

Г. О. ЧЕРЕПАНОВ, А. О. ИВАНОВ e-copy by AP!

ИСКОПАЕМЫЕ ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Г. О. Черепанов, А. О. Иванов

ИСКОПАЕМЫЕ ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Учебное пособие

2-е издание, исправленное



ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2007

<http://jurassic.ru/>

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 (СПбГУ)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Санкт-Петербургского государственного университета*

Черепанов Г. О., Иванов А. О.

Ч-46 Ископаемые высшие позвоночные: Учеб. пособие. — 2-е изд., испр. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. — 202 с.

ISBN 978-5-288-04308-6

В книге (1-е изд. вышло в 2002 г.) 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.

ББК 28.1

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

© Г. О. Черепанов
А. О. Иванов, 2007
© Издательство
С.-Петербургского
университета, 2007

ISBN 978-5-288-04308-6

<http://jurassic.ru/>

Предисловие.....	5
Высшие позвоночные и их классификация	6
План строения скелета высших позвоночных	12
Череп	—
Посткраниальный скелет	15
Раздел Amniota. Высшие позвоночные.....	20
Класс Anapsida. Анапсиды	28
Подкласс Cotylosauria. Котилозавры.....	—
Подкласс Testudinata. Тестудинаты	33
Класс Eureptilia (Diapsida). Настоящие пресмыкающиеся	37
Подкласс Ichthyopterygia. Ихтиоптеригии.....	45
Подкласс Synaptosauria. Синаптозавры	47
Подкласс Lepidosauria. Лепидозавры	53
Подкласс Archosauria. Архозавры	59
Класс Aves. Птицы	88
Подкласс Sauriurae. Ящерохвостые	94
Подкласс Ornithurae. Веерохвостые	98
Класс Theromorpha (Synapsida). Зверообразные.....	103
Подкласс Therapsida. Терапсиды	108
Класс Mammalia. Млекопитающие	118
Подкласс Eotheria. Эотерии	122
Подкласс Allotheria. Аллотерии	126
Подкласс Prototheria. Первозвери	127
Подкласс Theria. Звери	128
Инфракласс Pantotheria. Пантотерии	130
Инфракласс Tribotheria. Триботерии	132
Инфракласс Metatheria. Метатерии	132
Инфракласс Eutheria (Placentalia). Плацентарные	136
Когорта Paratheria. Паратерии	139
Когорта Epitheria. Эпитерии	142

Словарь основных терминов	183
Указатель латинских названий таксонов (до уровня надсемейств)	190
Указатель русских названий таксонов (до уровня надсемейств)	194
Условные обозначения.....	198
Рекомендуемая литература	201

ПРЕДИСЛОВИЕ

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 и номенклатура его элементов. 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. Рубрика «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 общебиологических терминов, указателем латинских и русских названий таксонов.

Предлагаемое издание является второй частью двухтомного учебного пособия. Первая его часть — Иванов А. О. и Черепанов Г. О. «Ископаемые низшие позвоночные» содержит 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 микрозавра-

Таблица 1. Геохронологическая шкала фанерозоя

Эра	Период		Эпоха		Время, млн лет	
Кайнозой (Kz)	Четвертичный	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		
Карбон		C*	Ранняя (1)	Ранняя	354	
			Поздняя (3)	Поздняя		
			Средняя (2)			
Ранняя (1)		Ранняя	408			
Девон		D			434	
Силур		S				490
Ордовик	O			545		
Кембрий	Є					

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

ми (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 (Ди-апсиды)

† 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 (Younginiformes). Эозухии

Отряд Rhynchocerphalia. 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). Древненёбные
 - † Отряд Aeryornithiformes. Эпиорнисообразные
 - † Отряд Dinornithiformes. Моаобразные
 - 5 отрядов современных птиц
 - Надотряд Neornithes (Neognathae). Новонёбные
 - † Отряд Diatrymiformes. Диатримообразные
 - 30 отрядов современных птиц
- Ветвь Theropsida. Терапсиды
 - Класс Theromorpha (Synapsida). Зверообразные (Синапсиды)
 - † Отряд Pelycosauria. Пеликозавры
 - Подкласс Therapsida. Терапсиды
 - Надотряд Deinoccephalia (Dinoccephalia). Странноголовые
 - † Отряд Titanosuchia. Титанозухии
 - † Отряд Tapinocephalia. Тапиноцефалы
 - Надотряд Anomodontia. 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 Palaeanodonta. 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 Anagaliformes. Анагалиформы
 - 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. Трубочатозубые
- Отряд Perissodactyla. Непарнопалые
- † Отряд Arctostylopida. Арктостилопиды
- Грандотряд Meridiungulata. «Южноамериканские копытные»
- † Отряд Notoungulata. Нотоунгуляты
- † Отряд Astratheria. Астрапотерии
- † 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

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).

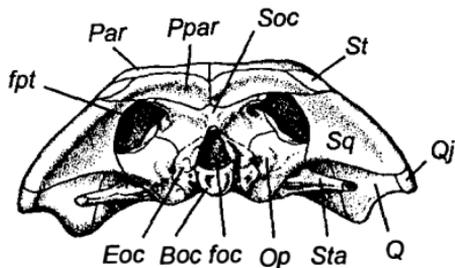
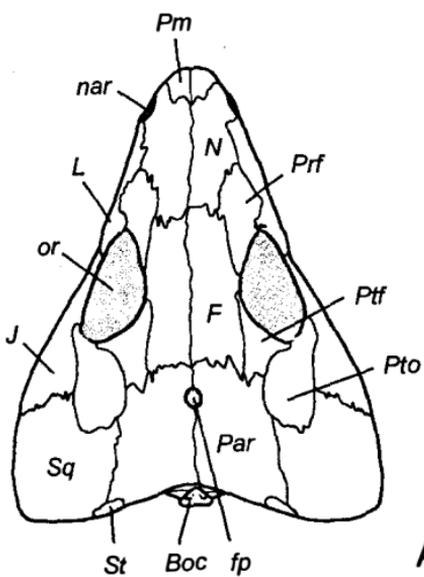
Череп

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

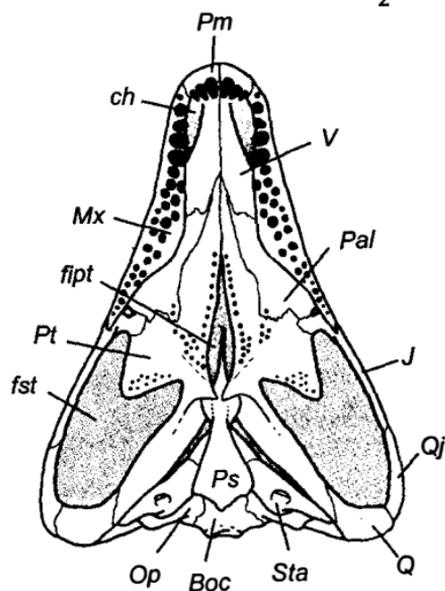
Мозговая коробка сложена замещающими костями, окружающими головной мозг. Основание мозговой коробки образуют расположенные по медиальной линии основная клиновидная (*basisphenoideum*) и основная затылочная (*basioscipitale*) кости. Последняя выходит на заднюю поверхность черепа и формирует здесь центральную часть затылочного мышцелка. 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 околзатылочный (парокципитальный) отросток, соединяющий мозговую коробку и крышу черепа. Кроме этого, мозговая коробка крепится к нёбному комплек-

Рис. 1. Строение черепа амниот.

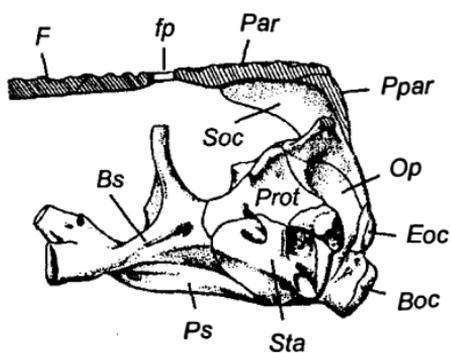
А — капториноморф *Captorhinus* (р. пермь): А₁ — череп, вид сверху; А₂ — череп, вид сзади; А₃ — череп, вид снизу; А₄ — черепная коробка сбоку, левая часть крыши черепа удалена; А₅ — череп, вид сбоку; А₆ — нижняя челюсть, вид с внутренней стороны (А₁, А₃, А₅, А₆ — Ricqlès; Bolt, 1983; А₂, А₄ — Romer,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



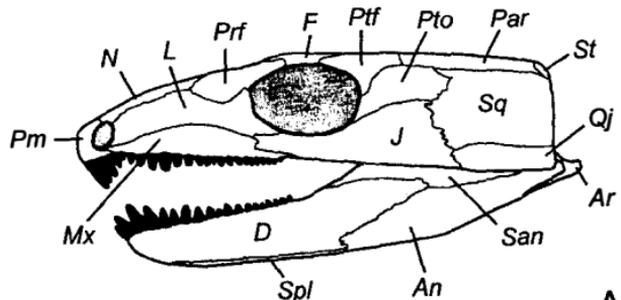
A₂



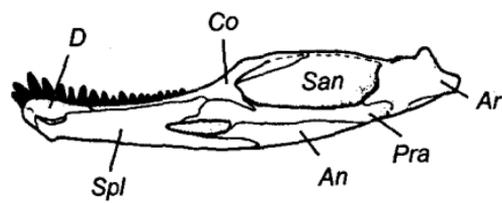
A₃



A₄



A₅



A₆

су 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 (parasphenoidum). В ушной области мозговой коробки лежит слуховая косточка, или стремя (columella auris, или stapes), — парная замещающая кость палочковидной 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 (supratemporale) 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 небноквадратного 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 поперечные (transversum, или ectopterygoideum) кости, покрывающие всю середину нёба крыловидные кости

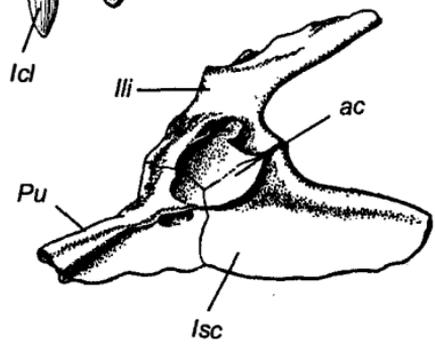
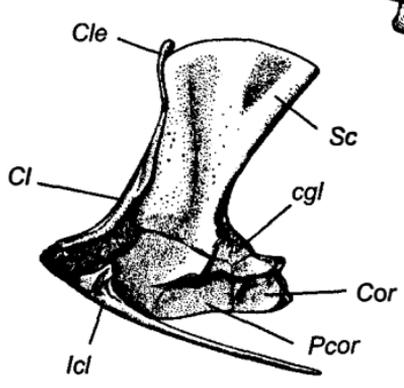
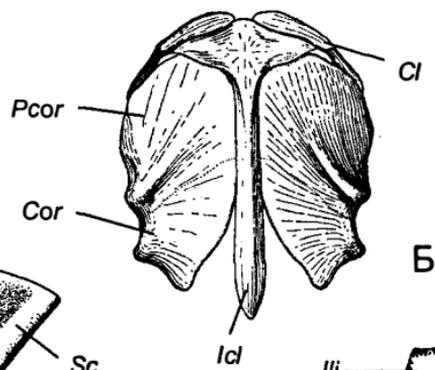
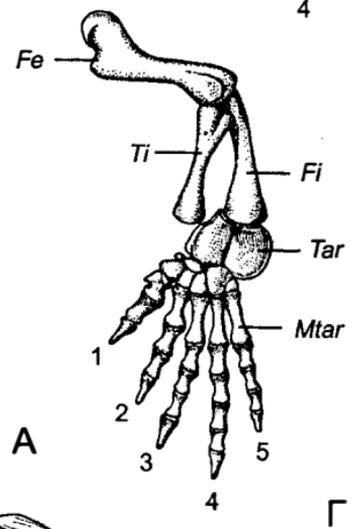
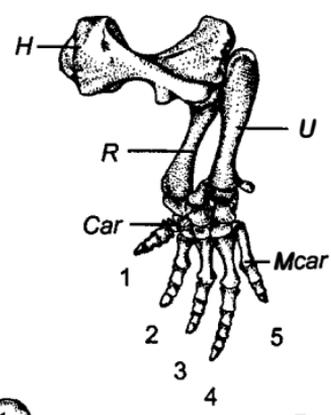
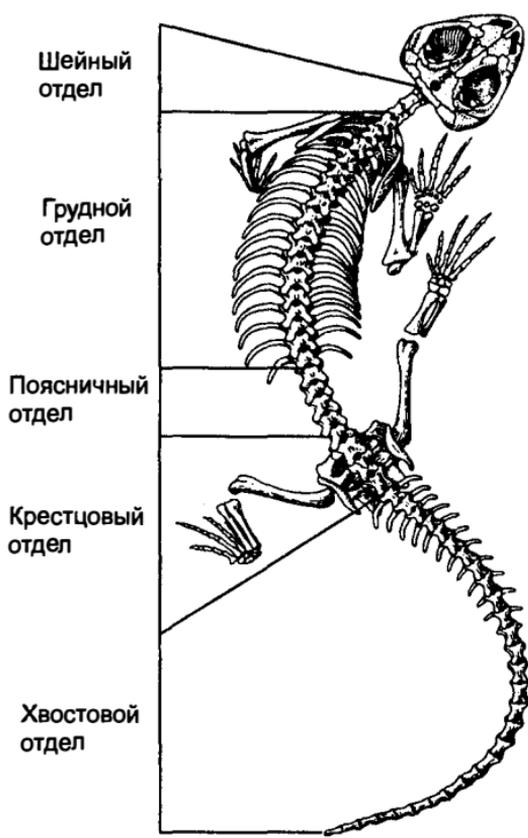
(pterygoideum). На базе нёбноквадратного хряща, в его задней части, формируется парная квадратная кость (quadratum), образующая поверхность для сочленения с нижней челюстью, и верхнекрыловидная кость (epipterygoideum), соединяющая кости нёбного комплекса (в частности, крыловидные) с мозговой коробкой. 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), предсочленовной (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 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 пояса представлены парными клейтрумом (cleithrum) и ключицей (clavicula) и непарной межключицей (interclavicula, или episternum).

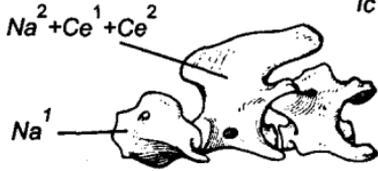
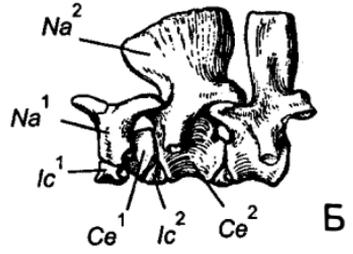
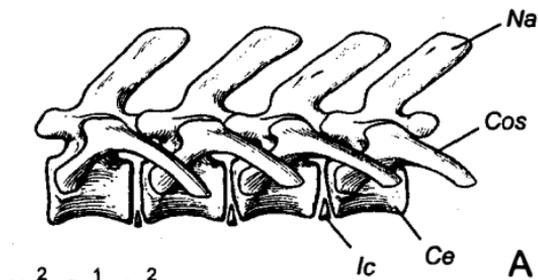
Тазовый пояс состоит из трех пар замещающих костей: сочлененной с крестцовым отделом позвоночника подвздошной кости (ilium) и расположенных более вентрально лобковой (pubis) и седалищной (ischium) костей. В области схождения этих трех костей расположена вертлужная впадина — место причленения бедренной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

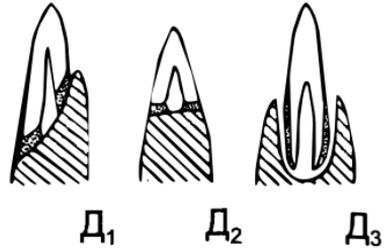
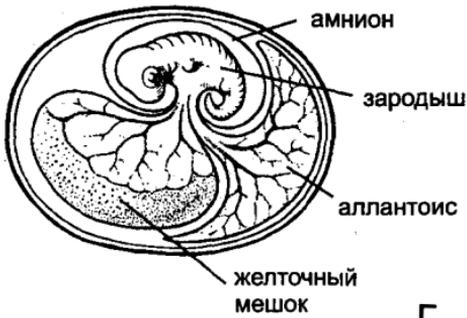
Рис. 2. Строение посткраниального скелета амниот.

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).

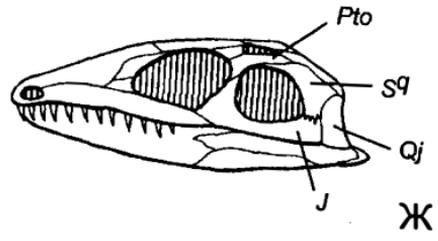
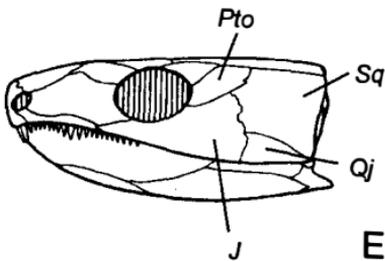


B₁

B₂

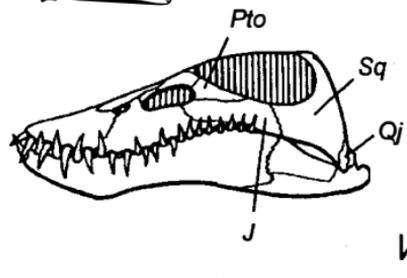
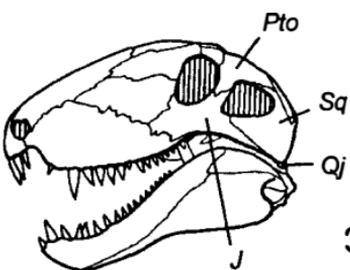


Г



Е

Ж



3

И

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.

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 (капториноморф), Ж — диапсидный тип (лепидозавр), З — синапсидный тип (пеликозавр), И — эвриапсидный тип (плезиозавр) (А–Г — Быстров, 1957; Д–И — Romer, 1939, 1956, с изменениями).

РАЗДЕЛ АМНИОТА. 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 Диапсиды), 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, их 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						
																		Diadecta	Parareptilia
																		Pareiasauria	
																		Chelonia	
																		Procolophonia	
																		Mesosauria	
																		Captorhinomorpha	
																		Millerosauria	
																		Eureptilia	
																		Aves	
																		Theromorpha	
																		Mammalia	

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,

именуемыми 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 костью, к заднему краю которой крепится барабанная перепонка (у млекопитающих барабанная перепонка расположена очень низко и поддерживается угловой костью). Важная особенность нёба 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 нёба. Затылочный мышцелок одинарный или парный.

Тела позвонков различны по форме: двояковогнутые (амфицельные), передневогнутые (процельные), задневогнутые (опистоцельные), 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. Ат-

лант 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

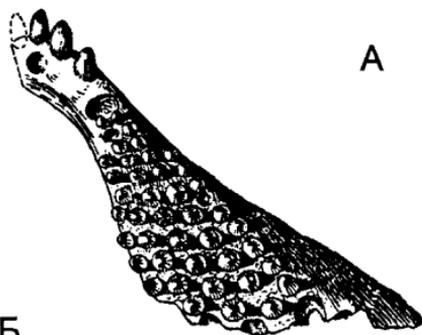
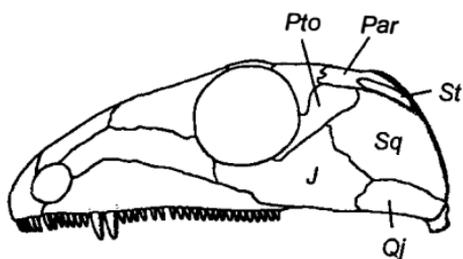
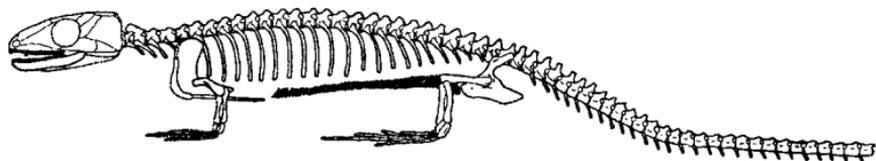
Общая характеристика. Примитивные сухопутные ящероцеподобные амниоты. Исходно и в большинстве своем насекомоядные или хищные животные. Размеры преимущественно мелкие (20–50 см), лишь поздние представители могли достигать в длину 2 м.

Состав. Четыре или пять семейств, более 25 родов.

Возраст. Поздний карбон — поздняя пермь.

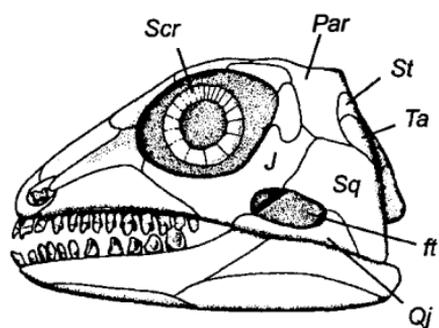
Распространение. Европа, Азия, Северная Африка и Северная Америка.

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



A

Б

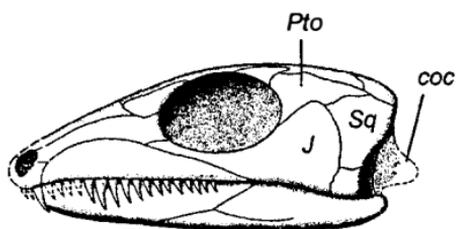


B

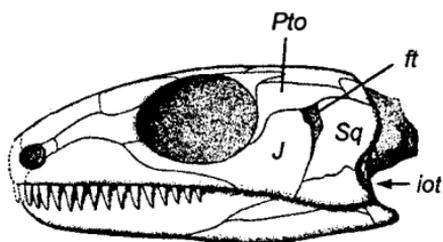


Д

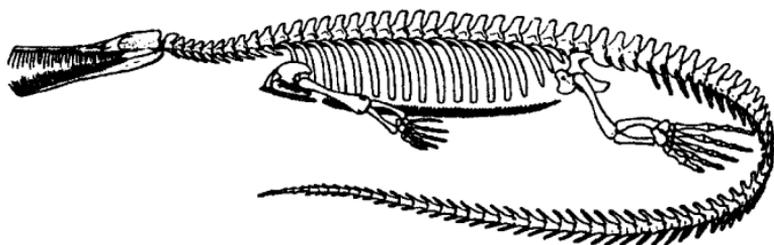
Г



E



Ж



3

коробка не сращена с крышей черепа, ее поддержка осуществлялась 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 приходится 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

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).

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

Замечания. Капториноморфы включают наиболее древних известных 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 ящеров. 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). Базиптиригоидное 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 четырёх — 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), Procolophonia (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 Procolophonia. Проколофоны

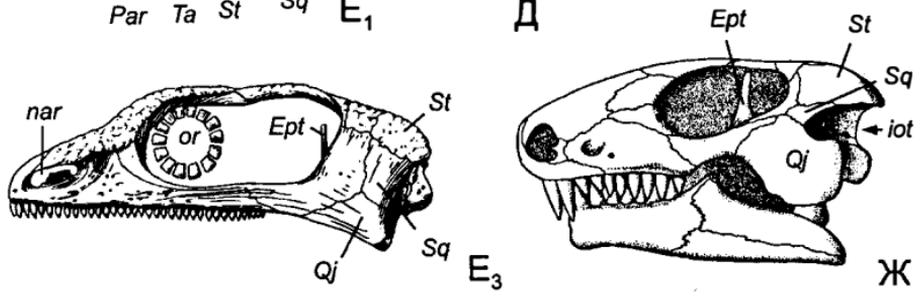
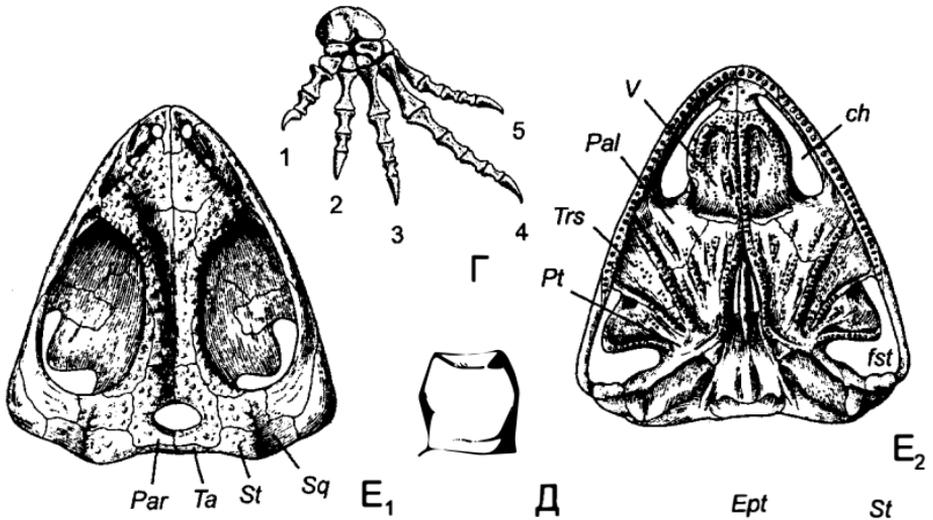
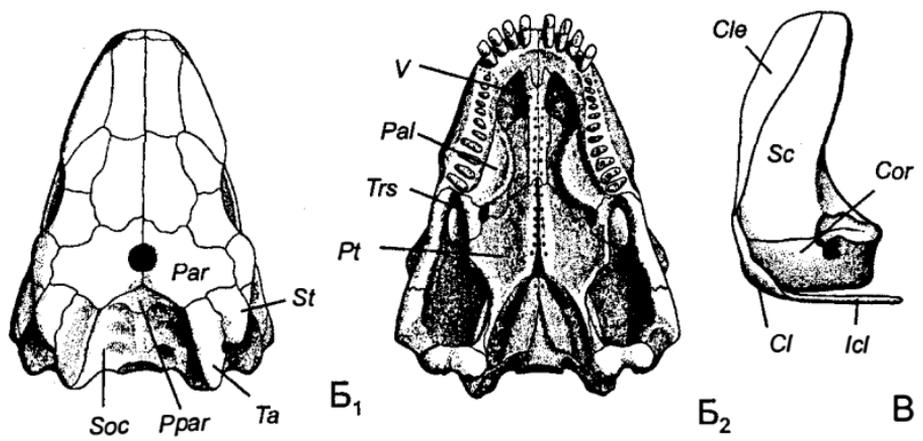
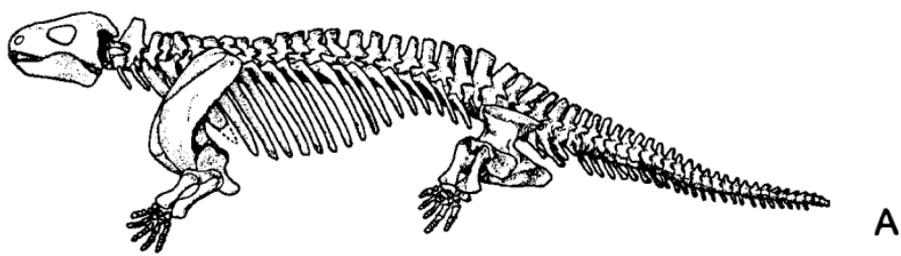
Общая характеристика. Полуводные и наземные котилозавры, внешне напоминающие ящериц. Насекомоядные, моллюскоядные, а возможно, и растительноядные формы. Длина тела обычно не превышает 0,5 м.

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. Зуб-



ная система акродонтная или субтекодонтная. Зубы конические; у примитивных форм (*Nyctiphruretus*) они мелкие и многочисленные, у продвинутых (*Macrophon*, *Procolophon*) — крупные, относительно редкие, с широкими коронками. Осевой скелет в целом примитивен, но имеется хорошо обособленный пояснично-крестцовый 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 *Pareiasauria*. 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.

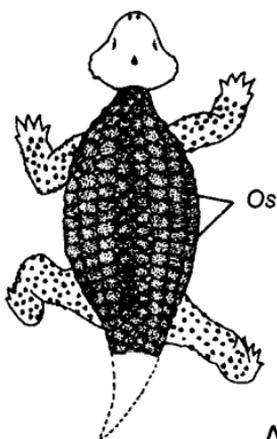
Возраст. Поздняя пермь.

Распространение. Европа, Восточная Азия и Африка.

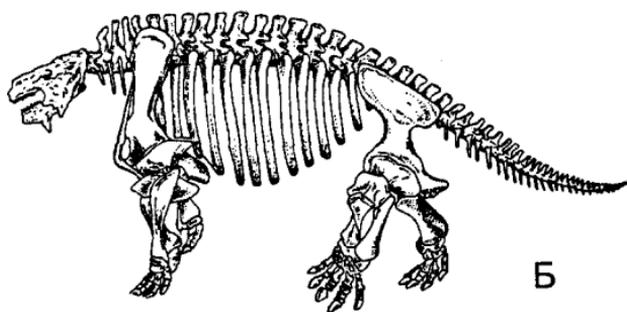
Особенности строения (рис. 6). Череп высокий, сверху и с боков покрыт остеодермами, часто перекрывающими ушные вырезки. Эти остеодермы образуют бугры и шипы, особенно крупные по затылочному краю. Череп акинетичный: небо прочно сращено с мозговой коробкой и краями крыши черепа. Зубы текодонтные. Их коронки лопатовидно расширены и зазубрены по режущему краю. Небные 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 крепились мускулатура. Фаланги короткие, их число может быть сокращено до формулы 2:3:4:3:1 на передней конеч-

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

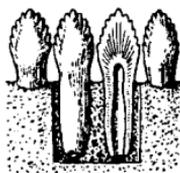
А–В — *Diadectes* (р. пермь): А — скелет; Б₁ — череп, вид сверху, Б₂ — череп, вид снизу; В — плечевой пояс, вид сбоку. Г — *Nycteroleter* (п. пермь), стопа. Д — *Macrophon* (р. триас), зуб, вид сбоку. Е — *Nyctiphruretus* (п. пермь), череп: Е₁ — вид сверху, Е₂ — вид снизу, Е₃ — вид сбоку. Ж — *Procolophon*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



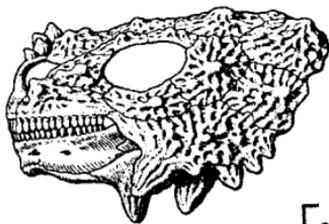
A



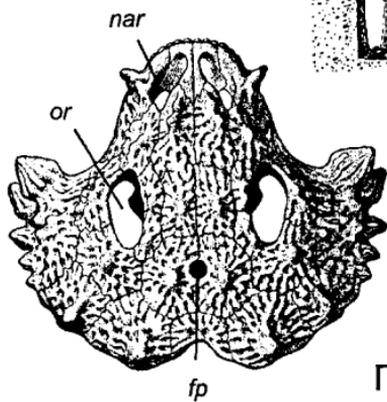
Б



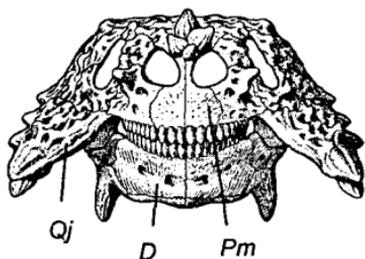
B



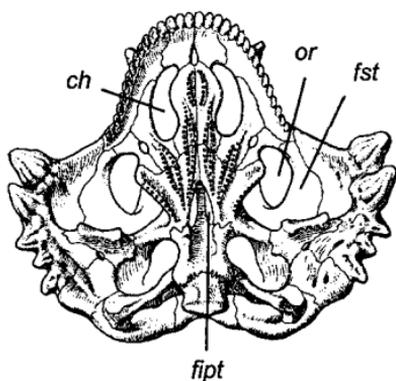
Г₂



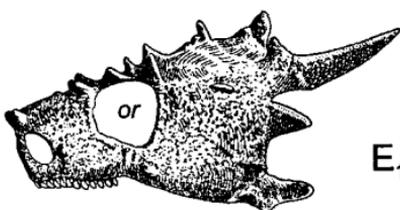
Г₁



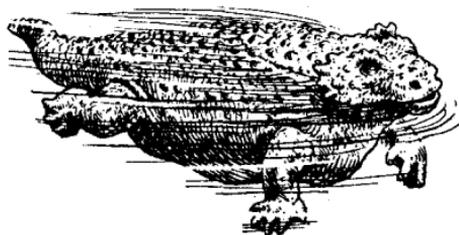
Г₃



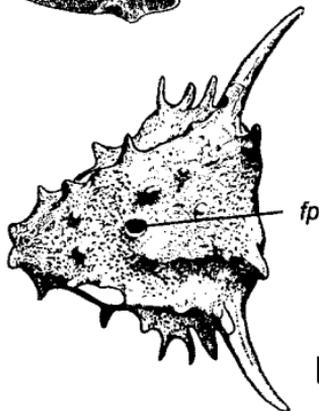
Г₄



E₁



Д



E₂

ности 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 80 современных родов. Проганохелидии — группа, включающая наиболее древних черепах, однако не являющаяся непосредственно предковой более продвинутым скрытошейным и бокошейным. Последние две группы, несмотря на раннее расхождение в эволюции, представляют собой единый филум Casichelydia (Казихелидии), сестринский проганохелидиям.

Возраст. Средний триас (?). Поздний триас — современность.

Распространение. Все материка, кроме Антарктиды.

Особенности строения (рис. 7). У примитивных форм черепа типичный анапсидный, у продвинутых он преобразованный

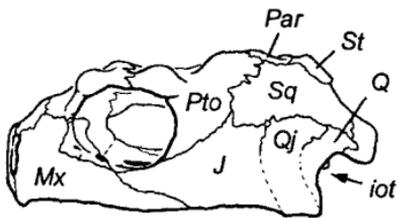
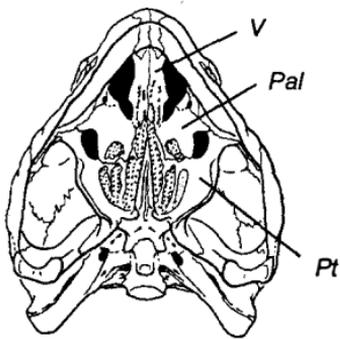
Рис. 6. Парейзавры.

А — *Anthodon* (п. пермь), реконструкция дермального панциря. Б–Д — *Scutosaurus* (п. пермь): Б — скелет; В — строение зубов; Г₁ — череп, вид спереди; Г₂ — череп, вид сверху; Г₃ — череп, вид сбоку; 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).

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 черепаха сохраняются рудименты нёбных зубов. Посткраниальный скелет сильно преобразован. Шея удлиненная (8 длинных позвонков), очень подвижная. Туловище, напротив, короткое (10–11 спинных позвонков), иммобилизованное и покрытое костным панцирем. Спинной 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 под прямым углом к ней расположен очень длинный акромиальный отросток. Коракоид один.

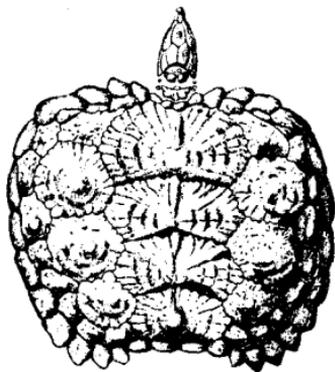
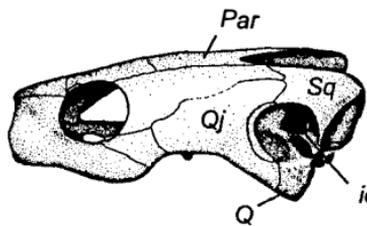
Рис. 7. Черепахи: проганохелидии (А–В)
и скрытошейные (Г–Е).

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; Б — Jaekel, 1916; Г — Gaffney, 1979; Д — Wieland, 1900; Е — Nessov, 1986).



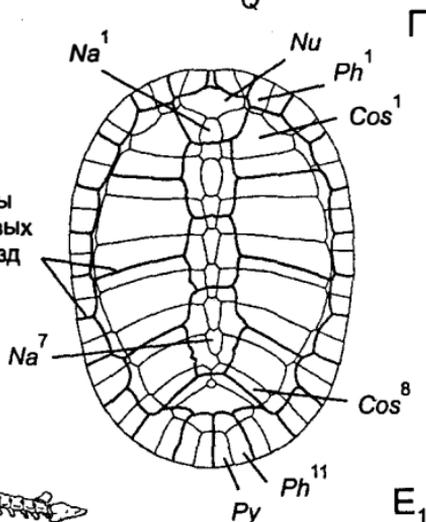
A₂

A₁

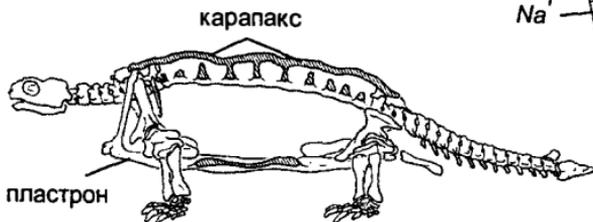


Б

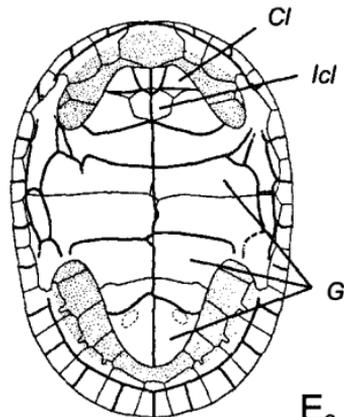
следи
роговых
борозд



E₁

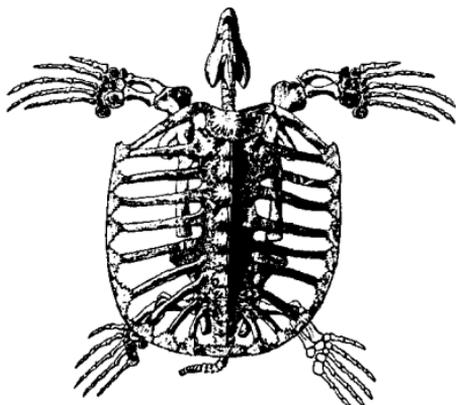


В



Д

E₂



Разнообразие. Прогадохелидии — 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 черепаками, 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 прогадохелидии 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 капториниморфов. Синаптозавры берут свое начало от примитивных диапсид, вероятно, близких эозухиям. Предки ихтиоптеригий неизвестны, ими могли быть или ранние архозавроморфные диапсиды, или капториниморфы.

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. Стремя 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

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					
																		Araeoscelidia
																		Thalattosauria
																		Ichthyosauria
																		Placodontia
																		Nothosauria
																		Plesiosauria
																		Rhynchocephalia
																		Eosuchia
																		Squamata
																		Protosauria
																		Rhynchosauria
																		Choristodera
																		Pterosauria
																		Crocodylia
																		Thecodontia
																		Ornithischia
																		Saurischia
																		Aves

Dinosauria

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

Отряд Araeoscelidia. Ареосцелидии

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 (*Aracoscelis*) 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 капторинорморфами). 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 дистальных костей конечностей) не позволяют считать их предками всех настоящих рептилий. По-видимому, ареосцелидии — это сестринская группа для остальных таксонов Eureptilia.

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; подстилающая 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. Гастроли 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.

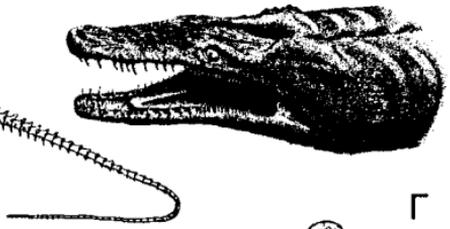
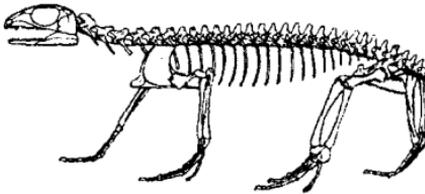
Возраст. Поздний триас — миоцен.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

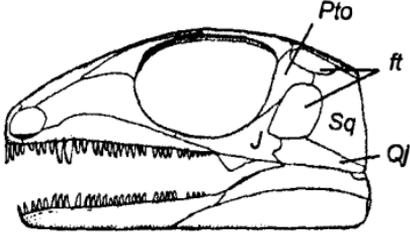
Особенности строения (рис. 8, Г–Ж). Череп диапсидный, с длинным узким рылом и с очень широкими височными окнами. Ноздря непарная, расположена терминально. Разросшиеся фланги предчелюстных и верхнечелюстных костей формируют вто-

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

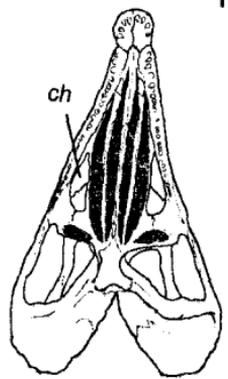
А, Б — *Petrolacosaurus* (п. карбон): А — скелет; Б — череп, вид сбоку. В — *Araeoscelis* (р. пермь), череп, вид сбоку. Г, Д — *Simoedosaurus* (п. мел): Г — реконструкция головы; Д — череп, вид снизу. Е, Ж — *Champsosaurus* (п. мел): Е — череп, вид сверху; Ж — реконструкция. З, И — *Thalattosaurus* (п. 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).



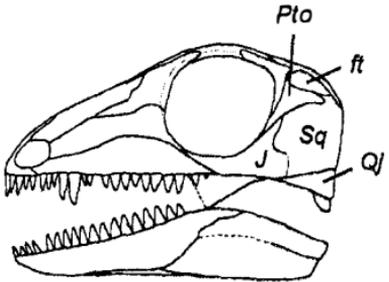
А Г



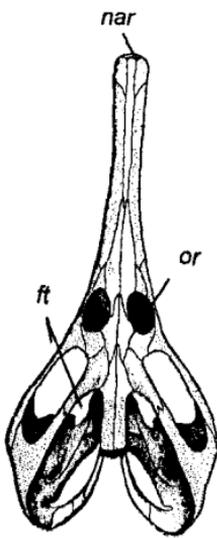
Б



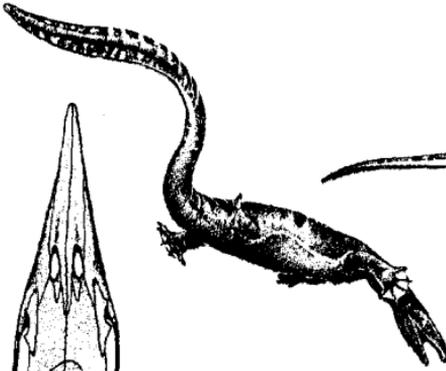
Д



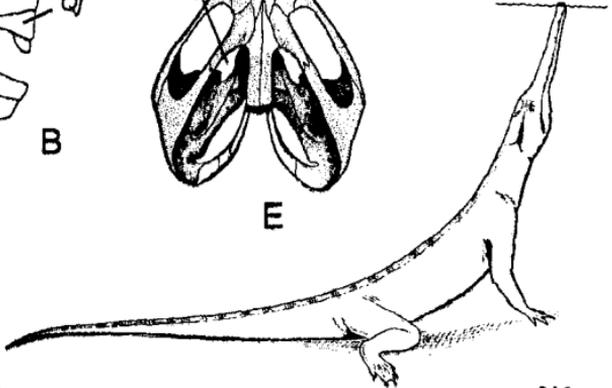
В



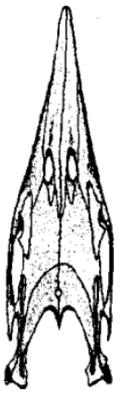
Е



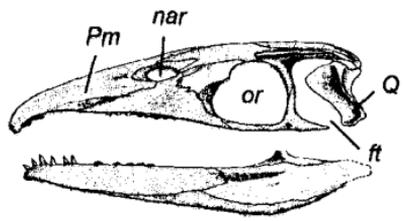
З



Ж



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 пластичельные. Ребра утолщенные, пахиостозные. Пояса конечностей пластинчатые. Брюхо защищено гастралиями.

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

Отряд *Protosauria* (*Prolacertilia*). Проторозавры

Общая характеристика. Наземные, древесные и околоводные ящерицеподобные 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.

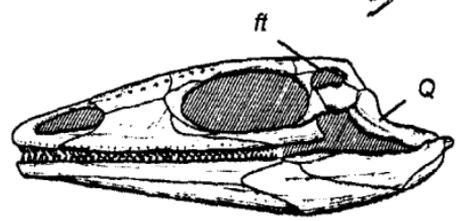
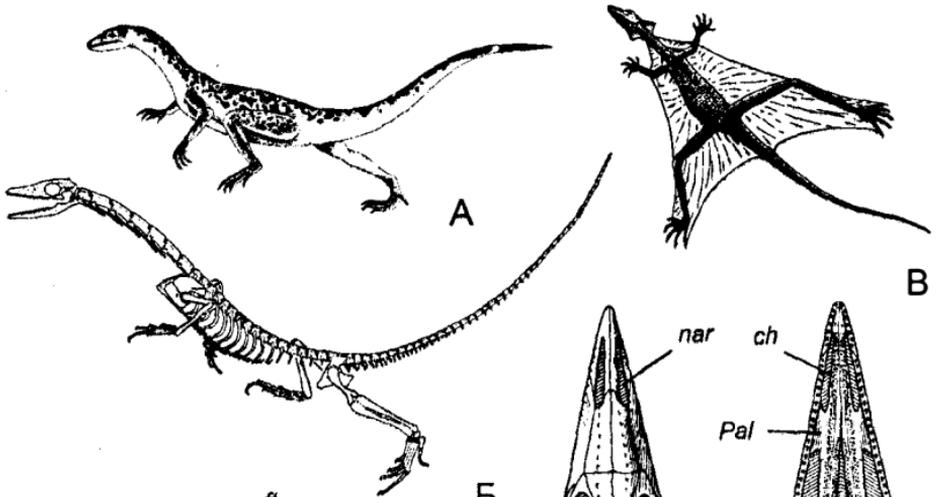
Возраст. Поздняя пермь — ранняя юра.

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

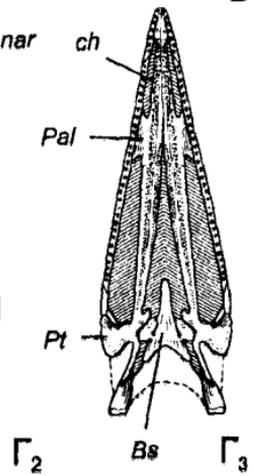
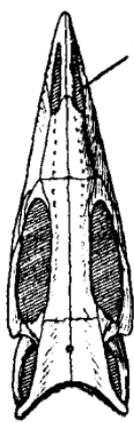
Особенности строения (рис. 9, А–Д). Череп удлиненный, глазницы расположены примерно в его середине, ноздри терминальные. Нижняя височная дуга редуцирована (как у примитивных ящериц), но квадратная кость сохраняет неподвижность. Теменное отверстие нередко утрачено. Челюстные зубы субтекодонтные, конические 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).

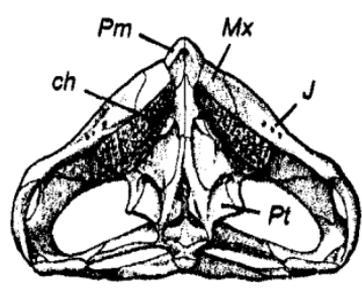
А — *Malerisaurus* (п. триас), реконструкция. Б — *Macrocnemus* (ср. триас), скелет. В — *Sharovipteryx* (п. триас), реконструкция. Г — *Voreoprincea* (ср. триас), череп: Г₁ — вид сбоку, Г₂ — вид сверху, Г₃ — вид снизу. Д — *Tanystropheus* (ср. триас), скелет. Е — *Paradapedon* (п. триас), череп: Е₁ — 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).



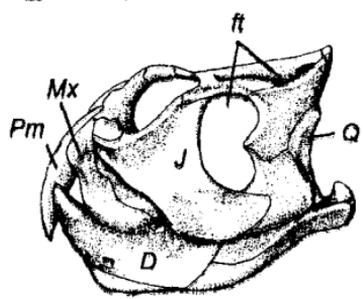
Б
Г₁



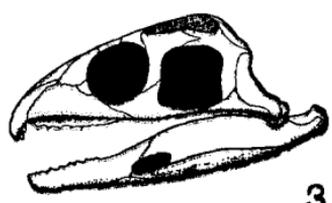
Г₂ Г₃



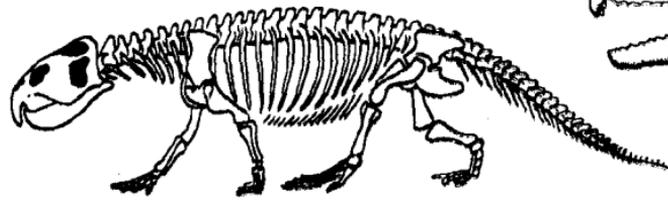
Е₁



Е₂



З



Ж

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 протозавра *Sharovipteryx* между конечностями, туловищем и хвостом была натянута летательная перепонка. Водные формы имели перепонки между пальцами задних конечностей. Гастралии обычно хорошо развиты.

Замечания. Традиционно протозавров 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 протозавров. Черты сходства в строении конечностей протозавров 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 крепилась 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 стертые до основания). Нёбные зубы утрачены. Посткраниальный скелет тяжело-

весный. 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

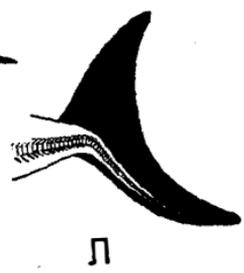
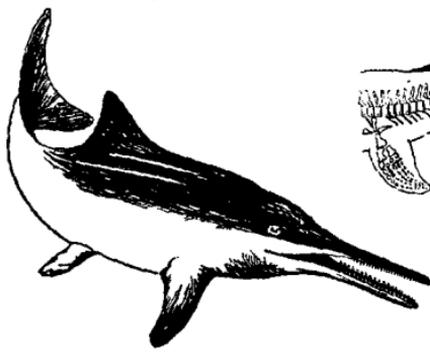
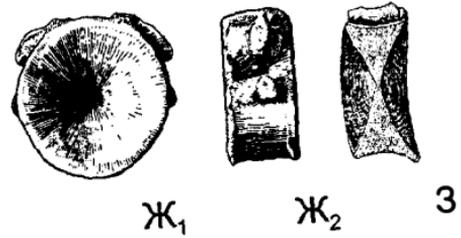
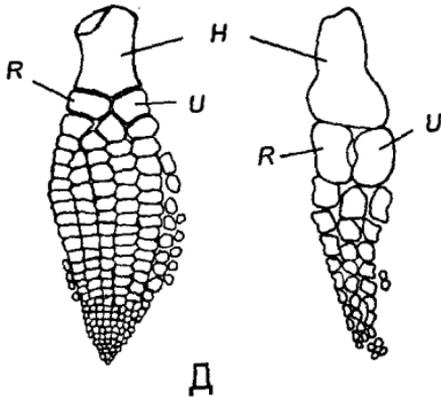
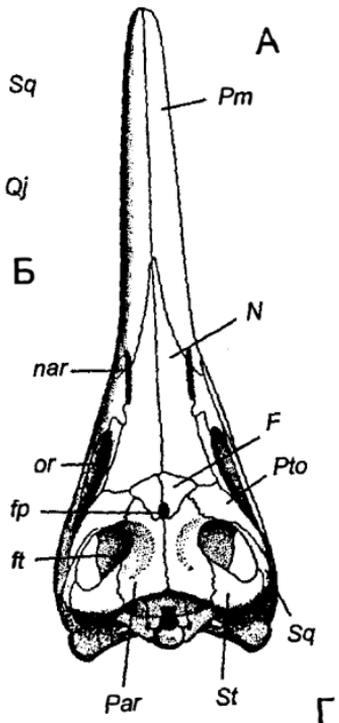
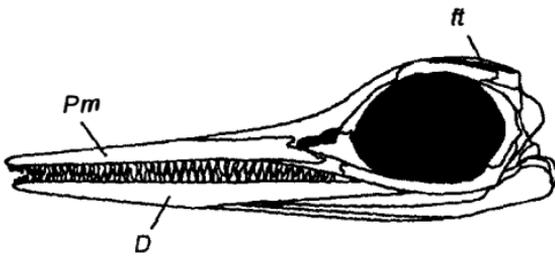
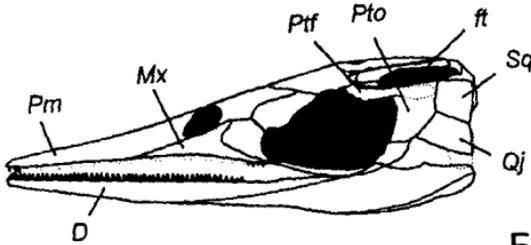
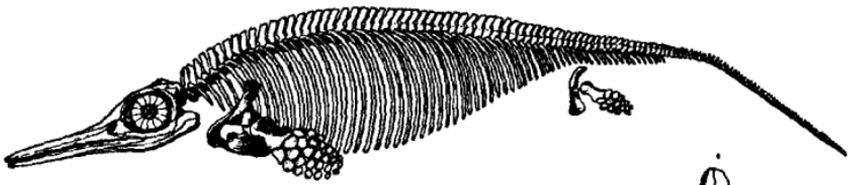
Общая характеристика. Высоко специализированные морские рептилии, полностью потерявшие связь с сушей. Внешне напоминали дельфинов или рыб: шея не выражена, голова удлинена, конечности ластообразные, имелись спинной и вертикальный хвостовой плавники. В основном ихтиофаги. Размножались в воде посредством 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 плече-



вом 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*) лапы пятипалые, фаланговая формула — 2:3:4:4:2. Для продвинутых родов характерна крайняя полифалангия: число фаланг в пальце достигает 30 штук. Лапы могут быть широкими или узкими, передние всегда крупнее задних. Число пальцев в широком лапте может быть увеличено до 10–11 (полидактилия), в узком лапте 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 нёба и плечевого пояса приводит к заключению об их ранней дивергенции от общего с плезиозаврами примитив-

Рис. 10. Ихтиозавры.

А — *Ophthalmosaurus* (п. юра), скелет. Б — *Utatsusaurus* (р. триас), череп, вид сбоку. В — *Ophthalmosaurus*, 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).

ного 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.

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.

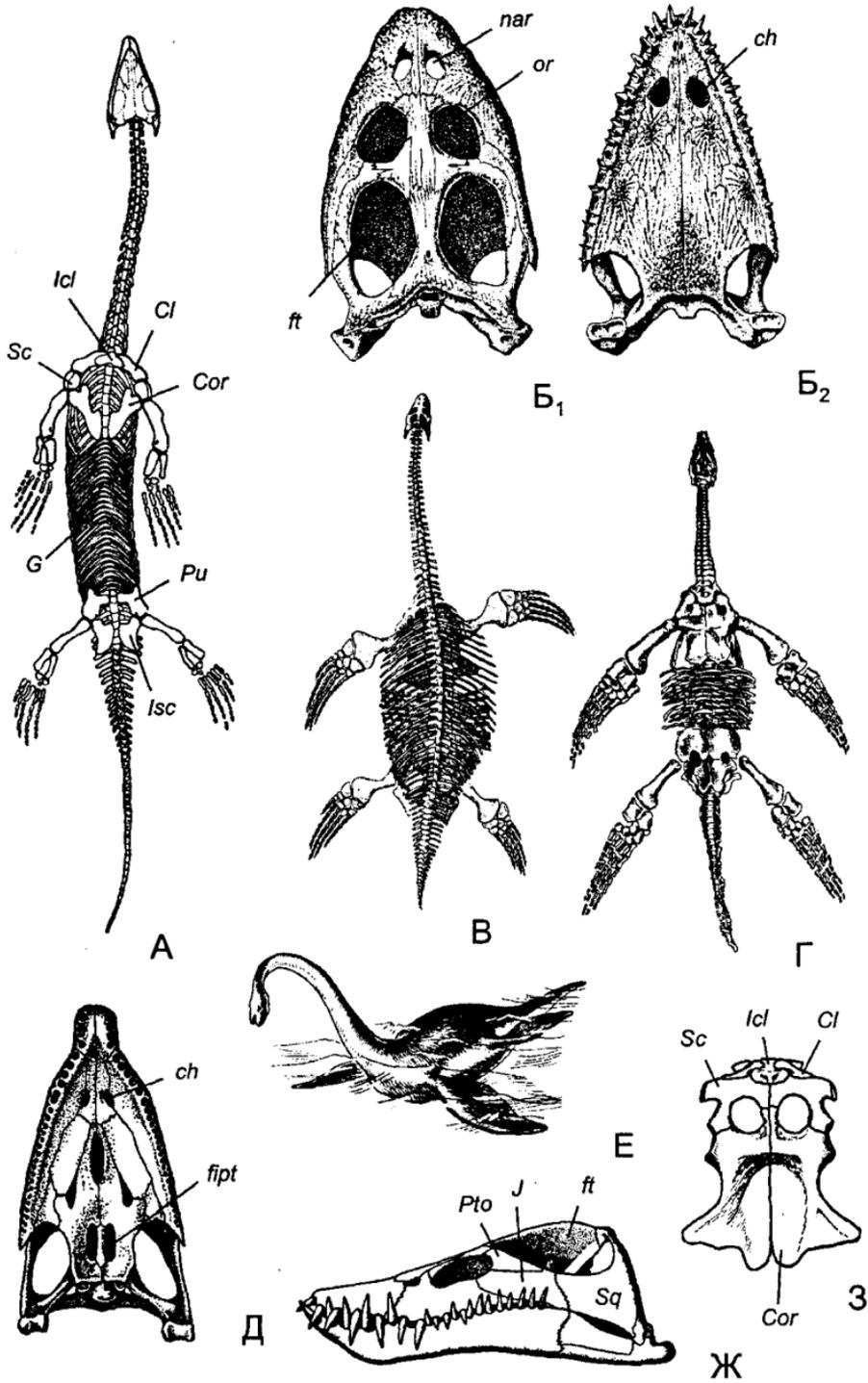
Возраст. Поздняя пермь (?). Ранний — поздний триас.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 11, А, Б). Череп треугольный в плане, очень низкий. Заглазничная область обычно удлинена.

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 — *Tricleidus* (п. юра), плечевой пояс, вид с дорсальной стороны (А — Peyer, 1931; Б, Д — Romer, 1956; В — Орлов, 1961; Г — Fraas, 1910; Е — Ивахненко, Коробельников, 1987; Ж — Welles, 1952; З — Write, 1940).



Ноздри занимают срединное положение между передним краем морды и глазами. Нёбная область укреплена: крыловидные кости срастаются по медиальной линии, перекрывая снизу основание 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 диапсид.

Отряд Plesiosauria. Плезиозавры

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

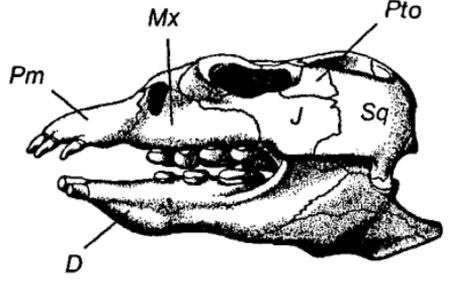
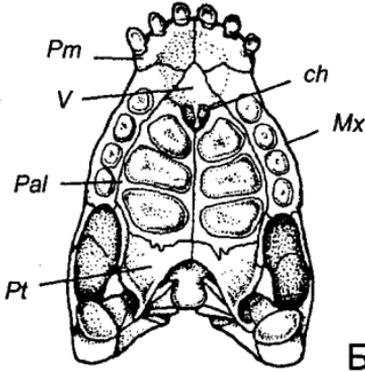
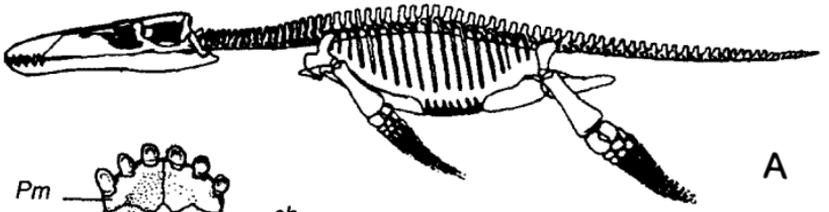
Состав. Два надсемейства: Plesiosauroidea (Плезиозавроиды) и Pliosauroida (Плиоизавроиды); приблизительно 40 родов.

Возраст. Средний триас — поздний мел.

Распространение. Все материки, включая Антарктиду.

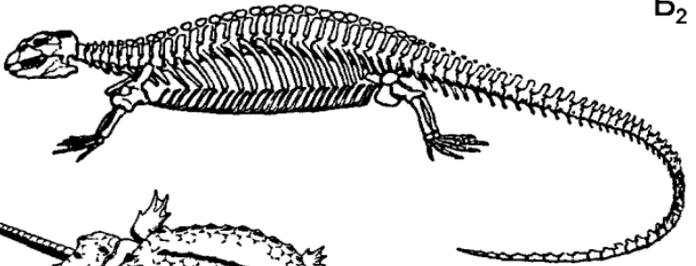
Рис. 12. Плезиозавры-плиозавроиды (А), непанцирные плакодонты (Б, В) и панцирные плакодонты (Г–З).

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, 1975; Б — Romer, 1956; В — Peyer, 1950; Г — Jackel, 1907; Д — Pinna, 1992; Е–З — Pinna, Nosotti, 1989).



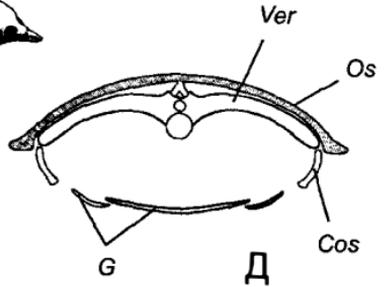
Б₁

Б₂



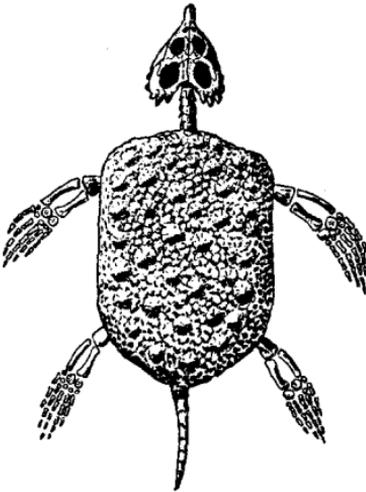
E

B

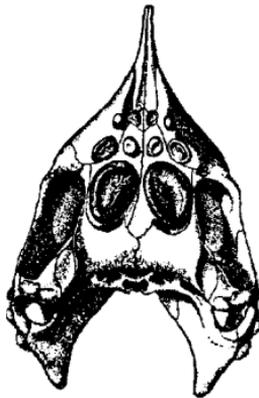


G

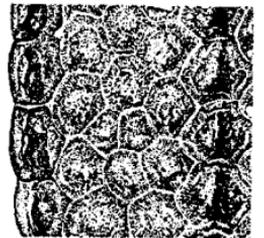
Д



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 лапы 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 лапы 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 (*Elasmosaurus*). Зубы высокие и тонкие. По-видимому, эти животные были ихтиофагами.

Плиоизавроиды 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 на-

зад, окружены нёбными костями и сошником. Зубная система давящего типа, зубы необычайно крупные и уплощенные. Передние краевые зубы претерпевают редукцию, задние краевые, как и небные, — 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 внутрочерепной кинетизм (а именно — подвижность квадратной кости, нёбного комплекса, лобно-носовой области).

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

Отряд *Eosuchia* (Younginiformes). Эозухии

Общая характеристика. Примитивные ящерцепоподобные 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.

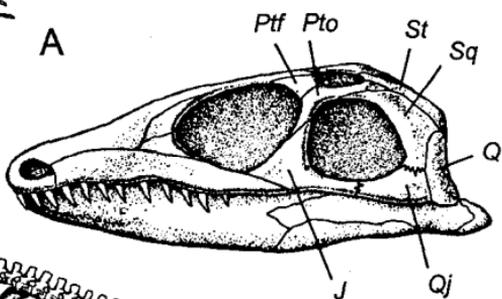
Особенности строения (рис. 13, А–В). Череп дизигальный, с большим нижним и маленьким верхним височными отверстиями. Ноздри округлые, расположены терминально, хоаны щелевидные. Квадратная кость закреплена неподвижно. Стремя сохраняет массивность и поддерживает щечный отдел черепа; парокципитальные отростки 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. Гастралии обычно небольшие.

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

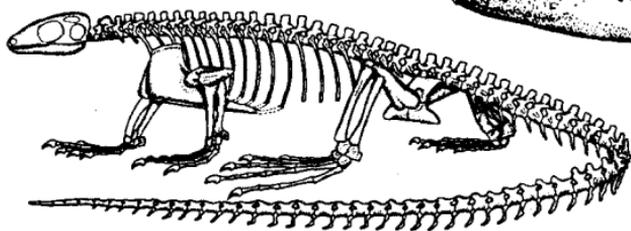
А — *Hovasaurus* (п. пермь), скелет. Б — *Youngina* (п. пермь), череп, вид сбоку. В — *Thadeosaurus* (п. пермь), скелет. Г — *Clevosaurus* (в. юра), череп: Г₁ — вид сверху, Г₂ — вид сбоку. Д — *Planocephalosaurus* (п. триас), череп: Д₁ — вид сбоку, Д₂ — вид снизу. Е — *Paleopleurosaurus* (р. юра), скелет. 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).



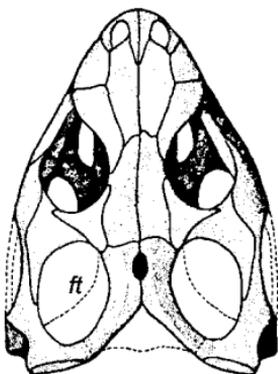
A



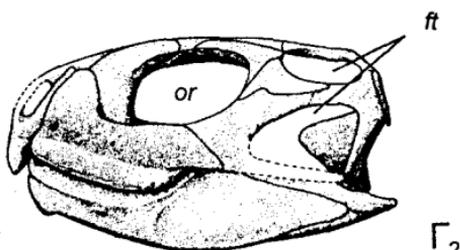
Б



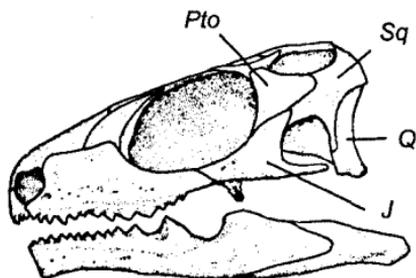
B



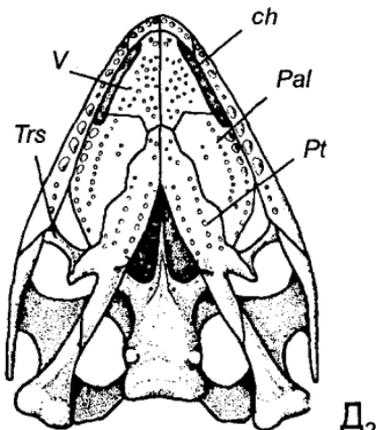
Г₁



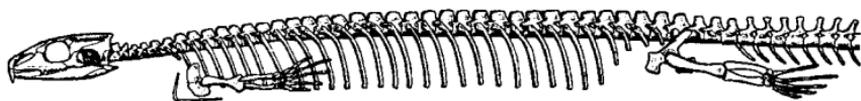
Г₂



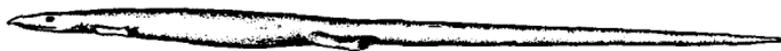
Д₁



Д₂



Е



Ж

Отряд Rhynchocephalia. 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 удлинённым 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.

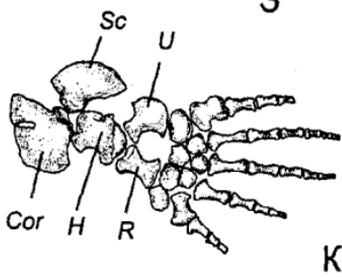
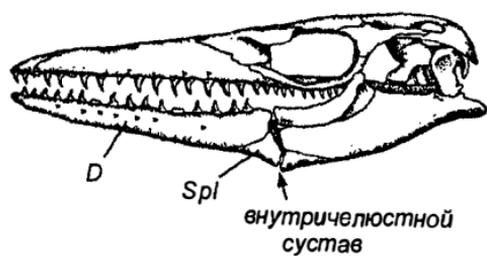
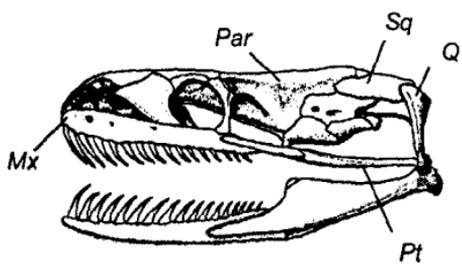
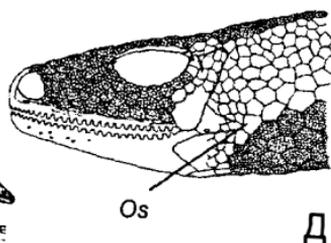
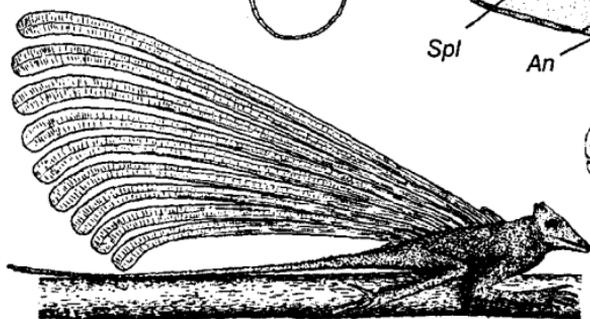
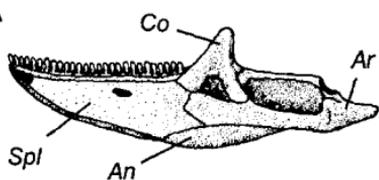
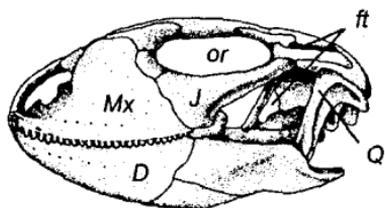
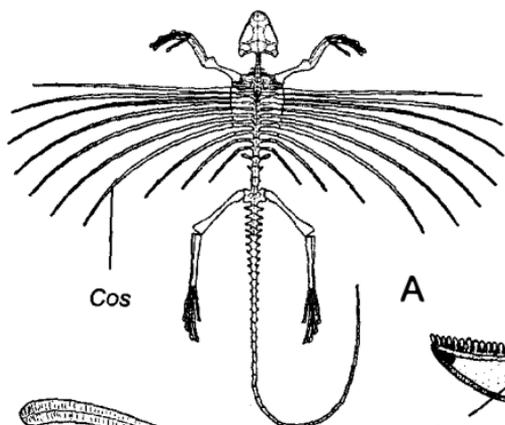
Особенности строения (рис. 14). Череп преобразованный ди-апсидный, с утраченными височными дугами (только нижней или обеими). Квадратная кость образует подвижное сочленение

с чешуйчатой костью (стрептостилия), небная 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 ластов 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.



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 отряда — Proterosuchia (Протерозухии), Phytosauria (Фитозавры), Aetosauria (Этозавры) и Pseudosuchia (Псевдозухии); около 80 родов. Протерозухии — это вероятные предки остальных текодонтов. Фитозавры и этозавры — специализированные голофилетические группы. Псевдозухии

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 — *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 — Sullimski, 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).

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

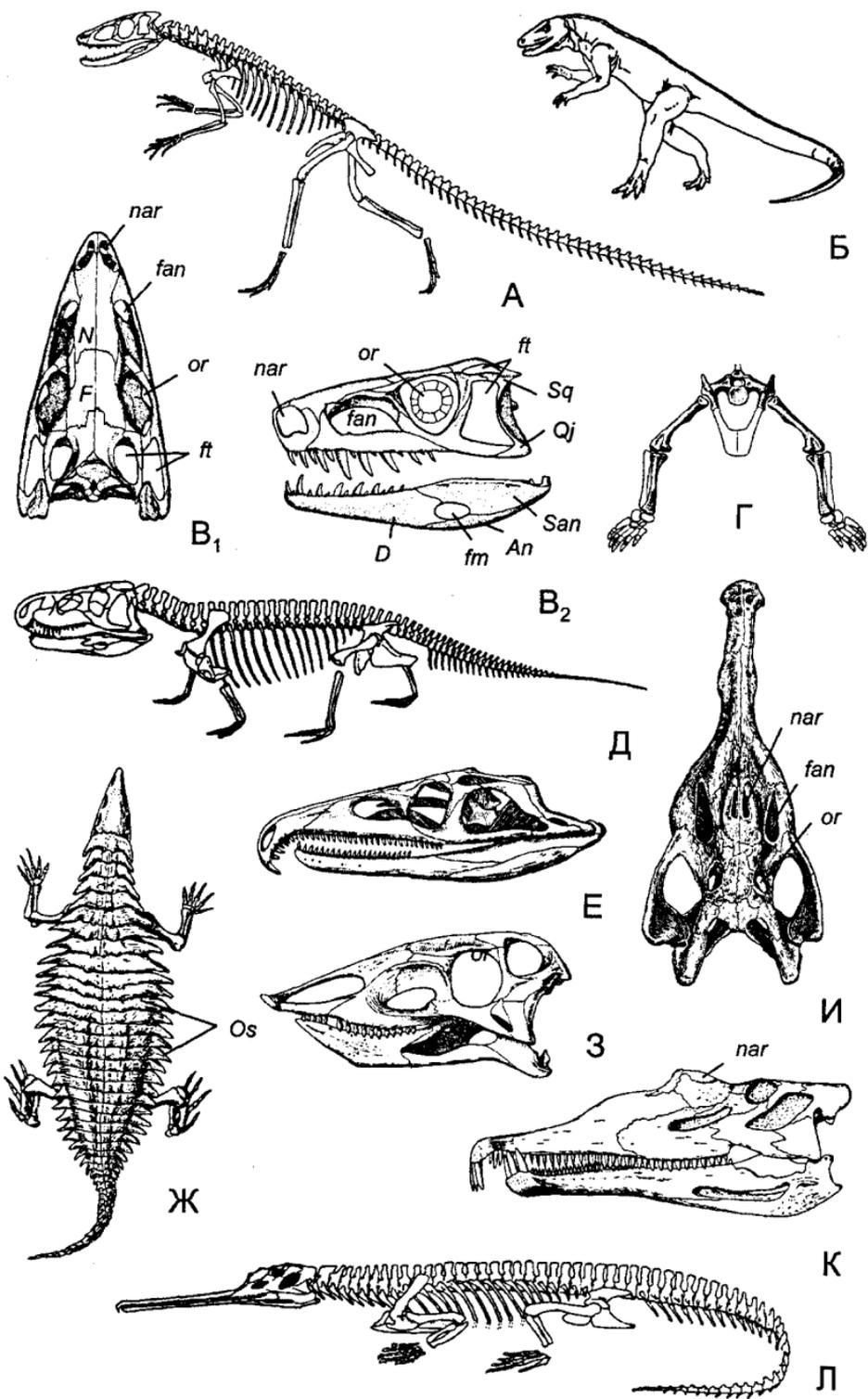
Возраст. Поздняя пермь — ранняя юра.

Распространение. Все материка, 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. Стремя 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 нёба 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 головка бедра развернута медиально, что говорит о неко-

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 — Сенников, 1995; Д — Huene, 1960; Е — Broili, Schröder, 1934; Ж — Sawin, 1947; З — Walker, 1961; И — Camp, 1930; К — Ромер, 1939; Л — Romer, 1945).



тором 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 поздне триасового времени. Внешне напоминают крупных ящеров. 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 *Chimaerasuchus* 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 150 родов (из них 8 современных). Подотряды крокодилов представляют собой скорее уровни их организации, а не филогенетические линии.

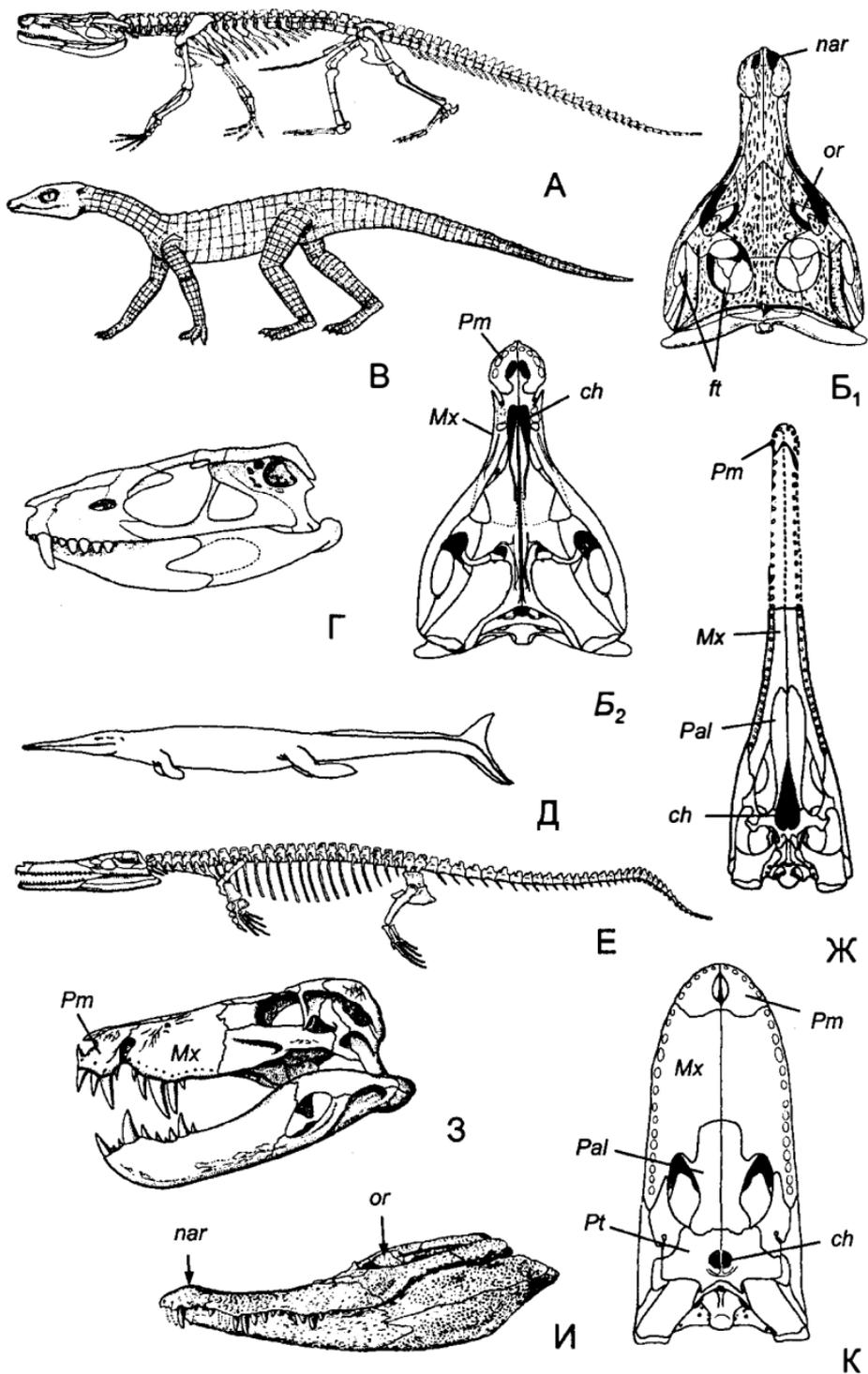
Возраст. Средний триас — современность.

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 небо. 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 небо 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 кроко-



дилы (*Metriorhynchus*, *Pelagosaurus*, *Teleosaurus*), характеризующиеся ластообразными конечностями и высоким хвостовым плавником. 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 кожей перепонкой, натянутой между туловищем и передней конечностью. Судя по следам, по земле передвигались на задних лапах, опираясь на кисти согнутых крыльев. Местообитания приурочены в основном к побережьям морей и пресных водоемов. Ранние и мелкие формы были насекомоядными. Более поздние в большинстве своем питались рыбой, которую добывали с лёту, 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).

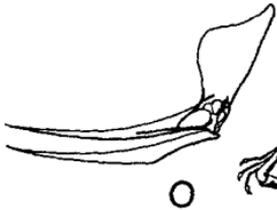
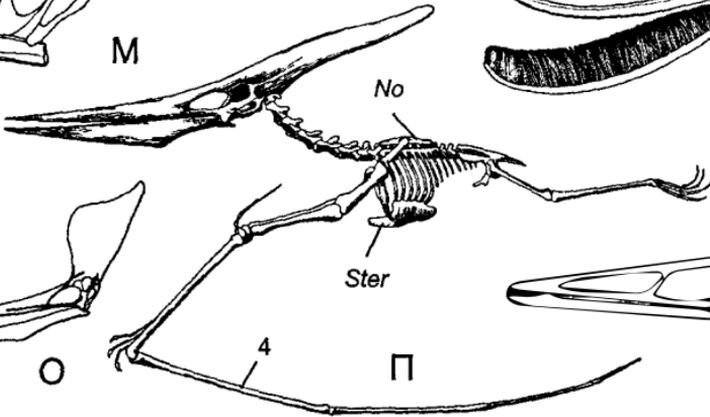
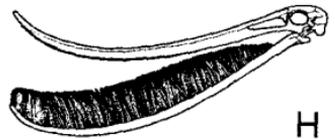
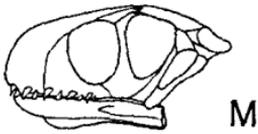
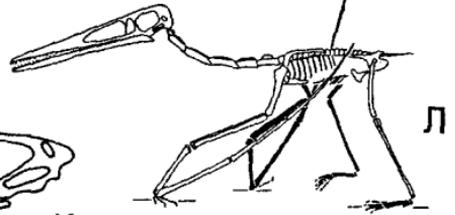
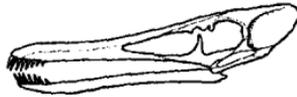
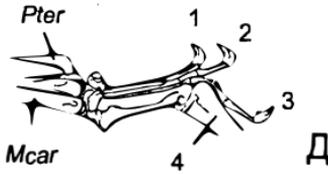
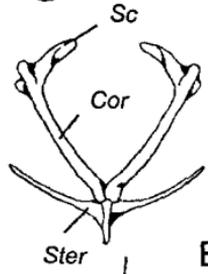
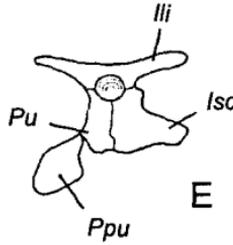
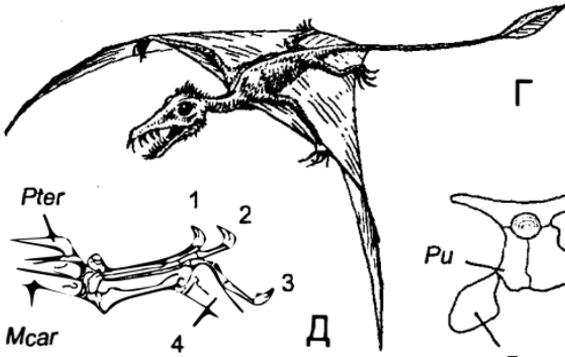
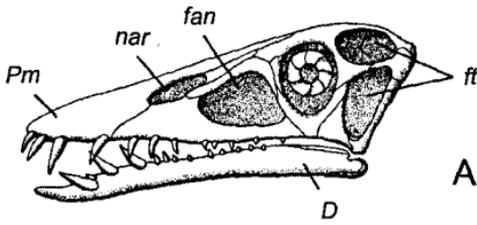
Возраст. Поздний триас — поздний мел.

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 удлиненных 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 удлиненная 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 для при-

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

А–В — *Rhamphorhynchus* (п. юра): А — череп, вид сбоку; В — 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, В — 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).



крепления 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.

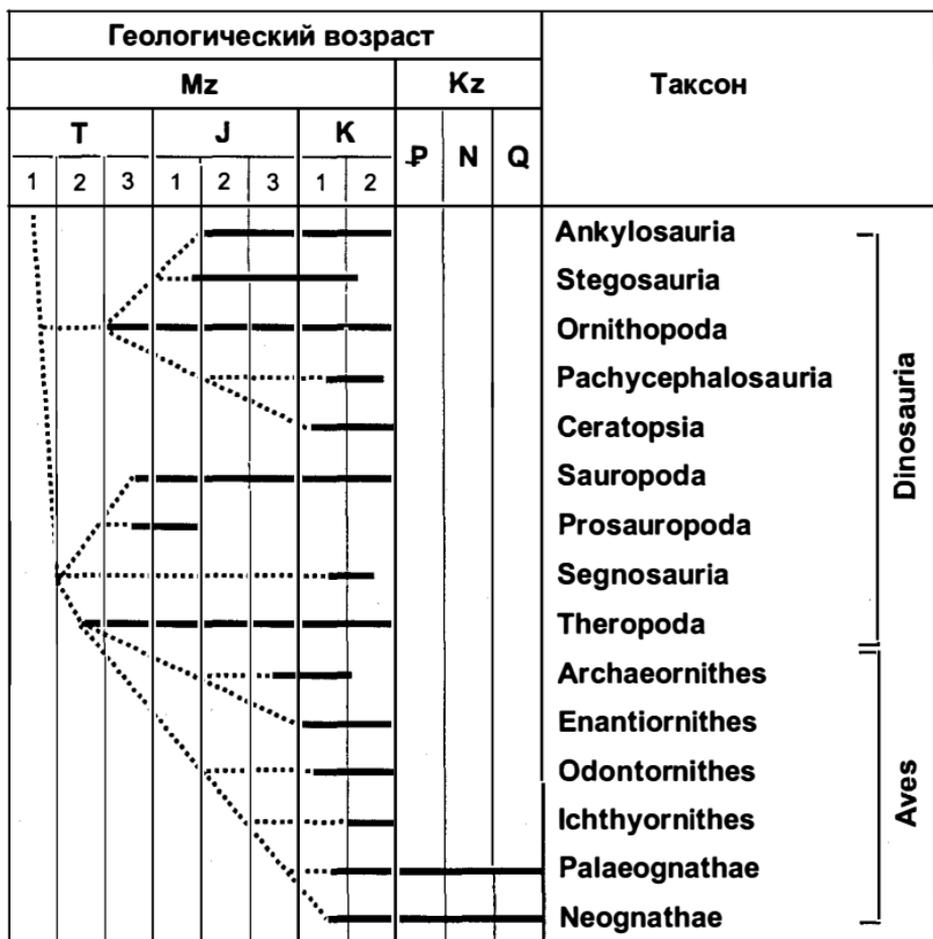
Птеродактилоиды известны со средней юры до конца мела. Это продвинутые летающие ящеры, поздние формы которых достигали иногда гигантских размеров (*Pteranodon*, *Azhdarcho*, *Quetzalcoatlus*). Они имели относительно широкие и короткие крылья и обычно очень короткий хвост. Маневренность обеспечивалась 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 500 родов. Ближайшими предками всех динозавров являются текодонты, однако родственные связи между отрядами не вполне ясны. Возможно, яще-

Таблица 4. Филогения динозавров и птиц



ротазовые 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 парасагиттальной 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* (Тиреофора), характеризующуюся наличием хорошо развитого костного панциря. Пахицефалозавров и рогатых динозавров объединяют в группу *Marginocephalia* (Маргиноцефалия), 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, около 70 родов.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

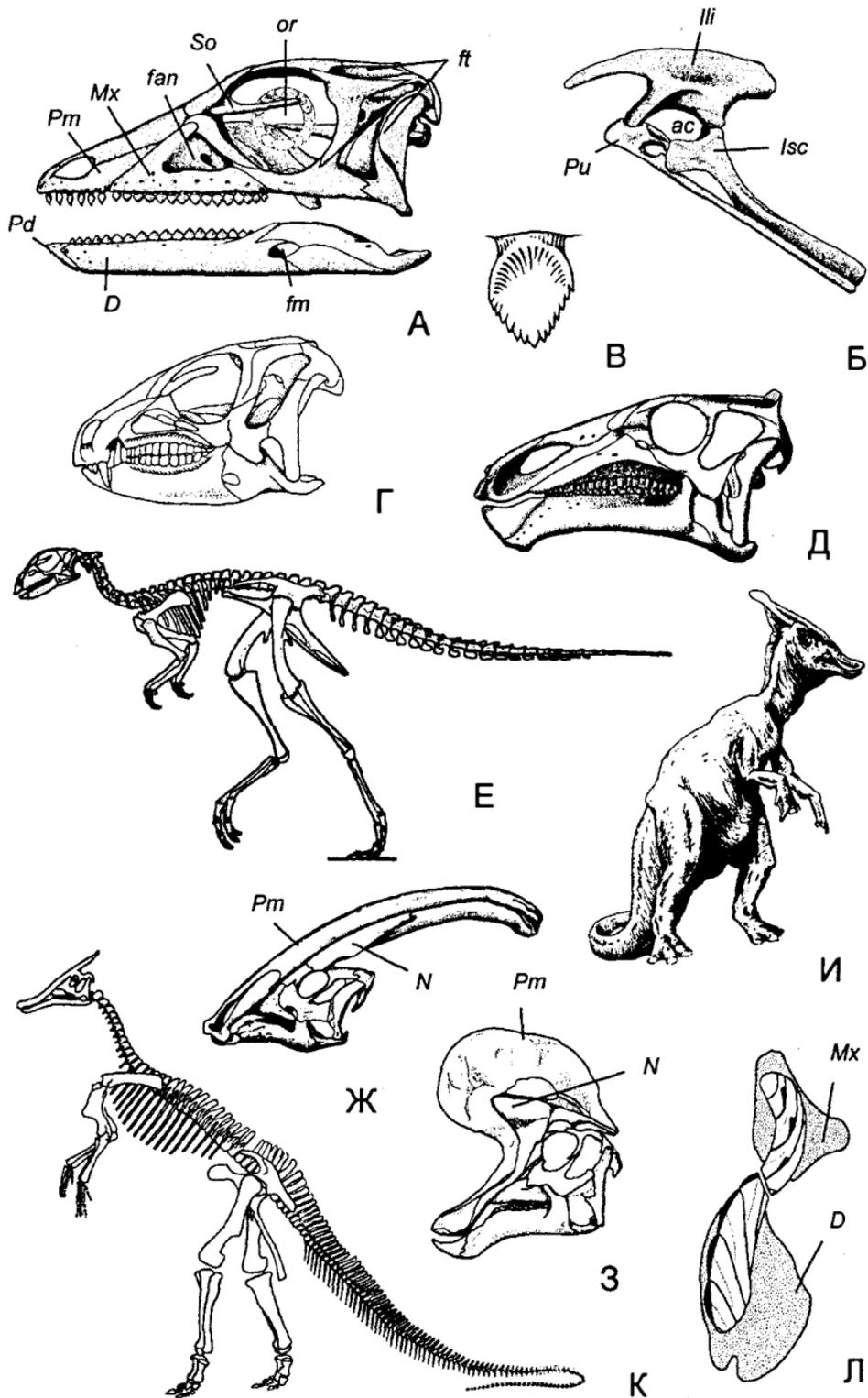
Распространение. Все материки.

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 глазами. 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*, *Gasparinisaura*) 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 счет 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 трех-

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).

палая. Тело покрыто небольшими остеодермами. У типичных 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. Три семейства, около 40 родов.

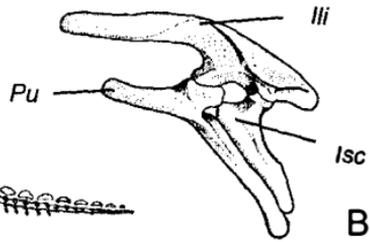
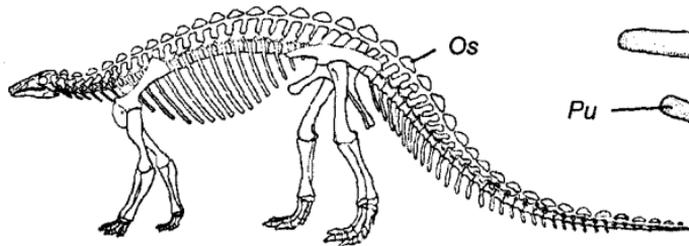
Возраст. Средняя юра — поздний мел.

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

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

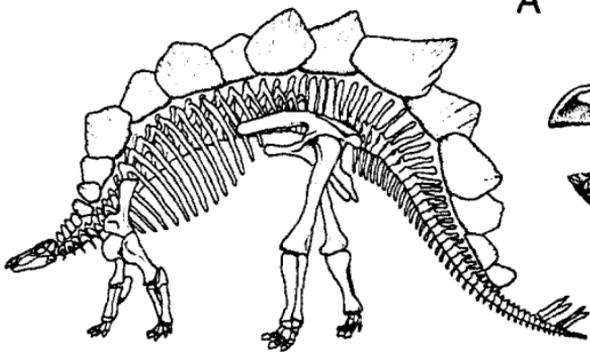
Рис. 19. Стегозавры (А–Г) и анкилозавры (Д–К).

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 лингвальной 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).



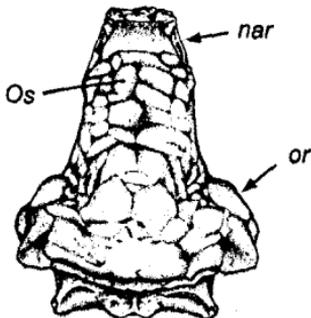
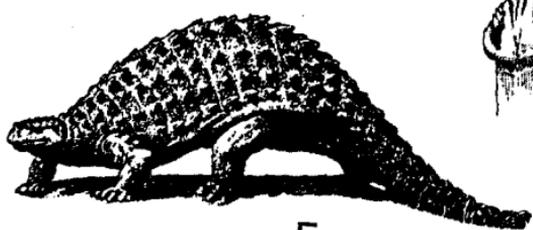
A

B



Б

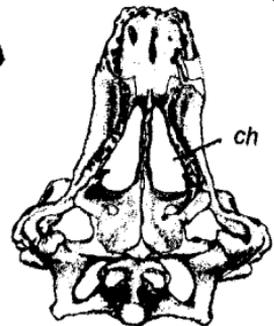
Г



Е

Д

И₁



1

2

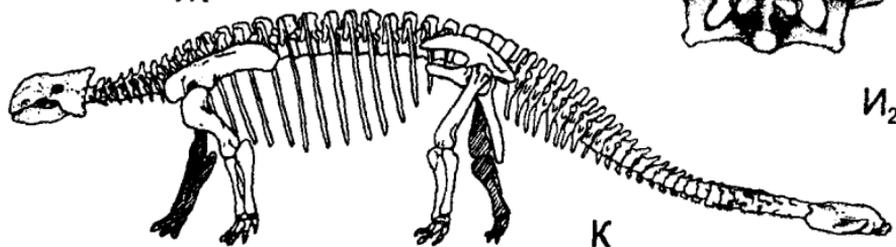
3

4

Ж

З

И₂



К

между собой, формировали поперечные костные пояса или даже крупные 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 остеодермы, 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, коротким туловищем и относительно коротким хвостом, массивными и примерно равными по величине конечностями. Сухопутные или амфибиотические животные. Растительоядные формы, однако для некоторых родов (*Triceratops*) предполагается животоядность (падалеядность). Длина тела от 0,5 до 9 м.

Состав. Три семейства, около 30 родов.

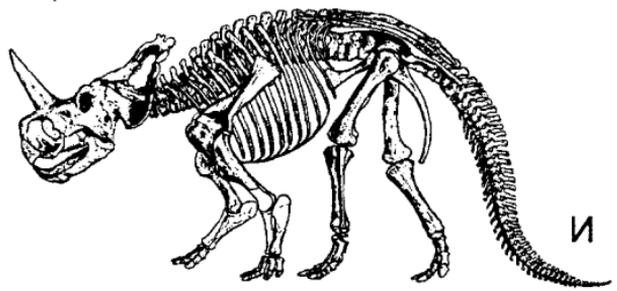
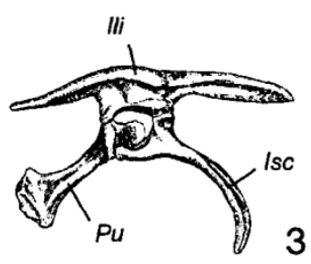
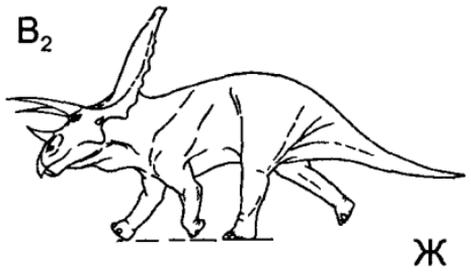
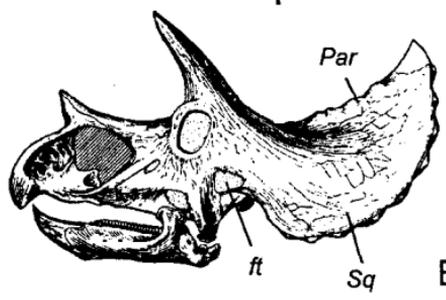
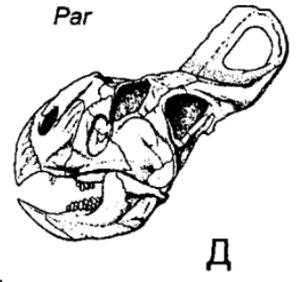
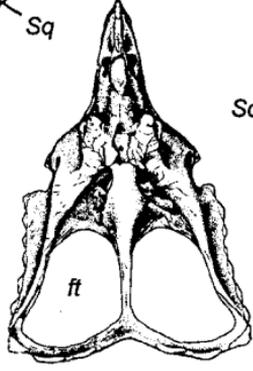
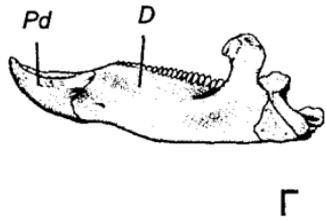
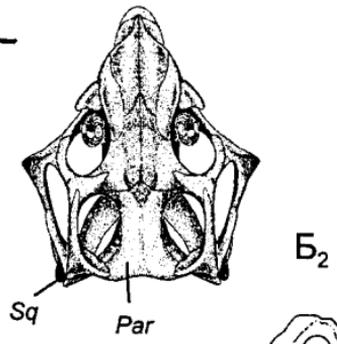
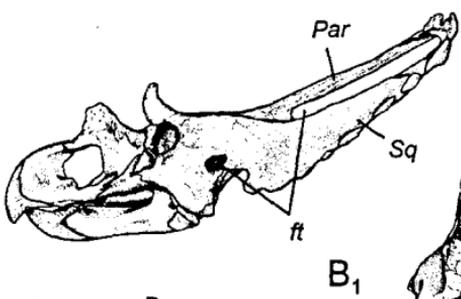
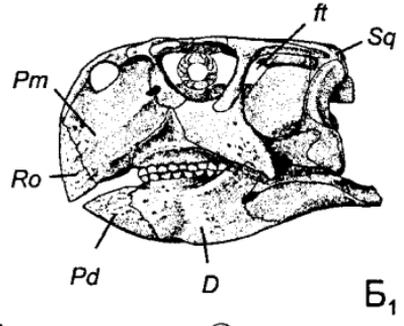
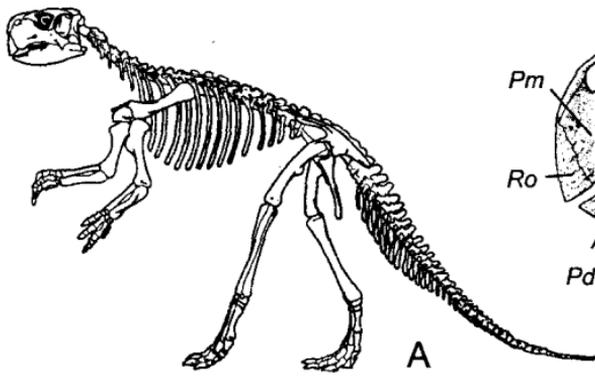
Возраст. Ранний — поздний мел.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 20). Череп крупный. Конец морды образует сжатый с боков клюв, заканчивающийся на верхней

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).



челюсти непарной роstralной костью (rostrale). Крупная 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 Pachycephalosauria. 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 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, распо-

лагаются только в один ряд и сохраняются на предчелюстных 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, возможно, 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

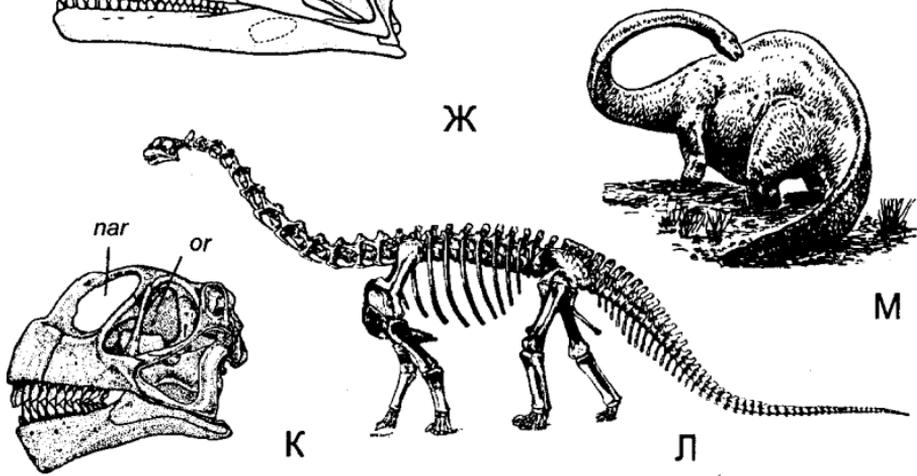
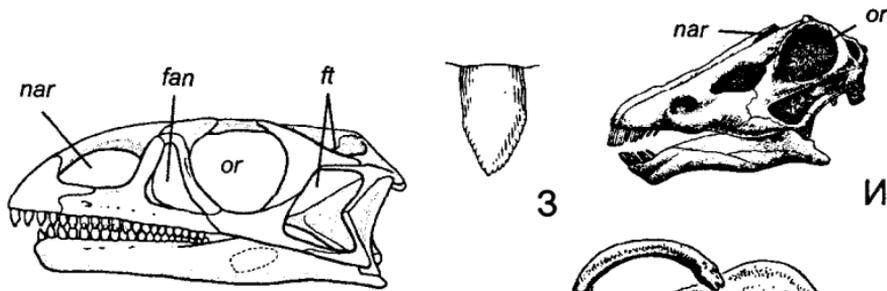
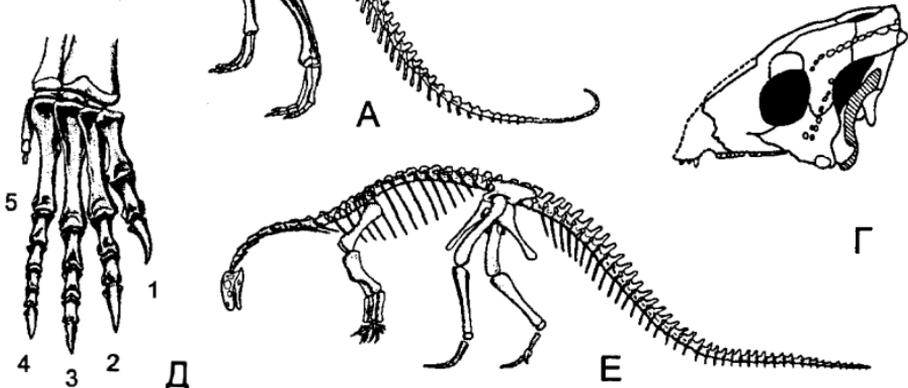
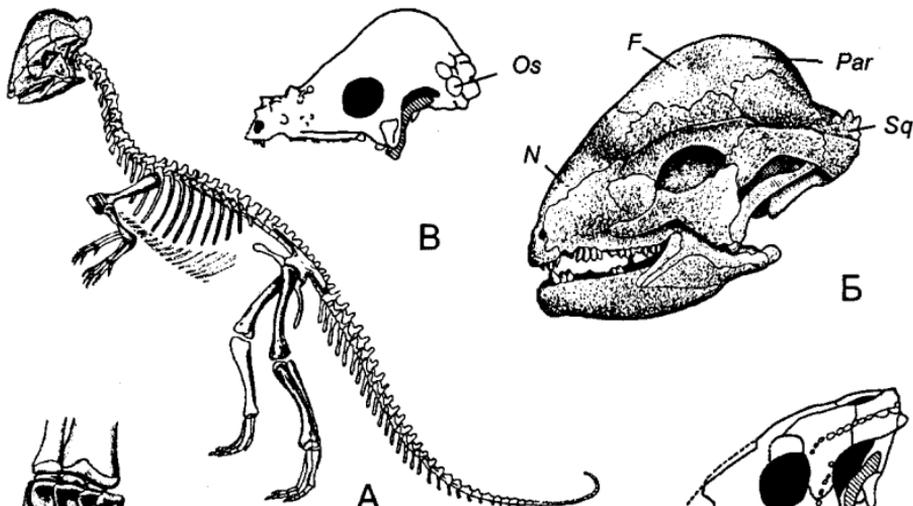
Общая характеристика. Примитивные, факультативно бипедальные (переходящие к квадрупедализму) динозавры. Голова небольшая, шея и хвост умеренно длинные. Конечности массивные, передние составляют приблизительно 2/3 длины задних. Всеядные и растительноядные формы. Длина тела от 1 до 7 м.

Состав. Четыре семейства, около 20 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 фитофагии). Шейных позвонков 9–10, грудных — около 15, крестцовых — 3–4, хвостовых — до 60. Таз трехлучевой с короткой подвздошной и удлинненными 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. Околотовдные 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 100 родов.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Распространение. Все материка, 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

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 — *Homaloccephale* (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).

система позволяла лишь скучивать части растений (предполагается, что механическая переработка пищи производилась в желудке 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, растительность и насекомоядность). Длина тела от 4 до 7 м.

Состав. Три семейства, 4 рода.

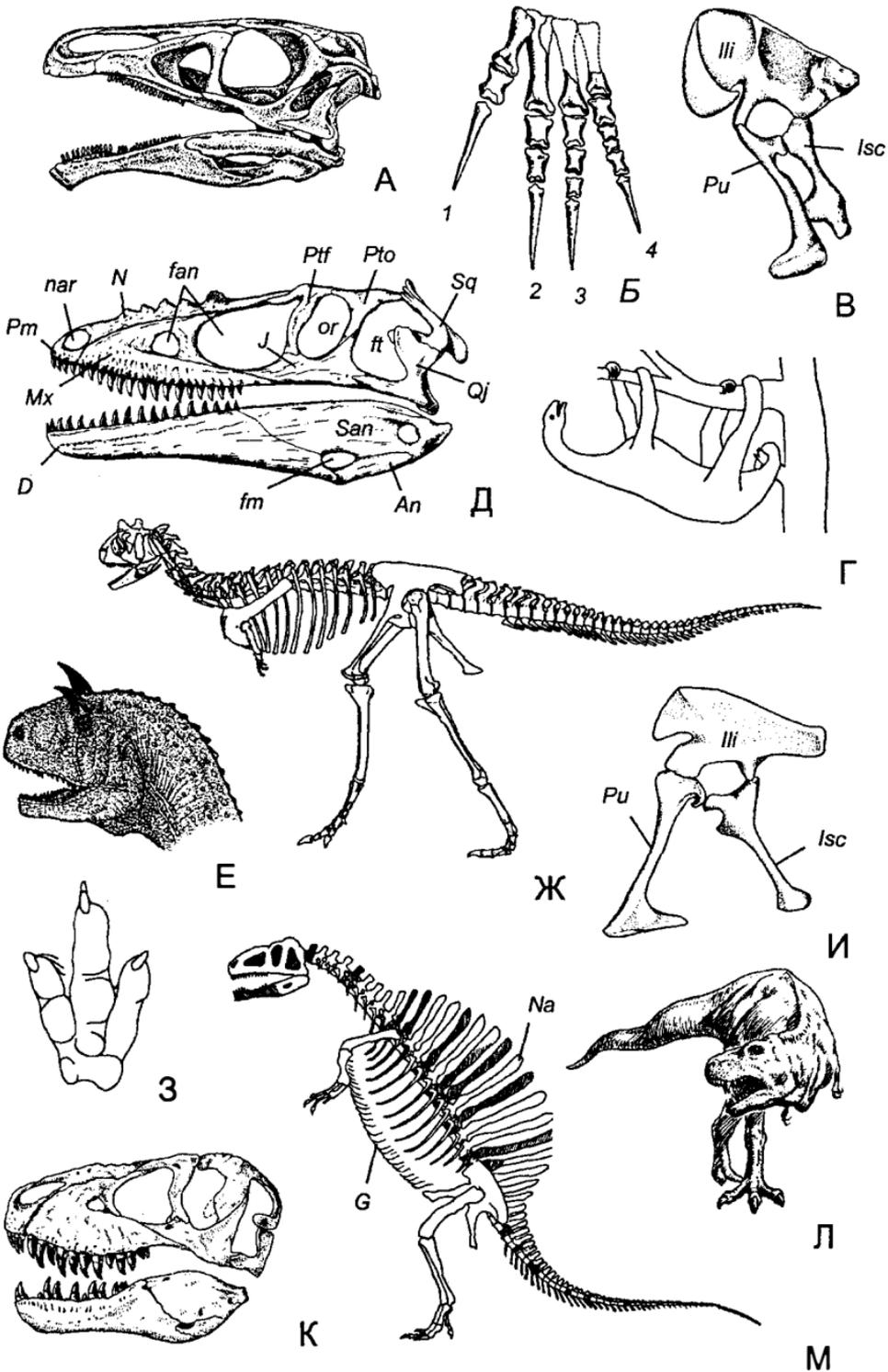
Возраст. Конец раннего — первая половина позднего мела.

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 по-

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 — Lapparent, 1955).



крыты роговыми чехлами). Скелет облегченный, сильно пневматизированный. Таз крайне специализированный — опистопубический, но с широкой подвздошной костью, как у теропод. Когтевые фаланги отличаются очень крупными размерами, иногда длиной до 60 см (*Therezinosaurus*). У одних родов они сильно изогнутые, у других — напротив, прямые. Это позволяет предполагать, что мелкие формы сегнозавров вели древесный образ жизни, а крупные — наземный «роющий» (наподобие современных ленивцев и муравьедов соответственно).

Замечания. Сегнозавры характеризуются весьма примитивным строением, которое не свойственно поздне меловым динозаврам. Кроме того, они сочетают в себе признаки динозавров различных эволюционных линий.

Подотряд Theropoda. Хищные динозавры

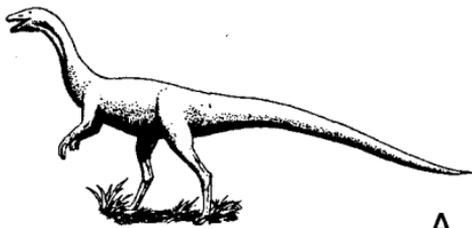
Общая характеристика. Бипедальные динозавры, в большинстве специализированные хищники. Лишь для некоторых мелких форм (*Ornithomimidae*, *Caudipteryx*) предполагается растительность. Передние конечности заметно короче задних. Хвост длинный, уравновешивающий предкрестцовую массу тела (при движении туловище занимало положение, близкое к горизонтальному). Размеры от 25 см до 15 м.

Состав. Два инфраотряда — Carnosauria (Карнозавры) и Coelurosauria (Целурозавры); более 170 родов. Указанные инфраотряды являются сборными, в последнее время внутри подотряда различают до семи монофилетических групп.

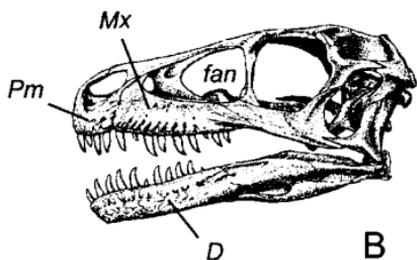
Возраст. Средний триас — поздний мел.

Рис. 23. Тероподы-целурозавры.

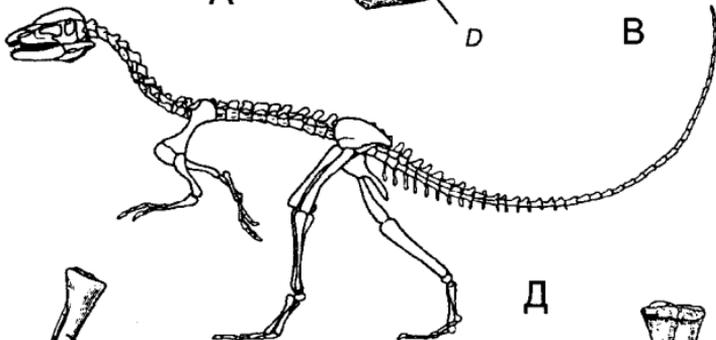
А, Б — *Coelophysis* (п. триас): А — реконструкция; Б — зуб, вид сбоку. В, Г — *Dromaeosaurus* (п. мел): В — череп, вид сбоку; Г — стопа. Д — *Dilophosaurus* (р. юра), скелет. Е — *Adasaurus* (п. триас), тазовый пояс, вид сбоку. Ж-И — *Ornithomimus* (п. мел): Ж — стопа; З — скелет; И — череп, вид сбоку. 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

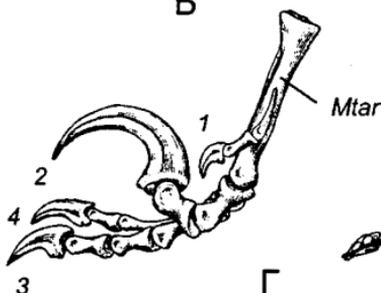


B

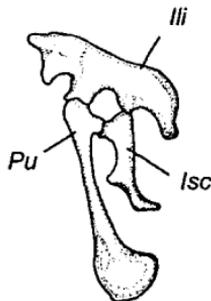


Б

Д



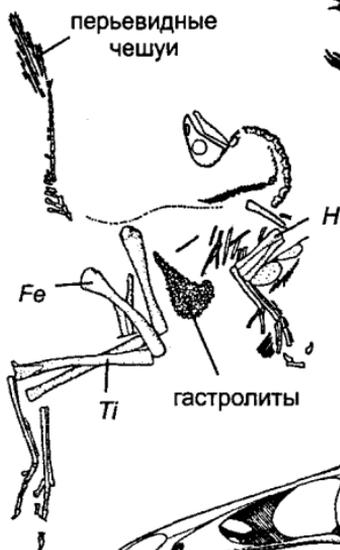
Г



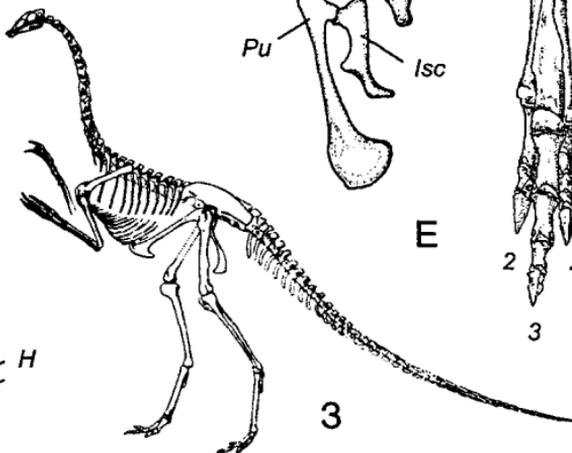
Е



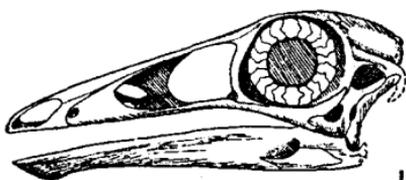
Ж



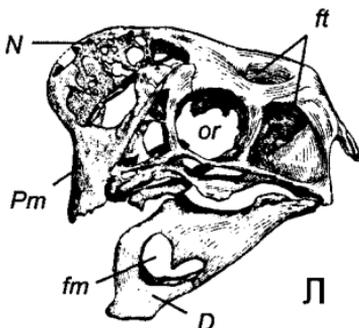
К



З



И



Л

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

Особенности строения (рис. 22, Д — М; 23). Череп облегченный, с крупными отверстиями и тонкими костными перемычками между ними, часто с развитым внутрочерепным кинетизмом. Зубы острые кинжалоподобные с мелкой зубчатостью 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 объединяют это семейство с птицами (см. ниже).

КЛАСС AVES. ПТИЦЫ

Общая характеристика. Продвинутые двуногие завропсиды, 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 вводно-наземному образу жизни. Однако первичная специализация к полету ограничила морфологическое разнообразие птиц и их

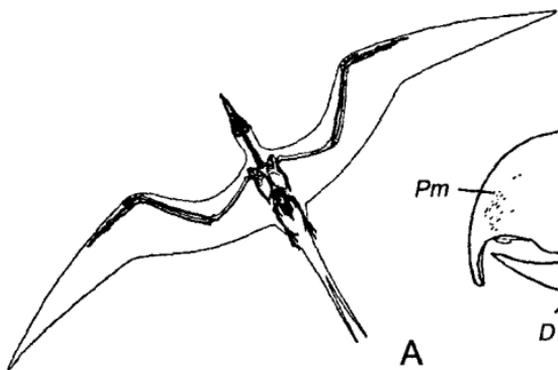
возможности в освоении ряда биотопов, например водных или подземных.

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).

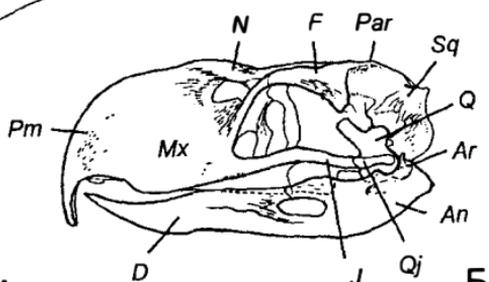
Возраст. Поздняя юра — современность.

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 (палеогнатический тип нёба), у продвинутых — его нет (неогнатический тип нёба). Затылочный мышцелок одинарный. Зубная система, сохраняющаяся у древних птиц, текодонтная.

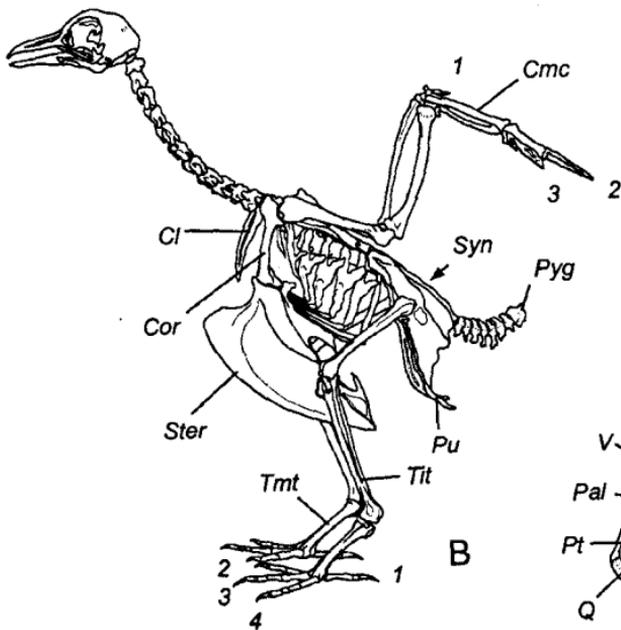
У летающих птиц посткраниальный скелет чрезвычайно легкий и прочный: кости тонкие и полые, многие срослись в единые блоки. Позвоночник укороченный и малоподвижный (за исключением шейного отдела). Число шейных позвонков варьирует от 11 до 25. У большинства примитивных форм тела позвонков амфицельные, 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 сросшимися



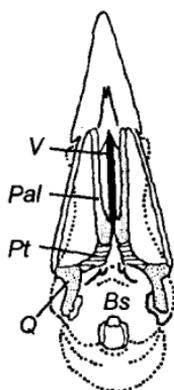
A



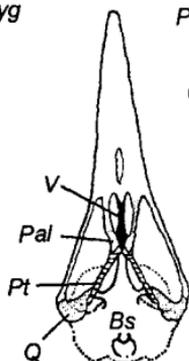
Б



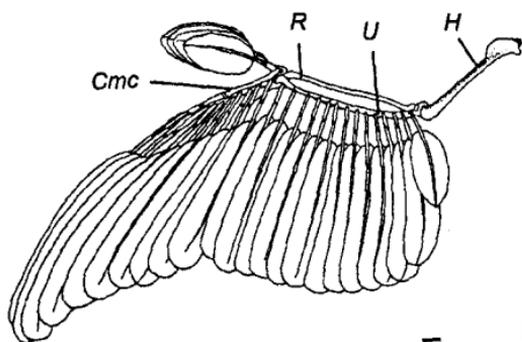
В



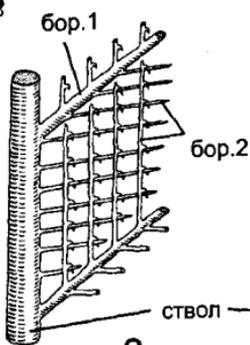
Д



Г



Е



З



Ж

ключицами, образующими вилочку (*furcula*), удлинёнными, саблевидными по форме лопатками, крупными коракоидами, очень большой грудиной с высоким килем (у нелетающих птиц грудина без киля). 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 с 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.

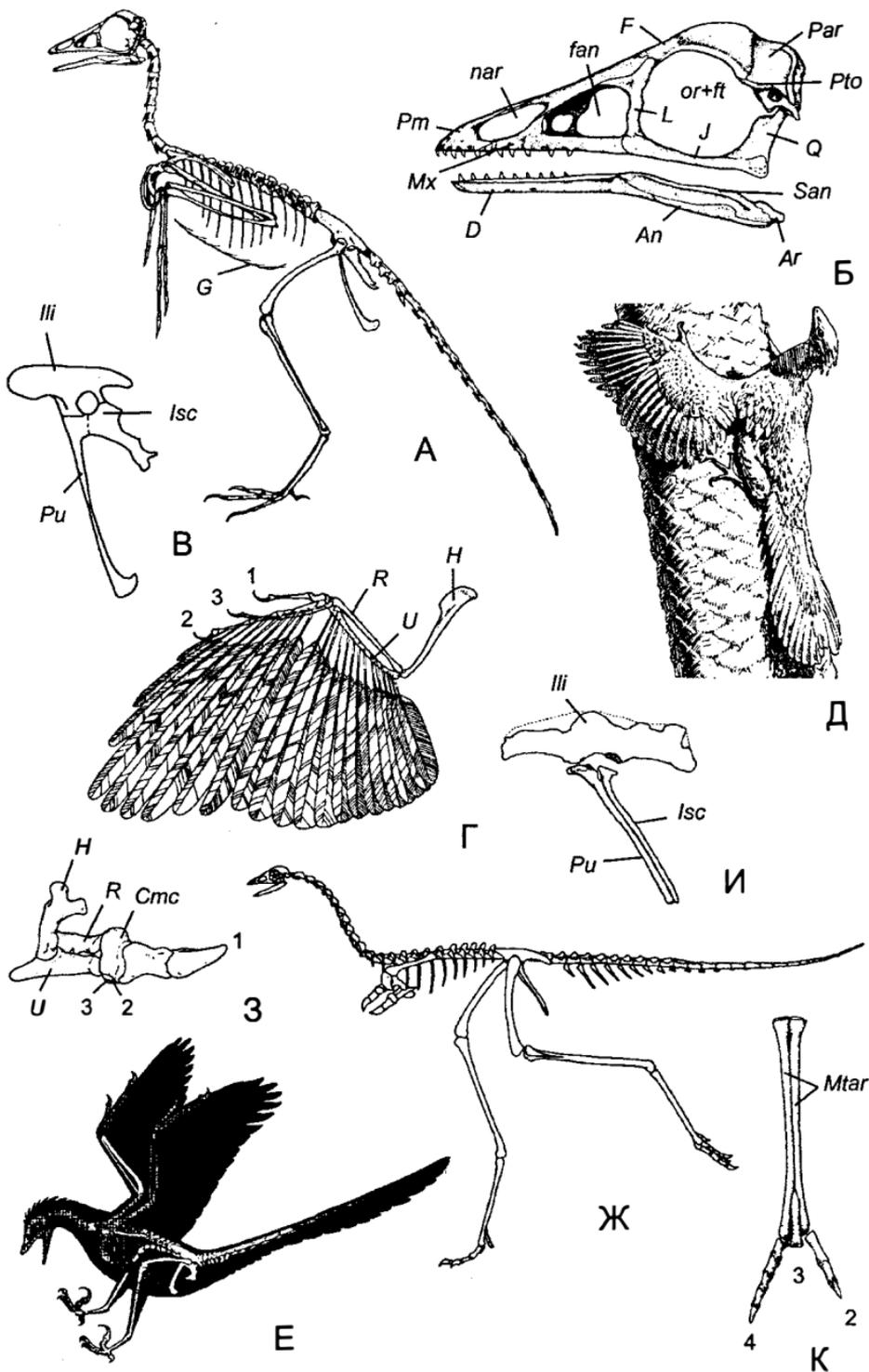
Возраст. Поздний мел.

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, пряжка представлена единой округлой костью, из пальцев сохраняется практически только один внутренний, состоящий из двух крупных фаланг. Задние конечности стройные, очень длинные, четырехпалые. Тибия тарзус 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 SAURIUURAE. 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. Небо палеогнатического типа, с крупными базиптеригонидными отростками (на основной клиновидной кости). Общими продвинутыми чертами являются: проксимально-дистальное направление консолидации (срастания) метатарзалий (второй, третьей и четвертой) и наличие особого антеродорсального 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 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 пла-

вающие), 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. До пяти отрядов — Eуornithiformes (Эуорнитиформы), Alexornithiformes (Алексорнитиформы) и др.; более 30 родов. Первый из перечисленных отрядов включает примитивные формы, второй — продвинутые.

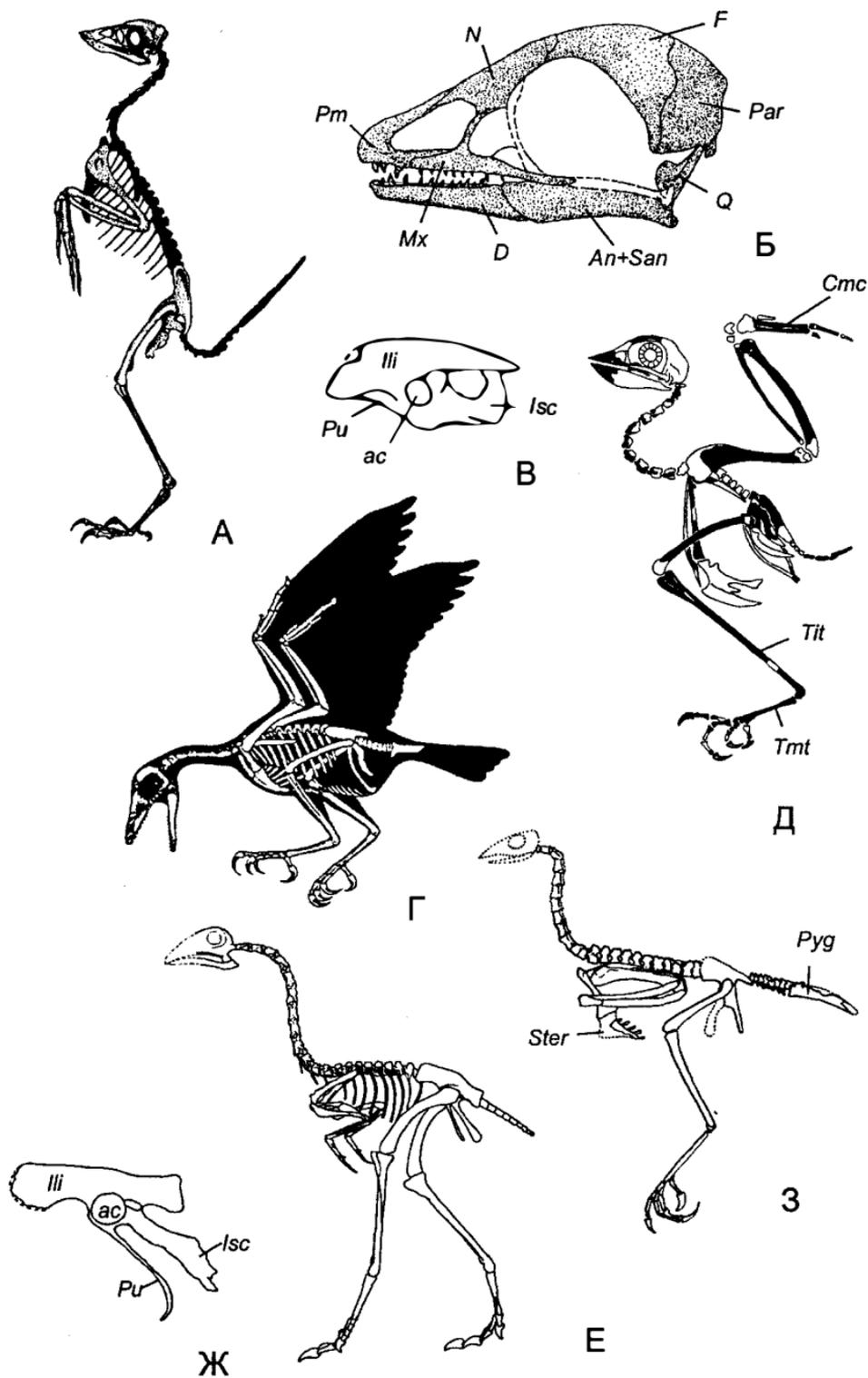
Возраст. Ранний — поздний мел.

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 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, тибiotарзус, 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. Птицы неясного систематического положения (А, З) и энантиорнисы (Б–Ж).

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 — скелет; Ж — тазовый пояс, вид сбоку. З — проблематичная птица *Iberomesornis* (р. мел), скелет (А — Hou et al., 1995; Б — Hou et al., 1999; В, Ж, Е — Bonaparte, 1996; Г — Sereno, Chenggang, 1992; Д — Kurochkin, 1996; З — Sanz et al., 1988).



ПОДКЛАСС ORNITHURAE. ВЕЕРОХВОСТЫЕ

Состав. Четыре надотряда — Odontornithes (Одонторнисы, или Зубастые птицы), Ichthyornithes (Ихтиорнисы), Palaegnaethae (Древненёбные) и Neognathae (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 околоводных 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 небо палеогнатическое, у продвинутых (Neognathae) — неогнатическое: на основной клиновидной кости нет базиптеригоидных 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, плававшие 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, озубленные. Роговой клюв обычно покрывал только беззубую предчелюстную кость. Небо палеогнатического типа. Посткраниальный скелет утяжелен отложениями солей в полостях костей (выполнял роль балласта при занырявании). Позвонки амфицельные или гетероцельные. Хвостовой отдел позвоночника

относительно 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 рыбацкие 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. Поздний мел.

Распространение. 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 Palaeognathae. Древненёбные

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

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

Возраст. Ранний мел — современность.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды.

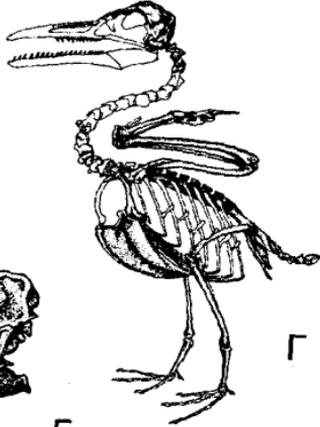
Особенности строения (рис. 27, И, К). Челюсти покрыты роковым клювом. Небо палеогнатическое, неподвижное и неспособное к манипулированию пищевыми объектами. Грудина с килем и длинные крылья имеются только у примитивных палео-



А



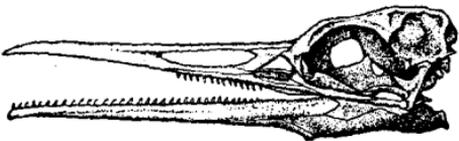
В



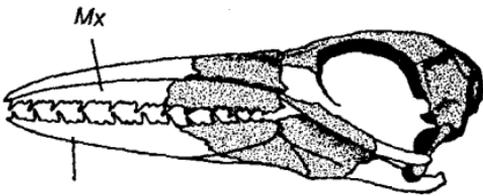
Б



Д



Б



Mx

D

Е



И



З



Ж



К

гнат, 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 эоцено-плейстоценовых отложений Северной Африки и Мадагаскара. 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 9–12 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 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 м.

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

Рис. 27. Веерохвостые птицы.

А–В — зубастая птица *Hesperornis* (п. мел): А — скелет; В — 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 — диаатримообразная птица *Diatryma* (эоцен), скелет. И, К — моаобразная птица *Dinornis* (плиоцен — голоцен): И — реконструкция, К — скелет (А, В, Г — Marsh, 1880; В — Ромер, 1939; Д — Attridge et al., 1985; Е, З — Lambrecht, 1933; Ж — Дементьев, 1940; И — Гиляров, 1989; К — Swinton, 1975).

но 3000 родов. Ископаемые роды составляют не более 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).

Наиболее крупными летающими птицами были эоцен-миоценовые пелагорнитиды (сем. *Pelagornithidae*), относящиеся к отряду пеликанообразных. Размах крыльев этих гигантов достигал 7 м. Это были морские птицы-парители, жившие по побережьям почти всех материков. Их длинные челюсти отличались многочисленными зубовидными костными выростами. Питались рыбой.

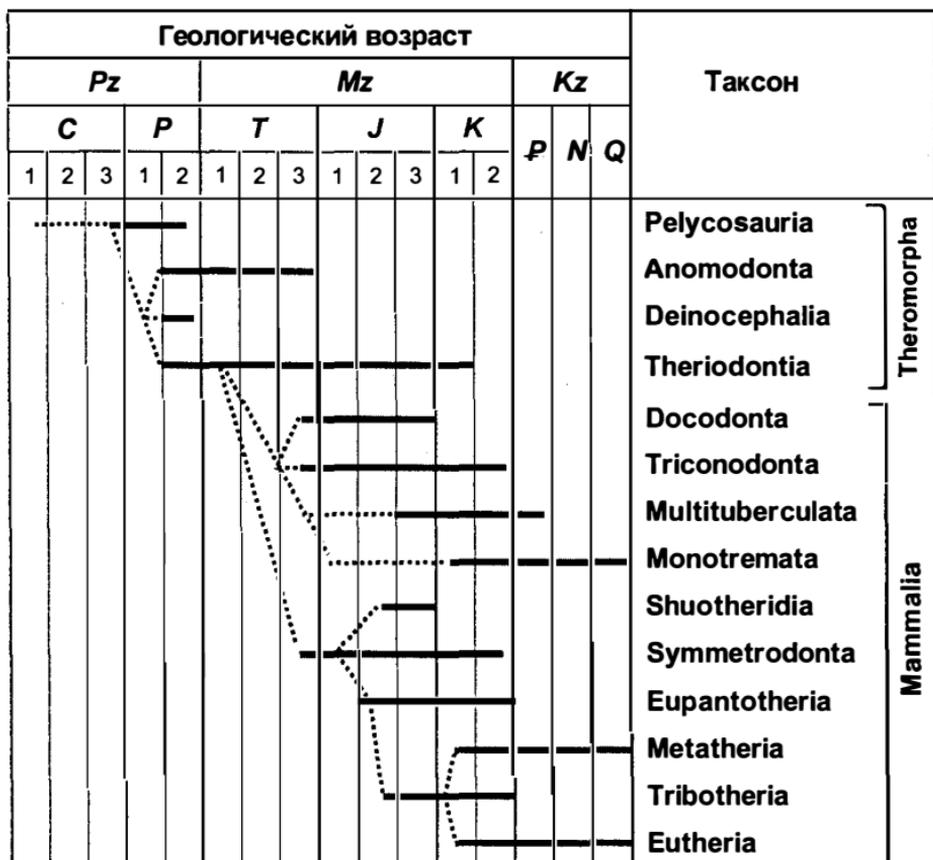
Еще больших размеров достигали тераторнитиды (сем. *Teratornithidae*) — птицы, родственные современным американским грифам. Эти пернатые хищники (или падалеяды) обитали в Америке с позднего миоцена до конца плейстоцена. У относящегося к ним *Argentavis* размах крыльев составлял 7–7,6 м, а вес достигал 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 области черепа у пеликозавров и терапсид позволяют считать их родство

Таблица 5. Филогения теропсид



более отдаленным и предполагать дивергенцию этих групп на уровне стегальной (допеликозавровой) конструкции черепа.

Возраст. Поздний карбон — ранний мел.

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, заднетеменная 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 ящеров. Хищные, рыбацкие 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.

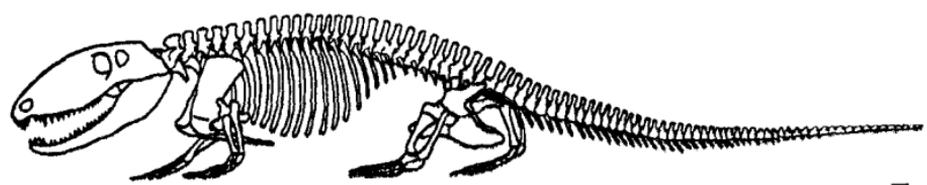
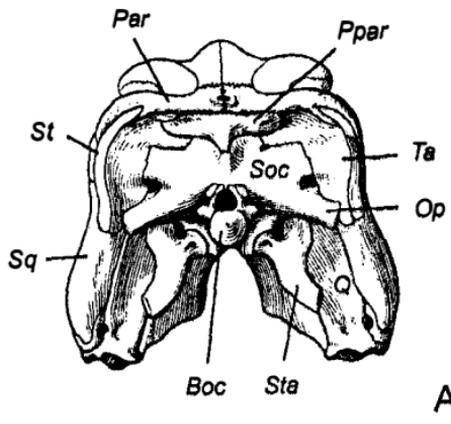
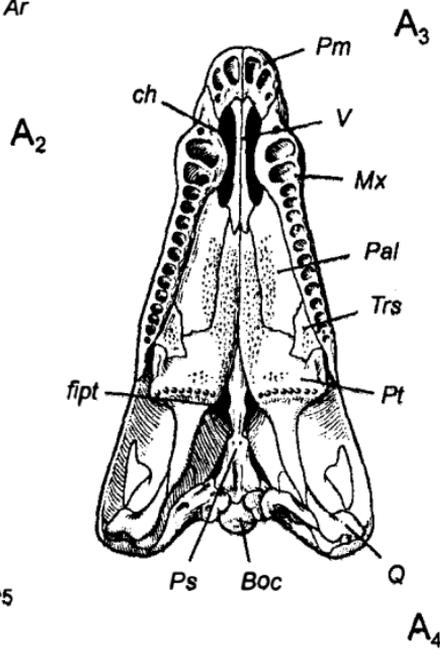
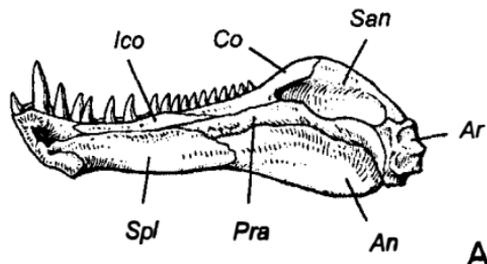
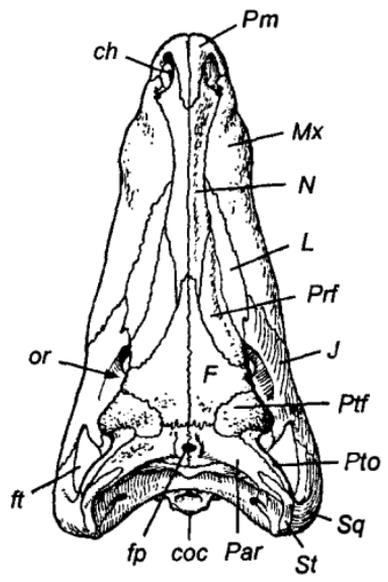
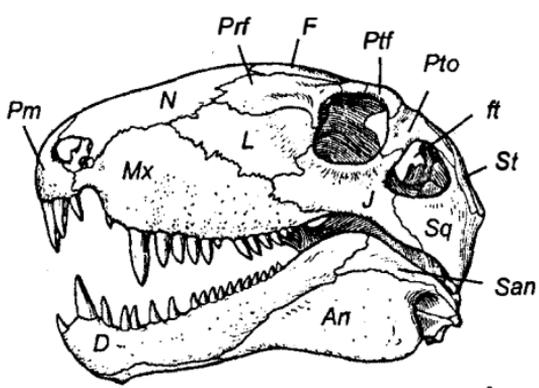
Возраст. Поздний карбон — поздняя пермь.

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 обычно крупное. Затылок сильно скошен назад. Затылочный мышцелок одинарный. Челюстной сустав отодвинут каудально, занимая положение позади затылочного мышцелка. Мозговая короб-

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 снизу; А₅ — череп, вид сзади. Б — *Ophiacodon* (р. пермь), скелет (А₁-А₅ — Быстров, 1957; Б — Romer, 1940).



ка 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 клейтрум. 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.

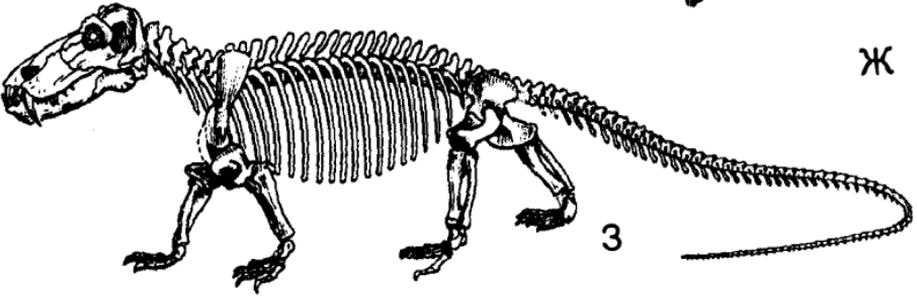
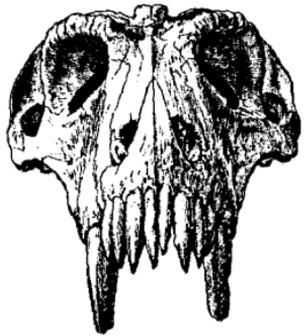
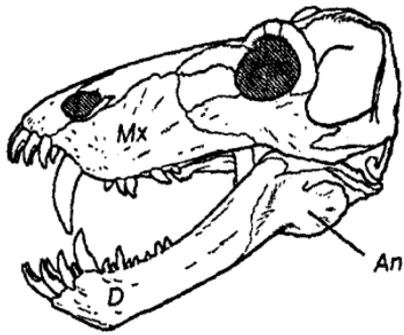
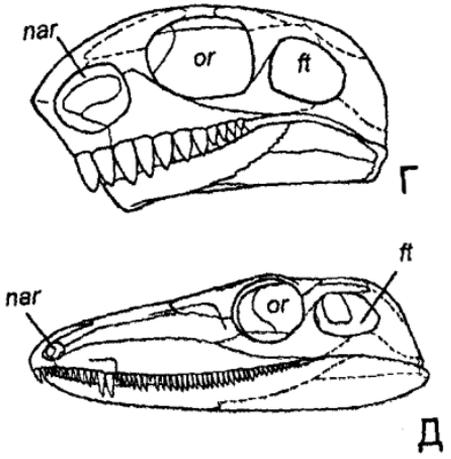
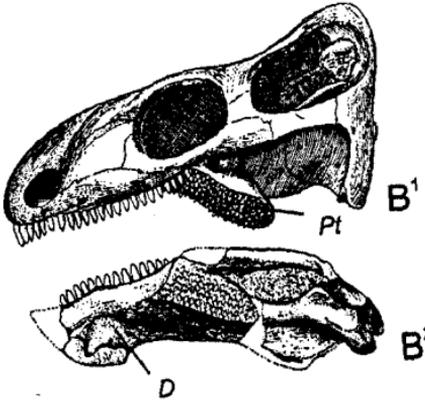
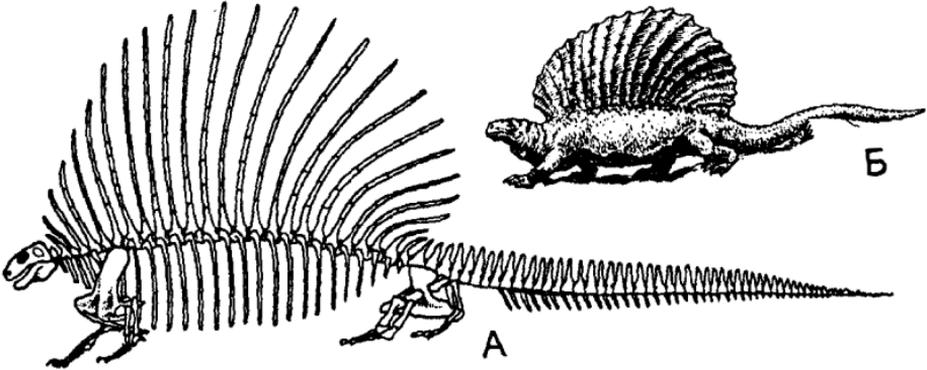
Разнообразие. Офиакодонты представлены в основном мелкими ранними пеликозаврами, имевшими наиболее примитивные черты строения. К данному подотряду относят также некоторые крупные полуводные формы (*Ophiacodon*), вероятно, рыбоядные по способу питания.

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

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

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).



ПОДКЛАСС THERAPSIDA. ТЕРАПСИДЫ

Состав. Три надотряда — Deinocerphalia (Дейноцефалы, или Странноголовые), Theriodontia (Териодонты, или Зверозубые) и Anomodonta (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 растительнойядности.

Возраст. Поздняя пермь — ранний мел.

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 мышцелком. Зубная система обычно дифференцированная: хорошо выражены резцы, клыки и щечные (заклыкковые) зубы; иногда зубы могут отсутствовать. Небные зубы редуцируются. Позвонки амфицельные или платицельные, обычно отверстия для хорды нет. Интерцентры, как правило, отсутствуют. В позвоночнике 5–7 шейных, около 20 туловищных и 3–8 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 переднезаднем направлении. Фаланговая формула обычно редуцирована до 2:3:3:3:3, но иногда имеется большее число фаланг. Гастралии почти всегда отсутствуют.

Надотряд Deinocerphalia (Dinocerphalia). Странноголовые

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

Состав. Два отряда — Titanosuchia (Титанозухии) и Tapinocerphalia (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 мышцелок 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 (Дицинодонты); около 80 родов.

Возраст. Поздняя пермь — поздний триас.

Распространение. Все материки.

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. Небные 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.

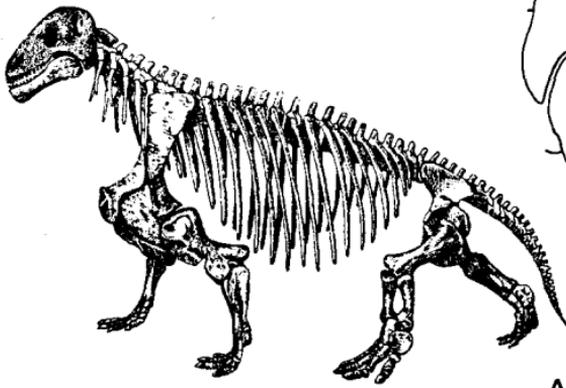
Разнообразие. Веньюковиаморфы — мелкие примитивные аномодонты, внешне напоминающие растительноядных пеликозавров. Череп короткий. Клыки заметные, но небольшие, щечные зубы невысокие и тупые.

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

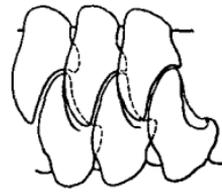
Дицинодонты — крупные и тяжеловесные пермско-триасовые аномодонты. Щечные зубы сохраняются только у некоторых примитивных форм. У типичных представителей (*Dicynodon*, *Rhinodicynodon*, *Kannemeyeria*) в зубной системе присутствует лишь пара длинных верхнечелюстных клыков. Неозубленные части челюстей были покрыты роговыми чехлами (растирание пищи происходило на них в результате переднезаднего движения нижней челюсти).

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

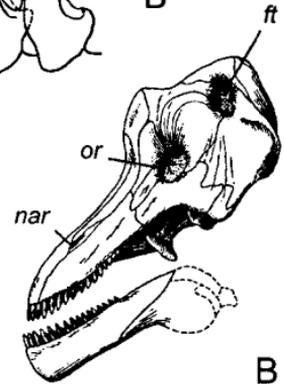
А, Б — *Moschops* (п. пермь): А — скелет; Б — зубы, вид сбоку. В — *Struthiocephalus* (п. пермь): череп, вид сбоку. Г, Д — *Estemmenosuchus* (п. пермь): Г — череп, вид сбоку; Д — реконструкция. Е — *Venjukovia* (п. пермь), череп, вид сбоку. Ж — *Rhinodicynodon* (ср. триас), череп, вид сбоку. З — *Kannemeyeria* (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).



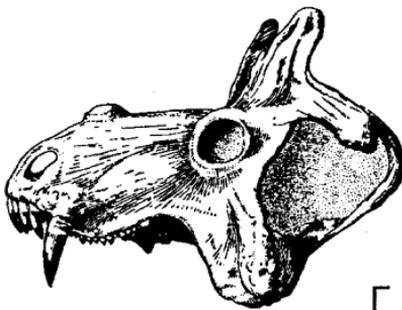
A



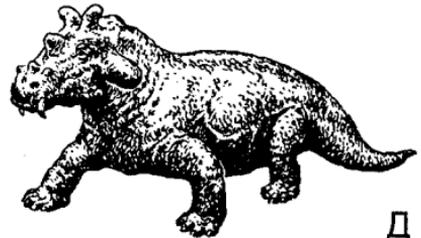
Б



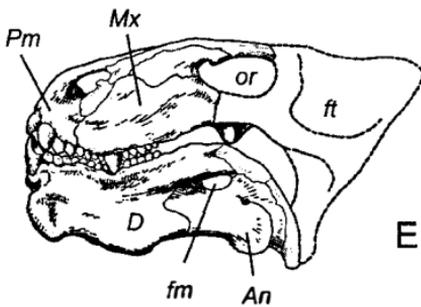
В



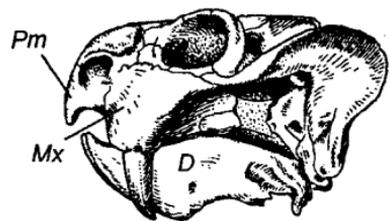
Г



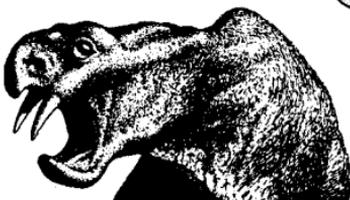
Д



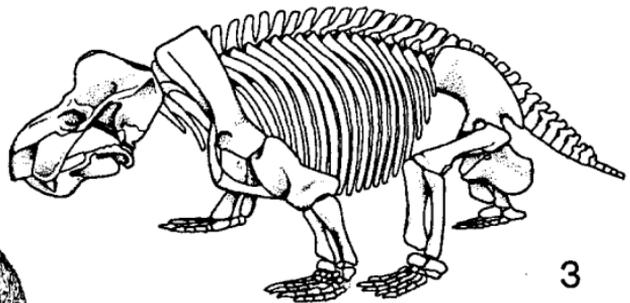
Е



Ж



И



3

Надотряд Theriodontia. Зверозубые

Общая характеристика. Очень многочисленные хищные и растительноядные терапсиды, продвинутые представители которых приобретают признаки, свойственные млекопитающим (маммальные 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.

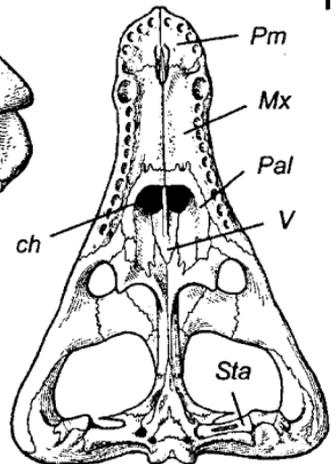
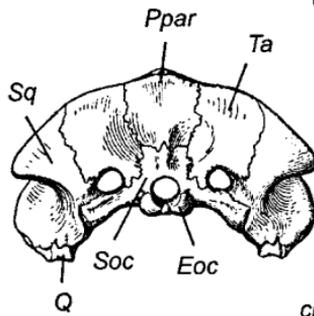
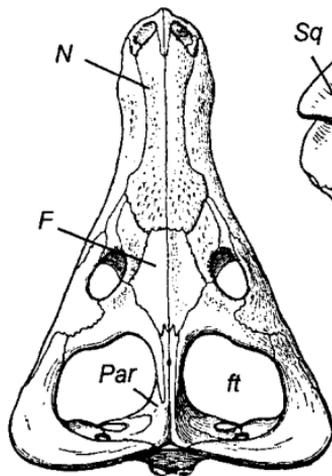
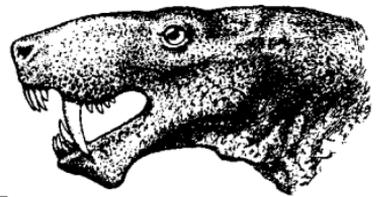
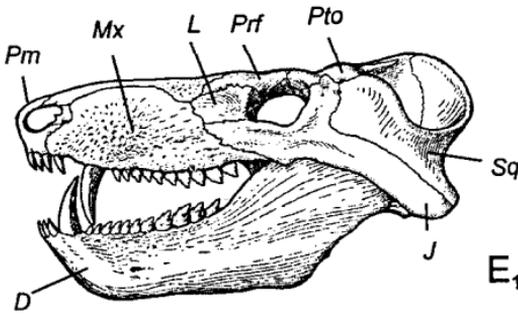
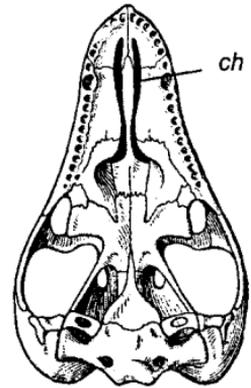
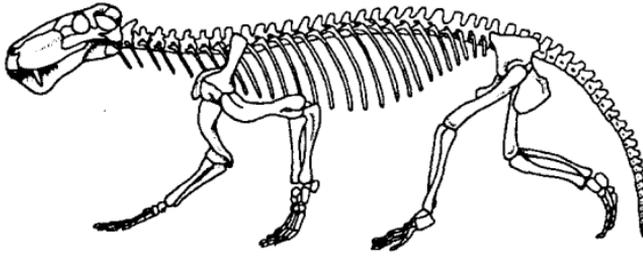
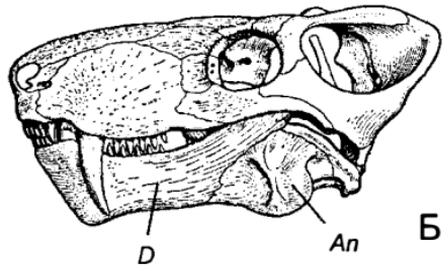
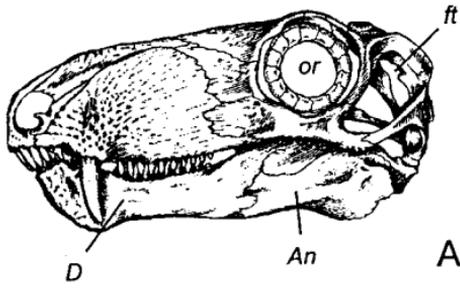
Возраст. Поздняя пермь — ранний мел.

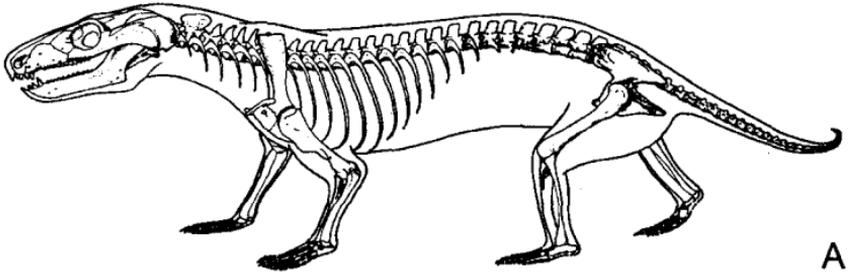
Распространение. Все материки, кроме Австралии.

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 мыщелка 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

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).

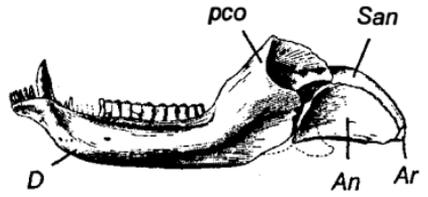




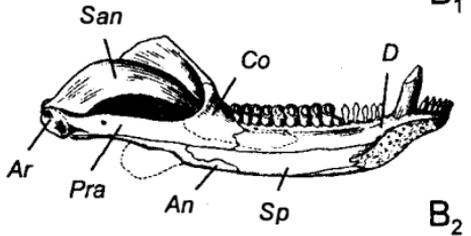
A



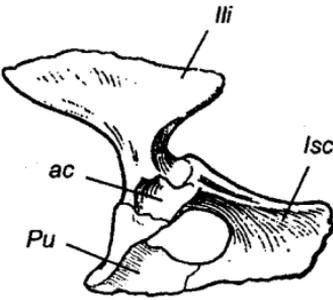
Б



В₁



В₂



Г



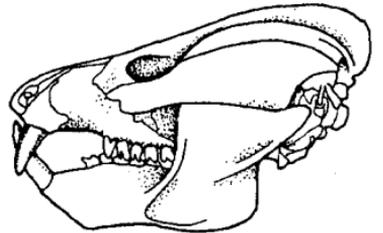
Д₁

← Д₂

← Е



Ж



З



И

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 основания 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).

Рис. 32. Териодонты: 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 *Kaoyentatherium* (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 — Татаринов, 1974; Ж, З — Sues, 1986; И — Kuhne, 1956).

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 мыщелок 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 средней юры. Включает две наиболее продвинутые группы терапсид — подотряды *Therocerphalia* (Тероцефалы) и *Cynodontia* (Цинодонты). Тероцефалы объединяют мелкие формы, возможно насекомоядные, некоторых крупных хищников и растительноядных животных. Несмотря на то, что поздние тероцефалы приобретают ряд маммальных 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 располагаются 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 маммального типа (свойственный примитивным терапсидам аддуктор нижней челюсти подразделяется на не-

сколько 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.

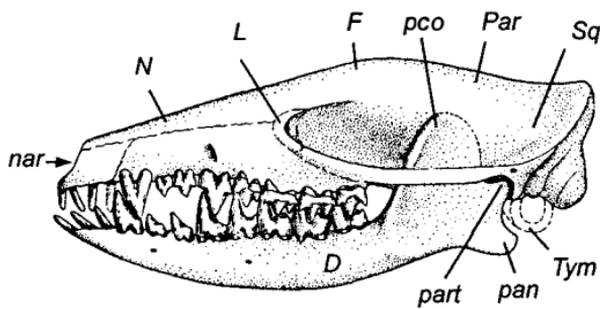
КЛАСС MAMMALIA. МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

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 утконос. Сумчатые характеризуются рождением незрелых детенышей, донашиваемых в брюшной сумке. Плацентарные отличаются длительным эмбриональным развитием и наличием плаценты — вращающихся 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.

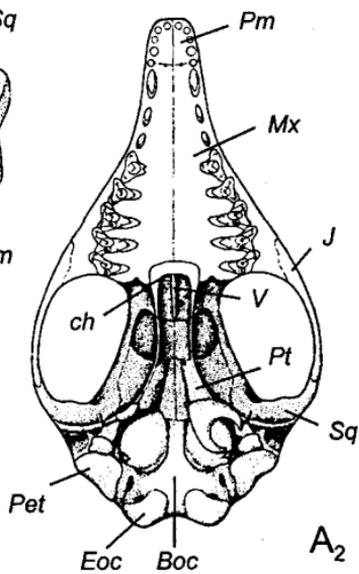
Состав (см. табл. 5). Четыре подкласса — Eotheria (Эотерии), Allotheria (Аллотерии), Prototheria (Первозвери) и Theria (Звери). Вероятнее всего, эти таксоны представляют собой формальные группы, так как данные об их родственных связях очень скудны. В отношении аллотериев предполагается, что они имели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

Возраст. Поздний триас — современность.

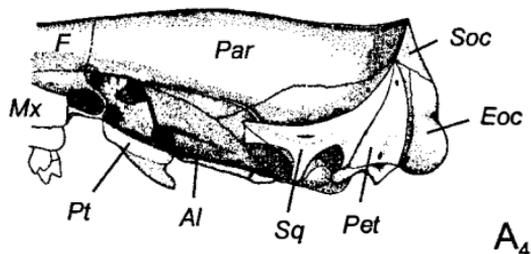
Особенности строения (рис. 33). Млекопитающие характеризуются комплексом продвинутых признаков, часть из которых встречается у их предков — териодонтов. Череп синапсидный, но с сокращенным числом костей (отсутствуют предлобная и заднелобная кости) и редуцированной заглазничной перегородкой (у некоторых 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 каменистой (околоушной) костью (petrosum, 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 каменистая кость и верхнекрыловидная кость, называемая у млекопитающих крылоклиновидной (alisphenoideum). 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



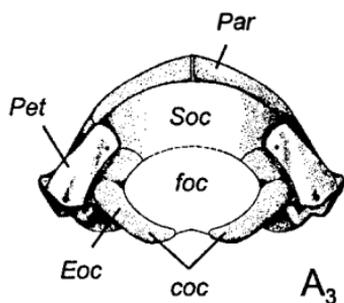
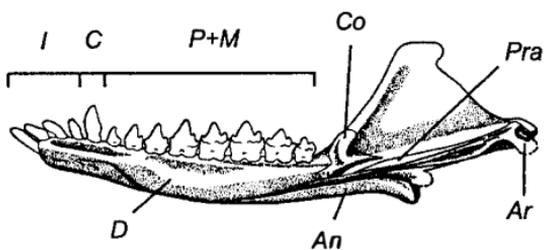
A₁



A₂

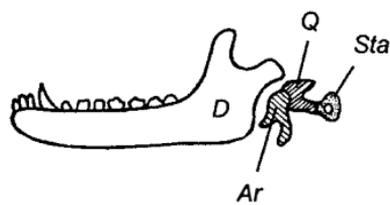
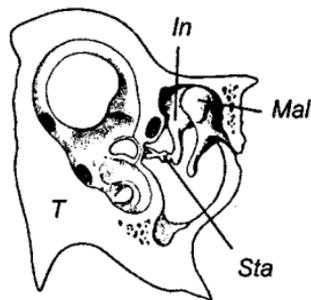


A₄

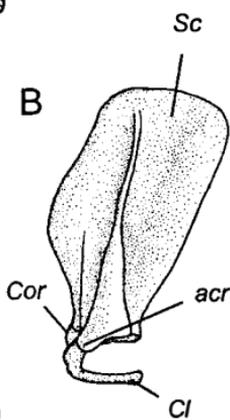


A₃

Б

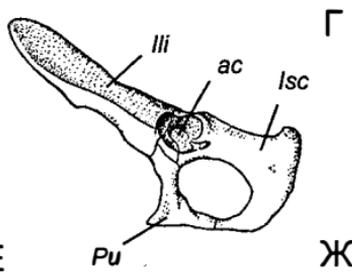
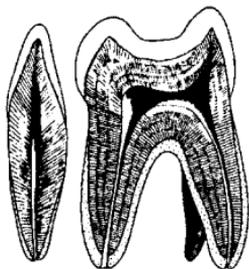


В



Д

Е



Ж

(incus), 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 нижней и верхней 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 ге-

Рис. 33. Строение скелета млекопитающих.

А — протэутерий *Asioryctes* (п. мел), череп: A_1 — вид сбоку; A_2 — вид снизу; A_3 — вид сзади; A_4 — вид мозговой коробки сбоку, скуловая дуга удалена. Б — трикодон *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 (A_1 — Kielan-Jaworowska, 1975; A_2 — Kielan-Jaworowska, 1984; A_3, A_4 — Kielan-Jaworowska, 1981; Б — Kermack et al., 1973; В — Наумов, 1973; Г — Быстров, 1957; Д, Ж — Romer, 1976; Е — Jenkins, Weijs, 1979).

нерации 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 претерпевает различные изменения.

ПОДКЛАСС EUTHERIA. ЭОТЕРИИ

Состав. Два отряда — Triconodonta (Триконодонты) и Docodonts (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 триконодентов при жевании челюсть двигалась только вверх — вниз, без поперечного сдвига (сходство с териодонтами), у докодонов появилась поперечная компонента движения челюстей. У большинства форм сочленовная и угловая кости остаются в составе нижней челюсти. Таким образом, наряду с маммальным 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, рыбаодные формы. Длина тела около 10–15 см, самые крупные представители имели до 35 см в длину.

Состав. Семь–восемь семейств, более 30 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 триконодонтосов 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 териодонтосов.

Отряд Docodonta. Докодонтосы

Общая характеристика. Мелкие хищные или насекомоядные млекопитающие.

Состав. Два семейства с 12–13 родами.

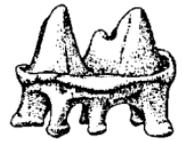
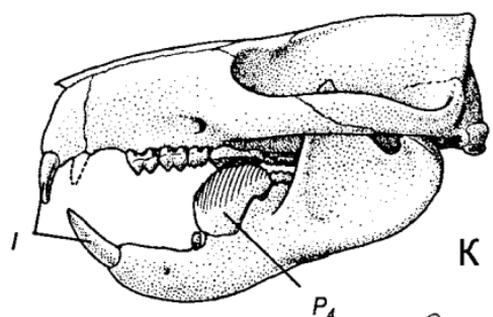
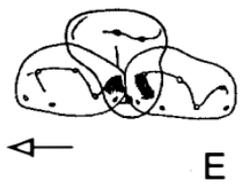
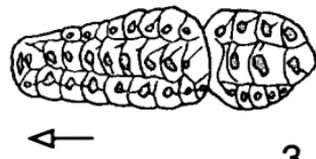
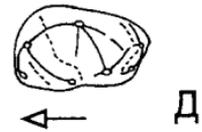
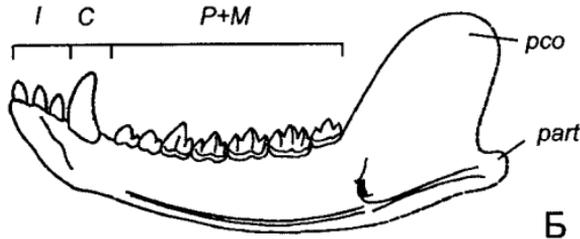
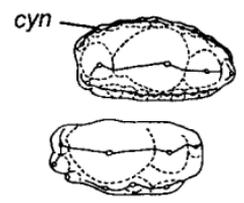
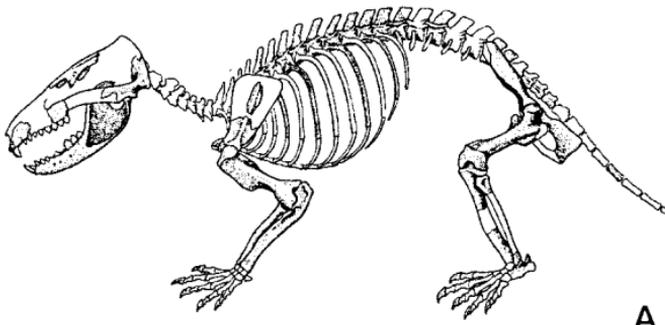
Возраст. Поздний триас — ранний мел.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

Особенности строения (рис. 34, Д, Е). Череп удлинённый. У позднетриасовых 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 несёт продольный ряд

Рис. 34. Триконодонтосы (А–Г), докодонтосы (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 — *Stenacodon* (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, Schaff, 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).



из 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 — *Nagamiyoidea*), около 60 родов.

Возраст. Поздний триас — эоцен.

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.

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, 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 удлинёнными 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

плацентарным. Предполагается, что однопроходные могли отделиться от общего ствола Theria на уровне зупантотериев.

ПОДКЛАСС THERIA. ЗВЕРИ

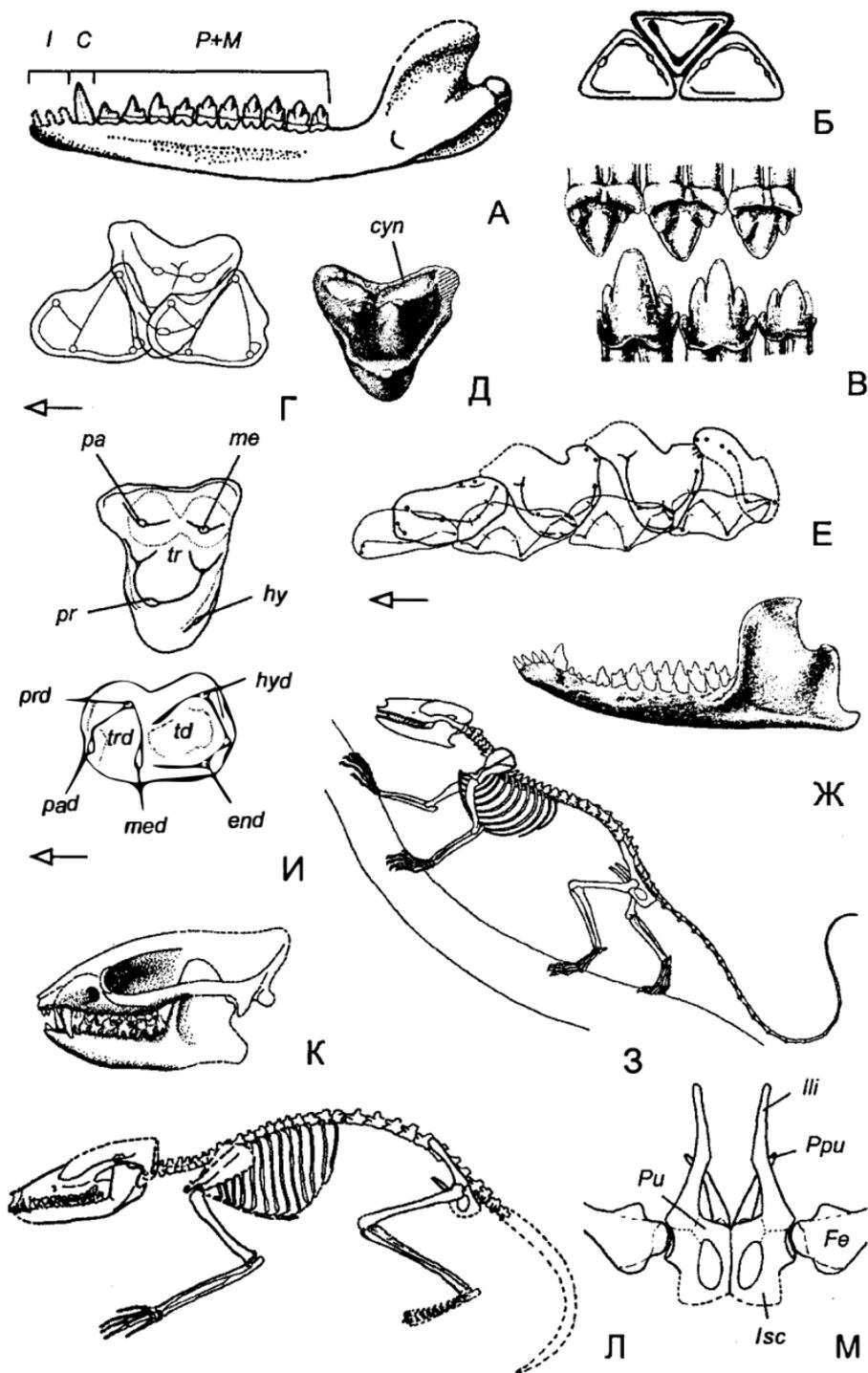
Состав. Четыре инфракласса — Pantotheria (Пантотерии), Tribotheria (Триботерии), Metatheria (Метатерии) и Eutheria (Эутерии, или Плацентарные). Пантотерии — наиболее примитивная группа настоящих зверей, предковая для остальных таксонов. Инфракласс триботерии представляет собой искусственный таксон, включающий 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 Tribosphenida (Трибосфениды).

Возраст. Поздний триас — современность.

Особенности строения (рис. 35, И). Мозговая полость обычно крупная. Головной мозг, за исключением самых примитивных форм, отличается наличием крупных полушарий переднего моз-

Рис. 35. Симметродонты (А–В), шуотеридии (Г, Д), зупантотерии (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 — *Peraurus* (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 — Nessov et al., 1998; К — Kielan-Jaworowska et al., 1979; Л, М — Szalay, Trofimov, 1996).



га. Боковая стенка мозговой коробки образована в основном за счет разрастания крылоклиновидной кости. У большинства териев 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 (тригонида) — к щеке, или буккально. При смыкании моляры каждой из челюстей вклиниваются между соседними молярами противоположной челюсти, таким образом, гребни сторон тригона и тригонида действуют как разрезающий аппарат. На верхних зубах вершинный бугор получил название протокона, передний и задний — паракона и метакона; на нижних зубах — протокида, параконида и метаконида соответственно. Моляры нижней челюсти позади тригонида 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 тригонида, добавляется давящее действие в области талонида. Описанный тип зуба называется трибосфеническим и является исходным для зубов метатериев и плацентарных. У низших териев маляры 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 *Symmetrodon*. Симметродонты

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

Состав. Семь семейств, 20 родов.

Возраст. Поздний триас — поздний мел.

Распространение. Все материки, 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 имеются 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, 1 род.

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 тригонида. Раздавли-

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

Отряд Eupantotheria. Эупантотерии

Общая характеристика. Мелкие насекомоядные звери.

Состав. Семь семейств, около 35 родов.

Возраст. Средняя юра — поздний мел.

Распространение. Все материки, кроме Антарктиды и Австралии.

Особенности строения (рис. 35, Е-З). 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. Пять–семь семейств, около 20 родов.

Возраст. Ранний — 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

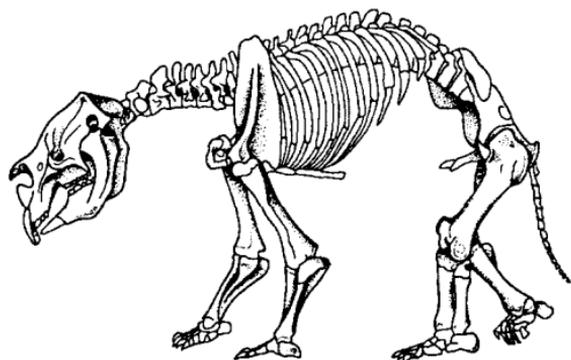
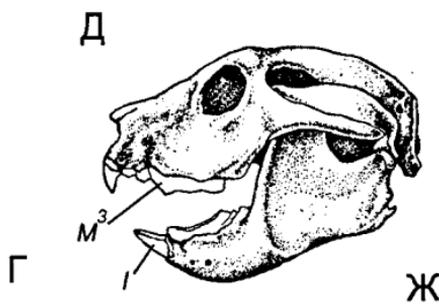
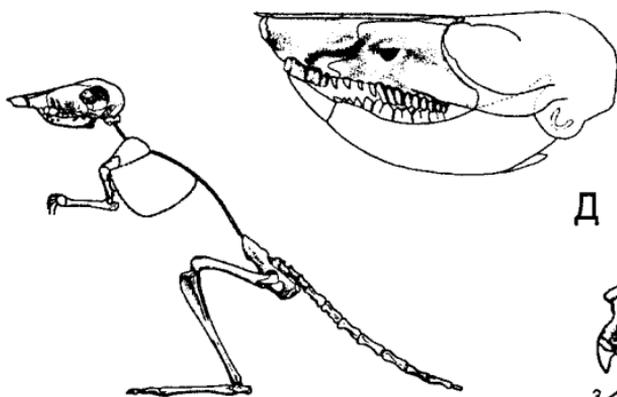
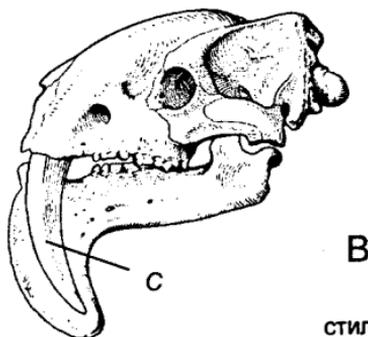
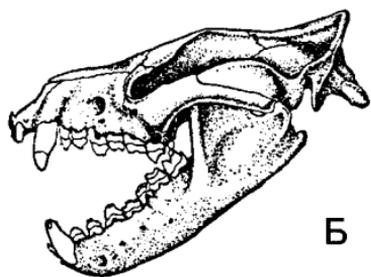
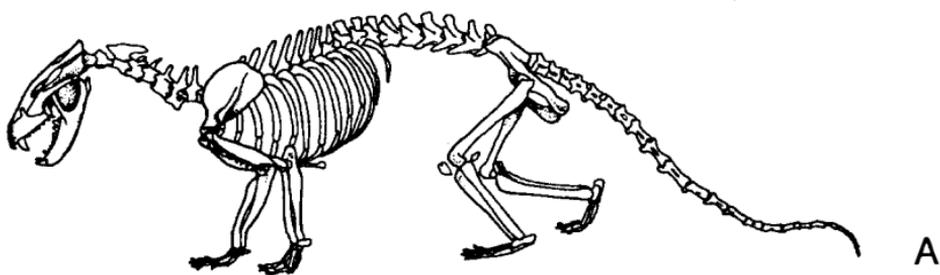
Общая характеристика. Очень разнообразные по строению и образу жизни млекопитающие. Наземные, древесные, околоводные и роющие формы. Сроки беременности короткие, и плацента обычно не формируется. Вследствие этого все сумчатые рожают очень маленьких (менее 0,2% веса взрослого животного) и недоразвитых 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.

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 посткраниального ске-



лета 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 стилиярных 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. Весьма своеобразной ископаемой группой австралийских сумча-

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).

тых 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 *Epritheria* (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 протэу-

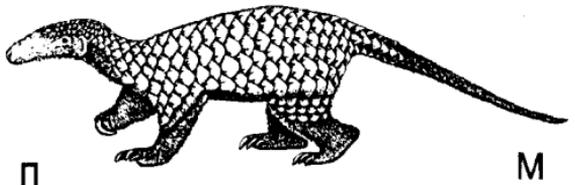
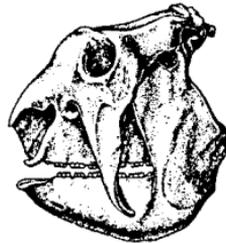
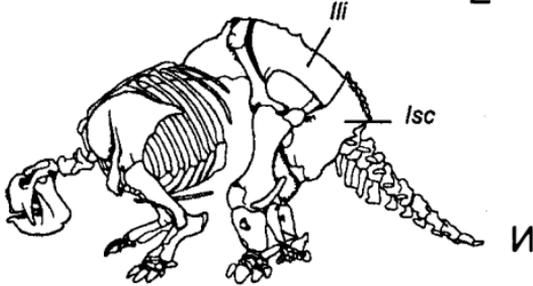
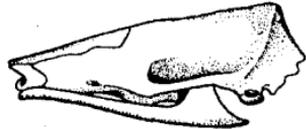
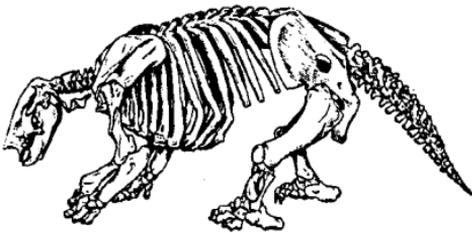
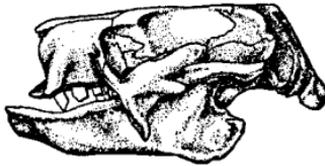
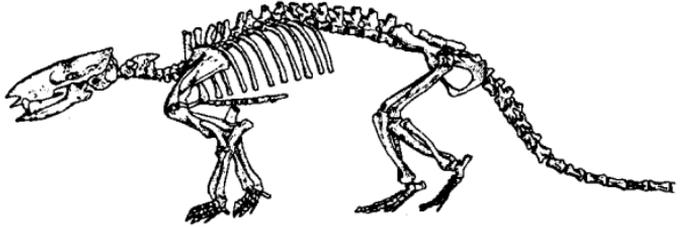
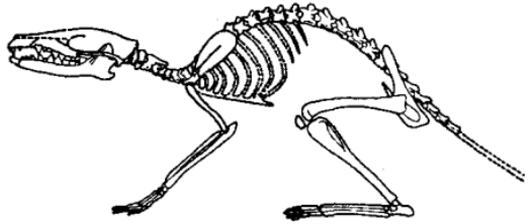
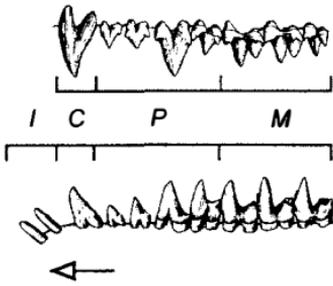
Таблица 6. Филогения плацентарных

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
-----		-----						Anagaliformes
-----		-----						Macroscelidea
-----		-----						Rodentia
-----		-----						Lagomorpha
-----		-----						Creodonta
-----		-----						Carnivora
-----		-----						Ungulata

тери 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.



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 венечной 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 — Palaeanodonta (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 — *Myodon* (плейстоцен), череп, вид сбоку. Е — ленивец *Glossotherium* (плейстоцен), скелет. Ж — броненосец *Procutatus* (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, Европа и Азия.

Особенности строения (рис. 37, В). Череп короткий или удлиненный, 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 роющий, 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 коракондальный 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. Волосной покров сильно редуцирован, поверхностный слой кожи ороговевает 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*, *Myloodon*) достигали гигантских размеров (до 7 м) и были способны подниматься на задние лапы и питаться с земли листвой деревьев. Мелкие ленивцы перешли к древесному 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 венежного 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 EPITHERIA. ЭПИТЕРИИ

Состав. Пять надотрядов — Insectivora (Насекомоядные), Archonta (Архонты), Anagalida (Анагалиды), Ungulata (Копытные) и Ferae (Хищные) и несколько отрядов (Taeniodonta, Tillodonta, 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. Черепа хищников обычно несут 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 разме-

ров 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. Череп растительноядных эпитериев 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

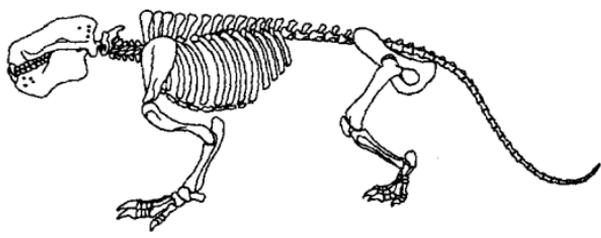
Общая характеристика. Прimitивные, но высоко специализированные растительноядные эпитерии. Наземные формы, часто приспособленные к рытью. Длина тела от 30 см до 1,5 м.

Состав. Одно семейство, более 10 родов.

Возраст. Палеоцен — эоцен.

Распространение. Северная Америка.

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).



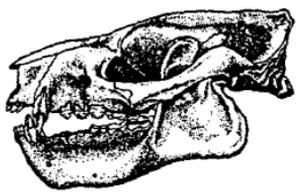
A



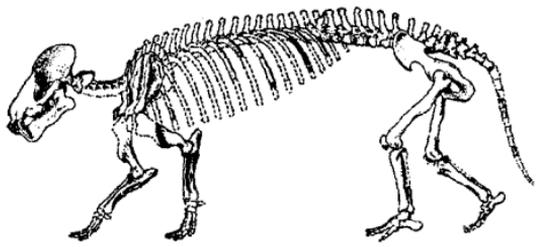
Б



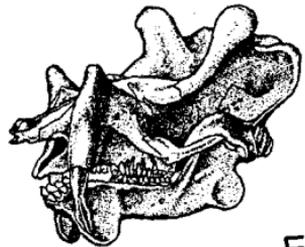
В



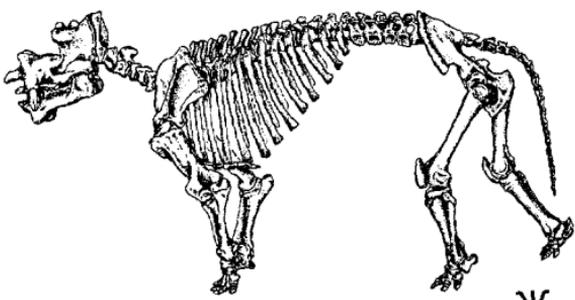
Г



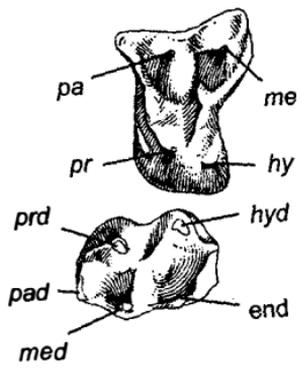
Д



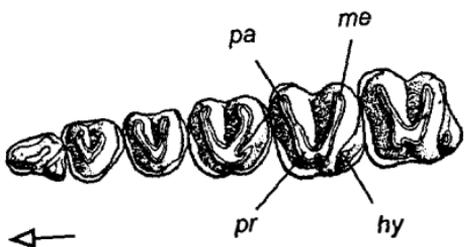
Е



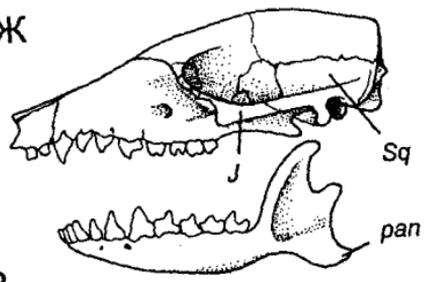
Ж



И



З



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 удлиненным 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 — Помер, 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 (*Uinatherium*) 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.

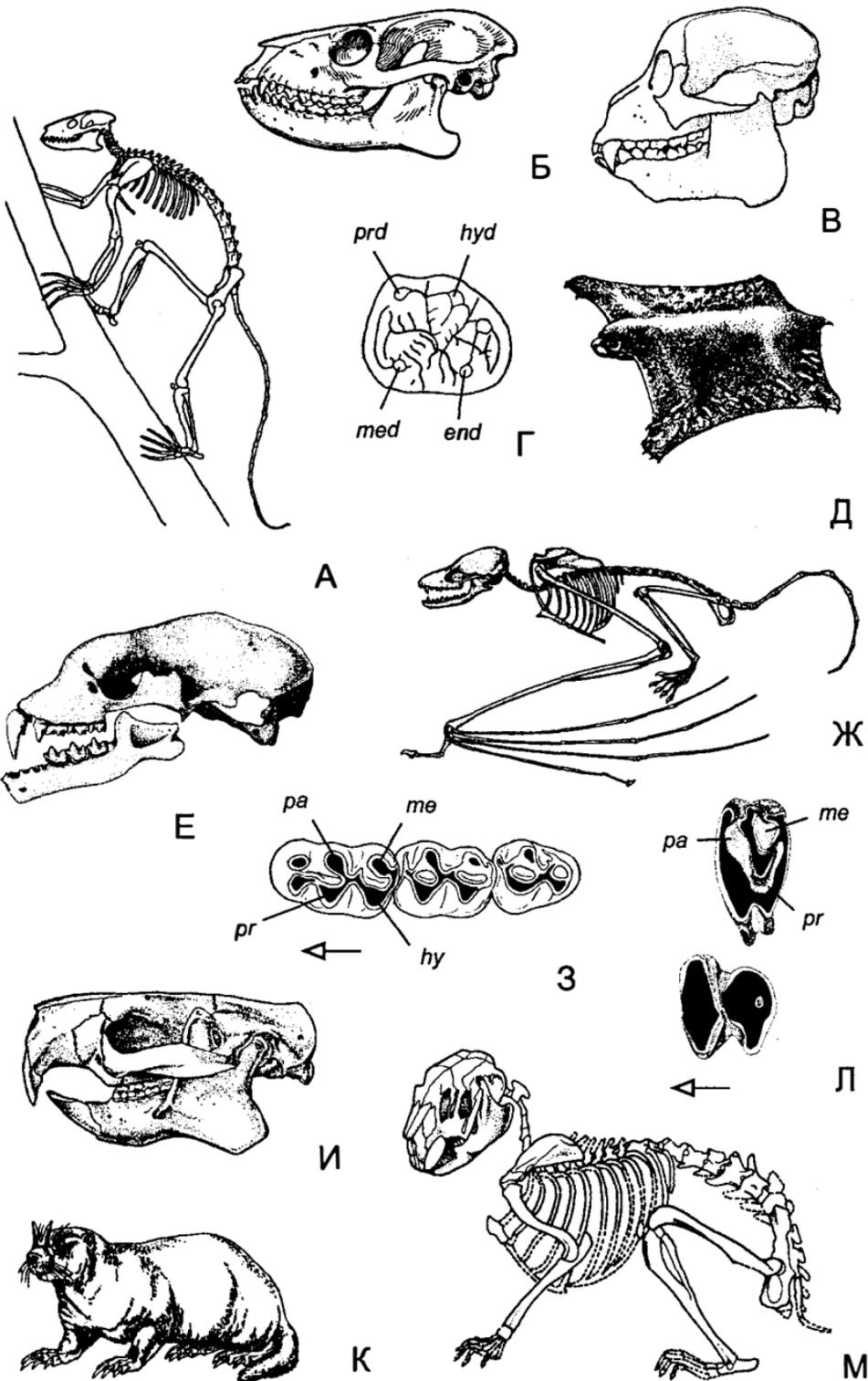
Состав. Три подотряда — Plesiadapiformes (Плезиадапиформы), Prosimia (Полуобезьяны) и Simia, или Anthropoidea (Обезьяны); более 120 ископаемых и 53 современных рода. Ранние плезиадапиформы, вероятно, являются предками более поздних приматов, но, возможно, они представляют собой лишь сестринскую группу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



Полубезьяны — небольшие или средние по размеру приматы, ископаемые остатки которых известны, начиная с эоцена. Лицевая часть черепа сохраняет относительную удлиненность. 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 незамкнута. 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 (Журыланы) и Microchiroptera (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 — *Anagaliformes* (Анагалиформы), *Macroscelidea* (Прыгунчиковые), *Rodentia* (Грызуны) и *Lagomorpha* (Зайцеобразные). Анагалиформы — 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. Растительоядные животные, обычно специализированные к определенным кормам. Разнообразные наземные, подземные, древесные и околородные формы, с различными способами локомоции (лазанье, 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 Hystricognathi (Дикобразчелюстные); 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 выдвигании 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. 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 цингулы, 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), Mesonychia (Мезо-

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
			—————				Desmostyilia
			—————				Sirenia

нихии), 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) и Paraxonia (Параксонии). Мезаксонии включают большинство кондилартр, непарнопалых и пенунгулят и характеризуются преимущественным развитием на конечностях среднего (третьего) пальца. Параксонии включают парнопалых, мезоний, 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»)

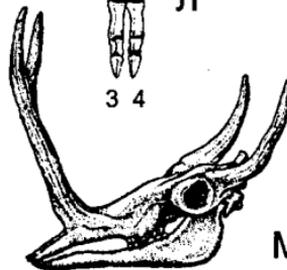
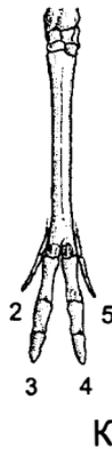
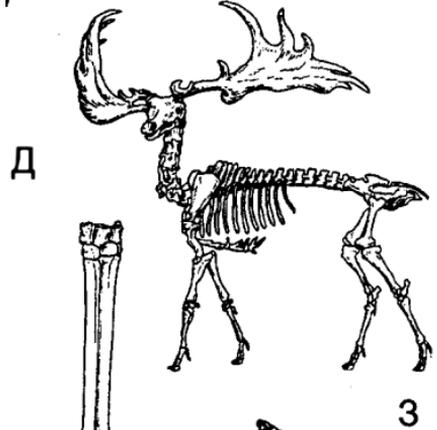
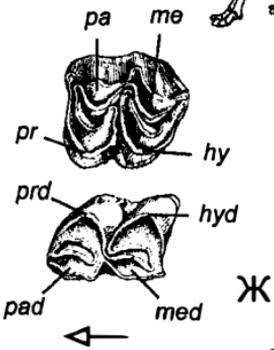
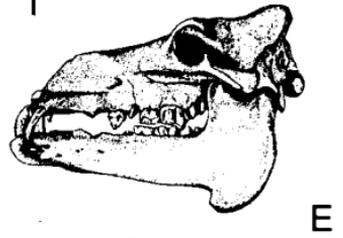
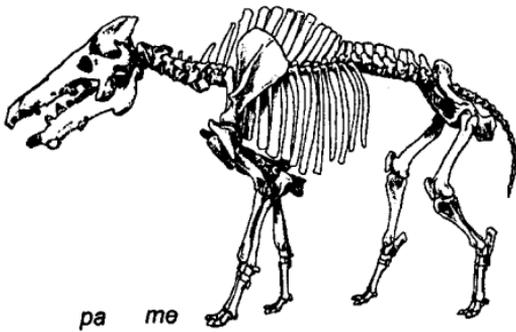
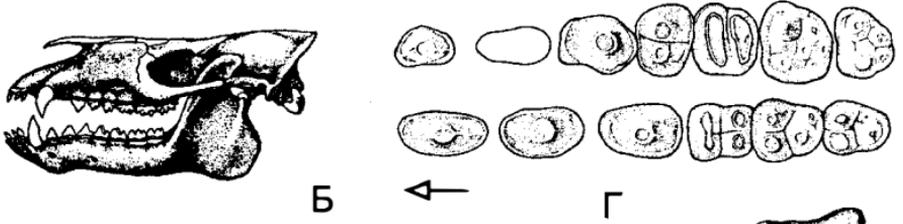
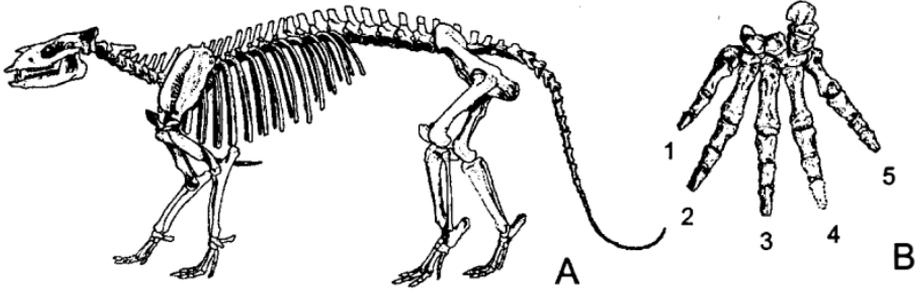
Общая характеристика. Разнообразные примитивные копытные, обычно с относительно короткими конечностями и длинным хвостом. Всеядные животные со значительной долей в пищевом рационе растительных кормов. Длина тела от 15 см до 2 м.

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. Конечно-



сти 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 ископаемые), 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 обонятельными долями и большими, покрытыми извилинами, полуша-

Рис. 40. Кондилляртры (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).

риями). 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 григоида 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.

Мозологие — 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 мозологие 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.

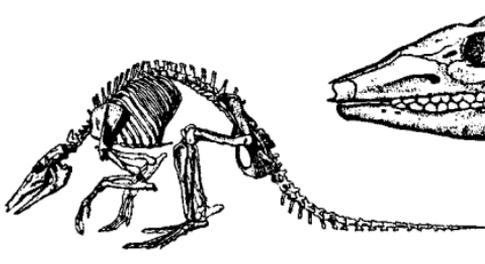
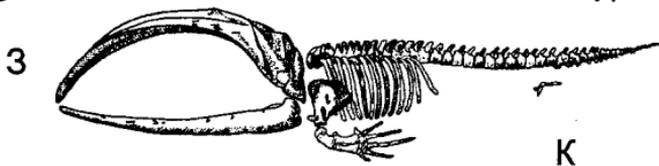
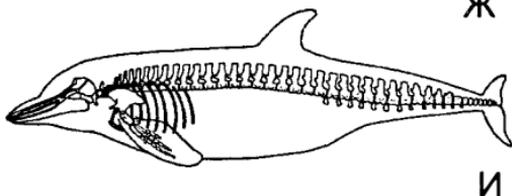
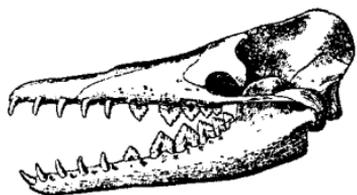
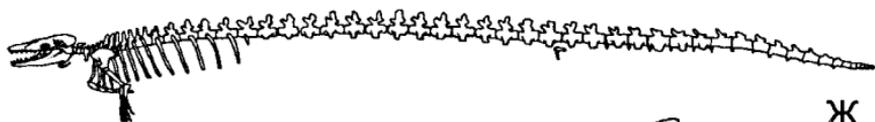
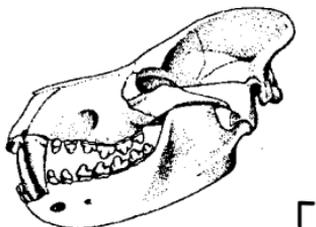
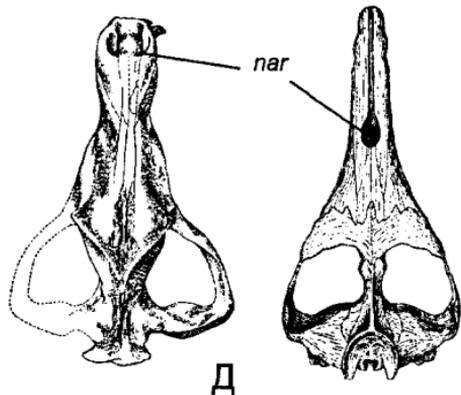
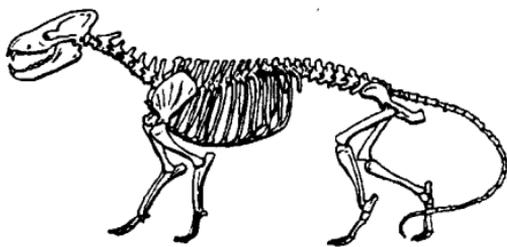
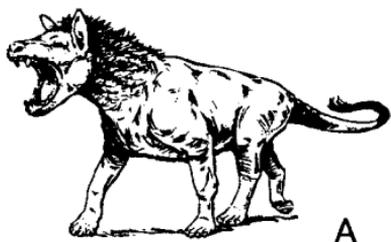
Распространение. Европа, Азия и Северная Америка.

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 буккальных 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. Еще недавно мезонихий считали прямыми наземными предками китообразных. Новые находки древних китов позволяют предполагать их близкое родство парнокопытным.

Отряд Cetacea. Китообразные

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



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 рострум. 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 небо, 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. Осевой 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 (служит местом крепления мышц — сгибателей и разгибателей

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

А–В — *Mesonyx* (эоцен): А — реконструкция; В — 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 — Ромер, 1939; Н — Гиляров, 1989).

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, вышедшие на сушу в период размножения (передние конечности подвижны в локтевом суставе). Зубная система сохраняет дифференциацию: резцы, клыки и передние премоляры конические, широкорасставленные; 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 неба 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. Миоцен — 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 пульпарными 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.

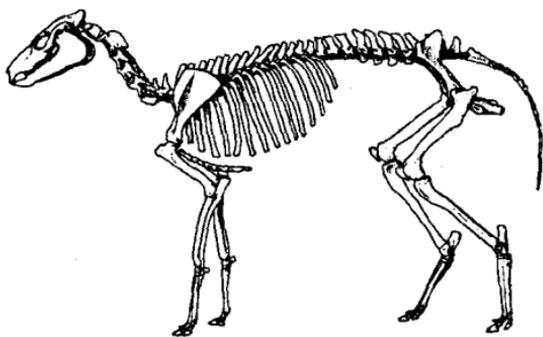
Состав. Три подотряда — Hippomorpha (Гиппоморфы), Ancylopora (Анцилоподы) и Ceratomorpha (Цератоморфы); 14 семейств (из них 11 ископаемые), более 220 ископаемых и 6 современных родов.

Возраст. 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), низкокоронковых (*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

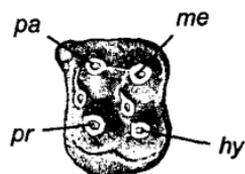


В

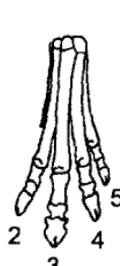
А



Г



И



Д

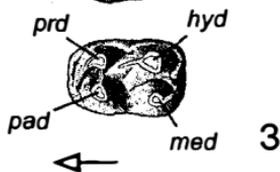


Е

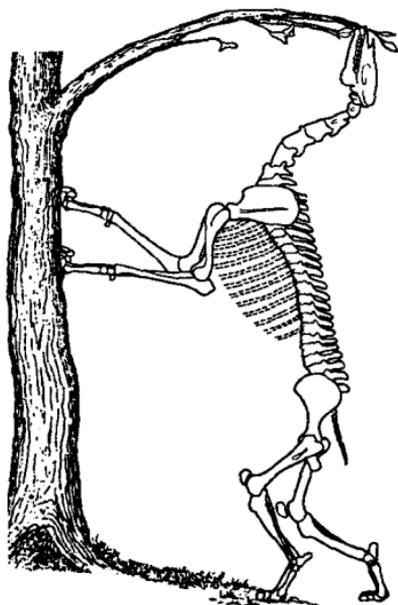
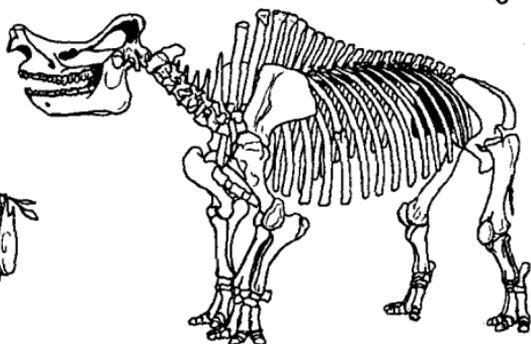


3

Ж



З



К

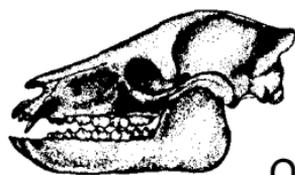


М



Л

Н



О



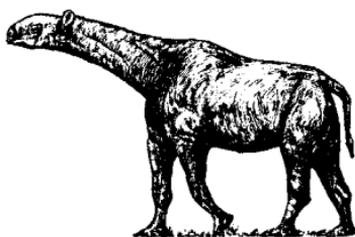
П

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 гипоконном), 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.

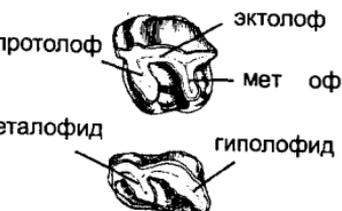
Анцилоподы представлены только одним семейством халикотериевых (*Chalicotheriidae*), существовавшим с эоцена по плейстоцен. Это очень своеобразные животные с относительно

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

А — *Mesohippus* (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 — Борисяк, 1947; Л — Osborn, 1929; М — Быстров, 1957; О — Lucas et al., 1997).



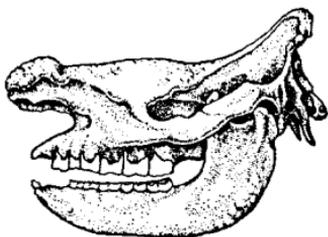
А



Б



В

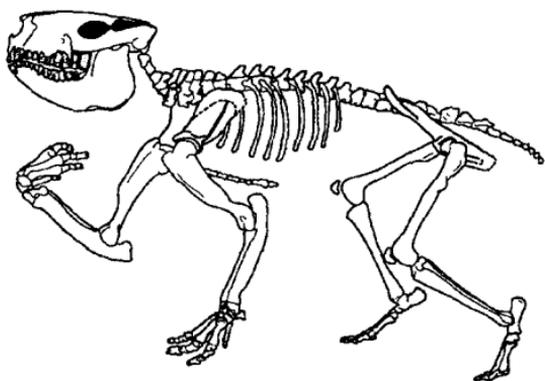


Г

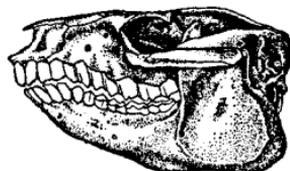


Д

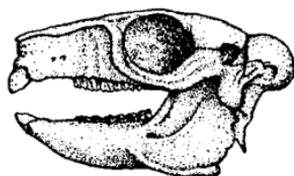
Е



Ж



З



И



Н



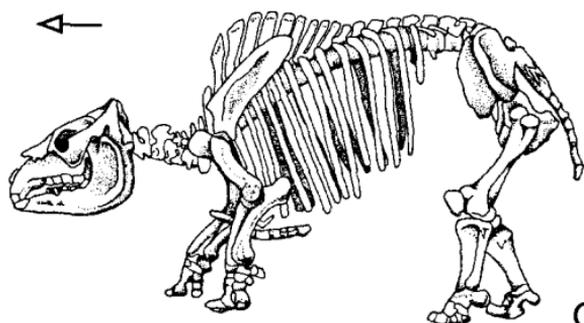
К



Л



М



О



П

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 лододонтная, 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 поперечных гребней жевательной поверхностью. Большинство древних носорогов рогов не имело. Наиболее крупные из

Рис. 43. Носорогообразные непарнопалые (А–Е) и нотоунгуляты: 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 — *Paeodotherium* (миоцен), череп, вид сбоку. К — *Prosotherium* (олигоцен), реконструкция. Л — *Miocochilius* (миоцен), стопа. М — *Scarrittia* (олигоцен), стопа. Н — *Pleurostylo-don* (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 — Cerdano, Bond, 1998; К — М, П — Симпсон, 1983; О — Lydekker, 1894).

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 *Pyrrotheria* (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 *Tyrotheroidia* (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*, *Prottyrotherium*) зубная система полная, у более поздних — редуцирована до грызуноподобной: 1/2, 0/0, 2/1, 3/3 (*Paedotherium*, *Tyrotherium*). 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 околородной 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

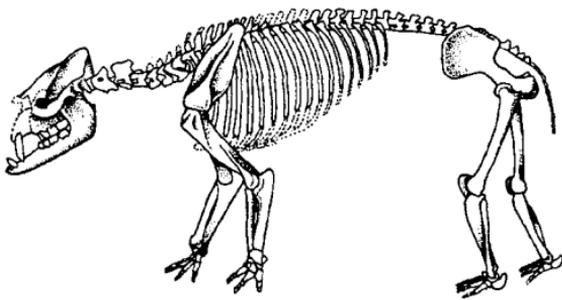
Общая характеристика. Примитивные копытные, по внешнему виду напоминающие лошадей или верблюдов. Судя по зубам, питались мягкой растительностью (листьями). Размеры от небольших до средних, максимальная высота в холке 1,5 м.

Состав. Четыре семейства, более 40 родов.

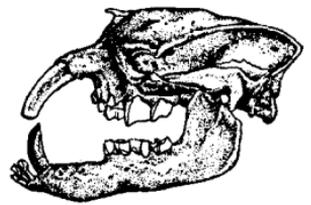
Возраст. Палеоцен — плейстоцен.

Распространение. Южная Америка.

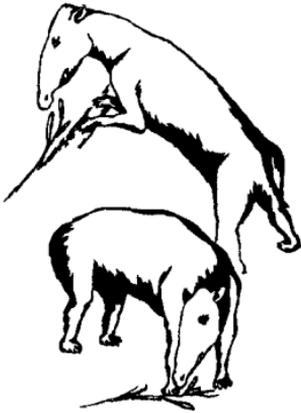
Особенности строения (рис. 44, Г–З). Лицевой отдел черепа различной длины. Заглазничная дуга обычно хорошо развита. У некоторых представителей (сем. *Mastacocheniidae*) ноздри смещены на дорсальную поверхность черепа, что предполагает наличие хобота. Зубная система полная, с непрерывным рядом зу-



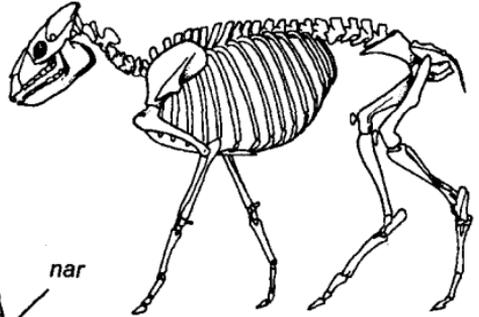
A



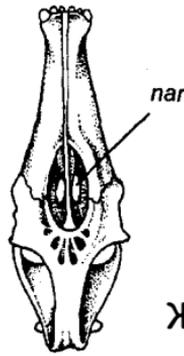
Б



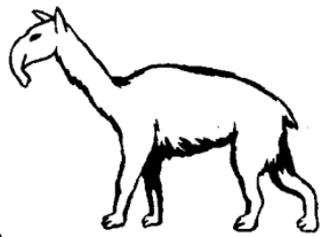
В



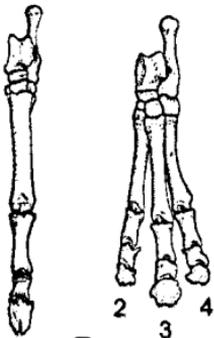
Г



Ж₁



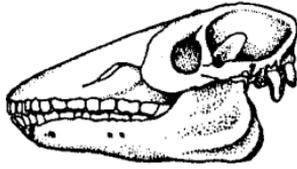
З



2 3 4

3

Д

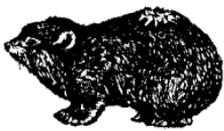


Е

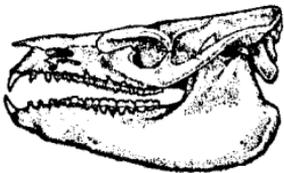
Ж₂



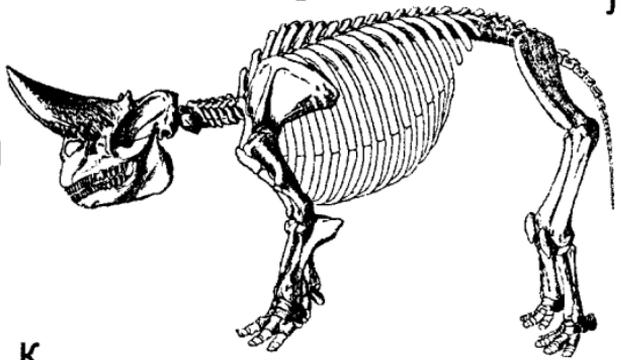
Л



И



К



М

бов, или сокращенная — до 1/2, 0/1, 4/4, 3/3, с диастемой. В последнем случае резцы в верхней и нижней челюсти увеличены, иногда обладают постоянным ростом. Щечные зубы квадратные, низкокоронковые. 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 — Hyracoidea (Даманы), Proboscidea (Хоботные), Embrithopoda (Эмбритоподы), Desmostylia (Десмостилии) и Sirenia (Сиреновые).

Отряд Hyracoidea. Даманы

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

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

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

А–В — *Astrapotherium* (олигоцен): А — скелет; В — 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 низкокоронковых до высококоронковых. Моляры бунодонтные, селенодонтные 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. Примитивные 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 режцеподобные, все зубы образуют непрерывный почти однородный ряд. Моляры высококоронковые, 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), *Euelephantoidea* (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.

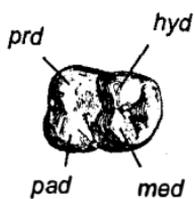
Особенности строения (рис. 45). Череп большой и массивный. В связи с развитием хобота носовые кости укорочены, ноздря отодвинута назад и располагается между глазницами. Предчелюстные кости обычно удлинены. Кости крыши черепа и верхней части затылка содержат крупные воздушные полости, что увеличивает 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, низкокоронковые.

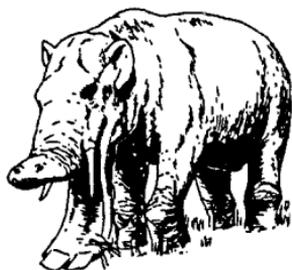
Вымершие в плейстоцене мастодонты и дожившие до нашего времени настоящие слоны — наиболее многочисленные и ши-



A



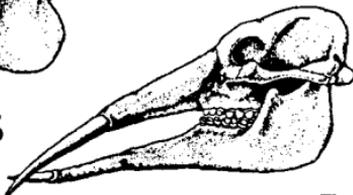
B



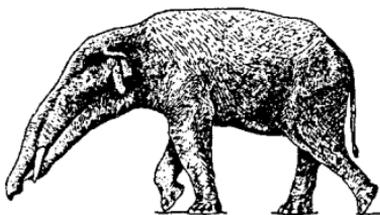
Г



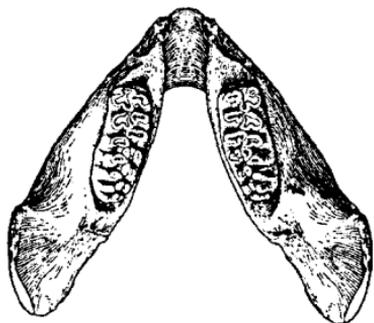
Б



Д



Ж



Е



З

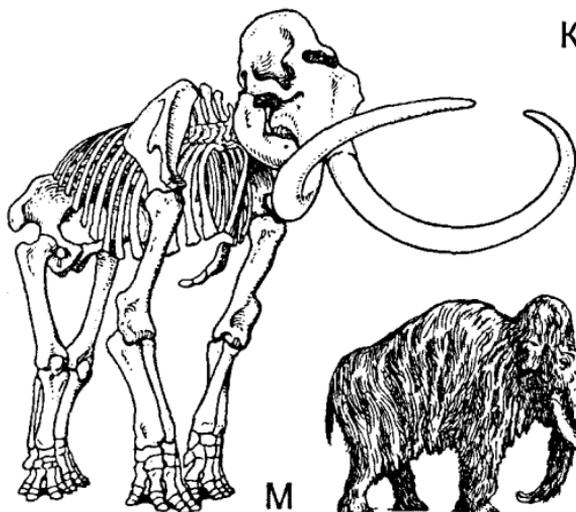
Л



И



К



М



О



П



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: низкокоронковые, 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; В — 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.

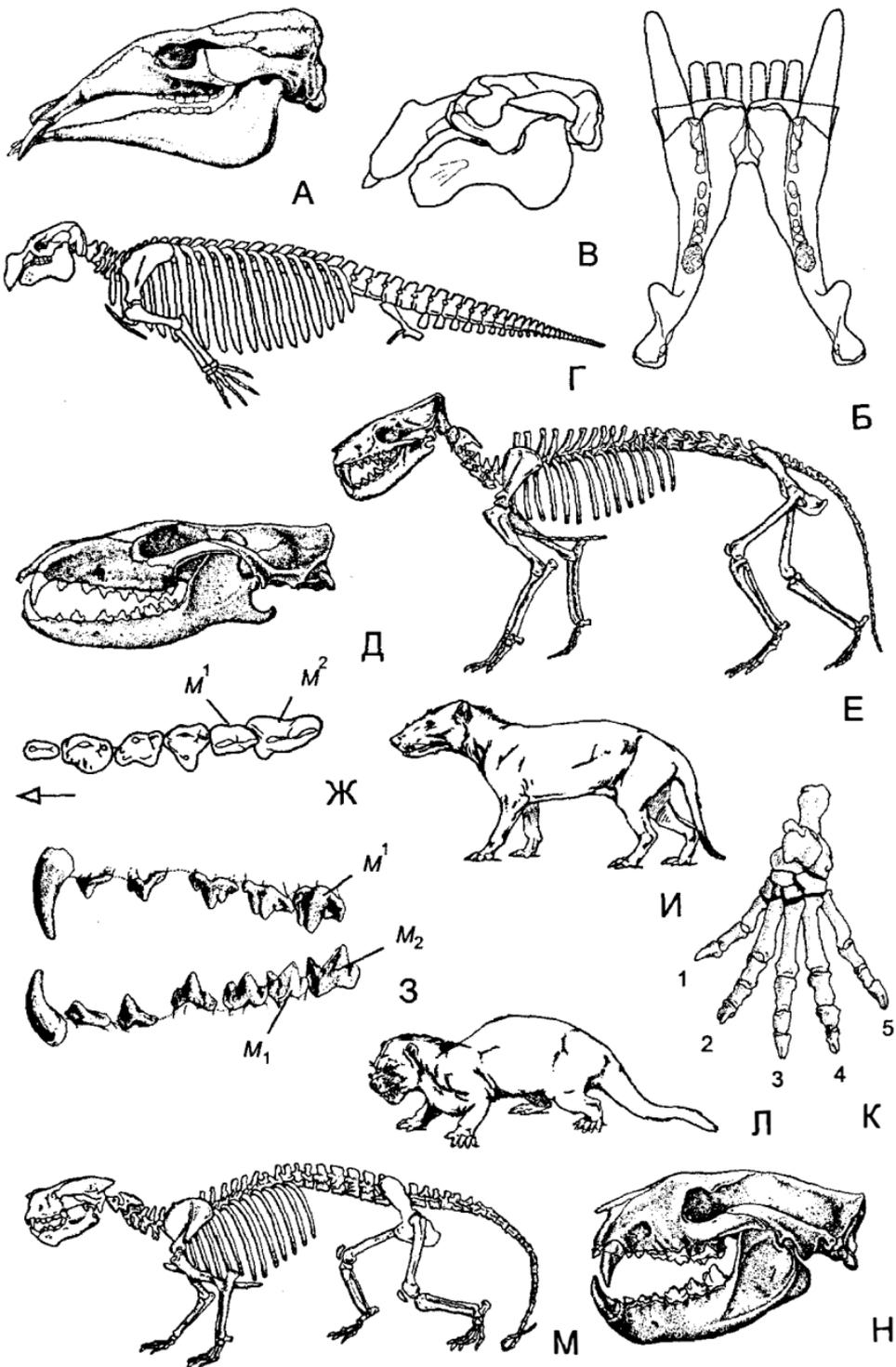
Особенности строения (рис. 46, А, Б). Череп крупный, с широкими и удлинёнными челюстями. Резцы очень большие, направленные вперед. Клыки бивнеобразные, между ними и премолярами длинная диастема. Щечные зубы бугорчатые: состоят из 4–8 дентиновых трубок (по две в поперечном ряду), соединённых основаниями, 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 — *Hyænodon* (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).



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

Состав. Четыре семейства, около 20 ископаемых и 3 современных рода.

Возраст. Эоцен — современность.

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

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 дюгоневых (*Dugongidae*) зубов мало, беззубая передняя часть челюстей покрыта роговыми пластинами. У близкой к дюгоневым 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 Feгае. 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 противоположащих 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 (*Охуаена*, *Нуаенодон*) 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.

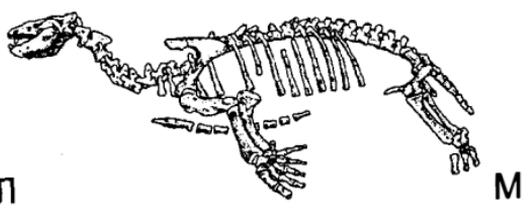
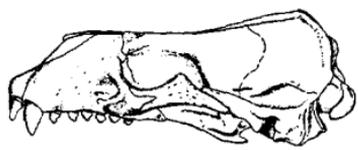
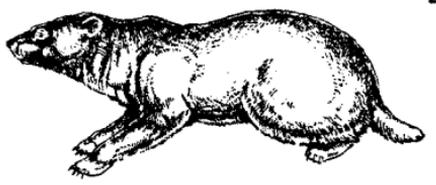
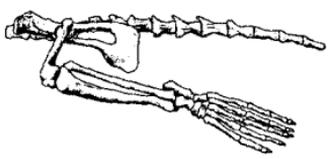
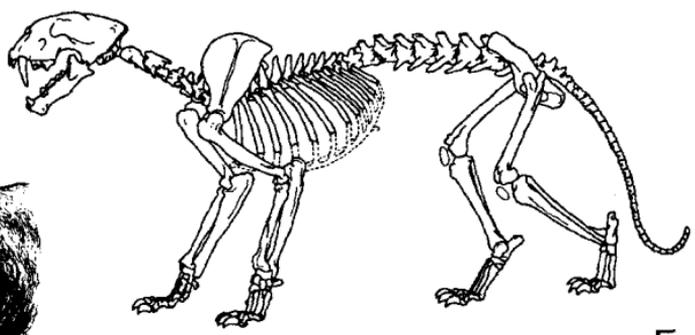
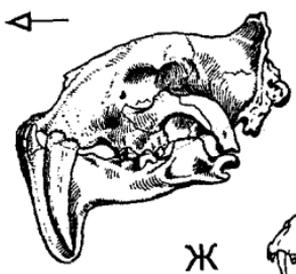
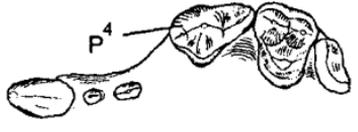
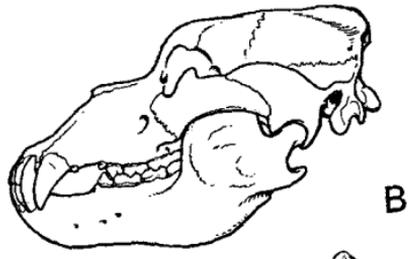
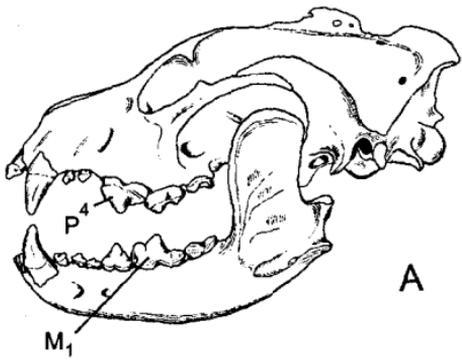
Возраст. Палеоцен — современность.

Распространение. Все материки.

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 верхней челюсти и первый моляр — в нижней.

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 *Allodestmus* (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).



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.

Абдуктор, 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.

Иммобилизованный, неподвижный.

Интеркарпальный сустав, сустав, расположенный между костями запястья.

Интертарзальный сустав, сустав, расположенный между костями предплюсны.

Ихтиофагия, рыбадность.

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 талонида 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 поперечно 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 базиптеригоидных отростков, крыловидные и нёбные кости сочленены подвижно, сошники сильно редуцированы.

Овофагия, яйцеядность; питание яйцами из гнезд яйцекладущих животных.

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

Оπισостоулический 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 базиптеригоидные 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.

Яйцеживорождение, вылупление детенышей из яиц, находящихся внутри половой системы матери, с последующим рождением.

**УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ
(до уровня надсемейств)**

Aepyornithiformes	99	Cetacea	159
Aetosauria	59	Chelonia	33
Alexornithiformes	96	Chiroptera	150
Allotheria	126	Choristodera	40
Alvarezsauridae	92	Cingulata	140
Ambiortiformes	99	Coelurosauria	84
Amphibia	6	Condylarthra	155
Anagalida	151	Cotylosauria	28
Anagaliformes	151	Creodonta	179
Anapsida	28	Crocodilia	62
Ancylopoda	163	Cryptodira	33
Ankylosauria	74	Cyamodontoidea	52
Anomodonta	109	Cynodontia	116
Anthracosauria	6	Deinocephalia	108
Anthropoidea	147	Deinotherioidea	173
Araeoscelidia	38	Deltatheroidea	132
Archaeoceti	161	Dermoptera	150
Archaeopteriformes	95	Desmostylia	175
Archaeornithes	95	Diadecta	29
Archonta	147	Diadectomorpha	29
Archosauria	59	Diapsida	37
Arctostylopida	154	Diatrymiformes	101
Artiodactyla	157	Dicynodontia	109
Asiadelphia	132	Dinocephalia	108
Astrapotheria	169	Dinocerata	145
Aves	88	Dinornithiformes	99
Barytherioidea	173	Dinosauria	68
Canoidea	180	Docodonta	124
Captorhinomorpha	23	Dromasauria	109
Carnivora	179	Edaphosauria	104
Carnosauria	84	Edentata	140
Ceratomorpha	163	Embrithopoda	172
Ceratopsia	76	Enantiornithes	95

Eolagomorpha	153	Maniraptora	86
Eosuchia	54	Marginocephalia	70
Eotheria	122	Marsupialia	133
Eotitanosuchia	112	Megachiroptera	150
Epitheria	142	Meridiungulata	168
Erinaceomorpha	146	Mesaxonia	154
Euelephantoidea	173	Mesonychia	159
Euornithiformes	96	Mesosauria	27
Eupantotheria	132	Mesosuchia	63
Eureptilia	37	Metatheria	132
Eusuchia	63	Miacoida	180
Eutheria	136	Microchiroptera	150
Eutheriodontia	112	Microsauria	8
Feloidea	180	Millerosauria	26
Ferae	178	Moeritherioidea	173
Gorgonopsia	112	Monotremata	127
Haramiyoidea	126	Multituberculata	126
Hesperornithiformes	98	Mysticeti	161
Hippomorpha	163	Neolagomorpha	153
Hominoidea	149	Neornithes	101
Hyracoidea	171	Nothosauria	48
Hystricognathi	152	Notoprongonia	168
Ichthyopterygia	45	Notoungulata	168
Ichthyornithes	99	Odontoceti	161
Ichthyornithiformes	99	Odontornithes	98
Ichthyosauria	45	Ophiacodontia	104
Insectivora	146	Ophidia	56
Lacertilia	56	Ornithischia	70
Lagomorpha	153	Ornithopoda	70
Lepidosauria	53	Ornithurae	98
Leptictida	146	Otarioidea	180
Litopterna	169	Pachycephalosauria	78
Macroscelidea	151	Paenungulata	171
Mammalia	118	Palaeanodonta	140
Mammutoidea	173	Palaeognathae	99

Pantodonta	145	Pterodactyloidea	65
Pantotheria	130	Pterosauria	65
Parareptilia	20	Pyrotheria	168
Paratheria	139	Reptilia	20
Paraxonia	155	Rhamphorhynchoidea	65
Pareiasauria	31	Rhynchocephalia	56
Pelycosauria	104	Rhynchosauria	44
Perissodactyla	163	Rodentia	152
Pholidota	142	Ruminantia	157
Phthinosuchia	112	Saurischia	79
Phytosauria	59	Sauriurae	94
Pilosa	140	Sauropoda	81
Pinnipedia	180	Sauropodomorpha	79
Placentalia	136	Sauropsida	20
Placodontia	52	Sauropterygia	47
Placodontoidea	52	Scandentia	147
Plesiadapiformes	147	Sciurognathi	152
Plesiosauria	50	Segnosauria	82
Plesiosauroidea	50	Shuotheridia	131
Pleurodira	33	Simia	147
Pliosauroida	50	Sirenia	176
Primates	147	Soricomorpha	146
Proboscidea	172	Sphenacodontia	104
Procolophonia	29	Sphenosuchia	63
Proganosauria	27	Squamata	56
Proganochelydia	33	Stegosauria	73
Prolacertilia	42	Suina	157
Prosauropoda	79	Symmetrodonta	131
Prosimia	147	Synapsida	103
Proterosuchia	59	Synaptosauria	47
Proteutheria	136	Taeniodonta	143
Protosauria	42	Tapinocephalia	108
Protosuchia	63	Tardigrada	140
Prototheria	127	Tenrecomorpha	146
Pseudosuchia	59	Testudinata	33

Thalattosauria	39	Tribotheria	132
Thecodontia	59	Triconodonta	123
Therapsida	108	Tritylodontoidea	116
Theria	128	Tubulidentata	162
Theriodontia	112	Tylopoda	157
Therocephalia	116	Typotheroidia	168
Theromorpha	103	Uintatheria	145
Theropoda	84	Ungulata	153
Theropsida	20	Venjukoviamorpha	109
Thyreophora	70	Vermilingua	140
Tillodontia	142	Xenarthra	140
Titanosuchia	108	Xenungulata	168
Toxodonta	168	Younginiformes	54
Tribosphenida	128		

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ
(до уровня надсемейств)

Азиадельфии	132	Дельтатероиды	132
Алексорнитиформы	96	Десмостилии	175
Аллотерии	126	Диадекты	29
Альварезауриды	92	Диапсиды	20
Амбиортиформы	99	Диатримообразные	101
Амфибии	6	Дикобразочелюстные	152
Анагалиды	151	Динозавры	68
Анагалиформы	151	Динотериоиды	173
Анапсиды	28	Диноцераты	145
Анкилозавры	70	Дицинодонты	109
Аномодонты	109	Докодонты	124
Антракозавры	6	Древненёбные	99
Анцилоподы	163	Древние киты	161
Ареосцелидии	38	Дромазавры	109
Арктостилопиды	154	Ежеобразные	146
Археоптериформы	95	Жвачные	157
Археорнисы	94	Завроподоморфы	79
Археоцеты	161	Завроподы	81
Архозавры	59	Завропсиды	20
Архонты	147	Завроптеригии	47
Астрапотерии	169	Зайцеобразные	153
Баритериоиды	173	Звери	128
Белкочелюстные	152	Зверозубые	112
Бокошейные	33	Зверообразные	103
Броненосцы	140	Землеройкообразные	146
Веерохвостые	98	Земноводные	6
Веньюковиаморфы	109	Змеи	56
Гесперорнисообразные	98	Зубастые птицы	98
Гиппоморфы	163	Зубатые киты	161
Горгонопсы	112	Ихтиозавры	45
Грызуны	152	Ихтиоптеригии	45
Даманы	171	Ихтиорнисообразные	99
Дейноцефалы	108	Ихтиорнисы	99

Капториноморфы	23	Моржеобразные	180
Карнозавры	84	Муравьеды	140
Китообразные	159	Насекомоядные	146
Клювоголовые	56	Настоящие слоны	173
Кондилартры	155	Настоящие териодонты	112
Копытные	153	Настоящие хищные	179
Котилозавры	28	Неолагоморфы	153
Кошкообразные	180	Непарнопалые	163
Креодонты	179	Неполнозубые	140
Крокодилы	62	Новонёбные	101
Крыланы	150	Носорогообразные	167
Ксенунгуляты	168	Нотозавры	48
Ластоногие	180	Нотопронгонии	168
Ленивцы	140	Нотоунгуляты	168
Лепидозавры	53	Обезьяны	147
Лептиктиды	146	Однопроходные	127
Летающие ящеры	65	Одонторнисы	98
Летучие мыши	150	Орнитоподы	70
Литоптерны	169	Офиакодонты	104
Маргиноцефалии	70	Палеанодонты	140
Мастодонты	173	Панголины	142
Мезаксонии	154	Пантодонты	145
Мезозавры	27	Пантотерии	130
Мезозухии	63	Панцирные динозавры	74
Мезонихии	159	Параксонии	155
Меридиунгуляты	154	Парарептилии	20
Меритериоиды	173	Паратерии	139
Метатерии	132	Парейазавры	31
Миакообразные	180	Парнопалые	157
Микрозавры	6	Пахицефалозавры	78
Миллерозавры	26	Пеликозавры	104
Млекопитающие	118	Пенунгуляты	154
Многобугорчатые	126	Первозвери	127
Моаобразные	99	Первоптицы	95
Мозолоногие	157	Пиротерии	168

Плакодонты	52	Собакообразные	180
Плацентарные	136	Стегозавры	73
Плезиадапиформы	147	Странноголовые	108
Плезиозавроиды	50	Сумчатые	133
Плезиозавры	50	Сфенакодонты	104
Плиозавроиды	50	Сфенозухии	63
Полуобезьяны	147	Талаттозавры	39
Приматы	147	Тапиноцефалы	108
Проганозавры	27	Тапирообразные	167
Проганохелидии	33	Текодонты	59
Прозавроподы	79	Тениодонты	143
Проколофоны	29	Тенрекообразные	146
Протерозухии	59	Терапсиды	108
Протозухии	63	Териодонты	108
Проторозавры	42	Тероподы	79
Протэутерии	136	Теропсиды	20
Прыгунчиковые	151	Тероцефалы	116
Псевдозухии	59	Тестудинаты	33
Птеродактилоиды	65	Тиллодонты	142
Птерозавры	59	Типотероиды	168
Птиценогие	70	Тиреофоры	70
Птицетазовые	70	Титанозухии	108
Птицы	88	Токсодонты	168
Рамфоринхоиды	65	Трибосфениды	128
Рептилии	20	Триботерии	132
Ринхозавры	44	Триконодонты	123
Рогатые динозавры	76	Трубчатозубые	162
Рукокрылые	150	Тупайи	147
Свиньеобразные	157	Усатые киты	161
Сегнозавры	82	Фитозавры	59
Симметродонты	131	Фтинозухии	112
Синапсиды	20	Хищные	178
Синаптозавры	47	Хищные динозавры	84
Сиреновые	176	Хоботные	172
Скрытошейные	33	Хористодеры	40

Целурозавры	84	Эотерии	122
Цератоморфы	163	Эотитанозухии	112
Цератопсии	70	Эпиорнисообразные	99
Цинодонты	116	Эпитерии	142
Черепахи	33	Этозавры	59
Чешуйчатые	56	Эзуххии	54
Шерстокрылы	150	Эуорнитиформы	96
Шуотеридии	131	Эупантотерии	132
Эдафозавры	104	Эутерии	128
Эмбритоподы	172	Ящерицы	56
Энантиорнисы	95	Ящеротазовые	79
Эозухии	63	Ящерохвостые	94
Эолагоморфы	153	Ящеры	142

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

<i>ac</i>	acetabulum	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 кость
<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	клеитрум
<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>fac</i>	foramen occipitale magnum	большое затылочное отверстие
<i>fp</i>	foramen parietale	теменное отверстие
<i>ipt</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>	paris	ноздря
<i>No</i>	Notarium	спинная кость
<i>Nu</i>	Nuchale	загрявковая 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 coronoidens	венечный отросток
<i>Pcor</i>	Procoracoideum	передний коракоид
<i>Pd</i>	Praedentale	предаубная 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>	Pterigoideum	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>Scr</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	стремя
<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>Tl</i>	Tibia	большая берцовая кость
<i>Tlt</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	

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.

Romer A. S. 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 // Traite 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 Vögel. 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*

Компьютерная верстка *Ю. Ю. Тауриной*

Корректор *Н. В. Ермолаева*

Подписано в печать 23.04.07. Формат 60×90¹/₁₆.

Печать офсетная. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 12,75. Уч.-изд. л. 11,72. Тираж 500 экз. Заказ 228.

Издательство Санкт-Петербургского университета.

199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, 11/21.

Тел. (812)328-96-17; факс (812)328-44-22

E-mail: editor@unipress.ru

www.unipress.ru

По вопросам реализации обращаться по адресу:

С.-Петербург, В.О., 6-я линия, д. 11/21, к. 21.

Телефоны: 328-77-63, 325-31-76

E-mail: post@unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ.

199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.

ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

предлагает учебники, учебные пособия, научную
и научно-популярную литературу по

*истории,
экономике,
психологии,
философии,
филологии,
языкознанию,
естественным и точным наукам*

студентам, преподавателям, научным сотрудникам, а также
учителям, школьникам — всем, кому интересен мир книги.

Книги можно приобрести в магазинах Издательства,
а также через отдел реализации:

199034, С.-Петербург, 6-я линия В. О., д. 11/21, к. 21

Телефоны: 328-77-63, 325-31-76

E-mail: post@unipress.ru

Широкий выбор научной, образовательной, справочной
литературы в объединенной книготорговой сети
«Книги университетских издательств»

в Санкт - Петербурге:

Книготорговая сеть Издательства СПбГУ

Магазин № 1 «Vita Nova»:

Университетская наб., 7/9

Тел. 328-96-91;

E-mail: vitanova@it13850.spb.edu

Филиал № 2:

Петродворец, Университетский пр., 28

Тел. 428-45-91

Филиал № 3:

В. О., 1-я линия, 26

Тел. 328-80-40

Филиал № 5:

Петродворец, Ульяновская ул., 1

(физический факультет)

Филиал № 6 «АКМЭ»:

В.О., Менделеевская линия, дом. 5

(здание исторического и философского факультетов)

Филиал № 7:

В. О., наб. Макарова, 6

(факультет психологии)

Филиал № 8:

Университетская наб., 11

(в холле филологического факультета)

Книжный магазин «Александровская библиотека»

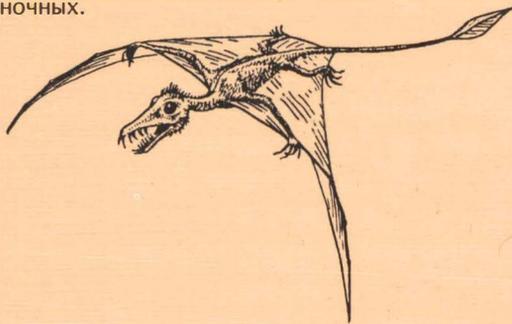
Наб. р. Фонтанки, 15 (здание РХГА)

Г. О. ЧЕРЕПАНОВ, А. О. ИВАНОВ

ИСКОПАЕМЫЕ ВЫСШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

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.



9 785288 043086