумчатых. Азиадельфии — небольшая уклоняющаяся группа азиатских метатериев. Сумчатые — это генеральное направление развития инфракласса. Разнообразие сумчатых настолько велико, что в последнее время их нередко разделяют на несколько самостоятельных отрядов.

Возраст. Ранний мел — современность.

Особенности строения (рис. 35, К–М; 36, Е). Верхние моляры характеризуются широким буккальным цингулумом, образующим стилиярную полочку и несущим несколько крупных бугров. Премоляров не более трех. Смена зубов ограничена третьими премолярами.

Отряд Marsupialia. Сумчатые

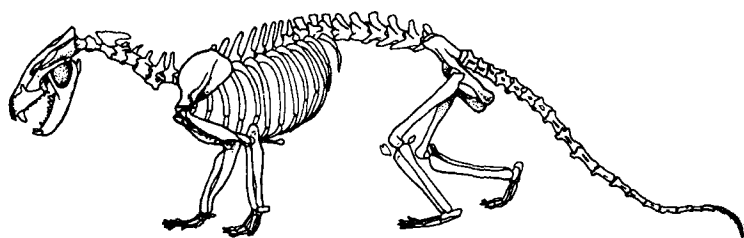
Общая характеристика. Очень разнообразные по строению и образу жизни млекопитающие. Наземные, древесные, околоводные и роющие формы. Сроки беременности короткие, и плацента обычно не формируется. Вследствие этого все сумчатые рождают очень маленьких (менее 0,2% веса взрослого животного) и недоразвитых детенышей, которых донашивают в брюшной сумке. В период выкармливания молоком детеныш прочно закреплен в сумке на разбухшем материнском соске (с этим связывают редукцию у сумчатых молочных зубов). Длина тела варьирует от 4 см до 3,5 м.

Состав. Около 25 семейств, объединенных в две достаточно обособленные группы — американские сумчатые и австралийские сумчатые; приблизительно 170 ископаемых и 70 современных родов.

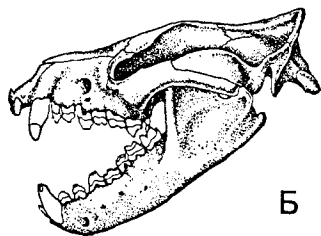
Возраст. Поздний мел — современность.

Распространение. Все материки, включая Антарктиду.

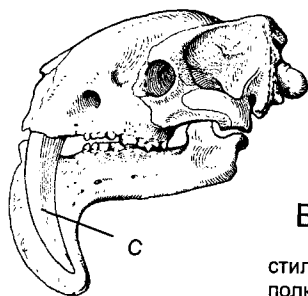
Особенности строения (см. рис. 36). Число резцов иногда достигает 5–4, верхних почти всегда больше, чем нижних. Наибольшее число щечных зубов 8–9. У хищных сумчатых верхние моляры треугольные, с тремя или четырьмя острыми буграми; у травоядных — все моляры четырехугольные, с четырьмя тупыми буграми. Специализированные растительноядные формы (*Proargirolagus*, *Argirolagus*) имеют зубную систему, внешне напоминающую свойственную грызунам: зубная формула редуцирована до 2/1, 0/0, 0/0, 4/4; крупные постоянно растущие резцы несут эмаль только на передней поверхности, образуя острую самозатачивающуюся кромку. Строение посткраниально-



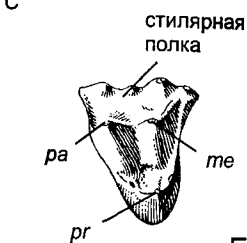
А



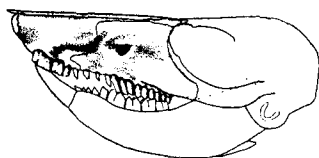
Б



В



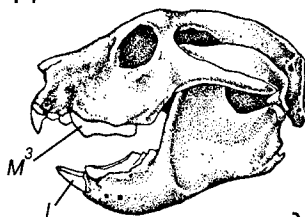
Г



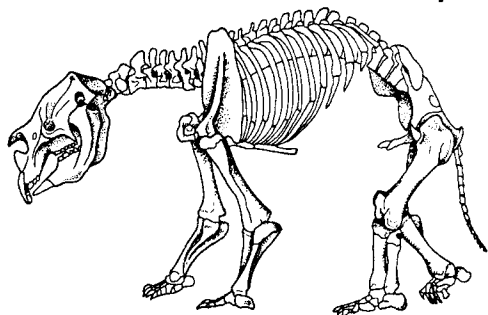
Д



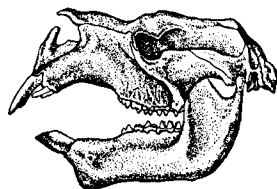
Е



Ж



З



И

го скелета очень разнообразно и зависит от особенностей образа жизни и характера локомоции. В тазовом поясе всегда присутствуют сумчатые кости.

Разнообразие. Наиболее древние и примитивные сумчатые известны из Северной Америки. Это были мелкие насекомоядные животные, давшие начало, с одной стороны, немногочисленным евроазиатским таксонам, с другой — многочисленным и очень разнообразным южноамериканским и австралийским сумчатым. Среди южноамериканских форм особое место занимают представители семейств боргиеновых (*Prothylacinus*, *Borhyaena*) и тилакосмилиды (*Thylacosmilus*). Внешне эти ископаемые животные напоминали средних и крупных плацентарных хищников. Зубная система специализирована: клыки и задние коренные увеличены; верхние моляры в результате редукции стилиарных бугров приобрели лезвиеподобный вид. Тилакосмилиды отличаются отсутствием резцов и наличием огромных верхних клыков, похожих на клыки саблезубых кошек.

Австралийские сумчатые представлены разнообразными жизненными формами, схожими с представителями различных отрядов плацентарных (сумчатый волк, сумчатый крот, сумчатая летяга, сумчатый муравьед и т. д.) или имеющими уникальное строение (кенгуру). К ним относится самый крупный из метатериев — ископаемый сородич вомбата *Diprotodon*. Это растительноядное животное достигало размеров носорога, имело огромный череп и тяжелый посткраниальный скелет. Наличие коротких носовых костей предполагает присутствие хобота. Всяма своеобразной ископаемой группой австралийских сумчатых

Рис. 36. Сумчатые: американские (А–Е) и австралийские (Ж–И) формы.

А — *Prothylacinus* (миоцен), скелет. Б — *Borhyaena* (миоцен), череп, вид сбоку. В — *Thylacosmilus* (плиоцен), череп, вид сбоку. Г — *Argirolagus* (плиоцен), скелет. Д — *Proargirolagus* (олигоцен), череп, вид сбоку. Е — *Peradectes* (эоцен), верхний моляр, вид жевательной поверхности. Ж — *Thylacoleo* (плейстоцен), череп, вид сбоку. З, И — *Diprotodon* (плейстоцен): З — скелет; И — череп, вид сбоку (А — Sinclair, 1906; Б, Ж, И — Помер, 1939; В — Быстров, 1957; Г — Simpson, 1970; Д — Sanchez-Villagra, Kay, 1997; Е — McKenna, 1960; З — Gregory, 1951).

является семейство сумчатых львов (*Thylacoleonidae*), родственное современным растительноядным кенгуру. В отличие от последних, это были крупные специализированные хищники (*Thylacoleo*), вероятно, хорошо лазающие по деревьям и схожие по образу жизни с леопардами. Настоящих клыков они не имели, их роль выполняли гипертрофированные верхние и нижние резцы. Сильно разросшиеся в длину третьи премоляры образовывали гигантские лезвия, которые функционировали как хищнические зубы плацентарных хищников.

ИНФРАКЛАСС EUTHERIA (PLACENTALIA). ПЛАЦЕНТАРНЫЕ

Состав (табл. 6). Две когорты — *Paratheria* (Паратерии) и *Epitheria* (Эпитерии); тридцать девять отрядов (из них 19 ископаемые). Родственные связи между когортами не вполне ясны. Существует даже мнение, что паратерии отделились от общего ствола млекопитающих еще до его разделения на сумчатых и плацентарных. Особое место внутри инфракласса занимает отряд *Proteutheria* (Протэутерии), объединяющий примитивных плацентарных неясного систематического положения.

Возраст. Ранний мел — современность.

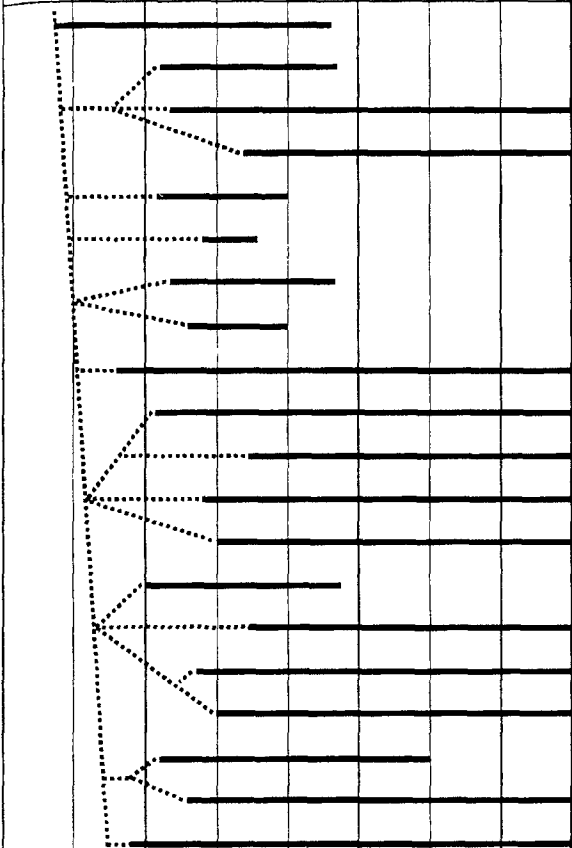
Особенности строения. Исходное число премоляров — 5 (но обычно даже у примитивных форм оно не превышает четырех вследствие редукции третьего премоляра), моляров — 3. Обычно сменными являются резцы, клыки и все премоляры, кроме первого. В большинстве линий верхние моляры характеризуются развитием по заднему краю зуба (на основе складки заднего цингулума) четвертого крупного бугра — гипокона. Талонид расширен и обычно слабо отграничен от тригонид. Эти изменения привели к увеличению площади перетирания пищи и подготовили переход плацентарных к растительноядности.

Отряд *Proteutheria*. Протэутерии

Общая характеристика. Наиболее примитивные плацентарные. Большинство представителей — мелкие насекомоядные формы (размером с домовую мышь), некоторые из которых дали начало относительно крупным полурастительноядным животным (группа «*Zhelestidae*»). Длина черепа 1–3 см.

Состав. Более 10 семейств с 50 родами, которые трудно связать с основными отрядами плацентарных. Тем не менее

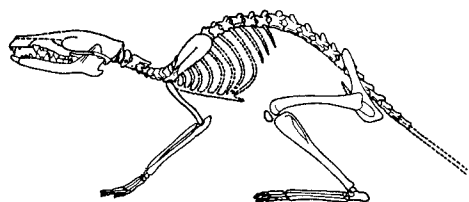
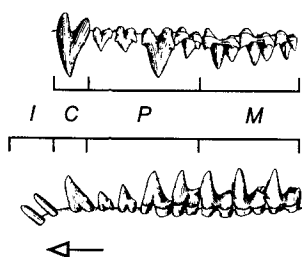
Таблица 6. Филогения плацентарных

Геологический возраст								Таксон
Mz		Kz						
K		P			N		Q	
1	2	1	2	3	1	2		
								Proteutheria
								Palaeanodonta
								Edentata
								Pholidota
								Tillodontia
								Taeniodonta
								Pantodonta
								Dinocerata
								Insectivora
								Primates
								Scandentia
								Dermoptera
								Chiroptera
								Anagalida
								Macroscelidea
								Rodentia
								Lagomorpha
								Creodonta
								Carnivora
								Ungulata

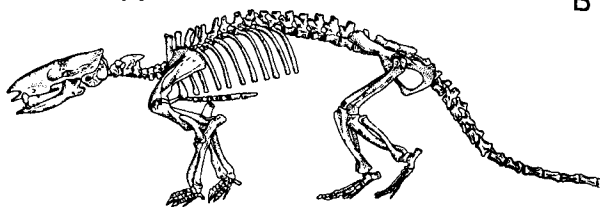
протэутерии являются базовой группой, включающей предков большинства более поздних плацентарных, в частности «Zhelestidae» считаются предками копытных (Ungulata).

Возраст. Ранний мел — олигоцен.

Распространение. Европа, Азия, Африка, Северная Америка и, возможно, Австралия.



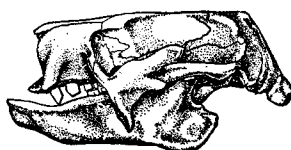
Б



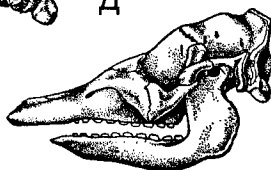
В



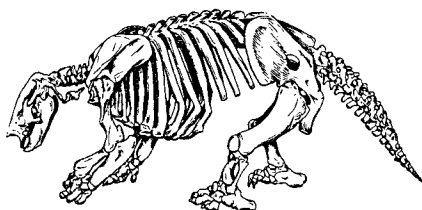
Г



Д



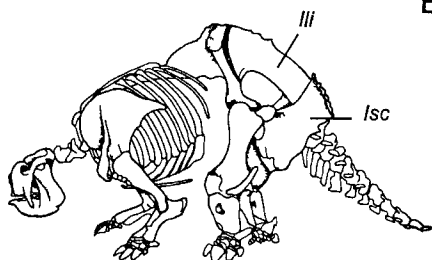
Ж



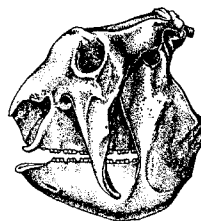
Е



З



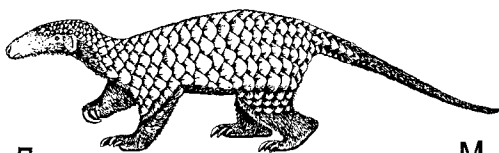
И



К



Л



М

Особенности строения (см. рис. 33, А; 37, А, Б). Череп с вытянутой лицевой частью и длинным зубным рядом (*Kennalestes*, *Zalambdalestes*). Мозговая коробка узкая. Головной мозг с крупными обонятельными долями и гладкими полушариями. Глазница не отделена от височной впадины (заглазничной дуги нет). Скуловая дуга длинная и тонкая. Барабанная кость кольцевидная, замкнутых костных слуховых пузырей нет. Нижняя челюсть длинная, нередко сохраняются рудимент венежной кости и глубокая меккелева борозда. Типичная зубная формула — 4/4, 1/1, 4/4, 3/3. Общее число зубов 46–50, иногда, возможно, даже больше. Зубная система примитивна, без четко выраженных признаков специализации, характерных для основных отрядов плацентарных. Конечности пятипалые, стопоходящие.

КОГОРТА PARATHERIA. ПАРАТЕРИИ

Состав. Три отряда — Palaeonodonta (Палеанодонты), Edentata (Неполнозубые) и Pholidota (Ящеры). Близкородственные связи этих групп нередко подвергаются сомнению.

Возраст. Палеоцен — современность.

Особенности строения. В черепе сохраняются очень архаичные черты (например, стремя в форме столбика). Зубная система

Рис. 37. Протэутерии (А, Б), палеанодонты (В), неполнозубые (Г–Л) и панголины (М).

А — *Kennalestes* (п. мел), зубы верхней и нижней челюсти. Б — *Zalambdalestes* (п. мел), скелет. В — *Metacheiromys* (эоцен), скелет. Г — гигантский ленивец *Megatherium* (плиоцен — плейстоцен), реконструкция. Д — *Mylodon* (плейстоцен), череп, вид сбоку. Е — ленивец *Glossotherium* (плейстоцен), скелет. Ж — броненосец *Proscutatus* (миоцен), череп, вид сбоку. З — меравьед *Eurotamandua* (эоцен), череп, вид сбоку. И, К — глиптодонт *Glyptotherium* (плейстоцен): И — скелет; К — череп, вид сбоку. Л — глиптодонт *Doedicurus* (плейстоцен), реконструкция. М — *Eomanis* (эоцен), реконструкция (А — Kielan-Jaworowska, 1969; Б — Kielan-Jaworowska, 1978; В — Simpson, 1931; Г, Л — Симпсон, 1983; Д, Ж, К — Ромер, 1939; Е — Stock, 1920; З — Storch, 1981; И — Burmeister, 1874; М — Storch, 1978).

характеризуется упрощением и в первую очередь редукцией зубной эмали. Отчетливо выражена тенденция к образованию костного и/или рогового панциря.

Отряд Palaeonodonta. Палеанодонты

Общая характеристика. Примитивные насекомоядные паратерии. Наземные и специализированные роющие формы. Размеры от маленьких до средних, максимальная длина тела около 2 м.

Состав. Три семейства, около 10 родов.

Возраст. Палеоцен — олигоцен.

Распространение. Северная Америка и Азия.

Особенности строения (рис. 37, В). Череп короткий или удлинённый, с полной скуловой дугой. У ранних представителей зубная система дифференцированная: выделяются семь щечных зубов, крупные клыки и, по меньшей мере, одна пара резцов. Зубы характеризуются типичной для примитивных плацентарных схемой расположения бугров, но имеют очень тонкий слой эмали. У более поздних форм резцов нет, число щечных зубов сокращено до двух, зубная эмаль полностью утрачена, жевательная поверхность без бугров. Позвонки имеют небольшие добавочные сочленовные поверхности (отростки), расположенные ниже зигапофизов, как у неполнозубых. Кости плечевого пояса и передних конечностей несут большие гребни, характеризующие палеанодонтов как животных, приспособленных к рытью.

Отряд Edentata (Xenarthra). Неполнозубые

Общая характеристика. Очень разнообразная группа паратериев. Ведут древесный или наземный, преимущественно роющих, образ жизни. Насекомоядные, всеядные и растительноядные формы. Длина тела от 0,3 до 7 м.

Состав. Три инфраотряда — Cingulata (Броненосцы), Pilosa, или Tardigrada, (Ленивцы) и Vermilingua (Муравьеды). Более 100 ископаемых и 14 современных родов.

Возраст. Эоцен — современность.

Распространение. Южная Америка, Северная Америка, Европа и, возможно, Азия.

Особенности строения (рис. 37, Г–Л). Череп различной формы. Зубная система сильно редуцирована, у муравьедов зубов нет вовсе. Молочные зубы почти никогда не прорезаются. По-

стоянные зубы обычно не дифференцированы, без эмали, не имеют корней и обладают постоянным ростом. Форма зубов призматическая или цилиндрическая, с плоской жевательной поверхностью или с дентиновыми гребнями на ней. В отличие от большинства прочих млекопитающих, число шейных позвонков варьирует, их может быть 6, 7 или 9. Задние грудные, а также поясничные позвонки отличаются наличием одной или двух пар дополнительных сочленовных отростков, расположенных ниже зигапофизов. Лопатка имеет крупные акромиальный и коракоидный отростки. Подвздошные кости очень широкие и на всем протяжении сращены с крестцом. Седалищные кости часто срастаются с поперечными отростками хвостовых позвонков, образуя дополнительное крепление таза к позвоночнику. Конечности стопоходящие, в большинстве пятипалые (у древесных ленивцев число пальцев может быть сокращено до двух).

Разнообразие. Броненосцы — наиболее архаичная группа неполнозубых. Череп короткий с озубленными челюстями и цельными скуловыми дугами. Конечности приспособлены к рытью. Туловище защищено сплошным или разделенным на блоки панцирем из остеодерм. Обычно дермальные костные пластинки покрывают также голову, лапы и хвост. Волосяной покров сильно редуцирован, поверхностный слой кожи ороговеет в виде отдельных щитков. Современные броненосцы питаются мелкими почвенными животными, частично падалью. Некоторые их древние формы, например гигантские, достигавшие в длину до 4,5 м глиптодонты (сем. *Glyptodontidae*), питались растениями.

Ленивцы — специализированные растительноядные животные. Нижняя челюсть и скуловая дуга высокие, с крупными отростками, к которым крепилась мощная жевательная мускулатура. Взамен утраченной эмали на коренных зубах развит плотный поверхностный слой дентина, образующий поперечные гребни. Некоторые наземные ленивцы (*Megatherium*, *Mylodon*) достигали гигантских размеров (до 7 м) и были способны подниматься на задние лапы и питаться с земли листвой деревьев. Мелкие ленивцы перешли к древесно-лазающему образу жизни.

Муравьеды — небольшая группа животных, питающихся муравьями и термитами. Зубов нет, морда трубкообразно вытянута (представляет собой вместилище длинного языка), венечный отросток нижней челюсти и скуловая дуга почти полностью редуцированы (показатель ослабления жевательной мускулатуры). Передние конечности роющего типа, с очень крупной сжатой с боков когтевой фалангой третьего пальца.

Отряд Pholidota. Ящеры (Панголины)

Общая характеристика. Древесные и роющие паратерии, почти полностью покрытые роговыми чешуями. Специализированные насекомоядные формы, питающиеся муравьями и термитами. Длина тела от 0,5 до 1,5–2 м.

Состав. Одно семейство, 4 ископаемых и 2 современных рода.

Возраст. Эоцен — современность.

Распространение. Европа, Азия, Африка и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 37, М). Череп удлинённый, схожий с черепом муравьеда. Височная дуга редуцирована. Нижняя челюсть тонкая, без веночного отростка. Зубов нет. Конечности пятипалые, стопоходящие, приспособленные к рытью. Когтевые фаланги крупные, расщепленные надвое глубокой продольной щелью (такая конструкция повышает прочность крепления когтя к фаланге).

КОГОРТА EPTHERIA. ЭПИТЕРИИ

Состав. Пять надотрядов — Insectivora (Насекомоядные), Archonta (Архонты), «Anagalida» («Анагалиды»), Ungulata (Копытные) и Ferae (Хищные) и несколько отрядов (Taeniodonta, Tillodont, Pantodonta, Dinocerata и др.), происхождение которых остается неясным, и они не могут быть отнесены ни к какому из перечисленных надотрядов.

Возраст. Поздний мел — современность.

Особенности строения. Ранние представители большинства отрядов характеризуются наличием полной зубной формулы: 3/3, 1/1, 4/4, 3/3. Насекомоядные и хищные эпитерии обычно сохраняют моляры с примитивной треугольной формой жевательной поверхности. Основные тенденции эволюции зубов хищников: увеличение размеров клыков, удлинение режущих поверхностей на молярах и премолярах, укорочение зубного ряда за счет редукции задних моляров. Череп хищников обычно несет высокий сагиттальный гребень, что связано с наличием крупной височной мышцы, осуществляющей вертикальное приведение нижней челюсти (укус). У всеядных и растительноядных эпитериев моляры приобретают четырехугольную форму. На верхних зубах это происходит в связи с увеличением размеров гипокона, на нижних — в силу развития бугров по заднему

краю талонида: буккально расположенного гипоконида и лингвально расположенного энтокониды. Основные тенденции эволюции зубов фитофагов: увеличение высоты коронок зубов (гипсодонтия), развитие на них разнообразных гребней (лофов и крист), нарастание сходства премоляров с молярами (моляризация), редукция резцов, клыков и даже передних премоляров и образование на их месте диастемы. Вместо исходного для млекопитающих чередования коренных зубов развивается их противостояние. Черепа растительноядных эпителиев характеризуются редукцией сагиттального гребня, но разрастанием углового отростка зубной кости, что обусловлено усилением преимущественно крыловидного и жевательных мускулов, ответственных за горизонтальные (поперечные и продольные) движения нижней челюсти (перетирание пищи). Нижняя челюсть большинства этих животных (особенно копытных) высокая и массивная, с выступающей угловой частью и высокой восходящей ветвью, поднимающей челюстной сустав выше жевательной поверхности зубов.

Отряд Taeniodonta. Тениодонты

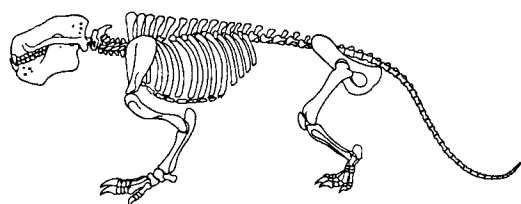
Общая характеристика. Примитивные, но высоко специализированные растительноядные эпителии. Наземные формы, часто приспособленные к рытью. Длина тела от 30 см до 1,5 м.

Состав. Одно семейство, более 10 родов.

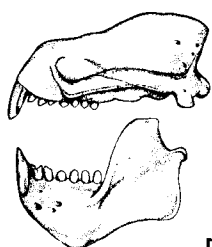
Возраст. Палеоцен — эоцен.

Распространение. Северная Америка; возможно, Восточная Азия.

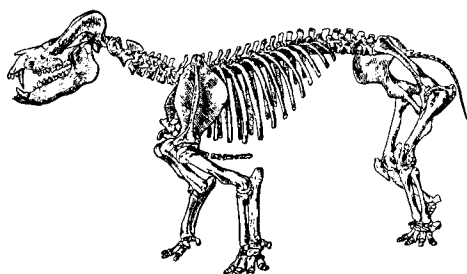
Особенности строения (рис. 38, А, Б). Череп примитивный, с маленькой мозговой коробкой и без заглазничной дуги. У ранних представителей зубная система полная, клыки умеренно крупные, щечные зубы трехбугорчатые, низкоронковые. У более поздних форм (*Stylinodon*) число резцов сокращено до 1–2 пар, клыки гипертрофированные долотовидные, щечные зубы цилиндрические по форме. Резцы и клыки несут эмаль только на своей передней стороне, так что она образует на жевательной поверхности зуба острый режущий край. Все зубы лишены корней и обладали постоянным ростом. Конечности пятипалые, стопоходящие. У продвинутых тениодонтов передние лапы отличаются массивностью и наличием крупных когтевых фаланг, что предполагает приспособление этих животных к добыванию пищи в земле (питание подземными частями растений).



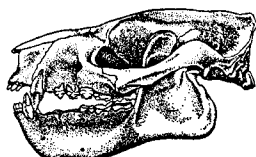
A



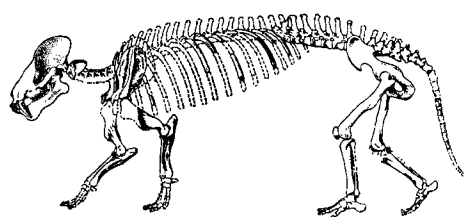
Б



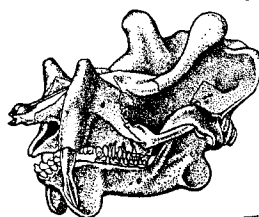
В



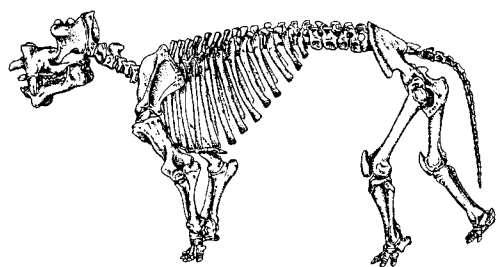
Г



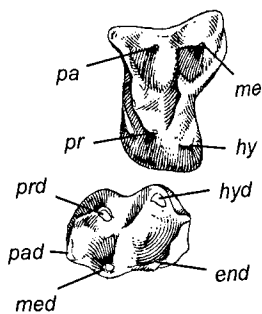
Д



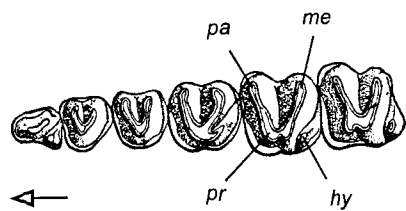
Е



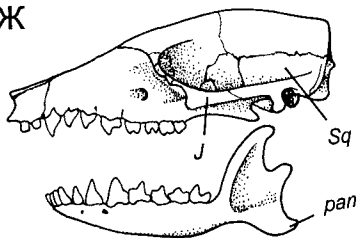
Ж



И



3



К

Отряд Pantodonta. Пантодонты

Общая характеристика. Разнообразные примитивные растительноядные эпителии. Наземные и полуводные формы. Длина тела от 20 см до 2,5 м.

Состав. Десять — одиннадцать семейств, около 25 родов.

Возраст. Палеоцен — олигоцен.

Распространение. Европа, Азия, Северная и Южная Америка.

Особенности строения (рис. 38, В, Г). Череп с маленькой мозговой коробкой и удлинённым лицевым отделом. Сагиттальный гребень высокий. Зубная система полная, диастемы нет. Клыки обычно крупные, иногда кинжаловидные. Премоляры характеризуются V-образными гребнями, моляры — W-образными. Конечности пятипалые; у ранних родов — стопоходящие, с когтевидными фалангами; у поздних — пальцеходящие, с копытовидными фалангами. Крупные пантодонты характеризуются массивным посткраниальным скелетом.

Отряд Dinocerata (Uintatheria). Диноцераты

Общая характеристика. Тяжеловесные травоядные эпителии (кроме древнейших небольших и всеядных форм). Наземные, иногда полуводные животные. Длина тела от 1 до 4 м (размер небольшого слона).

Состав. Два семейства, около 15 родов.

Рис. 38. Тениодонты (А, Б), пантодонты (В, Г), диноцераты (Д-З) и насекомоядные (И, К).

А, Б — *Stylinodon* (эоцен): А — скелет; Б — череп, вид сбоку. В — *Cotyphodon* (эоцен), скелет. Г — *Pantolambda* (палеоцен), череп, вид сбоку. Д — *Mongolotherium* (эоцен), скелет. Е-З — *Uintatherium* (эоцен): Е — череп, вид сбоку; Ж — скелет; З — верхние щечные зубы, вид жевательной поверхности. И — *Entomolestes* (эоцен), верхний и нижний моляры, вид жевательной поверхности. К — *Leptictis* (олигоцен), череп, вид сбоку (А, Б — Schoch, 1982; В — Osborn, 1898; Г, Е, З — Ромер, 1939; Д — Флеров, 1957; Ж — Gregory, 1957; И — McKenna, 1960; К — Novaček, 1986).

Возраст. Палеоцен — эоцен.

Распространение. Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 38, Д-З). Череп у большинства форм крупный, с одной-тремя парами рогообразных выростов. У ранних родов (*Mongolotherium*) зубная система почти полная, у поздних родов (*Uintatherium*) отсутствуют верхние резцы. Верхние клыки очень большие, саблевидные (у некоторых самцов длиной до 23 см). Премоляры сходны с молярами, коронки низкие, жевательная поверхность с двумя V-образно сходящимися поперечными гребнями. Конечности пятипалые, умеренной длины. У примитивных родов передние конечности полупальцеходящие, задние — стопоходящие; у продвинутых форм все пальцеходящие, с копытовидными фалангами.

Надотряд Insectivora. Насекомоядные

Общая характеристика. Мелкие архаичные животоядные эпителии, ведущие наземный, роющий или полуводный образ жизни. Длина тела обычно от 4 до 40 см (исключение — *Deinogalerix* из миоцена Европы, достигавший размеров небольшого волка).

Состав. Четыре отряда — Leptictida (Лептиктиды), Erinaceomorpha (Ежеобразные), Soricomorpha (Землеройкообразные) и Tenrecomorpha (Тенрекообразные); более 150 ископаемых и 50 современных родов. Первый отряд включает только древних насекомоядных, остальные существуют до настоящего времени.

Возраст. Поздний мел — современность.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 38, И, К). Череп в лицевой части вытянут в трубку (голова заканчивается коротким хоботком). Мозговая полость мала, полушария мозга гладкие. Скуловая дуга длинная и тонкая, иногда может отсутствовать. Заглазничной перегородки обычно нет. Сагиттальный гребень выражен слабо или отсутствует. Барабанная кость почти всегда кольцевидная, слуховых пузырей почти никогда нет. Зубная формула полная или сокращенная. Число резцов часто уменьшено. Клыки с одним или двумя корнями, иногда отсутствуют. Премоляры (кроме последнего) простые, конусовидные. Моляры остругорчатые, с режущими гребнями V-образной или W-образной формы. Конечности короткие, как правило, пятипалые: стопоходящие или полупальцеходящие.

Надотряд Archonta. Архонты

Состав. Четыре отряда — Primates (Приматы), Scandentia (Тупайи), Dermoptera (Шерстокрылы) и Chiroptera (Рукокрылые).

Возраст. Палеоцен — современность.

Особенности строения. Конечности всех ранних форм имеют сходные черты строения, что связано с их древесным образом жизни. Первый палец часто противопоставлен остальным.

Отряд Primates. Приматы

Общая характеристика. Разнообразные архонты, ведущие древесный или наземный образ жизни. Насекомоядные, всеядные или растительноядные животные. Длина тела от 8 см до 2 м.

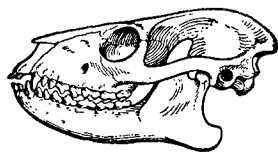
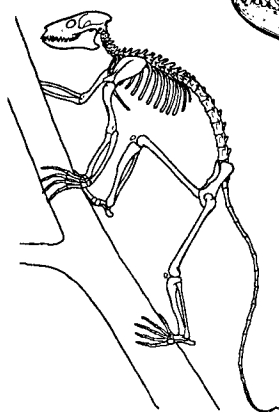
Состав. Три подотряда — Plesiadapiformes (Плезиадапиформы), Prosimia (Полуобезьяны) и Simia, или Anthropoidea (Обезьяны); более 120 ископаемых и 53 современных рода. Ранние плезиадапиформы, вероятно, являются предками более поздних приматов, но, возможно, они представляют собой лишь сестринскую группу для отряда шерстокрылов (Dermoptera).

Возраст. Палеоцен — современность.

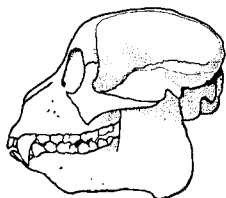
Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 39, А–Г). Череп с увеличенной мозговой коробкой и укороченным лицевым отделом. Основная эволюционная тенденция — увеличение объема головного мозга. У большинства форм, кроме самых примитивных, имеется заглазничная дуга. Исходная зубная формула полная, но у большинства родов количество резцов сокращено до 2, а премоляров — до 3 или 2. Клыки относительно короткие. Верхние моляры трехбугорчатые или четырехбугорчатые (вследствие развития гипокона), нижние — обычно несут четыре бугра (протоконид, метаконид, гипоконид и энтоконид; параконид редуцируется). Конечности пятипалые, стопоходящие. Первый палец противопоставлен остальным, иногда он может быть сильно уменьшен.

Разнообразие. Плезиадапиформы — наиболее примитивные приматы, известные из палеоценовых и эоценовых отложений Европы и Северной Америки. Мелкие древесные формы весом от 20 г до 5 кг. Внешне напоминали белок. Моляры характеризуются низкими и тупыми буграми, что, возможно, говорит о переходе этих животных к растительноядности.



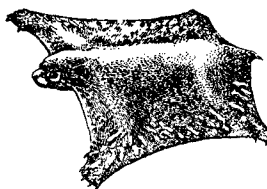
Б



В



Г

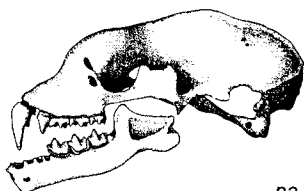


Д

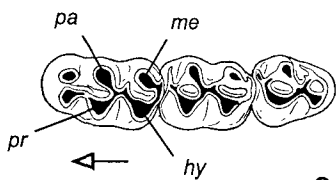
А



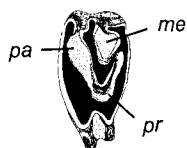
Ж



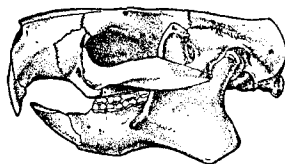
Е



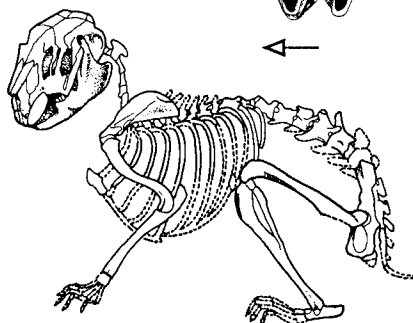
З



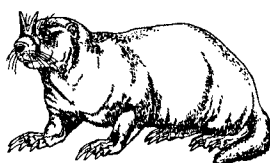
Л



И



М



К

Полуобезьяны — небольшие или средние по размеру приматы, ископаемые остатки которых известны, начиная с эоцена. Лицевая часть черепа сохраняет относительную удлинённость. Зубная формула слабо отличается от исходной: сокращено только число резцов. Специализированы к древесному образу жизни; характерно наличие цепких пальцев с относительно тупыми когтями или ногтями и длинного цепкого хвоста.

Обезьяны — наиболее продвинутые приматы. Древнейшие ископаемые остатки известны из эоценовых отложений Северной Америки, Европы и Азии. Лицевой отдел черепа очень короткий, расположен прямо под мозговым отделом. Носовая полость уменьшена (наблюдается редукция органа обоняния). Глазницы крупные, расположены фронтально (характерно бинокулярное зрение). Орган слуха хорошо развит, имеется наружный слуховой канал, образованный барабанной костью. Число премоляров сокращено до 3-2, число моляров — часто до 2. Кисть хватательного типа, способная к сложным манипуляциям. Концевые фаланги ногтевидные. Известные с миоцена человекообразные обезьяны (*Hominioidea*) характеризуются прогрессирующим увеличением объема головного мозга. В семействе гоминид (*Hominidae*), к которому относится человек, наблюдается переход к двуногой локомоции.

Рис. 39. Приматы (А-Г), шерстокрылы (Д), рукокрылые (Е, Ж), грызуны (З-К) и зайцеобразные (Л, М).

А, Б — *Notharctus* (эоцен): А — скелет; Б — череп, вид сбоку. В — *Mesopropithecus* (голоцен), череп, вид сбоку. Г — *Dryopithecus* (миоцен), нижний моляр, вид жевательной поверхности. Д — *Cynocephalus* (совр.), внешний вид. Е — *Xenorhinos* (миоцен), череп, вид сбоку. Ж — *Icaronycteris* (эоцен), скелет. З — *Cricetus* (плиоцен), верхние моляры, вид жевательной поверхности. И — *Paramys* (эоцен), череп, вид сбоку. К — *Epigaulus* (плиоцен), реконструкция. Л — *Amphilagus* (миоцен), верхний моляр и нижний премоляр, вид жевательной поверхности. М — *Palaeolagus* (олигоцен), скелет (А — Быстров, 1957; Б, И — Ромер, 1939; В — Standing, 1908; Г — Gregory, Hellmann, 1926; Д — Waterhous, Grasse, 1955; Е — Hand, 1998; Ж — Jepsen, 1970; З — Schaub, 1958; К — Wood, 1969; Л — Engesser, 1972; М — Wood, 1937).

Отряд *Dermoptera*. Шерстокрылы

Общая характеристика. Специализированные древесные архонты, по внешнему виду напоминающие белок-летяг. Способны планировать на значительные расстояния при помощи кожной перепонки, натянутой между передними и задними конечностями, туловищем, шеей и длинным хвостом. Растительноядные животные. Длина тела 30–40 см.

Состав. Три семейства, 10 ископаемых и 1 современный род.

Возраст. Палеоцен — современность.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 39, Д). Лицевой отдел черепа короткий и широкий. Заглазничная дуга не замкнута. У древнейших представителей зубная формула полная, у современных — редуцированная до $2/3$, $1/1$, $2/2$, $3/3$. Резцы увеличены и направлены вперед; нижние — лопатовидно расширены, с гребенчатым режущим краем. Клыки низкие, с двумя корнями. Щечные зубы остробугорчатые, что более характерно для насекомоядных животных, чем растительноядных. Верхние моляры с тремя наружными и двумя внутренними буграми, нижние — с обратным расположением бугров. Лучевая кость очень длинная, локтевая частично редуцированная. Передние и задние конечности пятипалые. Пальцы слабо удлинены, но все они поддерживают летательную перепонку. Первый палец не противопоставлен остальным. Пятые пальцы в кисти и стопе самые длинные. Концевые фаланги когтевидные.

Отряд *Chiroptera*. Рукокрылые

Общая характеристика. Высокоспециализированные архонты, приспособленные к активному машущему полету. Передние конечности преобразованы в крылья. Они поддерживают летательную перепонку, натянутую между четырьмя очень длинными пальцами, туловищем, задними конечностями и хвостом. Задние конечности короткие и слабые, кроме ползания они используются для висения вниз головой. В основном насекомоядные и растительноядные животные. Длина тела от 3 до 40 см при размахе крыльев от 10 до 170 см.

Состав. Два подотряда — *Megachiroptera* (Крыланы) и *Micromachiroptera* (Летучие мыши), около 25 ископаемых и 150 современных родов.

Возраст. Эоцен — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

Особенности строения (рис. 39, Е, Ж). Череп с коротким лицевым отделом. Обонятельные раковины сокращены в числе и размерах. Слуховой аппарат хорошо развит: у большинства летучих мышей имеются слуховые барабаны и костный слуховой канал (у ночных форм ориентация в пространстве осуществляется с помощью ультразвуковой эхолокации). Заглазничная дуга встречается редко. Резцы маленькие, иногда отсутствуют. Клыки большие и острые. Число премоляров, как и моляров, колеблется от 3 до 1. Передние премоляры простые, однобугорчатые, задние — сложные, моляризованные. Моляры двух типов: у растительноядных крыланов с двумя низкими продольными гребнями, у насекомоядных летучих мышей с острыми W-образными гребнями и отдельными буграми протокона и гипокона. Плечевой пояс включает большую ключицу и сильно вытянутую вдоль спины лопатку. Грудина узкая, иногда с небольшим килевидным выступом. Плечевая и лучевая кости очень длинные и тонкие. Локтевая кость частично редуцирована и сращена с лучевой. У ранних форм (*Icaronycteris*) фаланговая формула кисти примитивна — 2:3:3:3:3, у более поздних — нет третьих фаланг. Первый палец отставленный, короткий, с крупным когтем (не включен в летательную перепонку). Остальные пальцы кисти сильно удлинены за счет гипертрофии двух первых фаланг. Тазовый пояс относительно слабый. Вертлужные впадины смещены на верхние края тазовых костей, так что задние конечности направлены в стороны от тела. Они пятипалые, с острыми когтевидными фалангами.

Надотряд «Anagalida». «Анагалиды»

Состав. Четыре отряда — Anagalida (Анагалиды), Macroscelidea (Прыгунчиковые), Rodentia (Грызуны) и Lagomorpha (Зайцеобразные). Анагалиды — предковая группа для грызунов, зайцеобразных и, возможно, прыгунчиковых.

Возраст. Палеоцен — современность.

Особенности строения. Общие черты: высокое положение челюстного сустава над жевательной поверхностью зубов, крючковидный венечный отросток.

Отряд Rodentia. Грызуны

Общая характеристика. Самые многочисленные и широко распространенные млекопитающие. Растительноядные животные, обычно специализированные к определенным кормам. Разнообразные наземные, подземные, древесные и околотовные формы, с различными способами локомоции (лазание, бег, прыжки, планирование и т. д.). Размеры преимущественно мелкие (10–20 см), но существовали и гиганты длиной до 2 м.

Состав. Два подотряда — Sciurognathi (Белкочелюстные) и Hystriocognathi (Дикобразо-челюстные); 50 семейств (15 из которых ископаемые), более 400 ископаемых и 350 современных родов.

Возраст. Палеоцен — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды (в Австралию проникли в неогене).

Особенности строения (рис. 39, 3–К). Лицевой отдел черепа узкий, как правило, короче мозгового. Слуховые барабаны вздутые. Нижняя челюсть высокая, угловой и венечный отростки развиты в различной степени в зависимости от строения челюстной мускулатуры. Правая и левая половины нижней челюсти соединены между собой подвижно (особая мышца может сближать их и отводить вершины нижних резцов в стороны). Уже у ранних форм (*Paramys*) зубная система преобразованная: 1/1, 0/0, 2/1, 3/3. Резцы очень крупные, долотовидные, имеют открытый корень и постоянно растут. Прочная (двухслойная) эмаль покрывает только их переднюю поверхность, задняя и боковая поверхности покрыты более мягким цементом (разница в твердости этих поверхностей создает эффект самозаточки резцов при грызении). Резцы отделены от щечных зубов широкой диастемой. Премоляры, если имеются, то обычно моляризованы. Число моляров варьирует от 3 до 1. У примитивных форм щечные зубы с низкой коронкой и бугорчатые; у продвинутых — с высокой коронкой (иногда постоянно растущие) и с гребнистой жевательной поверхностью. Грызунам свойствен особый тип движения челюстей — движение в продольном направлении. При этом грызение и пережевывание происходят одновременно: грызение — при выдвижении нижней челюсти вперед, пережевывание — при заднем положении нижней челюсти. Конечности разной длины и пропорций, у большинства форм пятипалые, редко — четырехпалые или трехпалые.

Отряд Lagomorpha. Зайцеобразные

Общая характеристика. Сравнительно малочисленные, но почти повсеместно распространенные животные. Растительноядные формы, без ясно выраженной специализации к кормам. Наземные животные, часто обитающие в норах (пищухи, кролики). Длина тела от 12 до 75 см.

Состав. Два подотряда — Eolagomorpha (Эолагоморфы) и Neolagomorpha (Неолагоморфы); 10 семейств (8 из них ископаемые), около 60 ископаемых и 12 современных родов.

Возраст. Палеоцен (?). Эоцен — современность.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 39, Л, М). По форме черепа и общему строению зубной системы схожи с грызунами (зубная формула: $2/1$, $0/0$, $3/2$, $3-2/3-2$). Основное отличие — присутствие в верхней челюсти позади передней пары крупных резцов второй пары более мелких. Как у грызунов, эмаль расположена только на передней поверхности резцов, но, в отличие от них, она обычно однослойная (у пищух многослойная). Резцы (так же как и высококоронковые щечные зубы поздних форм) обладают способностью к постоянному росту. Премоляры моляризованы. Жевательная поверхность верхних зубов имеет форму поперечно вытянутого треугольника. Паракон и метакон занимают на ней латеральное положение, протокон — срединную часть, передний и задний цингулумы, развитые в виде невысоких столбиков, — лингвальную область зуба. Жевательная поверхность нижних зубов (кроме переднего премоляра) состоит из поперечно вытянутых овальных или ромбовидных петель, разделенных глубокими входящими складками. У древних форм таких петель три, у более поздних — две. Жевательная поверхность верхних зубов скошена внутрь, нижних — наружу. Пережевывание пищи осуществляется в результате поперечного движения нижней челюсти и происходит попеременно, то на левой, то на правой ее стороне. Посткраниальный скелет облегченный. Хвост короткий, конечности длинные. Лучевая и локтевая кости соединены неподвижно, большая и малая берцовые — сросшиеся. Кисть пятипалая, стопа четырехпалая.

Надотряд Ungulata. Копытные

Состав (табл. 7). Семь обособленных отрядов — Condylarthra (Кондилартры), Artiodactyla (Парнопалые), Mesonychya (Ме-

Таблица 7. Филогения копытных

Геологический возраст								Таксон
Mz		Kz						
K		P			N		Q	
1	2	1	2	3	1	2		
		Condylarthra						
		Artiodactyla						
		Mesonychia						
		Cetacea						
		Tubulidentata						
		Perissodactyla						
		Arctostylopida						
		Litopterna						
		Notoungulata						
		Astrapotheria						
		Xenungulata						
		Pyrotheria						
		Hyracoidea						
		Embrithopoda						
		Proboscidea						
		Desmostylia						
		Sirenia						

зониции), Cetacea (Китообразные), Tubulidentata (Трубчатозубые), Perissodactyla (Непарнопалые), Arctostylopida (Арктостилопиды) и два грандотряда — Meridiungulata (Меридиунгуляты) и Paenungulata (Пенунгуляты), включающих четыре и пять отрядов соответственно. Кондилартры представляют собой сборный таксон, объединяющий наиболее примитивных копытных. По-видимому, в его составе находятся вероятные предки большинства остальных отрядов.

Существует идея разделения всех копытных на две таксономические группы (сестринские линии) — Mesaxonia (Мезак-

сонии) Paraxonia (Параксонии). Мезаксонии включают большинство кондилартр, непарнопалых и пенунгулят и характеризуются преимущественным развитием на конечностях среднего (третьего) пальца. Параксонии включают парнопалых, мезонихий, китообразных и др. и характеризуются преимущественным развитием двух (третьего и четвертого) пальцев.

Возраст. Поздний мел — современность.

Особенности строения. Строение копытных связано с двумя основными тенденциями их эволюции: 1 — переход к питанию растительностью, 2 — увеличение скорости локомоции. С первым связано преобразование зубной системы и черепа (подробнее см. особенности строения Epitheria), со вторым — скелета конечностей и их поясов (редукция ключицы, консолидация костей предплечья и голени, удлинение костей пясти и плюсны, уменьшение числа пальцев, формирование копытовидных фаланг, переход от стопохождения к пальцехождению или копытохождению). Лишь некоторые уклоняющиеся группы копытных (Mesonychia, Cetacea, Tubulidentata, Desmostylia и Sirenia) приобретают иные морфологические черты.

Отряд Condylarthra. Кондилартры («Древние копытные»)

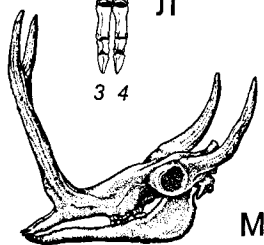
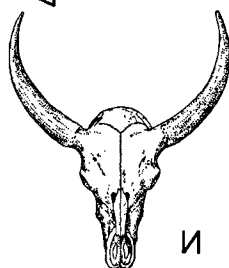
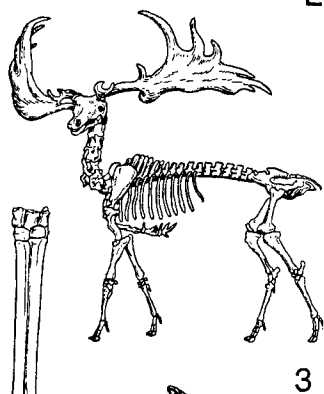
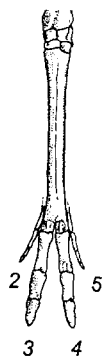
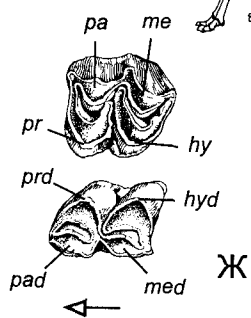
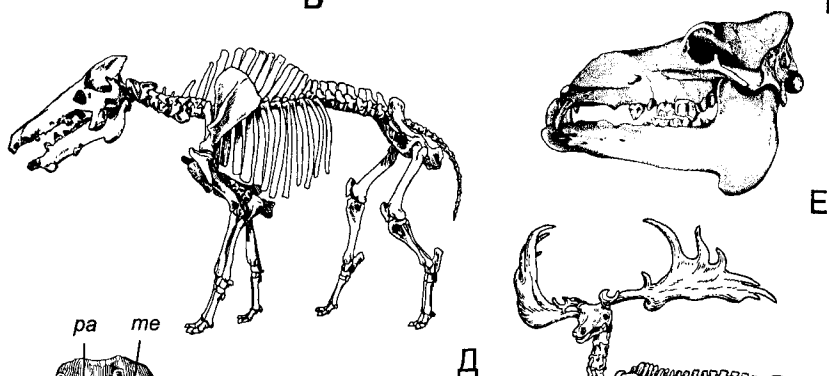
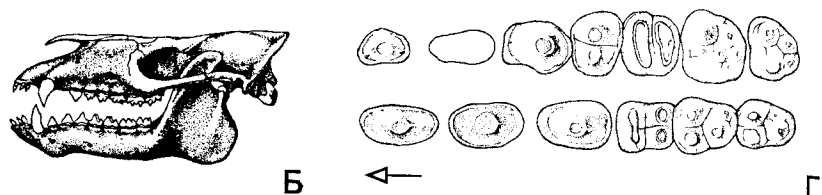
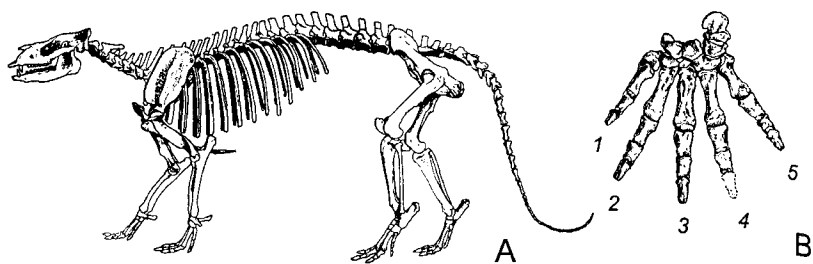
Общая характеристика. Разнообразные примитивные копытные, обычно с относительно короткими конечностями и длинным хвостом. Всеядные животные со значительной долей в пищевом рационе растительных кормов. Длина тела от 15 см до 2 м.

Состав. Девять семейств, более 100 родов.

Возраст. Поздний мел — миоцен.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 40, А–В). Мозговая полость черепа маленькая, полушария мозга почти лишены извилин. Лицевой отдел приблизительно равен длине мозгового. Заглазничной дуги нет. Слуховые барабаны не окостеневали. Нижняя челюсть с высоким венечным отростком, но часто без выступающего углового (*Phenacodus*). Зубная формула полная (3/3, 1/1, 4/4, 3/3). Резцы небольшие, клыки умеренно длинные, щечные зубы с низкими коронками и тупыми буграми. Премоляры немольаризованные или слабо мольаризованные. Мольары прямоугольные, бугорчатые: верхние — с развитым гипокондом, нижние — с развитым гипоконидом и с широким талонидом, почти равным по высоте тригониду. Ключицы отсутствуют. Конечности



пятипалые, стопоходящие. Фаланговая формула — 2:3:3:3:3. Пальцы широко расставлены, не противопоставляются. Концевые фаланги когтеобразные или полукопытообразные, с короткой продольной щелью на дистальном конце (это усиливало крепление рогового когтя к фаланге).

Отряд Artiodactyla. Парнопалые

Общая характеристика. Очень многочисленные и разнообразные копытные. Всеядные или растительноядные животные. Наземные, иногда полуводные формы. В большинстве своем адаптированы к быстрому бегу. Длина тела от 0,3 до 5 м, высота в холке до 3,5 м.

Состав. Три подотряда — Suina (Свиньеобразные), Ruminantia (Жвачные) и Tylopoda (Мозолоногие); 27 семейств (из них 17 ископаемых), более 500 ископаемых и 70 современных родов. Мозолоногие нередко выделяются в самостоятельный отряд Tylopoda.

Возраст. Эоцен — современность.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 40, Г–Н). Мозговая полость крупная (головной мозг продвинутый, с маленькими обонятель-

Рис. 40. Кондилартры (А–В) и парнопалые: свиньеобразные (Г–Е), жвачные (Ж–К) и мозолоногие (Л–Н).

А, Б — *Phenacodus* (эоцен): А — скелет; Б — череп, вид сбоку. В — *Ectoconus* (палеоцен), кисть. Г — *Paraentelodon* (олигоцен), верхние и нижние премоляры и моляры, вид жевательной поверхности. Д — *Archaeotherium* (олигоцен), скелет. Е — *Hippopotamus* (голоцен), череп, вид сбоку. Ж, З — *Megaloceros* (плейстоцен): Ж — верхний и нижний моляры, вид жевательной поверхности; З — скелет. И — *Leptobos* (плейстоцен), череп, вид спереди. К — *Blastomeryx* (плиоцен), кисть. Л — *Poebrotherium* (олигоцен), кисть. М — *Syntheroceras* (плиоцен), череп, вид сбоку. Н — *Alticamelus* (неоген), реконструкция (А — Osborn, 1908; Б, М — Ромер, 1939; В — Matthew, 1937; Г — Lucas, Emry, 1999; Д — Scott, 1940; Е — Stuenes, 1989; Ж — Година и др., 1962; З, Л — Zittel, 1925; И — Merla, 1949; К — Scott, 1910; Н — Орлов, 1989).

ными долями и большими, покрытыми извилинами, полушариями). Слуховые барабаны имеются. Заглазничная дуга в продвинутом состоянии развита. Зубная формула от полной до сокращенной (резцы и клыки могут отсутствовать, число премоляров может быть сокращено до одного или двух). Премоляры в разной степени моляризованы. Моляры четырехбугорчатые (наряду с основными буграми тригона и григонида развиты гипокон и гипоконид), с квадратной жевательной поверхностью, с низкой или высокой коронкой. У примитивных представителей бугры в виде низких и тупых конусов (такие зубы называются бунодонтными), у продвинутых — бугры имеют полулунную форму (селенодонтные зубы). Конечности четырехпалые или двупалые, пальцеходящие или копытоходящие. Самые крупные пальцы — третий и четвертый.

Разнообразие. Свиньеобразные — примитивные парнопалые с относительно короткими, обычно четырехпалыми конечностями. Чаще всего всеядные формы, с большой долей в пищевом рационе животных кормов. Резцы сохраняются; клыки большие, иногда чрезвычайно большие и постоянно растущие; моляры бунодонтные, с низкими коронками. Некоторые формы, например бегемотовые (сем. Hippopotamidae), характеризуются полуводным образом жизни.

Жвачные — разнообразные специализированные парнопалые, в большинстве своем приспособленные к питанию жесткими травами. Зубы селенодонтные, обычно высококоронковые. Конечности длинные, копытоходящие, четырехпалые, но с редуцированными пястными и плюсневыми костями боковых пальцев, или двупалые. Для многих форм характерны рога на голове. У представителей семейства оленевых (Cervidae) рога костные и ежегодно сменяющиеся, иногда они достигают гигантских размеров (*Megaloceros*). У жирафовых (сем. Giraffidae) и полорогих (сем. Bovidae) рога постоянные, кожно-роговые, расположены на костных выростах черепа.

Мозолоногие — специализированные парнопалые, ныне живущие в суровых условиях гор и пустынь. Верхние резцы (хотя бы одна пара) сохраняются. Клыки большие, особенно у самцов. Моляры селенодонтные, низкокоронковые или высококоронковые. Шея длинная. Конечности высокие (передние обычно длиннее задних), двупалые, пальцеходящие (у современных верблюдов опора осуществляется на мозолистую подушку). Некоторые древние мозолоногие имели исключительно длинную шею и внешне напоминали жирафов. Их высота достигала 4,6 м.

Все подотряды известны с эоцена до наших дней.

Отряд Mesonychia. Мезонихии

Общая характеристика. Архаичные хищники, пропорциями тела напоминавшие волков или медведей, но размерами часто значительно их превышавшие. Длина черепа от 20 до 86 см, длина тела самой крупной формы (*Andrewsarchus*) 3,8 м.

Состав. Одно семейство, около 25 родов.

Возраст. Палеоцен — олигоцен.

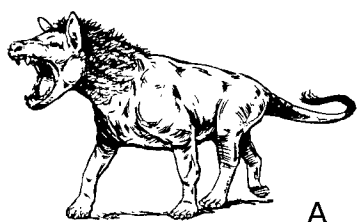
Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 41, А-Д). Полость головного мозга маленькая. Височное отверстие широкое, сагиттальный гребень высокий (показатели усиления височной мышцы). Зубная формула полная или почти полная (третий верхний моляр может отсутствовать). Резцы плотно сближены, лежат почти поперек длинной оси черепа. Клыки очень крупные. Верхние моляры треугольные, трехбугорчатые; нижние — сильно сжаты с боков, в виде пластин, по форме напоминают премоляры. Режущее действие осуществлялось при скольжении латеральной поверхности нижних моляров по медиальной поверхности букальных бугров верхних, т. е. латеральнее протокона. Все моляры одного ряда приблизительно равны по величине (характерных для продвинутых хищников специализированных хищнических зубов нет). У большинства форм бугры на зубах тупые, что указывает на всеядность или падалеядность. Конечности пятипалые или четырехпалые (первый палец может отсутствовать). Третий и четвертый пальцы длиннее остальных. Концевые фаланги копытообразные, расщепленные продольной щелью.

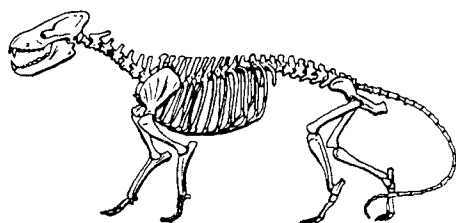
Замечание. Мезонихии являются прямыми наземными предками китообразных, поэтому эти две группы нередко объединяют в один таксон.

Отряд Cetacea. Китообразные

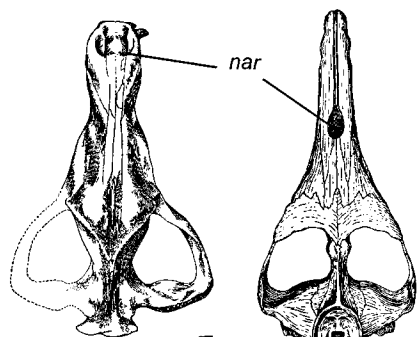
Общая характеристика. Специализированные постоянноводные млекопитающие, преимущественно морские животные. Тело обтекаемое, передние конечности ластообразные, основной локомоторный орган — горизонтально расположенный хвостовой плавник. Волосяной покров утрачен, термоизоляцию осуществляет толстый слой подкожного жира. Хищные или планктоноядные формы. Длина тела (включая хвост) от 1,1 до 33 м.



A



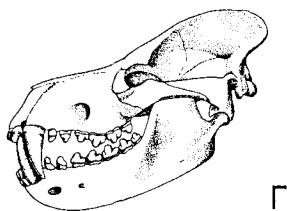
Б



Д



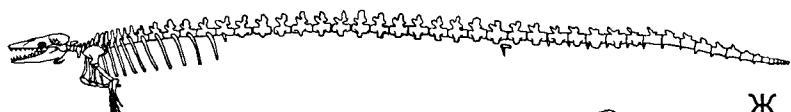
В



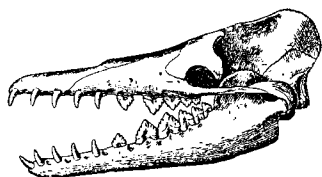
Г



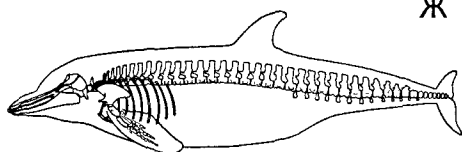
Е



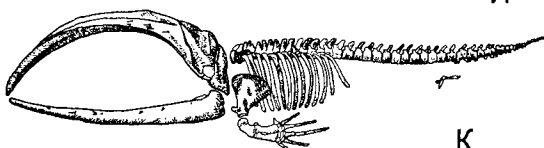
Ж



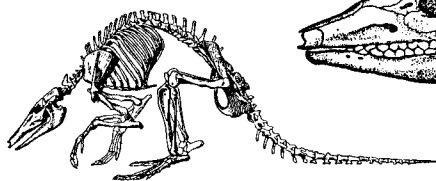
З



И



К



Л



М



Н

Состав. Три подотряда — Archaeoceti (Археоцеты, или Древние киты), Odontoceti (Зубатые киты) и Mysticeti (Усатые киты); около 180 ископаемых и 38 современных родов. Древние киты дали начало остальным подотрядам китообразных.

Возраст. Эоцен — современность.

Распространение. Все океаны и побережья всех материков.

Особенности строения (рис. 41, Е–К). Череп широкий в мозговой части и узкий — в лицевой. Предчелюстные и верхнечелюстные кости сильно вытянуты и образуют роstrum. Мозговая полость обширная. Барабанная кость сращена с каменистой, но этот костный комплекс лежит отдельно от мозговой коробки. Ноздри расположены на верхней стороне черепа на уровне глазниц, носовые ходы короткие, почти вертикальные. Вторичное костное нёбо, в отличие от остальных млекопитающих, включает крыловидные кости, вследствие чего хоаны смещены далеко назад. Нижняя челюсть обычно длинная; венечный и угловой отростки низкие или отсутствуют (связано с утратой функции жевания). Зубы упрощенные или их вовсе нет. Осевого скелет массивный. Шейные позвонки короткие, нередко сращены в единый блок. Крестец у большинства форм отсутствует. Хвостовой отдел позвоночника длинный. Хвостовые позвонки отличаются наличием нижних дуг, аналогичных гемальным дугам примитивных амниот. Ключицы нет, лопатка очень широкая

Рис. 41. Мезонихии (А–Д), китообразные (Е–К) и трубчатозубые (Л–Н).

А–В — *Mesonyx* (эоцен): А — реконструкция; Б — скелет; В — верхние клык и заклыковые зубы, вид жевательной поверхности. Г — *Harpagolestes* (эоцен), череп, вид сбоку. Д — *Andrewsarchus* (эоцен), череп, вид сверху. Е — примитивный археоцет *Protocetus* (эоцен), череп, вид сверху. Ж, З — *Basilosaurus* (эоцен): Ж — скелет; З — череп, вид сбоку. И — дельфин *Kentriodon* (миоцен), скелет. К — гренландский кит *Balaena* (совр.), скелет. Л–Н — трубкозуб *Orycteropus* (миоцен — совр.): Л — скелет; М — череп, вид сбоку; Н — внешний вид (А, Б — Archibald, 1998; В — Matthew, 1909; Г — Szalay, 1969; Д — Osborn, 1924; Е, К — Weber, 1928; Ж — Kellogg, 1936; З — Stromer, 1908; Л — Colbert, 1941; М — Помер, 1939; Н — Гиляров, 1989).

(служит местом крепления мышц — сгибателей и разгибателей плечевого сустава). Передние конечности 4–5-палые. Кости плеча и предплечья короткие, у большинства форм без подвижности в локтевом суставе. Пальцы длинные, часто за счет полифалангии (до 14 фаланг во втором и третьем пальце). Задние конечности редуцированы: иногда сохраняются рудименты бедренной и берцовой костей, но чаще есть только пластинка таза.

Разнообразие. Археоцеты — примитивные эоценовые киты, вероятно, выходившие на сушу в период размножения (передние конечности подвижны в локтевом суставе). Зубная система сохраняет дифференциацию: резцы, клыки и передние премолары конические, ширококорасставленные; остальные зубы имеют пильчатую форму, лежат в челюсти плотно; на верхних молярах имеется зачаточный протокон. Поздние археоцеты (*Basilosaurus*) достигали в длину 21 м.

Зубатые и усатые киты известны с олигоцена. У первых зубы почти всегда присутствуют, они однокоренные, обычно одновершинные конические, их число иногда сильно увеличено (у некоторых дельфинов имеется до 65 зубов в каждой половине челюсти). У вторых зубы отсутствуют и функционально заменены цедильным аппаратом из свисающих с нёба роговых пластин. Эти «усы» служат для отцеживания мелких планктонных организмов, которыми киты питаются.

Отряд Tubulidentata. Трубочатозубые

Общая характеристика. Насекомоядные животные, формой тела и образом жизни напоминающие муравьедов и панголинов. Современные виды роют норы, разрывают термитники. Длина тела 0,5–1,5 м.

Состав. Одно семейство; 4 ископаемых и 1 современный род.

Возраст. Неоген — современность.

Распространение. Европа, Азия и Африка.

Особенности строения (рис. 41, Л–Н). Мозговая полость маленькая. Лицевой отдел трубкообразно вытянут (вместилище червеобразного языка). Скуловые дуги тонкие. Нижняя челюсть низкая, но с большим венечным отростком. Резцов нет, клыки сохраняются только у древних форм, число щечных зубов варьирует от 5 до 7. Зубы с высокой коронкой, без корней и единой пульпарной полости (постоянно растущие), не имеют эмали и покрыты цементом. Они состоят из многочисленных шестигранных дентиновых призм, пронизанных по центру пуль-

парными каналами (трубчатый дентин). Жевательная поверхность гладкая, овальная или в форме восьмерки. Ключицы характеризуются большими размерами, что связано с копательной функцией передних конечностей. Конечности полустопоходящие, относительно короткие. Кисть четырехпалая, стопа пятипалая. Концевые фаланги крупные, когтевидные.

Отряд Perissodactyla. Непарнопалые

Общая характеристика. Разнообразные растительноядные копытные. Древнейшие представители — небольшие легкие животные с довольно длинными конечностями. Большинство поздних форм характеризуется крупными, иногда гигантскими размерами. Длина тела от 0,5 до 7 м, высота в холке от 0,3 до 5,5 м.

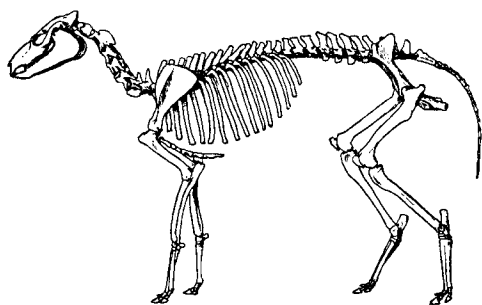
Состав. Три подотряда — Hippomorpha (Гиппоморфы), Anselopoda (Анцилоподы) и Ceratomorpha (Цератоморфы); 14 семейств (из них 11 ископаемые), более 220 ископаемых и 6 современных родов.

Возраст. Палеоцен (?). Эоцен — современность.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

Особенности строения (рис. 42; 43, А–Е). Череп с удлинённым лицевым отделом. Размеры мозговой коробки прогрессивно возрастают. Зубная формула исходно полная. Число резцов варьирует от 3 до 0. Клыки обычно небольшие, иногда отсутствуют. Перед щечными зубами короткая диастема. Премоляры, кроме первого, моляризованы. Моляры от бунодонтных (с четырьмя главными буграми, включающими гипокон и гипоконид), низkokоронковых (*Hyracotherium*) до гребнистых (лофодонтных), высококоронковых. Формирование лофов (и лофидов) происходит за счет соединения основных бугров продольными и поперечными гребнями. Развитые лофодонтные зубы имеют: нижние — два поперечных гребня (металофид и гиполофид), у продвинутых родов приобретающие Г-образную или V-образную форму; верхние — два поперечных (протолоф и металоф) и один продольный гребень (эктолоф), соединяющий наружные концы поперечных в виде буквы «П». Передние конечности трех- или четырехпалые, задние — трехпалые (у лошади все однопалые). Наиболее развит третий палец. Концевые фаланги почти всегда копытообразные. Большинство видов копытоходящие.

Разнообразие. Гиппоморфы включают три-четыре семейства, главными из которых являются лошадиные (Equidae) и бронто-



Б

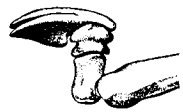
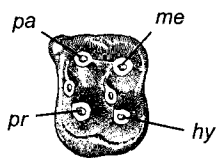


В

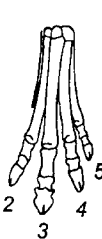
А



Г



И



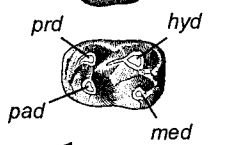
Д



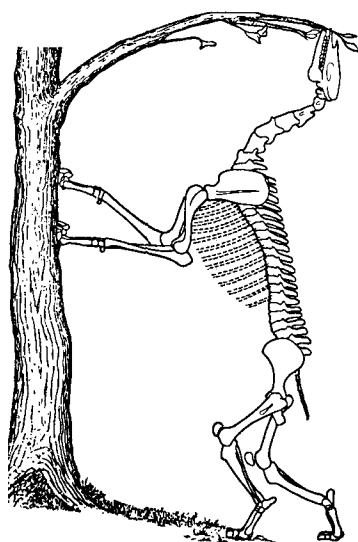
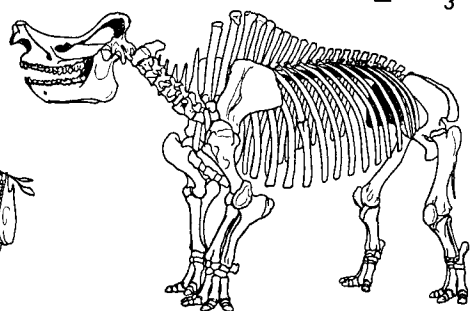
Е



Ж



З



М



Н



О



П

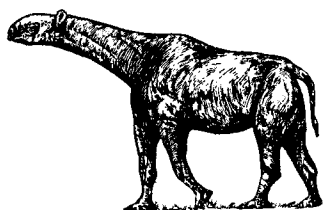
К

териевые (*Brontotheriidae*). Обе группы появились в эоцене, но из них только один род лошадей (*Equus*) доживает до нашего времени. Для лошадиных характерно удлинение конечностей и сокращение числа пальцев до одного, формирование очень высоких лофодонтных зубов, со сложно устроенными петлями эмали, разделенными прослойками цемента. Указанные преобразования связаны с двумя основными тенденциями в эволюции лошадей — приспособлением к быстрому бегу и питанию жесткими травами. Бронтотериевые — тяжеловесные животные, достигавшие размеров современного носорога или даже слона (*Brontops*, *Brontotherium*). Верхние зубы буно-лофодонтные (с W-образным эктолофом и свободными протоконом и гипоконом), нижние — лофодонтные (с W-образно соединенными металофидом и гиполофидом). Конечности примитивные, с широкой и короткой кистью и стопой. Характерная черта черепа — парные костные выросты на носовых или лобных костях.

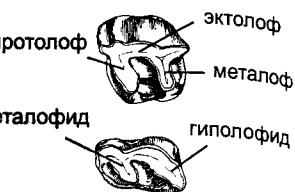
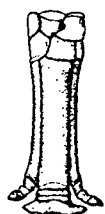
Анцилоподы представлены только одним семейством халикотериевых (*Chalicotheriidae*), существовавшим с эоцена по

Рис. 42. Непарнопалые: лошадиные (А-З), халикотериевые (И, К), бронтотериевые (Л-Н) и тапирообразные (О, П).

А — *Meshippus* (олигоцен), скелет. Б — *Palaeotherium* (эоцен), верхний моляр и череп, вид сбоку. В — *Hipparion* (плиоцен), верхний моляр и череп, вид сбоку. Г — *Onohippidium* (плейстоцен), верхние премоляры и моляры, вид жевательной поверхности. Д, З — *Hyracotherium* (эоцен): Д — кисть; З — верхний и нижний моляры, вид жевательной поверхности. Е — *Miohippus* (миоцен), кисть. Ж — *Pliohippus* (плиоцен), кисть. И, К — *Phyllotillon* (олигоцен): И — палец с когтевой фалангой, К — скелет. Л — *Brontops* (олигоцен), скелет. М — *Brontotherium* (олигоцен), реконструкция головы. Н — *Palaeosyops* (эоцен), верхний моляр, вид жевательной поверхности. О — *Eoletes* (эоцен), череп, вид сбоку. П — *Tapirus* (совр.), верхний моляр, вид жевательной поверхности (А — Scott, 1941; Б, В, И — Решетов, 1986; Г — MacFadden, 1997; Д, Е, Ж — Osborn, 1918; З, Н, П — Osborn, 1910; К — Борияк, 1947; Л — Osborn, 1929; М — Быстров, 1957; О — Lucas et al., 1997).

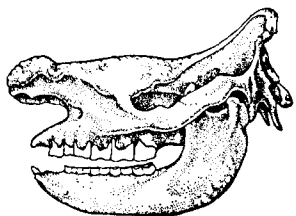


А



Б

В



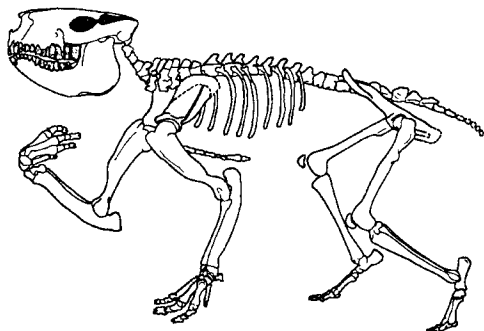
Г



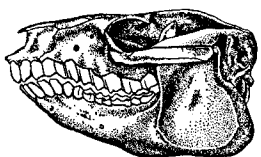
Д



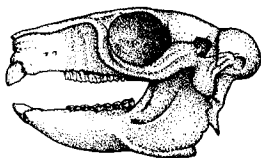
Е



Ж



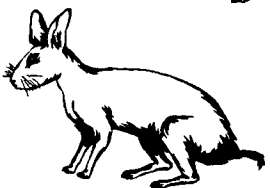
З



И



Н



К



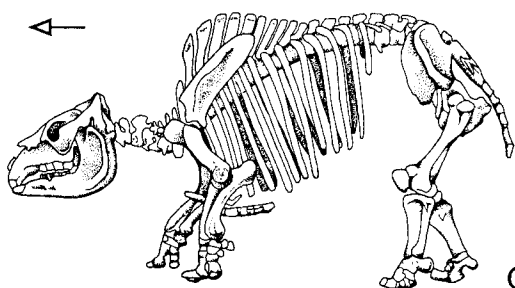
Л



М



О



П

плейстоцен. Это очень своеобразные животные с относительно длинной шеей и когтистыми передними конечностями, почти вдвое превышающими по длине задние. Предполагают, что передвигались они полудвуногой походкой (как гориллы) и использовали передние лапы для пригибания ветвей деревьев, листьями которых питались.

Цератоморфы включают около десяти семейств тапирообразных (Tapiroidea) и носорогообразных (Rhinocerotoidae). Почти все они появляются в эоцене, но только представители двух семейств (тапировые и настоящие носороги) дожили до современности. Тапирообразные — однородная группа относительно некрупных животных, обитателей заболоченных лесов. Зубная система лофодонтная, но слабо преобразованная. Череп характеризуется короткими носовыми костями, что связано с развитием небольшого хобота. Носорогообразные — более многочисленная и разнообразная группа цератоморфов с продвинутой зубной системой. Число резцов сокращено, иногда они отсутствуют; почти у всех нет клыков и передних премоляров; моляры высококоронковые, с усложненной дополнительными складками

Рис. 43. Носорогообразные непарнопалые (А–Е) и нотунгуляты: токсодонты (Ж, М–П) и типотероиды (З–Л).

А — гигантский носорог *Indricotherium* (олигоцен), реконструкция. Б — *Baluchitherium* (миоцен), кисть. В — *Aminodon* (эоцен), верхний и нижний моляры, вид жевательной поверхности. Г — двурогий носорог *Diceros* (плиоцен), череп, вид сбоку. Д — *Aphelops* (миоцен), кисть. Е — шерстистый носорог *Coelodonta* (плейстоцен), реконструкция. Ж — *Eurygenium* (олигоцен), скелет. З — *Protypotherium* (плиоцен), череп, вид сбоку. И — *Paedotherium* (миоцен), череп, вид сбоку. К — *Prosotherium* (олигоцен), реконструкция. Л — *Miocochilius* (миоцен), стопа. М — *Scarrittia* (олигоцен), стопа. Н — *Pleurostylodon* (олигоцен), верхний и нижний моляры, вид жевательной поверхности. О — *Toxodon* (плейстоцен), скелет. П — *Homalodotherium* (миоцен), реконструкция (А — Рождественский, 1969; Б, Г, З, Н — Ромер, 1939; В — Osborn, 1936; Д — Osborn, 1910; Е — Серебрянный, 1980; Ж — Shockey, 1997; И — Serdeno, Bond, 1998; К–М, П — Симпсон, 1983; О — Lydekker, 1894).

поперечных гребней жевательной поверхностью. Большинство древних носорогов рогов не имело. Наиболее крупные из них относятся к семейству гигантских носорогов (*Indricotheriidae*), известному из олигоцена и миоцена Азии (*Indricotherium*, *Baluchitherium*). Полагают, что необычайно длинные конечности и шея позволяли этим животным питаться листьями высоких деревьев. Большинство настоящих носорогов (сем. *Rhinocerotidae*) отличается наличием одного или двух рогов эпидермального происхождения (без костных стержней), расположенных на носовых и лобных костях черепа.

Грандотряд Meridiungulata. «Южноамериканские копытные»

Состав. Пять отрядов — *Notoungulata*, (Нотоунгуляты), *Astrapotheria* (Астрапотерии), *Litopterna* (Литоптерны), *Xenungulata* (Ксенунгуляры) и *Pyrotheria* (Пиротерии).

Отряд Notoungulata. Нотоунгуляты

Общая характеристика. Разнообразные южноамериканские копытные, по внешнему облику и образу жизни напоминающие кроликов, овец или носорогов. Многие специализированы к жестким растительным кормам. Длина тела от 0,3 до 2 м.

Состав. Три подотряда — *Notoprongonia* (Нотопронгонии), *Toxodonta* (Токсодонты) и *Typotheroidia* (Типотероиды); более 110 родов.

Возраст. Палеоцен — плейстоцен.

Распространение. Южная Америка.

Особенности строения (рис. 43, Ж-П). Лицевой отдел черепа равен длине мозгового или короче его. Скуловые дуги массивные и высокие. Барабанные пузыри вздутые, их полость связана с полостью дополнительных надбарабанных пузырей. У древних форм (*Eurygenium*, *Protypotherium*) зубная система полная, у более поздних — редуцирована до грызуноподобной: 1/2, 0/0, 2/1, 3/3 (*Paedotherium*, *Typotherium*). Одна-две пары резцов сверху и снизу увеличены, иногда даже схожи с резцами грызунов. Верхние моляры с тремя треугольно расположенными гребнями (прото-, мета- и эктолоф), нижние — с двумя гребнями (мета- и гиполофид) дуговидной формы. Щечные зубы у поздних родов высококоронковые, иногда с цементом и постоянно растущие. Конечности несут от пяти до двух пальцев, для большинства форм характерно пальцехождение. Эволюция конечностей

шла в двух направлениях: у носорогоподобных токсодонтов преимущественное развитие получил третий палец (сходство с непарнопальными), у грызуноподобных типотероидов — третий и четвертый (сходство с парнопальными).

Отряд *Astrapotheria*. Астратотерии

Общая характеристика. Примитивные копытные, внешне напоминающие тапиров. Вероятно, обитатели болотистых мест, питавшиеся водной или околотоводной растительностью. Длина тела от 1,5 до 3 м.

Состав. Два семейства, немногим более 10 родов.

Возраст. Палеоцен — миоцен.

Распространение. Южная Америка.

Особенности строения (рис. 44, А–В). Лицевой отдел вдвое короче мозгового. Лоб куполообразный вследствие развития воздушных полостей. Носовые кости короткие, ноздри смещены на верхнюю сторону черепа (вероятно, имелся короткий хобот). Нижняя челюсть низкая, сильно выступающая вперед. У поздних специализированных форм верхних резцов нет, нижние — крупные двухлопастные, клыки в виде относительно небольших, но постоянно растущих бивней, щечные зубы с низкой коронкой. Число премоляров сокращено до двух в верхней и одного в нижней челюсти. Моляры отличаются очень крупными размерами, лофодонтные, по общему строению похожие на зубы носорогов. Конечности массивные, пятипалые, стопоходящие. Концевые фаланги копытовидные.

Отряд *Litopterna*. Литоптерны

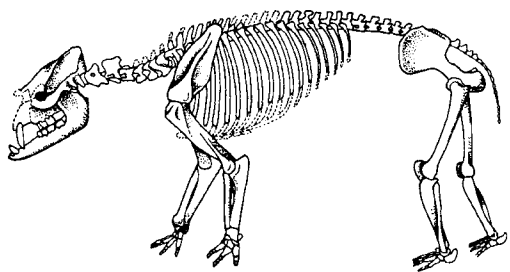
Общая характеристика. Примитивные копытные, по внешнему виду напоминающие лошадей или верблюдов. Судя по зубам, питались мягкой растительностью (листьями). Размеры от небольших до средних, максимальная высота в холке 1,5 м.

Состав. Четыре семейства, более 40 родов.

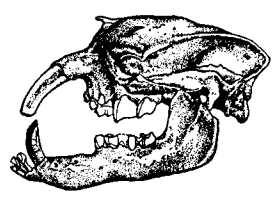
Возраст. Палеоцен — плейстоцен.

Распространение. Южная Америка.

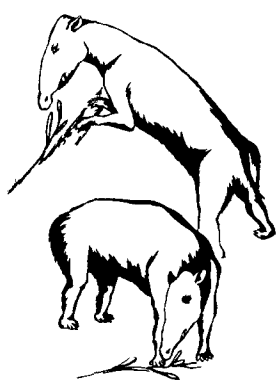
Особенности строения (рис. 44, Г–З). Лицевой отдел черепа различной длины. Заглазничная дуга обычно хорошо развита. У некоторых представителей (сем. *Masraucheniidae*) ноздри смещены на дорсальную поверхность черепа, что предполагает наличие хобота. Зубная система полная, с непрерывным рядом зубов, или сокращенная — до 1/2, 0/1, 4/4, 3/3, с диастемой.



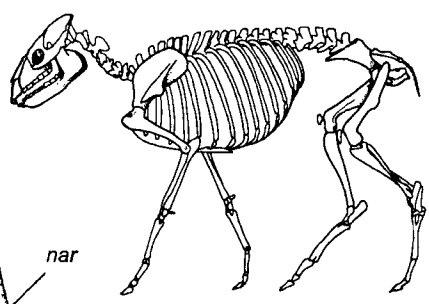
A



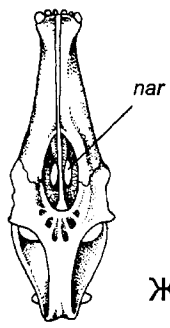
Б



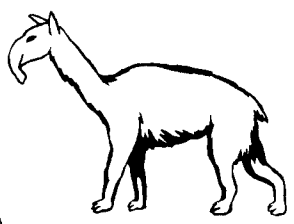
В



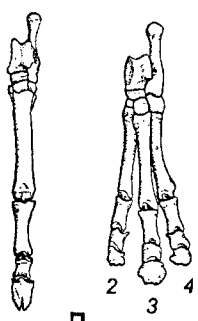
Г



Ж₁



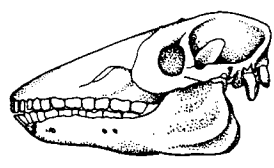
З



3

Д

Е



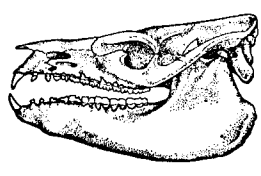
Ж₂



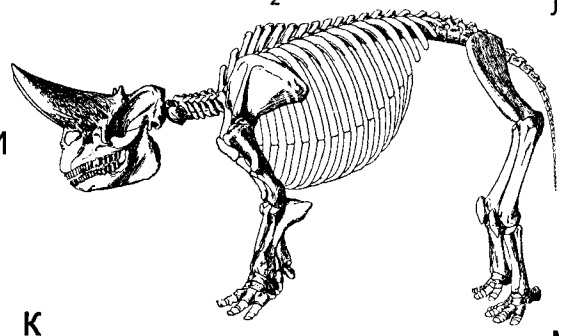
Л



И



К



М

В последнем случае резцы в верхней и нижней челюсти увеличены, иногда обладают постоянным ростом. Щечные зубы квадратные, низкоронковые. Верхние моляры с полулунными параконном и метаконом, соединенными в форме W, и с 3–4 свободными лингвальными буграми. Нижние моляры только с двумя W-образно соединенными полулунными металофидом и гиполофидом. Конечности длинные, пальце- или копытоходящие. У верблюдоподобных форм (*Macrauchenia*) они трехпалые, но у продвинутых лошадеподобных родов (*Thoatherium*) палец только один.

Грандотряд Paenungulata. «Африканские копытные»

Состав. Пять отрядов — Нугасоидеа (Даманы), Proboscidea (Хоботные), Embrithopoda (Эмбритоподы), Desmostylia (Десмостилии) и Sirenia (Сиреновые).

Отряд Нугасоидеа. Даманы

Общая характеристика. Примитивные копытные, по внешнему виду напоминающие кроликов. Растительноядные или всеядные животные, древесные или обитатели скал. Длина тела 30–60 см.

Состав. Два семейства, около 15 ископаемых и 3 современных рода.

Рис. 44. Аstrapотерии (А–В), литоптерны (Г–З), даманы (И, К) и эмбритоподы (Л, М).

А–В — *Astrapotherium* (олигоцен): А — скелет; Б — череп, вид сбоку; В — реконструкция. Г — *Diadiaphorus* (миоцен), скелет. Д — *Thoatherium* (миоцен), стопа. Е–З — *Macrauchenia* (плейстоцен): Е — стопа; Ж₁ — череп, вид сверху; Ж₂ — череп, вид сбоку; З — реконструкция. И — *Dendrohyrax* (совр.), внешний вид. К — *Megalohyrax* (олигоцен), череп, вид сбоку. Л, М — *Arsinotherium* (олигоцен): Л — верхние щечные зубы, вид жевательной поверхности; М — скелет (А — Scott, 1937; Б, К — Ромер, 1939; В, З — Симпсон, 1983; Д, Е — Scott, 1910; Ж — Romer, 1951; И — Гиляров, 1989; Л — Zittel, 1925; М — Andrews, 1906).

Возраст. Эоцен — современность.

Распространение. Европа, Азия и Африка.

Особенности строения (рис. 44, И, К). Череп узкий, по форме напоминает кроличий. Скуловые дуги высокие, иногда развита заглазничная перегородка. Первый верхний и первый и второй нижние резцы увеличены, остальные резцы, как и клыки, маленькие или отсутствуют. У продвинутых форм верхние резцы постоянно растут, их лингвальная сторона не имеет эмали. Щечные зубы — от низкосторонних до высокосторонних. Моляры бунодонтные, селендонтные или лофодонтные, сходные либо с зубами свиней, либо с зубами различных непарнопалых. Туловищный отдел позвоночника несколько удлинен, включает до 23 грудных и до 9 поясничных позвонков. Конечности стопоходящие, передние — четырехпалые, задние — трехпалые. Средний (третий) палец наиболее длинный. Концевые фаланги обычно широкие, когтевидные или ногтевидные.

Отряд Embrithopoda. Эмбритоподы

Общая характеристика. Прimitивные растительноядные копытные, со слоноподобным телом и рогатой головой. Длина тела 3–4 м.

Состав. Одно семейство, 3 рода.

Возраст. Эоцен — олигоцен.

Распространение. Восточная Европа, Западная Азия и Северная Африка.

Особенности строения (рис. 44, Л, М). Череп широкий и короткий, несет пару очень больших костных выростов на носовых костях и пару маленьких рогов на лобных (*Arsinotherium*). Зубная система полная. Клыки резцеподобные, все зубы образуют непрерывный почти однородный ряд. Моляры высокосторонние, верхние зубы с двумя поперечными гребнями, соединенными с внутренней стороны продольным гребнем, нижние — с двумя V-образными гребнями (один на тригониде, другой на талониде). Посткраниальный скелет массивный. Конечности пятипалые, стопоходящие.

Отряд Proboscidea. Хоботные

Общая характеристика. Тяжеловесные копытные, с большой головой, коротким туловищем и столбообразными конечностями. Практически у всех форм, за исключением самых ранних, есть хобот. Продвинутые представители приспособлены к питанию

жесткими растительными кормами. Высота в холке от 0,6 до 4 м, длина тела до 5 м.

Состав. Пять подотрядов — *Moeritherioidea* (Меритериоиды), *Elephantoidea* (Настоящие слоны), *Mammutoidea* (Мастодонты), *Deinotherioidea* (Динотериоиды) и *Barytherioidea* (Баритериоиды); около 40 ископаемых и 2 современных рода.

Возраст. Палеоцен — современность.

Распространение. Все материки, кроме Австралии и Антарктиды.

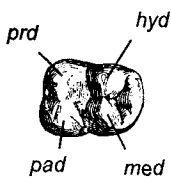
Особенности строения (рис. 45). Череп большой и массивный. В связи с развитием хобота носовые кости укорочены, ноздря отодвинута назад и располагается между глазами. Предчелюстные кости обычно удлинены. Кости крыши черепа и верхней части затылка содержат крупные воздушные полости, что увеличивает высоту черепа и площадь крепления поддерживающих голову шейных мышц. Нижняя челюсть очень массивная. Одна пара верхних и/или нижних резцов превращена в гигантские (длиной до 4,9 м) постоянно растущие бивни, обычно лишенные эмали; остальные резцы отсутствуют. Клыков нет (за исключением *Moeritherium*), имеется диастема. Моляры и премоляры построены по одному плану. У примитивных форм их жевательная поверхность несет бугры, у более продвинутых — поперечные гребни. У поздних слонов гребни превратились в дентиново-эмалевые пластины, связанные вместе цементом. Основные эволюционные тенденции развития зубов — увеличение числа бугров, гребней или пластин, нарастание размеров зуба и высоты коронки, развитие цемента. У некоторых мастодонтов, а также у слонов сформировался особый порядок зубозамещения: все щечные зубы постепенно сменяют друг друга, выдвигаясь сзади и вытесняя сношенный предшествующий зуб; при этом одновременно функционируют только 1–2 зуба. Посткраниальный скелет массивный. Конечности четырех- или пятипалые, пальцеходящие, с копытообразными фалангами.

Разнообразие. Меритериоиды — древнейшие представители отряда (палеоцен — ранний олигоцен), почти не имеющие признаков типичных хоботных. Размеры небольшие. Хобота нет (ноздри открываются на переднем конце черепа). Резцы слабо увеличены, клыки (верхние) сохраняются, щечные зубы четырехбугорчатые, низкоронковые.

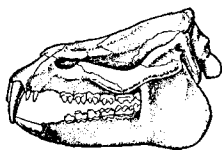
Вымершие в плейстоцене мастодонты и дожившие до нашего времени настоящие слоны — наиболее многочисленные и ши-



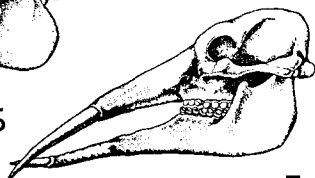
A



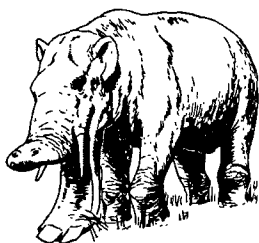
B



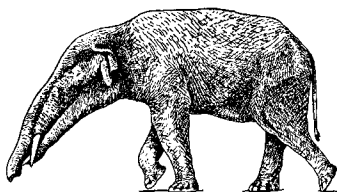
Б



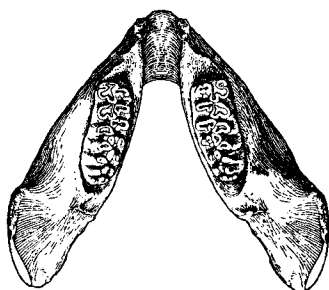
Д



Г



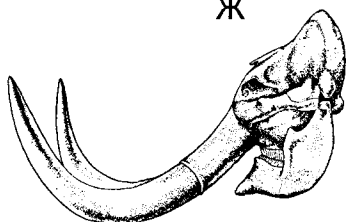
Ж



З



Е



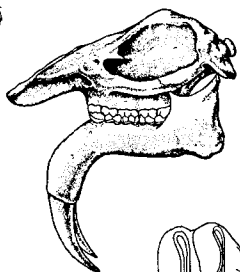
Л



И



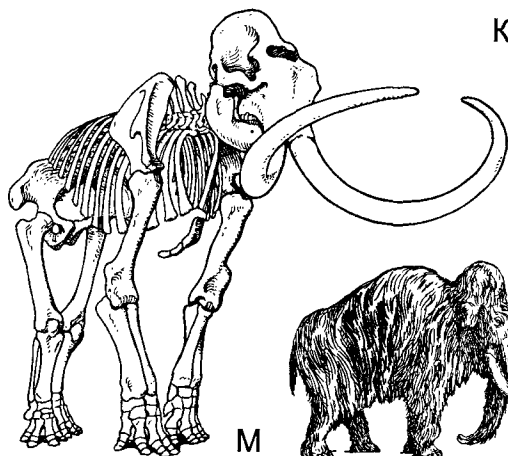
К



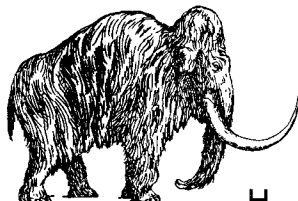
О



П



М



Н



Р

роко распространенные хоботные. Их ранние представители (*Palaeomastodon*, *Gomphotherium* и др.) имели бугорчатые зубы и хорошо развитые верхние и нижние бивни. Эволюция этих групп шла параллельными путями. Они постепенно утратили нижние бивни, независимо приобрели моляры с гребнистой жевательной поверхностью и сходный характер замещения зубов. В отличие от мастодонтов, слоны (*Elephas*, *Mammuthus*) оказались более продвинутыми, у них сформировались высокоспециализированные к жестким кормам пластинчатые зубы.

Динотериоиды — уклоняющаяся группа хоботных, известная с миоцена по плейстоцен (Африка и Евразия). Они имели только нижнечелюстные бивни, круто загнутые вниз. Щечные зубы очень примитивные: низкоронковые, с двумя поперечными гребнями, без цемента.

Отряд Desmostylia. Десмостилии

Общая характеристика. Морские амфибиотические копытные, внешне напоминающие бегемотов. Предположительно растительноядные или моллюскоядные животные. Длина тела до 2,5 м.

Рис. 45. Хоботные: меритериоиды (А-В), настоящие слоны (Г-Н) и динотериоиды (О-Р).

А-В — *Moeritherium* (эоцен — олигоцен): А — реконструкция головы; Б — череп, вид сбоку; В — нижний моляр, вид жевательной поверхности. Г — *Platybelodon* (миоцен), реконструкция. Д-Ж — *Gomphotherium* (миоцен — плейстоцен): Д — череп, вид сбоку; Е — верхний моляр, вид сбоку; Ж — реконструкция. З — *Anancus* (плиоцен), нижняя челюсть, вид сверху. И — *Elephas* (плейстоцен), верхний моляр, вид сбоку. К-Н — мамонт *Mammuthus* (плейстоцен): К — верхний моляр, вид жевательной поверхности; Л — череп, вид сбоку; М — скелет; Н — реконструкция. О-Р — *Deinotherium* (миоцен): О — череп, вид сбоку; П — верхний моляр, вид жевательной поверхности; Р — реконструкция головы (А, Е, И, Р — Osborn, 1910; Б, Д, Л, О — Ромер, 1939; В — Osborn, 1936; Г — Флинт, 1978; Ж, Н — Abel, 1924; З — Беляева и др., 1962, с изменениями; К — Зеленский, 1903; М — Быстров, 1957; П — Abel, 1927).

Состав. Одно семейство, 4 рода.

Возраст. Оligоцен — плиоцен.

Распространение. Азиатское и Североамериканское побережье Тихого океана.

Особенности строения (рис. 46, А, Б). Череп крупный, с широкими и удлинёнными челюстями. Резцы очень большие, направленные вперед. Клыки бивнеобразные, между ними и премолярами длинная диастема. Щечные зубы бугорчатые: состоят из 4–8 дентиновых трубок (по две в поперечном ряду), соединённых основаниями, покрытых эмалью и связанных цементом. Зубы замещали друг друга в результате горизонтального продвижения кпереди, как это происходит у продвинутых хоботных. Конечности массивные, стопоходящие, специализированные к гребле. Кисть с четырьмя или пятью, стопа с четырьмя равными по длине и широко расставленными пальцами. Концевые фаланги копытовидные.

Отряд Sirenia. Сиреновые

Общая характеристика. Постоянноводные морские и пресноводные млекопитающие, по общему строению схожие с китами. Тело торпедовидное, передние конечности превращены в ласты, задние — рудиментарны или отсутствуют, есть горизон-

Рис. 46. Десмостилии (А, Б), сиреновые (В, Г) и креодонты (Д–Н).

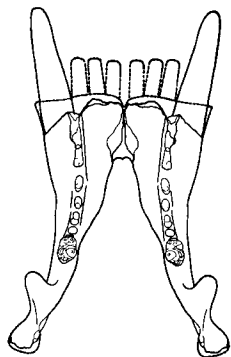
А — *Desmostylus* (миоцен), череп, вид сбоку. Б — *Behemotops* (олигоцен), нижняя челюсть, вид сверху. В — *Crenatosiren* (олигоцен), череп, вид сбоку. Г — *Halitherium* (олигоцен), скелет. Д — *Sinopa* (эоцен), череп, вид сбоку. Е–И — *Hyadenodon* (олигоцен): Е — скелет; Ж — верхние щечные зубы, вид жевательной поверхности; З — верхние и нижние зубы, вид сбоку; И — реконструкция. К–М — *Patriofelis* (эоцен): К — стопа, Л — реконструкция, М — скелет. Н — *Oxyaena* (палеоцен — эоцен), череп, вид сбоку (А — Gregory, 1951; Б — Domning et al., 1986; В — Domning, 1997; Г, Д, Н — Ромер, 1939; Е, М — Gregory, 1957; Ж — Matthew, 1909; З — Scott, Jepsen, 1936; И, Л — Osborn, 1910; К — Denison, 1938).



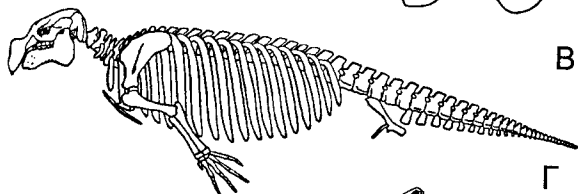
A



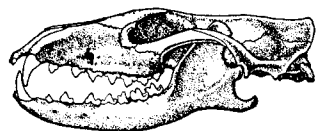
B



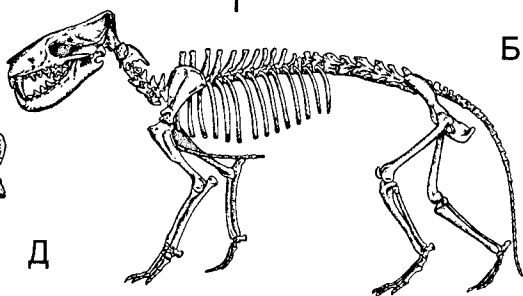
B



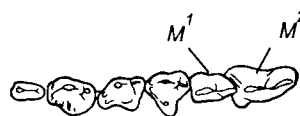
Г



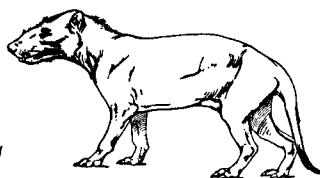
Д



Е



Ж



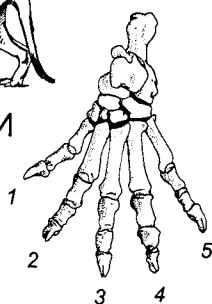
И



М₂

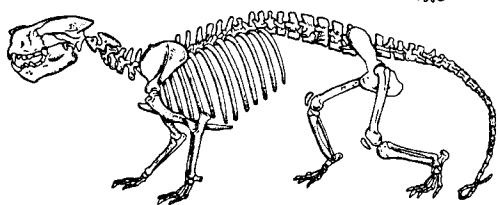


М₁

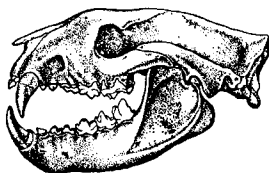


Л

К



М



Н

тальный хвостовой плавник. Современные формы питаются водными растениями. Длина тела (с хвостом) от 2 до 10 м.

Состав. Четыре семейства (из них 2 ископаемые), около 20 ископаемых и 3 современных рода.

Возраст. Эоцен — современность.

Распространение. Океанические побережья всех материков, кроме Антарктиды (у берегов Австралии встречаются только современные формы).

Особенности строения (рис. 46, В, Г). Лицевой отдел длинный, с рострумом, образованным большими предчелюстными костями. Верхняя и нижняя челюсти клювообразно загнуты вниз (приспособление к сбору прикрепленных ко дну водорослей). Скуловые дуги высокие, заглазничной дуги обычно нет. Ноздря смещена назад на дорсальную поверхность черепа, кости околоушной области не сращены с мозговой коробкой (как у китов). У ранних родов зубная формула полная, причем с пятью премолярами (а не с четырьмя, как у других эпитериев). У более поздних форм зубная система по-разному преобразованная. У представителей семейства дюгоновых (*Dugongidae*) зубов мало, беззубая передняя часть челюстей покрыта роговыми пластинами. У близкой к дюгоновым вымершей в историческое время стеллеровой коровы (*Hydrodamalis*) зубов вообще нет. В семействе ламантиновых (*Trichechidae*) число зубов увеличено (до 20 в каждой половине челюсти), но они прорезаются постепенно в задней части челюсти, сменяя в течение жизни отработанные впереди лежащие. Посткраниальный скелет массивный, позвонки и ребра пахиостозные. Число шейных позвонков варьирует от 6 до 7, крестцовый позвонок только один. Передние конечности пятипалые, количество фаланг может быть сокращено до 2 или увеличено до 4. Тазовый пояс состоит из пары несросшихся костей. Задняя конечность представлена рудиментом бедренной кости.

Надотряд *Ferae*. Хищные

Состав. Два отряда — *Creodonta* (Креодонты) и *Carnivora* (Настоящие хищные).

Возраст. Палеоцен — современность.

Особенности строения. Череп с высоким сагиттальным гребнем, с широкими и раздвинутыми в стороны скуловыми дугами, нижняя челюсть с высоким венечным отростком. Резцы плотно сближены и лежат почти поперек длинной оси черепа. Клыки

крупные или очень крупные. Одна или две пары противолежащих верхних и нижних щечных зубов преобразованы в специализированные хищнические (плотоядные) зубы. Протокон и талонид на этих зубах уменьшены или отсутствуют, занимающие продольное положение крупные бугры формируют единое лезвие. В результате верхние и нижние зубы функционируют как режущий аппарат, наподобие ножниц.

Отряд *Creodonta*. Креодонты

Общая характеристика. Примитивные наземные хищники, пропорциями тела напоминающие собак, гиен или кошек. Конечности относительно короткие, туловище и хвост длинные. Размеры от маленьких до больших (иногда достигают размеров крупных медведей).

Состав. Два семейства, 55 родов.

Возраст. Палеоцен — миоцен.

Распространение. Европа, Азия, Африка и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 46, Д-Н). Мозговая полость относительно небольшая. Лицевой отдел удлинённый или относительно короткий. Барабанная кость кольцевидная, слуховых барабанов обычно нет. Моляры у ранних форм широкие: верхние — треугольные, нижние — четырехугольные. В процессе эволюции они уплощаются с боков и приобретают характер продольных лезвий. Хищнических зубов обычно две пары, редко одна. Ими являются: первый верхний и второй нижний моляры, и/или второй верхний и третий нижний моляры. У некоторых продвинутых форм (*Oxyaena*, *hyaenodon*) зубной ряд укорочен за счет редукции третьего моляра. Ключица у большинства форм имеется (показатель слабой приспособленности к быстрому бегу). Конечности обычно пятипалые (иногда на задней нет первого пальца), стопоходящие или пальцеходящие. Третий палец крупнее остальных. Концевые фаланги когтевидные, продольно расщепленные.

Отряд *Carnivora*. Настоящие хищные

Общая характеристика. Продвинутые наземные и водные хищники, широко представленные в современной фауне. Длина тела наземных форм от 15 см до 2,5 м, водных — от 1,5 до 6,5 м.

Состав. Четыре надсемейства — *Miacoidea* (Миакообразные), *Feloidea* (Кошкообразные), *Canoidea* (Собакообразные) и *Otarioidea* (Моржеобразные); 14 семейств (из них 4 ископаемые), около 300 ископаемых и 110 современных родов. Миакообразные — наиболее примитивная группа хищных, представленная, в отличие от других надсемейств, только древними формами. Морских хищных долгое время выделяли в особый отряд *Pinnipedia* (Ластоногие). Сейчас установлено, что эта группа является дифилетической, так как ее представители происходят от разных семейств *Carnivora*: ушастые тюлени и моржи — от медвежьих, а настоящие тюлени — от куньих.

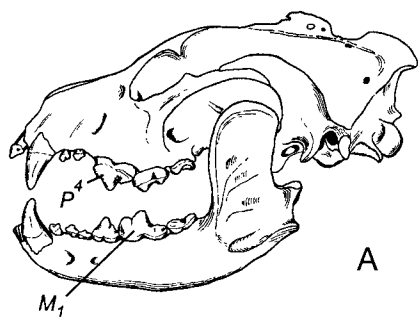
Возраст. Палеоцен — современность.

Распространение. Все материки, включая Антарктиду.

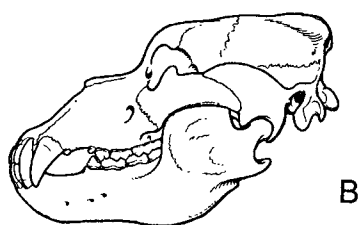
Особенности строения (рис. 47). Большинство групп, за исключением миакообразных, характеризуется продвинутыми признаками. Мозговая коробка относительно крупная. Слуховые барабаны цельные. Клыки иногда огромных размеров: у саблезубых кошек (*Machairodus*, *Smilodon*) — уплощенные с боков, с режущими передним и задним краями, у моржей (*Odobenus*) — бивнеобразные. Щечные зубы обычно четырех- или многобугорчатые, с острыми, реже тупыми вершинами. Хищнические зубы представлены одной парой: это — четвертый премоляр в верх-

Рис. 47. Настоящие хищные: собакообразные (А–Е), кошкообразные (Ж–И) и моржеобразные (К–М).

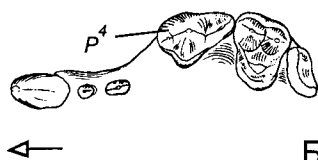
А, Б — примитивный енот *Simocyon* (миоцен): А — череп, вид сбоку; Б — верхний клык и щечные зубы. В–Д — медведь *Ursus* (плейстоцен — совр.): В — череп пещерного медведя, вид сбоку; Г — реконструкция пещерного медведя; Д — кисть. Е — куница *Perunium* (миоцен), реконструкция. Ж, З — саблезубая кошка *Smilodon* (плейстоцен): Ж — череп, вид сбоку; З — реконструкция головы. И — *Machairodus* (плиоцен), скелет. К — *Semantor* (миоцен), тазовый пояс и задняя конечность. Л — *Thalassoleon* (миоцен), череп, вид сбоку. М — ушастый тюлень *Allodesmus* (миоцен), скелет (А, Б — Wang, 1997; В, Ж, З — Быстров, 1957; Г — Серебрянный, 1980; Д — Zittel, 1925; Е — Решетов, 1986; И — Martin, 1980; К — Орлов, 1933; Л — Repenning, Tedford, 1977; М — Mitchell, 1975).



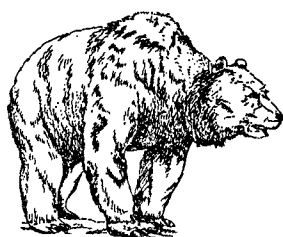
A



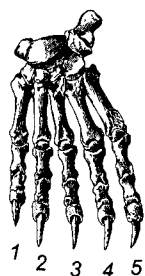
B



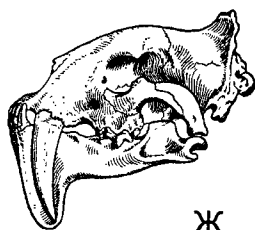
Б



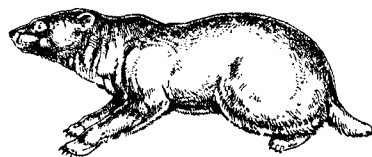
Г



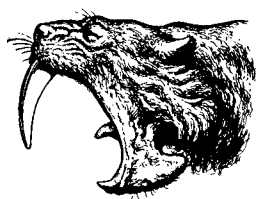
Д



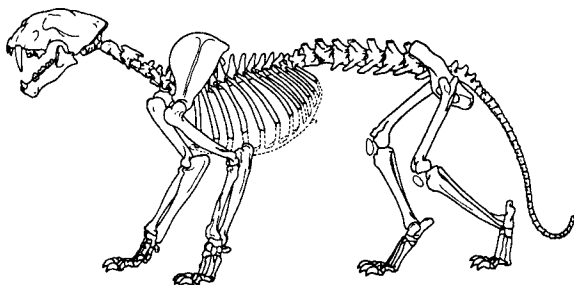
Ж



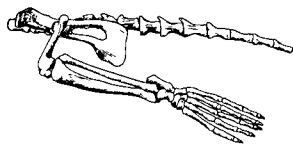
Е



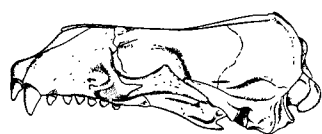
З



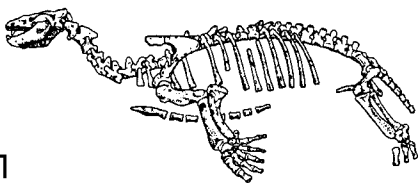
И



К



Л



М

ней челюсти и первый моляр — в нижней. У форм, ведущих исключительно плотоядный образ жизни, каковыми являются представители семейств гиеновых (*Hyaenidae*) и кошачьих (*Felidae*), хищнические зубы резко увеличены, идущие за ними моляры претерпевают редукцию, иногда полную. Выраженность хищнических зубов вторично исчезает у наземных всеядных форм, например у медвежьих (сем. *Ursidae*), а также у морских представителей отряда. Последние характеризуются упрощенной зубной системой, с однообразными щечными зубами, несущими либо один бугор, как у моржей (сем. *Odobenidae*) и ушастых тюленей (сем. *Otariidae*), или три продольно расположенных бугра, как у настоящих тюленей (сем. *Phocidae*). Конечности наземных форм четырех- или пятипалые, стопоходящие или пальцеходящие. Ключица рудиментарна или отсутствует, часть внутренних костей запястья сращена (приспособление к быстрому бегу). Когтевые фаланги узкие, нерасщепленные, но с костным воротничком у основания, придающим соединению рогового когтя с фалангой особую прочность. У представителей виверровых (сем. *Viverridae*) и кошачьих развиты втяжные когти. Морские хищные (ластоногие) имеют пятипалые конечности, преобразованные в ласты. Проксимальные отделы ласт короткие, кисть, голень и стопа, напротив, удлинены, между пальцами натянута кожная перепонка. На передней конечности первый палец длиннее других, на задней — самыми длинными являются первый и пятый пальцы. Задние конечности вытянуты назад и прижаты к короткому хвосту. Занимая положение хвостового плавника, они являются основным локомоторным органом при плавании.

СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ

Адаптация, приспособление организма к определенным условиям внешней среды.

Аддуктор, мускул, приводящий конечность к средней линии тела или смыкающий челюсти.

Азигальный череп, преобразованный диапсидный череп с утраченными височными дугами.

Акинетический (череп), череп, не имеющий подвижных частей, кроме нижней челюсти и слуховых косточек.

Акродонтность, прикрепление зубов поверхностно к краю челюсти.

Альвеола, ячейка в челюсти, вмещающая корень зуба, или пузырек в легких млекопитающих (легочный пузырек).

Амфибиотический, обитающий в двух средах; полуводный и полуназемный.

Амфицельный позвонок, двояковогнутый позвонок; позвонок, тело которого вогнуто на передней и задней поверхностях.

Анапсидный череп, бездуговой череп; череп с полной крышей (стегальный), без височных окон.

Анцестральный, предковый.

Биотоп, естественное, относительно однородное жизненное пространство; приблизительно соответствует понятию «местообитание».

Бипедальность, двуногость; передвижение на двух задних конечностях.

Буккальный, расположенный во рту со стороны щеки.

Бунодонтный (зуб), зуб с тупыми, округлыми в плане буграми на жевательной поверхности.

Вентральный, брюшной.

Гетеродонтность, разнозубость; наличие разных по форме зубов у одного животного.

Гетероцельный позвонок, позвонок, тело которого имеет седловидные переднюю и заднюю поверхности. Такие позвонки характерны для птиц.

Гипертрофия, непропорционально сильное увеличение размеров одного из органов (частей тела).

Гипокон, см. кон.

Гипоконид, см. конид.

Гиполофид, см. лофид.

Гипсодонтность, высокозубость; **наличие** у щечных зубов млекопитающих высоких коронок.

Голофилетическая группа, систематическая группа, включающая в свой состав предка, общего для всех ее членов (монофилия), а также всех его потомков.

Гомология, идентичность (сходство по происхождению) органов у различных организмов.

Гомотермия, способность животного поддерживать постоянно высокую температуру тела за счет высвобождения внутренней энергии.

Дентин, скелетная ткань, образующая толщу зуба. Состоит из плотного вещества, пронизанного каналами, заключающими отростки расположенных в пульпарной полости дентинообразующих клеток

Дермальный, кожный или формирующийся в коже орган, структура.

Дефинитивный, признак или орган, свойственный взрослому организму.

Диапсидный череп, двудуговой череп; череп изначально с двумя височными окнами (верхним и нижним) и соответственно с двумя височными дугами (дизигальный череп). Вторично одна или обе височные дуги могут быть редуцированы (монозигальный и азигальный черепа).

Диастема, промежуток между передними и задними зубами зубного ряда, обычно возникающий в результате редукции промежуточных зубов.

Дизигальный череп, диапсидный череп с цельными верхней и нижней височными дугами.

Дистальный, находящийся дальше от центра, от медиальной линии или от места прикрепления.

Дифилия, частный случай полифилии; объединение в один таксон двух монофилетических групп, не имеющих ближайшего общего предка.

Дифференцировка, развитие дефинитивных структур из эмбриональных.

Дорсальный, спинной.

Имобилизированный, неподвижный.

Интеркарпальный сустав, сустав, расположенный между костями запястья.

Интертарзальный сустав, сустав, расположенный между костями предплюсны.

Ихтиофагия, рыбоядность.

Квадрупедальность, четвероногость; передвижение на четырех конечностях.

Кинетизм (черепа), подвижность относительно друг друга элементов черепа.

Кон, основной бугор на жевательной поверхности верхних моляров млекопитающих. Различают протокон, метакон и паракон, исходно расположенные по вершинам тригона: протокон — лингвально, метакон и паракон — буккально, ближе к переднему или заднему краю зуба соответственно. У многих групп млекопитающих на лингвальной стороне зуба (позади протокона) имеется еще один крупный бугор — гипокон.

Конид, основной бугор на жевательной поверхности нижних моляров млекопитающих. Различают протоконид, метаконид и параконид, исходно расположенные по вершинам тригониды: протоконид — буккально, метаконид и параконид — лингвально, ближе к переднему или заднему краю зуба соответственно. На жевательной поверхности талониды обычно располагаются еще несколько крупных бугров, например гипоконид на буккальной стороне и энтоконид на лингвальной стороне зуба.

Консолидация, неподвижное прикрепление элементов скелета друг к другу, часто приводящее к их срастанию.

Копытохождение, передвижение с опорой на концевые (копытные) фаланги пальцев.

Лабиринтодонтный зуб, зуб, характеризующийся наличием складчатого (в виде лабиринта) дентина. Такие зубы свойственны древним земноводным.

Латеральный, боковой.

Лингвальный, язычный или расположенный во рту со стороны языка.

Локомоция, активное (при помощи мышечных усилий) передвижение животного в пространстве.

Лоф, гребень на жевательной поверхности верхних щечных зубов растительноядных млекопитающих, образованный за счет развития конов. Различают поперечно расположенные передний протолоф и задний металоф, а также продольно расположенный с буккальной стороны зуба эктолоф.

Лофид, гребень на жевательной поверхности нижних щечных зубов растительноядных млекопитающих. Различают по-

перечно расположенные передний металофид и задний гиполофид.

Лофодонтный зуб, зуб с гребнями (лофами и лофидами) на жевательной поверхности.

Маммальный (признак), признак, свойственный млекопитающим.

Медиальный, расположенный по средней линии тела.

Метакон, см. кон.

Метаконид, см. конид.

Металоф, см. лоф.

Металофид, см. лофид.

Модификация, изменение структуры (органа), наблюдаемое в филогенезе.

Моляризация, приобретение премолярами формы, характерной для моляров.

Моляр, заднекоренной зуб млекопитающих. В отличие от других категорий зубов, для моляров характерно отсутствие сменяемости.

Монозигальный череп, преобразованный диапсидный череп, сохраняющий только одну височную дугу.

Монофилетическая группа, систематическая группа, включающая в свой состав предка (возможно, гипотетического), общего для всех ее членов. Различают строгую монофилию, или голофилию, и нестрогую монофилию, или парафилию.

Неогнатическое нёбо, продвинутое состояние нёбного комплекса птиц: на основной клиновидной кости нет базиптеригонидных отростков, крыловидные и нёбные кости сочленены подвижно, сошники сильно редуцированы.

Овофагия, яйцеядность; питание яйцами из гнезд яйцекладущих животных.

Окклюзия, плотное смыкание верхних и нижних зубов, характерное для млекопитающих.

Оπισстопубический таз, тазовый пояс, в котором лобковая кость направлена назад параллельно седалищной кости.

Оπισстоцельный позвонок, задневогнутый позвонок; позвонок, тело которого вогнуто на задней поверхности и выпукло на передней.

Палеогнатическое нёбо, примитивное состояние нёбного комплекса птиц: на основной клиновидной кости сохраняются крупные базиптеригонидные отростки, крыловидные и нёбные кости сочленены неподвижно, сошники имеют большие размеры.

Пальцехождение, передвижение с опорой на пальцы.

Паракон, см. кон.

Параконид, см. конид.

Парасагиттальный, расположенный параллельно сагиттальному.

Парафилетическая группа, систематическая группа, включающая в свой состав предка, общего для всех ее членов (монофилия), но не всех его потомков.

Пахиостоз, утолщение костей и увеличение плотности костного вещества, позволяющие, в частности, легче погружаться в воду.

Платицельный позвонок, позвонок, тело которого имеет плоские переднюю и заднюю поверхности.

Плевродонтность, прикрепление зубов одним их боком к внутренней поверхности челюсти.

Пневматизация, облегчение скелета за счет возникновения в костях воздушных полостей.

Пойкилотермия, неспособность животного поддерживать постоянную температуру тела за счет внутренней энергии; температура тела меняется в зависимости от температуры окружающей среды.

Полидактилия, увеличенное число пальцев в сравнении с предковым (пятипалым) состоянием.

Полифалангия, увеличенное число фаланг в сравнении с предковым состоянием.

Полифилетическая группа, систематическая группа, в составе которой либо нет предка, общего для всех ее членов, либо отсутствуют некоторые переходные формы, соединяющие общего предка этой группы с каким-либо из ее членов.

Полупальцехождение, промежуточный вариант между стопохождением и пальцехождением.

Посткраниальный скелет, скелет без черепа.

Премоляр, переднекоренной зуб млекопитающих.

Препубический таз, тазовый пояс, в котором лобковая кость направлена вперед.

Примитивный (признак), признак, унаследованный от предковой группы.

Продвинутый (признак), признак специализации, отличающий данную группу от предковой.

Проксимальный, расположенный ближе к центру, к медиальной линии или к месту прикрепления.

Протокон, см. кон.

Протоконид, см. конид.

Протолоф, см. лоф.

Процельный позвонок, передневогнутый позвонок; позвонок, тело которого вогнуто на передней поверхности и выпукло на задней.

Пульпарная полость, внутренняя полость зуба, заполненная мягкими тканями (пульпой).

Редукция, уменьшение элемента (или их числа) вплоть до полного исчезновения.

Сагиттальный, расположенный в плоскости, проходящей дорсовентрально по средней линии тела.

Селенодонтный зуб, зуб с полулунными по форме буграми (короткими гребнями) на жевательной поверхности.

Сестринская группа, систематическая группа, имеющая ближайшего общего предка с другой систематической группой.

Синапсидный череп, череп изначально с одним низко расположенным височным окном и височной дугой, сложенной скуловой и чешуйчатой костями.

Склерофагия, питание твердой пищей, в частности панцирными беспозвоночными.

Стегальный череп, череп с полным (примитивным) набором костей крыши, без височных окон и вырезок.

Стопохождение, передвижение с опорой на всю стопу.

Стрептостилия, подвижное соединение квадратной кости с костями крыши черепа.

Субтекодонтность, слабо выраженная текодонтность; расположение зубов в неглубоких альвеолах.

Таксономия, систематика.

Талонид, задняя часть коронки нижнего моляра с углублением, в которое при смыкании зубов упирается протокон.

Текодонтность, расположение зубов на челюстях в особых ячейках — альвеолах.

Терминальный, концевой.

Трибосфенический зуб, тип моляров млекопитающих, исходно имеющий треугольную жевательную поверхность (тригон и тригонид) с треугольно расположенными на ней основными буграми (конами и конидами), а также талонид, в который при смыкании упирается протокон верхнечелюстного зуба.

Тригон, первично треугольная в плане жевательная поверхность верхнего моляра; обращена вершиной внутрь.

Тригонид, первично треугольная в плане жевательная поверхность нижнего моляра; расположена перед талонидом и обращена вершиной наружу.

Ундуляция, движение в воде или на суше за счет боковых изгибов туловища (змеевидное движение).

Филогенез (филогения), историческое развитие организмов, всей их совокупности или отдельных систематических групп.

Филум, монофилетическая группа; ветвь филогенетического древа.

Фитофагия, растительность.

Цемент, губчатое костеподобное вещество, прикрепляющее зуб к кости челюсти.

Цингулид, выступ по периметру коронки нижнего моляра.

Цингулум, выступ по периметру коронки верхнего моляра.

Эвриапсидный череп, череп с широкой височной дугой и одним височным окном, соответствующим верхнему височному окну диапсидного черепа.

Эмаль, прочное неклеточное вещество, покрывающее тонким слоем коронку зуба.

Эктолоф, см. лоф.

Энтоконид, см. конид.

Яйцезиворождение, откладка самкой хорошо развитых яиц, из которых тут же вылупляются детеныши.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ (до уровня надсемейств)

Aepyornithiformes	103	Chelonia	37
Aetosauria	62	Chiroptera	154
Alexornithiformes	100	Choristodera	44
Allotheria	130	Cingulata	144
Alvarezsauridae	96	Coelurosauria	88
Amphibia	7	Condylarthra	159
Ambiortiformes	103	Cotylosauria	32
Anagalida	155	Creodonta	183
Anapsida	32	Crocodylia	66
Ancylopoda	167	Cryptodira	37
Ankylosauria	78	Cyamodontoidea	56
Anomodonta	113	Cynodontia	120
Anthracosauria	7	Deinocephalia	113
Anthropoidea	151	Deinotherioidea	177
Araeoscelidia	42	Deltatheroidea	136
Archaeoceti	165	Dermoptera	154
Archaeopteriformes	99	Desmostylia	179
Archaeornithes	99	Diadecta	33
Archonta	151	Diadectomorpha	33
Archosauria	62	Diapsida	41
Arctostylopida	158	Diatrymiformes	105
Artiodactyla	161	Dicynodontia	114
Asiadelphia	136	Dinocephalia	113
Astrapotheria	173	Dinocerata	149
Aves	92	Dinornithiformes	103
Barytherioidea	177	Dinosauria	72
Canoidea	184	Docodonta	128
Captorhinomorpha	27	Dromasauria	114
Carnivora	183	Edaphosauria	108
Carnosauria	88	Edentata	144
Ceratomorpha	167	Embrithopoda	176
Ceratopsia	80	Enantiornithes	99
Cetacea	163	Eolagomorpha	157

Eosuchia	58	Marginocephalia	74
Eotheria	126	Marsupialia	137
Eotitanosuchia	116	Megachiroptera	154
Epitheria	146	Meridiungulata	172
Erinaceomorpha	150	Mesaxonia	158
Euelephantoidea	177	Mesonychia	163
Euornithiformes	100	Mesosauria	31
Eupantotheria	136	Mesosuchia	66
Eureptilia	41	Metatheria	136
Eusuchia	66	Miacoides	184
Eutheria	140	Microchiroptera	154
Eutheriodontia	116	Microsauria	9
Feloidea	184	Millerosauria	30
Ferae	182	Moeritherioidea	177
Gorgonopsia	116	Monotremata	131
Haramiyoidea	130	Multituberculata	130
Hesperornithiformes	102	Mysticeti	165
Hippomorpha	167	Neognathae	105
Hominoidea	153	Neolagomorpha	157
Hyracoidea	175	Neornithes	105
Hystricognathi	156	Nothosauria	52
Ichthyopterygia	49	Notoprongonia	172
Ichthyornithes	103	Notoungulata	172
Ichthyornithiformes	103	Odontoceti	165
Ichthyosauria	49	Odontornithes	102
Insectivora	150	Ophiacodontia	108
Lacertilia	60	Ophidia	60
Lagomorpha	157	Ornithischia	74
Lepidosauria	57	Ornithopoda	74
Leptictida	150	Ornithurae	102
Litopterna	173	Otarioidea	184
Macroscelidea	155	Pachycephalosauria	82
Mammalia	122	Paenungulata	175
Mammutoidea	177	Palaeanodonta	144
Maniraptora	90	Palaeognathae	103

Palaeornithes	103	Pseudosuchia	62
Pantodonta	149	Pterodactyloidea	68
Pantotheria	134	Pterosauria	68
Parareptilia	24	Pyrotheria	172
Paratheria	142	Reptilia	24
Paraxonia	159	Rhamphorhynchoidea	68
Pareiasauria	35	Rhynchocephalia	60
Pelycosauria	108	Rhynchosauria	48
Perissodactyla	167	Rodentia	156
Pholidota	146	Ruminantia	161
Phthinosuchia	116	Saurischia	83
Phytosauria	62	Sauriurae	98
Pilosa	144	Sauropoda	84
Pinnipedia	184	Sauropodomorpha	83
Placentalia	140	Sauropsida	24
Placodontia	56	Sauropterygia	50
Placodontoidea	56	Scandentia	151
Plesiadapiformes	151	Sciurognathi	156
Plesiosauria	54	Segnosauria	86
Plesiosauroidea	54	Shuotheridia	135
Pleurodira	37	Simia	151
Pliosauroida	54	Sirenia	180
Primates	151	Soricomorpha	150
Proboscidea	176	Sphenacodontia	108
Procolophonia	33	Sphenosuchia	66
Proganosauria	31	Squamata	60
Proganochelydia	37	Stegosauria	77
Prolacertilia	46	Suina	161
Prosauropoda	83	Symmetrodon	135
Prosimia	151	Synapsida	107
Proterosuchia	62	Synaptosauria	50
Proteutheria	140	Taeniodonta	147
Protorosauria	46	Tapinocephalia	113
Protosuchia	66	Tardigrada	144
Prototheria	131	Tenrecomorpha	150

Testudinata	37	Tribosphenida	132
Thalattosauria	43	Tribotheria	136
Thecodontia	62	Triconodonta	127
Therapsida	112	Tritylodontoidea	120
Theria	132	Tubulidentata	166
Theriodontia	116	Tylopoda	161
Therocephalia	120	Typotheroidia	172
Theromorpha	107	Uintatheria	149
Theropoda	88	Ungulata	157
Theropsida	24	Venjukoviamorpha	114
Thyreophora	74	Vermilingua	144
Tillodontia	146	Xenarthra	144
Titanosuchia	113	Xenungulata	172
Toxodonta	172	Younginiformes	58

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ

(до уровня надсемейств)

Азиадельфии	136	Десмостилии	179
Алексорнитиформы	100	Диадекты	33
Аллотерии	130	Диапсиды	24
Альварезауриды	96	Диатримообразные	105
Амбиортиформы	103	Дикобразочелюстные	156
Амфибии	7	Динозавры	72
Анагалиды	155	Динотериониды	177
Анапсиды	32	Диноцераты	149
Анкилозавры	74	Дицинодонты	114
Аномодонты	113	Докодонты	128
Антракозавры	7	Древннебные	103
Анцилоподы	167	Древние киты	165
Ареосцелидии	42	Дромазавры	114
Арктостилопиды	158	Ежеобразные	150
Археоптериформы	99	Жвачные	161
Археорнисы	98	Завроподоморфы	83
Археоцеты	165	Завроподы	84
Архозавры	62	Завропсиды	24
Архонты	151	Завроптеригии	50
Астрапотерии	173	Зайцеобразные	157
Баритериониды	177	Звери	132
Белкочелюстные	156	Зверозубые	116
Бокошейные	37	Зверообразные	107
Броненосцы	144	Землеройкообразные	150
Веерохвостые	102	Земноводные	7
Веньюковиаморфы	114	Змеи	60
Гесперорнисообразные	102	Зубастые птицы	102
Гиппоморфы	167	Зубатые киты	165
Горгонопсы	116	Ихтиозавры	49
Грызуны	156	Ихтиоптеригии	49
Даманы	175	Ихтиорнисообразные	103
Дейноцефалы	112	Ихтиорнисы	103
Дельтатериониды	136	Капториноморфы	27

Карнозавры	88	Муравьеды	144
Китообразные	163	Насекомоядные	150
Клювоголовые	60	Настоящие слоны	177
Кондилартры	159	Настоящие териодонты	116
Копытные	157	Настоящие хищные	183
Котилозавры	32	Неолагоморфы	157
Кошкообразные	184	Непарнопалые	167
Креодонты	183	Неполнозубые	144
Крокодилы	66	Новонёбные	105
Крыланы	154	Носорогообразные	171
Ксенунгуляты	172	Нотозавры	52
Ластоногие	184	Нотопронгонии	172
Ленивцы	144	Нотоунгуляты	172
Лепидозавры	57	Обезьяны	151
Лептиктиды	150	Однопроходные	131
Летающие ящеры	68	Одонторнисы	102
Летучие мыши	154	Орнитоподы	74
Литоптерны	173	Офиакодонты	108
Маргиноцефалии	74	Палеанодонты	144
Мастодонты	177	Панголины	146
Мезаксонии	158	Пантодонты	149
Мезозавры	31	Пантотерии	134
Мезозухии	66	Панцирные динозавры	78
Мезонихии	163	Параксонии	159
Меридиунгуляты	158	Парарептилии	24
Меритериоиды	177	Паратерии	142
Метатерии	136	Парейазавры	35
Миакообразные	184	Парнопалые	161
Микрозавры	7	Пахицефалозавры	82
Миллерозавры	30	Пеликозавры	108
Млекопитающие	122	Пенунгуляты	158
Многобугорчатые	130	Первозвери	131
Моаобразные	103	Первоптицы	99
Мозологие	161	Пиротерии	172
Моржеобразные	184	Плакодонты	56

Плацентарные	140	Стегозавры	77
Плезиадапиформы	151	Странноголовые	113
Плезиозавроиды	54	Сумчатые	137
Плезиозавры	54	Сфенакодонты	108
Плиоизавроиды	54	Сфенозухии	66
Полубебзяны	151	Талаттозавры	43
Приматы	151	Тапиноцефалы	113
Проганозавры	31	Тапирообразные	171
Проганохелидии	37	Текодонты	62
Прозавроподы	83	Тениодонты	147
Проколофоны	33	Тенрекообразные	150
Протерозухии	62	Терапсиды	112
Протозухии	66	Териодонты	112
Проторозавры	46	Тероподы	83
Протэутерии	140	Теропсиды	24
Прыгунчиковые	155	Тероцефалы	120
Псевдозухии	62	Тестудинаты	37
Птеродактилоиды	68	Тиллодонты	146
Птерозавры	62	Типотероиды	172
Птиценогие	74	Тиреофоры	74
Птицетазовые	74	Титанозухии	113
Птицы	92	Токсодонты	172
Рамфоринхоиды	68	Трибосфениды	132
Рептилии	24	Триботерии	136
Ринхозавры	48	Триконодонты	127
Рогатые динозавры	80	Трубчатозубые	166
Рукокрылые	154	Тупайи	151
Свиньеобразные	161	Усатые киты	165
Сегнозавры	86	Фитозавры	62
Симметродонты	135	Фтинозухии	116
Синапсиды	24	Хищные	182
Синаптозавры	50	Хищные динозавры	88
Сиреновые	180	Хоботные	176
Скрытошейные	37	Хористодеры	44
Собакообразные	184	Целурозавры	88

Цератоморфы	167	Эотитанозухии	116
Цератопсии	74	Эпиорнисообразные	103
Цинодонты	120	Эпитерии	146
Черепахи	37	Этозавры	62
Чешуйчатые	60	Эузухии	58
Шерстокрылы	154	Эуорнитиформы	100
Шуотеридии	135	Эупантотерии	136
Эдафозавры	108	Эутерии	132
Эмбритоподы	176	Ящерицы	60
Энантиорнисы	99	Ящеротазовые	83
Эозухии	66	Ящерохвостые	98
Эолагоморфы	157	Ящеры	146
Эотерии	126		

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Быстров А. П. Прошлое, настоящее, будущее человека. Л., 1957.

Викерс-Рич П., Рич Т. Х., Фентон М. А. Каменная книга. Летопись доисторической жизни. М., 1997.

Ивахненко М. Ф., Корабельников В. А. Живое прошлое Земли. М., 1987.

Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3 т. М., 1992–1993.

Основы палеонтологии. Т.: Бесчелюстные и рыбы / Под ред. Д. В. Обручева. М., 1964.

Основы палеонтологии. Т.: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / Под ред. А. К. Рождественского, Л. П. Татаринова. М., 1964.

Основы палеонтологии. Т.: Млекопитающие / Под ред. В. И. Громовой. М., 1962.

Ромер А. Ш. Палеонтология позвоночных. М.; Л., 1939.

Benton M. J. Vertebrate Paleontology. Bristol, 1997.

Colbert E. H. Evolution of the Vertebrates. New York, 1980.

Ginsburg L. Les reptiles fossiles // Traité de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie / Ed. P.-P. Grasse T. XIV. Fasc. III. Paris, 1970.

Huene F. Palaeontologie und Phylogeny der niederen Tetrapoden. Jena, 1956.

Müller A. H. Lehrbuch der Palaeozoologie. Bd III. Vertebraten. Teil 1. Fische im weiteren Sinne und Amphibien. Jena, 1966.

Müller A. H. Lehrbuch der Palaeozoologie. Bd III. Vertebraten. Teil 2. Reptilien und Vogel. Jena, 1968.

Müller A. H. Lehrbuch der Palaeozoologie. Bd III. Vertebraten. Teil 3. Mammalia. Jena, 1970.

Romer A. S. Osteology of the Reptiles. Chicago, 1956.

Romer A. S. Vertebrate Paleontology. Chicago, 1966.

Учебное издание

Черепанов Геннадий Олегович, Иванов Александр Олегович

ИСКОПАЕМЫЕ ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Учебное пособие

Редактор *Т. И. Косовцова*

Художественный редактор *Е. И. Егорова*

Технический редактор *Е. Г. Учаева*

Корректор *И. А. Симкина*

Лицензия ЛР № 040050 от 15.08.96

Подписано в печать 08.06.2001. Формат 60×90¹/₁₆.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Печ. л. 12,75.
Уч.-изд. л. 11,72. Тираж 500 экз. Заказ № 324.

Издательство СПбГУ.

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

ЦОП типографии Издательства СПбГУ.
199034, С.-Петербург, наб. Макарова, 6.