

Академия
наук
СССР

ISSN 0031-031X

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



1990

4

Москва
• Наука •

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

»

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ИЮЛЕ 1959 г.
ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД

№ 4

ОКТАБРЬ, НОЯБРЬ, ДЕКАБРЬ

1990

«НАУКА» • МОСКВА

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PALAEONTOLOGICAL
JOURNAL

No. 4

OCTOBER, NOVEMBER, DECEMBER

1990

УДК 569.735

© 1990 г.

ВИСЛОБОВА И. А.

ОБ ОСНОВНЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ И КЛАССИФИКАЦИИ RUMINANTIA

Проанализированы основные закономерности исторического развития жвачных и критерии выделения таксонов. Уточнено систематическое положение отдельных групп.

В связи с необходимостью обобщения палеонтологических данных, накопленных по Ruminantia, и развитием кладистического метода появился ряд работ, существенно различающихся как принципами классификации, так и пониманием критериев таксонов, оценкой систематического ранга и положения отдельных групп, а также трактовкой исторического развития этого подотряда и его отдельных семейств [9, 20, 21, 32, 45, 52, 53, 54, 60]. Увлечение последовательной кладистикой В. Хеннига [31] при недостаточном внимании к филогении, недооценке закономерностей исторического развития жвачных и механизмов эволюционных изменений ведет к появлению различных противоречивых концепций [22, 32, 60]. Разногласия и трудности в изучении жвачных связаны с установлением гомологий, параллелизмов, конвергенций, а также мозаичной эволюцией и изменениями направлений эволюции отдельных признаков. Параллелизмы в приобретении апоморфных признаков и возможная вторичная примитивность признаков вследствие их регрессии осложняют выявление эволюционных последовательностей.

Подотряд Ruminantia содержит два инфраотряда — Tragulina и Resoга [50, 56, 57], иногда объединяемые в один — Resoга [14, 49]. Единства в оценке объема подотряда и его классификации нет. По-разному оцениваются объемы инфраотрядов, таксономический ранг и систематическое положение отдельных групп [17, 22, 33, 38, 39, 49, 50, 56, 57]. Неоднозначно рисуется и его история. Прежде чем перейти к анализу систематического положения разных групп жвачных, коротко остановимся на основных направлениях и закономерностях эволюции этого подотряда и попытаемся дать оценку морфологическим критериям определения ранга ископаемых таксонов.

Основные направления и закономерности эволюции. Эволюция жвачных шла по пути аллогенеза. Наряду с частными адаптациями в группе происходили общие направленные изменения, ведущие к ее биологическому прогрессу, связанные со становлением и совершенствованием жвачности и совершенствованием скелета в сторону приспособления к бегу.

Наиболее древние жвачные еще не были в полном смысле жвачными. Судя по строению черепа, нижней челюсти и зубной системы, их питание было в значительной мере смешанным, как у современного оленька. У Archaeomeryx, Bachitherium и Hypertragulus уже были редуцированные верхние резцы, имелись диастемы, слабомоляризованные предкоренные, лунчатые коренные, но были развиты и клыки, а предкоренные сохраняли режущую поверхность. В черепе с коротким лицевым отделом у них присутствовали стреловидный, теменные и затылочный гребни. Нижняя челюсть имела низко расположенный суставной отросток и крупный, сильно оттянутый назад и вниз угловой отросток. Конечности у них были четырехпальными, с хорошо развитыми функционирующими боковыми пальцами. Третья и четвертая метаподии были длиннее боковых, но не сливались в os cannon, а боковые метаподии сохранялись полностью.

Приобретение нового качества — жвачности и достижение «кульминационной точки» редукции конечностей (по выражению В. О. Ковалевского [3]) позволили осуществить Ruminantia прорыв на более высокий уровень

организации, способствовавший их широкой экспансии. В результате развития жвачности и совершенствования конечностей у продвинутых трагулид и у высших жвачных происходили параллельные изменения, связанные с изменением зубной системы (потеря верхних резцов, присоединение нижнего клыка к ряду резцов, совершенствование селенодонтности, моляризация предкоренных, развитие гипсодонтности и др.), изменением желудка и развитием двупалости.

По всей видимости, начальные различия ветвей Ruminantia были незначительными, но они существенно влияли на дальнейший ход эволюции этих ветвей. Наряду с сохранением общего плана строения черепа и посткраниального скелета предковых форм у разных жвачных происходили изменения, связанные с адаптациями к окружающей среде. Шло параллельное накопление сходства, как унаследованного, так и вновь приобретаемого, а также различий, связанных с мутациями и изменениями механизмов морфогенеза. В разных ветвях Ruminantia наряду с изменениями, общими для всех Ruminantia, происходила редукция стреловидного и темных гребней, редукция затылочного гребня (кроме Palaeomerucidae, Triceromerux и Dromomerucinae), редукция верхних клыков, развитие рогов, усиление моляризации предкоренных, усиление гипсодонтии, усиление редукции боковых метаподий, удлинение конечностей.

Характерной особенностью жвачных является мозаичность признаков, обусловленная направлениями эволюции входящих в подотряд групп, освоением ими сходных местообитаний, разными темпами эволюции групп и отдельных признаков. Прослеживаются многообразные параллелизмы и перекрывание отдельных морфологических характеристик, но при этом каждая группа уже на ранних стадиях своего развития имела распределенные черты специализации, впоследствии нашедшие широкое распространение. Так, отдельные признаки оленей имели некоторые трагулины (*Rutitherium*, *Bachitherium*, *Prodremotherium*) [32] и палеомерцины, но лишь для оленей был характерен их полный набор.

Критерии определения ранга ископаемого таксона. Экологическая дифференциация жвачных, формирование частных адаптаций отражались прежде всего в экзосоматических органах (по А. Н. Северцову). Изменения в этих органах, как правило, служат морфологическими критериями видов. Морфологические критерии родов связаны с адаптациями более широкого значения, затрагивающими обычно не только экзо-, но и эндосоматические органы. Морфологические критерии подсемейств и семейств обычно связаны с адаптациями, проявляющимися в эндосоматических органах, а также с консервативными и примитивными (плезиоморфными и синплезиоморфными) признаками. Такие признаки хорошо прослеживаются в строении мозгового отдела, в частности в строении пирамиды, глазницы, крылонёбной ямы и посткраниального скелета. Детали строения зубов и дистальных отделов конечностей не могут служить критериями для выделения подсемейств и семейств, так как именно в строении этих структур чаще всего проявляются морфологические параллелизмы. Использование таких признаков для систематики требует особой осторожности. Детали строения зубов и дистальных отделов конечностей, по-видимому, представляют ценность лишь для установления последовательности изменения признаков в отдельных линиях, т. е. для воссоздания филогенетических рядов, как правило, в пределах рода.

Малую ценность для классификации на уровне рода и выше имеют признаки, подверженные большой изменчивости, регрессивные и признаки, связанные с изолирующими механизмами, в том числе с брачным поведением.

Tragulina. Низших жвачных объединяют в одно семейство Tragulidae [39, 40, 49, 50, 56] или подразделяют на несколько подсемейств [13, 21, 32, 57, 60]. Ж. Вупр [57] к Tragulina относил Hypertragulidae, Protoceratidae, Tragulidae и Gelocidae. Protoceratidae в настоящее время относят к Tylopoda [21, 32, 60]. С. Вебб и Б. Тэйлор [60] оставляют в составе Tragulina три семейства — Tragulidae, Hypertragulidae и Leptomerucidae, а Gelocidae, имеющих некоторые сходные признаки с Pecora, вместе с Moschidae

объединяют в *Moschina*, которых относят к *Pescora*. Общими признаками *Gelocidae*, *Moschidae* и *Pescora* они считают: расширение базиоципитале и сильную флексию на затылочных мышцелках; латерально «перекрытый» *for. postglenoidalis*; глубокий желоб, окаймляющий медиальную сторону *fossa mandibularis*; крупное овальное *for. ovale*, сдвинутое назад; присутствие *for. supraglenoidalis* над задним концом скуловой дуги [60]. Вебб и Тэйлор [60] указывают и на отличия *Moschidae* и *Gelocidae*, связанные с потерей первыми артерии улитки и увеличением у них *fissura tympano-quadrosa*, обеспечивающей широкий проход для венозных выпускников, узкой *fossa muscularis tensor tympani*, сильно латерально отгороженной *vagina processus styloidei*. Кроме того, они различаются, судя по приводимым Веббом и Тейлором рисункам [60, фиг. 4, 5, F, E], пропорциями *fossa muscularis stapediales* (У *Moschus* она более узкая, как у *Hypertragulus*), размерами и формой *meatus acusticus internus*.

К. Джанис [32] относит к трагулинам пять семейств: *Hypertragulidae*, *Tragulidae*, *Leptomerycidae*, *Bachitheriidae* и *Lophiomerycidae*, а гелоцид, которых считает полифилетичной группой, включает в состав *Pescora* вслед за Веббом и Тэйлором. Выделенные Джанис [32] семейства *Bachitheriidae* и *Lophiomerycidae* основываются на деталях морфологии щечных зубов: узком гипоконулиде на M_3 для *Bachitherium* и форме стирания лингвальных конидов на нижних молярах в виде восьмерки для *Lophiomeryx*. Таксономический вес признаков явно недостаточен для выделения этих форм в ранг семейства.

Еще более дробную классификацию, основанную на деталях строения зубов и дистальных отделов конечностей, предлагают Д. Жераад, Ж. Буврè и Ж. Сюдр. [21]. В составе *Ruminantia* выделяются пять плезионов (*Amphimeryx*, *Hypertragulidae*, *Lophiomeryx*, *Iberomeryx*, *Archaeomeryx*) и два парвотряда (*Tragulina* и *Pescora*) [21].

В основание *Ruminantia* обычно ставят *Hypertragulidae* [9, 32, 40, 57, 60]. Объем *Hypertragulidae* и эволюционный уровень его представителей понимается по-разному. Так, ряд исследователей исключают из его состава *Archaeomeryx*, считая самым примитивным жвачным *Hypertragulus* [21, 60], тогда как другие ставят *Archaeomeryx* в основание всех *Ruminantia* [40, 57]. Некоторые исследователи полагают, что древнейшим жвачным был *Amphimeryx* [9], по большинство исключают его из этого подотряда, считая *Amphimerycidae* близкими к *Xiphodontidae* [35, 57, 59] на основании таких признаков, как узкие длинные премоляры, треугольные верхние моляры с пятью гребнями и сильным лингвальным цингулумом, удлинненные метаподии, редуцированные боковые пальцы [59].

Вопрос о том, какой род следует ставить в основание *Ruminantia*, далек от решения. Представляется очевидным, что по ряду признаков *Hypertragulus* более прогрессивен по сравнению с *Archaeomeryx*, хотя у него выражены и некоторые признаки, более примитивные, чем у последнего (присутствует *os trapezium* и неслившиеся *os trapezoideum* и *os magnum*, как у *Typoloda*). К прогрессивным признакам, отличающим *Hypertragulus* от *Archaeomeryx*, относятся: отсутствие верхних резцов; слияние локтевой кости с лучевой; слияние дистального конца малой берцовой кости с большой берцовой; более гипсодонтные зубы и более длинный *meatus acusticus externus*, чем у *Archaeomeryx*. Простое строение премоляров *Hypertragulus* может быть связано с их вторичным упрощением [32, 60] (судя по строению зубов *Parvitrachus* из раннего чадрона [16]). В строении пирамиды *Hypertragulus* также прослеживаются смешанные примитивные и прогрессивные признаки. Так, по данным Вебба и Тэйлора [60], *for. jugulare* открывается у него медиальнее *for. stylomastoideum*, как у *Dacrytherium*, в отличие от других *Ruminantia*, и в частности от *Archaeomeryx*, у которых *for. jugulare* сливается с *for. lacerum*. Но в то же время у *Hypertragulus* обширная *tegmen canalis musculotubarius*, крупные *fen. vestibuli*, *fen. cochleae* и *for. stylomastoideum*, укороченная пирамида и небольшая *fossa subarcuata*. Такая картина свидетельствует, что *Archaeomeryx* и *Hypertragulus* представляют две разные линии, возникшие, возможно, в результате адаптивной радиации жвачных, которая произошла, по-видимому, не позд-

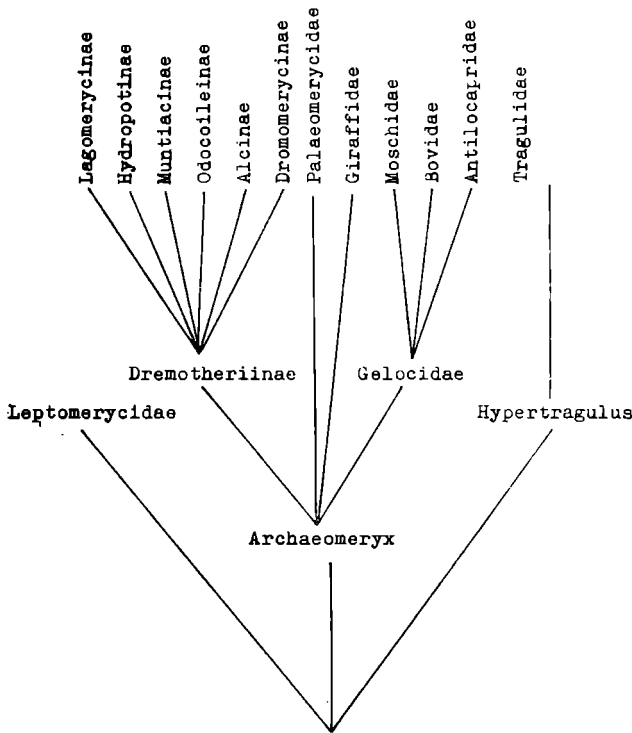


Рис. 1. Схема филогенетических связей Ruminantia

нее середины эоцена, а может быть, и раньше (рис. 1). С концом раннего эоцена связывают увеличение разнообразия покрытосемянных; отмечается преобладание двудольных в болотных и околородных сообществах, а экологическая обстановка, способствующая радиации травоядных млекопитающих, складывалась уже в лесах палеоцена [63].

Из всех известных ископаемых низших жвачных ближе всего к основанию Ресога стоит *Archaeomeryx* (рис. 2). Наряду с примитивными признаками он обладает признаками, общими с Ресога, и такими, которые предвосхищали появление признаков, характеризующих разные группы высших жвачных. Морфологическая преемственность прослеживается в строении черепа (в том числе в строении пирамиды), щечных зубов и посткраниального скелета. Нельзя согласиться с мнением Вебба и Тэйлора [60] о необходимости включения *Archaeomeryx* в состав семейства *Leptomerycidae*. Выявленные этими исследователями черты сходства археомерикса и лептомерицид, по-видимому, отражают лишь сходные направления адаптации. Так, однотипность строения запястья, при котором вторая и третья метаподии опираются на *trapezoideo-capitatum* (*trapezoideo-magnum*), отражает переходную стадию от примитивного строения конечности (с неслитыми *os trapezoideum* и *os capitatum* и опорой на них соответственно второго и третьего пальцев) к более прогрессивному, с постепенной редукцией второго пальца и преимущественной опорой третьего пальца на *os trapezoideo-capitatum*, нашедшему дальнейшее развитие у Ресога.

Жераад и ее коллеги [21], проводившие кладистический анализ древних жвачных, основанный на особенностях строения зубов и конечностей, сделали вывод, что *Archaeomeryx* является сестринским родом «высших жвачных» (*Tragulina* и Ресога). К *Tragulina* эти исследователи отнесли североамериканских *Leptomerycidae* и миоценовых и современных *Tragulidae*. *Amphimeryx*, *Hypertragulus*, *Lophimeryx* и *Iberomeryx*, по мнению Жераад и ее коллег, занимают более низкие эволюционные ступени по сравнению с родом *Archaeomeryx*, а *Gelocus*, *Bachitherium* и *Prodremotherium* входят в состав Ресога. Положение археомерикса на кладограмме определено по таким признакам, как отсутствие P_1 , замкнутая глазница,

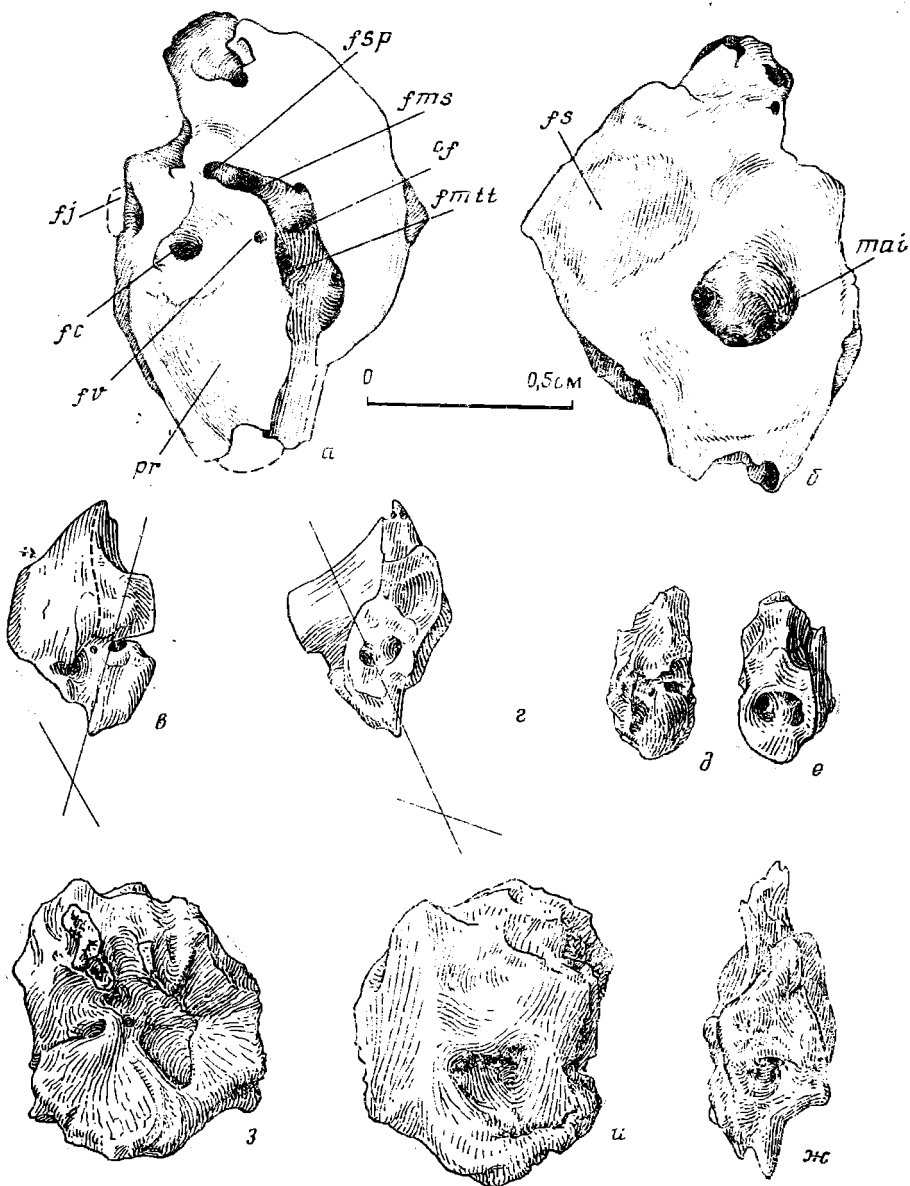


Рис. 2. Пирамида: а, б – Archaeomeryx, снизу и сзади (по [60]); в, г – Dremotherium, снизу и сзади (по [51]); д, е – Carpeolus, снизу и сзади; ж – Rangifer, сзади; з, и – Helladotherium, снизу и сзади; Обозначения: cf – canalis facialis; fc – fenestra cochlea; fv – fenestra vestibuli; fj – for. jugulare; fsp – for. stylomastoideum primitivum; fs – fossa subarcuata; fms – fossa muscularis stapediales; fmtt – fossa muscularis tensor tympani; mai – meatus acusticus internus; pr – promontorium

развитие переднего крыла метаконида. Трагулины, занимающие следующую ступень, отличаются от него редукцией второй и пятой и слиянием третьей и четвертой плюсневых костей, потерей верхних резцов, несколько более прогрессивным строением молочных зубов [21]. Своеобразие археамерикса определяется редукцией доркатерневой складки и строением P, с параллельными гребнями [21], но такое строение является исходным для Resoga и, по-видимому, некоторых гелоцид и не может быть основанием вывода о сестринском по отношению к этим группам положении рода Archaeomeryx.

Кроме *Archaeomeryx* [11, 40, 41, 44], в качестве возможного предка *Pescora* называют *Gelocus* [3, 50, 57, 60] и *Prodremotherium* [9]. Оба рода наряду с примитивными признаками обладают признаками специализации, не позволяющими считать их предками *Pescora*. Пирамида *Gelocus* имеет много продвинутых черт, не встречающихся у *Archaeomeryx*: ее большая укороченность, утончение кости над *promontorium*, потеря *a. stapediales*, увеличение *fossa muscularis stapediales*, очень маленькая *fossa*

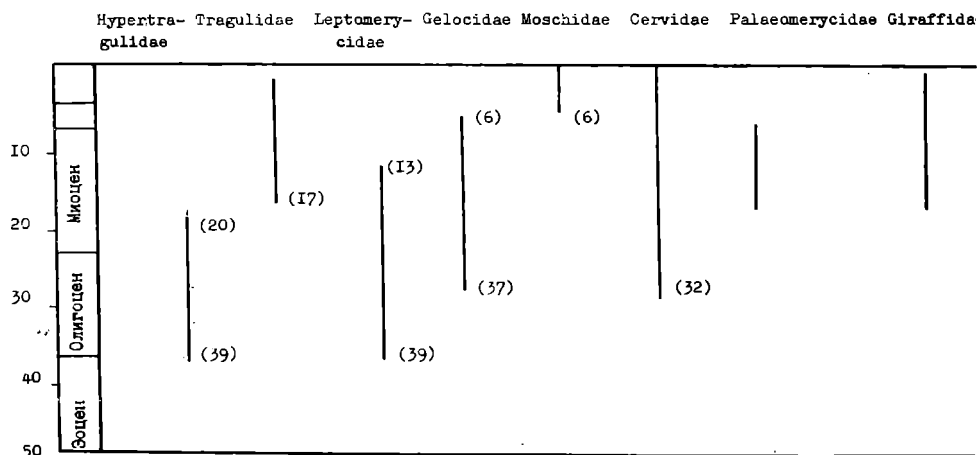


Рис. 3. Стратиграфическое распространение семейств подотряда Ruminantia

subarcuata [60]. Пирамиду *Gelocus* отличают также крупные *fenestra vestibuli* и *fenestra cochleae*.

Ресора. К ним относятся палеомерициды, олени, кабарожьи, жирафовые, полорогие и вилороги (антилокаприды). Остановимся на некоторых спорных моментах классификации пеков.

Палеомерицид (*Palaeomerycidae*) объединяют с оленями [6, 13, 33, 50, 57], жирафами [23] или полорогими [22]. Основанием для пересмотра систематического положения этой группы явились данные, полученные Л. Гинзбургом, Э. Эйндом [23], Цю и др. [46]. Первые показали, что для рода *Palaeomeryx* характерны оссиконы жирафового типа [23], а исследования китайских палеонтологов значительно расширили представления о морфологии этого рода. Изучение нескольких полных скелетов *P. tricornis* из озерных отложений низов среднего миоцена Шаньваня, Линчжу, Шаньдуи показало, что *Palaeomeryx* имеет черты сходства и с жирафами, и с оленями. Китайские исследователи считают, что *P. tricornis* имеет больше производных черт, общих с жирафами, и, следовательно, палеомерицид следует рассматривать как самостоятельную ветвь древних жирафообразных. К. Джавис и К. Скотт [33], анализируя признаки *P. tricornis*, приходят к выводу, что палеомерициды больше похожи на оленей, в частности на дромерицид.

По моему мнению, палеомерициды — группа, промежуточная между оленями и жирафами, и часть признаков экзосоматических органов она приобрела параллельно с оленями и жирафами. Палеомерициды имеют как плезиоморфные признаки (одно слезное отверстие, слабый метакон, полные вторые и пятые пястные кости и др.), часть из которых характерна и для жирафа, так и апоморфные, присутствующие у оленей (слезная ямка, палеомерицкая складка, саблевидный верхний клык, замкнутый желоб на плюсневой кости) или у жирафа (оссиконы). Монографическое изучение рода *Palaeomeryx*, очевидно, позволит установить глубину синаноморфии этих признаков.

Наиболее популярная среди териологов классификация *Cervidae* Дж. Симпсона [50], принимаемая с небольшими изменениями во многих работах [7, 15, 24, 25, 30, 57, 61], основывается на построениях В. Брука [8], делившего всех оленей на две группы — теле- и плезиометакарпаль-

ных. Очевидно, что попытка выяснить родственные связи оленей по типу редукции второй и пятой пястных костей методически неверна, так как палеонтологические данные свидетельствуют о независимой редукции боковых метаподий в разных группах жвачных и оленей. Естественность подразделений Брука в последнее время поддерживается Р. Харрингтоном [29], проанализировавшим их с привлечением некоторых новых аспектов (эволюционной стратегии популяций современных видов, данных о полиморфизме белков, инбридинга). По мнению Харрингтона [29], для современных телеметакарпальных оленей характерна главным образом р-стратегия, ведущая к увеличению репродуктивной способности особей и потенциальному росту популяции (*Capreolus*, *Alces*, *Odocoileus*), а для плезио-метакарпальных — к-стратегия, при которой усиливается конкурентная способность особей, а популяция остается стабильной (*Cervus*) [29]. Но, как отмечал сам Харрингтон, в эту схему не укладываются по меньшей мере два рода (*Muntiacus* и *Rangifer*). Естественно предположить, что стратегия популяций оленей в процессе эволюции претерпевала изменения. Ранним стадиям могла быть свойственна р-стратегия, сохранившаяся у современных представителей *Muntiacus*, *Capreolus*, *Alces*, *Odocoileus*; а более поздним — к-стратегия, проявляющаяся у форм, занимающих высокие эволюционные уровни в своих ветвях (*Cervus*, *Rangifer*). Существуют данные о низком полиморфизме отдельных протеннов крови и энзимов телеметакарпальных оленей [47, 48], однако исследование лося из Скандинавии показало, что он намного менее гомогенный, чем представлялось ранее [42]. По данным Р. Нилса и его соавторов [42], полиморфизм наблюдался по пяти локусам, фракция полиморфных локусов лежит в пределах 4,3—13%, а средняя гетерозиготность — 0,006—0,047. Не дают четкой картины и данные по инбридингу, скорее всего тесно связанному со стратегией популяции.

Дремотериины (*Dremotheriinae*) считали частичным синонимом *Palaeomegycinae* [4, 5, 50, 57]; самостоятельным подсемейством семейства *Palaeomegycidae* надсемейства *Cervoidea* [13]; частичным синонимом *Moschidae* [37, 60]; самостоятельным семейством надсемейства *Moschoidea* [22].

Изучение рода *Palaeomegux* позволило выделить дремотериины из состава палеомеридид в самостоятельную группу [23, 26, 34], характеризующуюся морфологической преемственностью с археомериксом, а также обладающую признаками, получившими развитие у оленей. От археомерикины дремотериины унаследовали общий план строения черепа, зубов и посткраниального скелета. Различия между ними связаны с приспособлением к жизни на более сухих грунтах, питанием преимущественно растительной пищей, развитием жвачности и верхнего клыка как орудия защиты. Кроме примитивных признаков, сближающих дремотериины с предком, и целого ряда прогрессивных, параллельно развивающихся в разных группах высших жвачных и у некоторых высокоспециализированных трагулид, дремотериины имели и признаки особенные, получившие впоследствии развитие в разных группах оленей. К этим признакам, в частности, относятся саблевидная форма клыка, палеомериковская складка, замкнутый желоб на плюсовой кости, отдельные *foramina optica*.

Объединение дремотериины и кабарги в одно семейство, предложенное Веббом и Тэйлором [60], представляется искусственным, так как по своей морфологии кабарга более примитивна. Как и у оленька, у нее сливаются *for. optica*. Пирамида *Moschus* также значительно больше похожа на пирамиду *Tragulid*, чем на пирамиду *Dremotherium* и у других оленей. Кроме того, по нашим данным, раннеплиоценовая *M. grandaevus* имеет незамкнутый сосудистый желоб на плюсовой кости.

По поводу систематического положения лагомерицид (*Lagomegycinae*) существовало несколько точек зрения. Их считали подсемейством семейства *Cervoidea* [13, 55, 57]; семейством надсемейства *Giraffoidea* [44, 50, 64]; частичным синонимом *Palaeomegycidae* надсемейства *Giraffoidea* [27, 62]; синонимом *Muntiacini* [12].

Строение рогов лагомерицид существенно отличается от строения оссиконов палеомериксов и жирафа: во-первых, у лагомерицид отсутст-

вует граница раздела лобной кости и оссикона, четко прослеживающаяся у палеомериксов и жираф и связанная у последних с формированием оссикона отдельно от лобной кости, и, во-вторых, структура рогов лагомерицип и жираф различна.

Изучение скелетов *Lagomeryx colberti* из Шаньваня подтвердило принадлежность лагомерицип к оленям [58]. В строении *L. colberti* прослеживаются примитивные, синапоморфные по отношению к дремотериинам признаки, позволяющие считать, что лагомериципы происходят от дремотериип, и прогрессивные, характерные для других групп оленей. Строение височного канала (экз. ПМЛ № 70026)¹ более примитивное, чем у мулжаков, не позволяет согласиться с точкой зрения Б. Чжоу и М. Ши [12], относящих лагомерицип к *Muntiacini*. Лагомерицип с дремотериинами сближают: 1) стреловидный гребень; 2) мощный затылочный гребень; 3) длинный низкий мозговой отдел; 4) особенности строения височного канала (засуставной отросток не соединяется сзади костной перемычкой с пирамидой); 5) короткий лицевой отдел; 6) положение переднего края глазницы на уровне М²; 7) предглазничная ямка; 8) этмоидальная щель; 9) конусовидная форма ямки для косой мышцы глаза и ее положение; 10) короткие межчелюстные кости; 11) наклон нижней стенки глазницы внутрь; 12) непостоянное присутствие Р₁ (развит на экз. ПМЛ № 70023, принадлежащем самке, и на экземпляре, описанном Тейяром де Шарденом [55, фиг. 5]); 13) длинные саблевидные верхние клыки у самцов; 14) простое строение предкоренных оленьего типа; 15) брахиодонтизм коренных; 16) палеомериковская складка; 17) дистально замкнутый срединный желоб на плюсневой кости; 18) редуцированные цельные вторая и пятая пястные кости. Часть этих признаков (1–5, 10, 15), возможно, унаследована от отделенных предков, а остальные, по-видимому, наследуются от дремотериип.

У *L. colberti* прослеживаются и прогрессивные признаки, характерные для других подсемейств оленей (*Muntiacinae*, *Cervinae*, *Alcinae*, *Odocoileinae*), занимающих более высокие эволюционные ступени: два слезных отверстия — верхнее на краю орбиты, нижнее чуть сдвинутое внутрь орбиты (экз. ПМЛ, № 70025); наличие рогов, являющихся костными выростами лобных костей. К прогрессивным признакам относится и положение заднего края носовых костей перед глазницами, характерное для мулжаков и настоящих оленей, а также большая длина наружного слухового прохода по сравнению с его длиной у дремотериип. Наружный слуховой проход такой же длины встречается у водяного оленя и мулжаков.

Дромомерицип (*Dromomerycinae*) считают подсемейством семейства *Cervidae* [6, 18, 39, 50]; самостоятельным семейством подсемейства *Cervoidea* [27, 37]; подсемейством семейства *Palaeomerycidae* надсемейства *Giraffoidea* или подсемейства *Cervoidea* [33]; самостоятельным семейством подотряда *Ruminantia* [59]; самостоятельным семейством надсемейства *Giraffoidea* [13, 28, 44, 57]; самостоятельным семейством надсемейства *Bovoidea* [22].

Наиболее обоснована первая концепция. Не вызывает сомнений происхождение дромомерицип от дремотериип. Дромомерицип с дремотериинами сближают: узость мозгового отдела и затылка; присутствие теменных, стреловидного и затылочного гребней; строение основной части затылочной кости; небольшая длина лобных костей; положение задних краев носовых костей на уровне глазниц; строение височного канала; отсутствие у некоторых предглазничных ямок; саблевидные верхние клыки у древних форм (таких, как *Barboumeryx*); дистально замкнутый срединный желоб на плюсневой кости. Кроме того, дромомериципы сохраняют морфологическую преемственность с дремотериинами в строении щечных зубов. Свообразие дромомерицип выразилось в появлении у них в процессе эволюции затылочного рога, выступающего в качестве некоторого прогибовеса сле тяжести лобных рогов, и более далеко зашед-

¹ Палеонтологический музей Линчжу, КНР.

шей редукции предкоренных у поздних форм по сравнению с другими группами оленей.

Отсутствие пневматизации лобных выростов, существенно отличающихся по своей структуре от оссикопов жирафа и палеомерицид, невыраженность границы раздела между лобной костью и выростом не позволяют связывать дромомерицин с этими группами.

Анализ наиболее обоснованной альтернативной концепции М. Круса-фонт Пайро [13] показал, что ни один из приводимых им признаков не может служить доказательством принадлежности дромомерицин к жирафам, так как эти признаки распадаются на примитивные, которые могут быть унаследованы от дремотериин, прогрессивные, приобретаемые независимо и другими пекорами, и специализации [1]. Ни одного особенного синаноморфного признака, указывающего на близость дромомерицин и жирафа, эта группа не имеет.

Водяных оленей (*Hydropotinae*) обычно считают подсемейством семейства *Cervidae*, но некоторые исследователи выделяют их в самостоятельное семейство [10]. *Hydropotes* является самым архаичным из современных оленей, сохраняющим большое число примитивных особенностей, сближающих его с дремотериинами. В их число входят: присутствие темных гребней; особенности строения височного канала; короткий лицевой отдел; положение переднего края глазницы на уровне M^1/M^2 ; конусовидная форма ямки для косой мышцы глаза и ее положение; тупой угол между задней и передней частями орбитосфеноида; сильный наклон переднепепижной стенки глазницы внутрь; особенности строения пирамиды (форма *fossa muscularis stapediales*, *fossa subarcuata* и др.). К признакам прогрессивным, отличающим водяных оленей от дремотериин, относятся: наличие двух слезных отверстий; отсутствие стреловидного гребня; телеметакарпальность. Это апоморфные признаки, характерные и для других групп оленей.

Moschidae обычно рассматривают как самостоятельное семейство *Cervoidea*, но существуют и другие точки зрения. Одни исследователи занижают ранг этой группы, считая кабарог подсемейством семейства *Cervidae* [54, 61], другие, наоборот, завышают, выделяя в качестве надсемейства *Moschoidea*, в которое включают и дремотериин [22]. Вебб и Тэйлор относят кабарог к *Moschina* вместе с гелоцидами и дремотериинами, при этом кабарог и дремотериин они объединяют в одно семейство [60].

Морфология современной и ископаемой кабарги свидетельствует, что эта ветвь отошла от общего ствола раньше, чем ветвь дремотериин. В строении черепа и посткраниального скелета кабарги сохраняются признаки, прослеживающиеся и у трагулид [5, 22]. Представляется, что оснований для объединения кабарог и дремотериин нет.

Жирафовых (*Giraffidae*) считают самостоятельным семейством [2], объединяют с *Cervidae* в надсемейство *Cervoidea* [49, 50] или с *Bovidae* в надсемейство *Bovoidea* [17, 22]. Некоторые исследователи выделяют их в качестве самостоятельного надсемейства [56], к которому стали относить и *Palaeomegycidae* [23, 27, 28, 46].

Изучение гистогенеза оссикопов жирафа, рогов полорогих и оленей, а также биохимические анализы как будто свидетельствуют о большем сходстве жирафа с полорогими, чем с оленями. Это сходство, в частности, выражается в сходной аминокислотной последовательности рибонуклеазы [19]. Ранняя история группы не ясна и требует изучения. Дж. Лаендерс [37] допускал, что возможны два варианта: она возникла самостоятельно от предкового руминантного ствола, и тогда ее следует рассматривать в качестве самостоятельного надсемейства; предок группы связан родством с полорогими, и тогда *Giraffidae* следует относить к *Bovoidea*. Достаточно широко распространено мнение, что жирафовые происходят от гелоцид рода *Prodrumotherium* [2, 4, 44], но обоснование этой точки зрения отсутствует. В. Хамилтон [27] считал, что жирафообразные (*Giraffidae* и *Palaeomegycidae*) происходят от дремотерид. Однако присутствие у последних такого апоморфного по отношению к

Giraffidae признака, как дистально замкнутый желоб на передней поверхности плюсневой кости, противоречит этому предположению.

Антилокаприд (Antilocapridae) обычно относят к надсемейству Bovoidae [49, 50]. Некоторые исследователи выделяют их в качестве самостоятельного надсемейства [56]. В последнее время антилокаприд стали включать в состав надсемейства Cervoidae в качестве самостоятельного семейства [22, 36–38]. Эта точка зрения основывается на присутствии у них двойного слезного отверстия и дистально замкнутого желоба на плюсневой кости. Оба признака могли развиться в этой группе независимо от оленеобразных. Так, двойное слезное отверстие отмечается также у некоторых полорогих [38], а дистально замкнутый желоб развивается и у некоторых трагулинов. Высказываются предположения, что рога антилокаприд по своей природе могут оказаться близкими рогам оленей [33], т. е. они являются выростами лобных костей, а не образованы из дермальных оссиконов, как рога жираф и полорогих. Какова природа рогов антилокаприд, покажут будущие исследования. Несомненное своеобразие этой группы, присутствие на рогах кератинового покрытия, как у полорогих, по моему мнению, не позволяет объединять ее с оленями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вислобокова И. А. Ископаемые олени Монголии // Тр. Совместн. сов.-монг. палеонтол. экспед. Вып. 23. М.: Наука, 1983. 78 с.
2. Година А. Я. О происхождении, истории и некоторых закономерностях эволюции Giraffidae // Тр. XII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. М.: Наука, 1968. С. 125–132.
3. Ковалевский В. О. Монография Antracotherium и опыт естественной классификации ископаемых копытных // Собр. науч. тр. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 97–302.
4. Трофимов Б. А. Происхождение, история и некоторые закономерности развития арханчных жвачных (Ruminantia) // Собр. науч. тр. В. О. Ковалевского. М.: Наука, 1956. Т. 2. С. 287–298.
5. Флеров К. К. Кабарги и олени // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 225 с.
6. Флеров К. К. Семейство Cervidae Gray 1821, олени // Основы палеонтологии: млекопитающие. М.: Недра, 1962. С. 368–378.
7. Azzaroli A. On the Quaternary and recent genera Alces, Cervalces, Libralces // Boll. Soc. paleontol. ital. 1981. V. 20. № 2. P. 147–154.
8. Brooke V. On the classification of the cervidae, with a synopsis of the existing species // Proc. Zool. Soc. London. 1878. P. 883–928.
9. Bouvain G., Geraads D. Un squelette complete de Bachitherium (Artiodactyla, Mammalia) de l'Oligocene de Céreste (Alpes du Haute-Provence). Remarques sur la systématique des Ruminants primitifs // C. r. Acad. sci. 1985. Ser. V. 300. Ser. II. № 2. P. 75–78.
10. Bubenik A. B., Harrington R. Evolution of the Cervidae // Bull. Roy. Soc. New Zealand. 1985. № 22. P. 478.
11. Colbert E. H. The osteology and relationships of Archacomeryx, an ancestral Ruminant // Amer. Museum. Novitates. 1941. № 1135. P. 1–24.
12. Chow Ben-shun, Shin Mo-chuang. A skull of Lagomeryx from middle Miocene of Linchu, Shantung // Vertebr. palasiat. 1978. V. 16. № 2. P. 111–122.
13. Crusafont Pairó M. Los Giráfidos fósiles de España // Mem. comun. Inst. geol. 1952. V. 8. P. 1–239.
14. Crusafont Pairó M. Nouvelles vues sur la classification paleontologique des Pecora // Extrait Mammal. 1958. T. 22. № 1. P. 45–52.
15. Czyzewska T. Deers from Weze and their relationship with the pliocene and recent Eurasian Cervidae // Acta paleontol. polon. 1968. V. 13. № 4. P. 537–590.
16. Emry R. M. A new hypertragulid (Mammalia, Ruminantia) from the early Chadronian of Wyoming and Texas // J. Paleontol. 1978. V. 52. № 5. P. 1004–1041.
17. Frechkop S. Ruminantia // Traité zool. T. 17. V. 1. P.: Masson, 1955. P. 636–638.
18. Frick C. Horned ruminants of North America // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1937. V. 69. P. 1–669.
19. Gaasta W. Giraffe pancreatic ribonuclease: Doctors Thesis. Univ. Groningen, 1975. P. 1–94.
20. Geraads G. Remarques sur la systématique et la phylogénie des Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) // Geobios. 1986. № 19. Fasc. 4. P. 465–477.
21. Geraads D., Bouvain G., Sudre I. Relations phylogéniques de Bachitherium Filhol, Ruminant de l'Oligocene d'Europe occidentale // Palaeovertebrate. 1987. V. 17. № 2. P. 43–73.
22. Ginsburg L. Essai de phylogénie des Eupecora (Ruminantia, Artiodactyla, Mammalia) // C. r. Acad. sci. 1985. V. 301. Ser. II. № 17. P. 1255–1257.
23. Ginsburg L., Heintz E. Sur les affinités du genre Palaeomeryx (Ruminant du Miocène européen) // C. r. Acad. sci. 1966. V. 262. № 9. P. 979–982.

24. *Grzimek B., Heck L.* Sous-famille des Alcines // *Grzimek B., Fontaine M.* Le Monde animal. V. 13. № 4. Zürich: Stauffacher, 1972. P. 216–233.
25. *Haltenorth Th.* Die Klassifikation der Säugetiere. 18. Ordnung Paarhufer. Artiodactyla Owen, 1848 // *Handbuch Zool. B.*, 1963. S. 1–167.
26. *Hamilton W. R.* The lower Miocene ruminants of Gebel Zelten, Lybia // *Bull. Brit. Museum Natur. History (Geol.)*. 1973. V. 21. P. 73–150.
27. *Hamilton W. R.* Fossil giraffes from Miocene of Africa and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea // *Philos. Trans. Roy. Soc. London*. 1978. V. 283. № 996. P. 165–229.
28. *Hamilton W. R.* Cervidae and Palaeomerycidae // *Evolution of African Mammals*. Cambridge; London: Harvard Univ. Press, 1978. P. 496–508.
29. *Harrington R.* Evolution and distribution of the Cervidae // *Bull. Roy. Soc. New Zealand*. 1985. № 22. P. 3–11.
30. *Heintz E., Poplin F.* Alces carnutorum (Laugel, 1862) du Pléistocène de Saint-Prest (France). Systématique et évolution des Alcinés (Cervidae, Mammalia) // *Quartärpaläontologie*. 1982. V. 4. S. 105–122.
31. *Hénning W.* Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.
32. *Janis C.* Grades and clades in hornless ruminant evolution: the reality of the Geolocidae and the systematic position of Lophiomeryx and Bachitherium // *J. Vertebr. Paleontol.* 1987. V. 7. № 2. P. 200–216.
33. *Janis C., Scott K. M.* The interrelationships of higher ruminant families with special emphasis on the member of the Cervoidea // *Amer. Museum Novitates*. 1987. № 2893. P. 1–85.
34. *Jehenne J.* Les Ruminants primitifs du Paléogène et du Néogène inférieur de l'Ancien Monde: systématique, phylogénie, stratigraphie // *Thèse Univ. Poitiers*. Poitier 1985. 269 p.
35. *Lavocat R.* Ravision de la faune mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay // *Sciences et avenir*. 1951. P. 1–153.
36. *Leinders J.* On the osteology and function of the digits of some ruminants and their bearing on taxonomy // *Z. Säugetierkunde*. Hamburg, 1979. B. 44. H. 5. S. 305–318.
37. *Leinders J.* Hoplitomerycidae fam. nov. (Ruminantia, Mammalia) from Neogene fissure fillings in Gargano (Italy). Pt. 1 // *Scripta Geol.* 1983. V. 70. P. 1–68.
38. *Leinders J., Heintz E.* The configuration of the lacrimal orifices in pecorans and tragulids (Artiodactyla, Mammalia) and its significance for the distinction between Bovidae and Cervidae // *Beaufortia*. 1980. V. 30. № 7. P. 155–162.
39. *Matthew W. D.* Reclassification of the artiodactyl families // *Bull. Geol. Soc. America*. 1929. V. 40. P. 403–408.
40. *Matthew W. D.* A phylogenetic chart of the Artiodactyla // *J. Mammal.* 1934. V. 15. P. 207–209.
41. *Matthew W., Granger W.* New Mammals from Shara Murun Eocen of Mongolia // *Amer. Museum Novitates*. 1925. № 196. P. 1–11.
42. *Nils R., Routerwall Ch., Nygren K., Nygren T.* Genetic variation and differentiation in Scandinavian moose (*Alces alces*). Are large mammals monomorphic? // *Evolution*. 1980. V. 30. P. 1037–1049.
43. *O'Gara B. D., Matson G.* Growth and casting of horns by proghorns and exfoliation of horns by bovids // *J. Mammal.* 1975. V. 56. № 4. P. 829–846.
44. *Pilgrim G. E.* The relationship of certain variant fossil types of «horn» to those of the living Pecora // *Ann. et Mag. Natur. History*. 1941. V. 11. № 7. P. 172–184.
45. *Qiu Zhanxiang.* Late Eocene Hypertragulids of Baise Basin, Kwangsi // *Vertebr. palasiat.* 1978. V. 16. № 1. P. 7–12.
46. *Qiu Zhanxiang, Van Defa, Lia Hang.* Preliminary observations on the newly found skeletons of Palaeomeryx from Shanwang, Shandong // *Vertebr. palasiat.* 1985. V. 23. № 3. P. 173–195.
47. *Quinteros J. R., Müller A. O., Miller W. J., Bischoff I. R.* Transferrin phenotypes of Argentine deer *Ozotoceros bezoarcticus* // *Anal. veterinär.* 1971. T. 33. P. 107–114.
48. *Quinteros J. R., Müller W. I.* New transferrin phenotypes whitetailed deer // *Anal. veterinär.* 1969. V. 1. P. 93–98.
49. *Romer A. S.* Vertebrate paleontology. Chicago: Univ. Chicago Press, 1966. 468 p.
50. *Simpson G.* The principles of classification of Mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 1945. V. 85. 350 p.
51. *Sigogneau D.* Le genre *Dremotherium* (Cervoidea). Anatomie du crane, denture et moulage endocranien // *Ann. Paléontol.* 1968. V. 54. Fasc. 1. P. 39–100.
52. *Sudre I.* *Cryptomeryx* (Schlosser, 1886), Tragulidé de l'Oligocène d'Europe; Relations du Genre et considérations sur l'origine des ruminants // *Palaeovertebr. Montpellier*. 1984. V. 14. № 1. P. 1–31.
53. *Sudre I.* Le genre *Bachitherium* Filhol, 1882 (Mammalia, Artiodactyla) diversité spécifique phylogénie, extension chronologique // *C. r. Acad. sci*. 1986. V. 303. Ser II. № 8. P. 749–754.
54. *Taylor B., Webb S. D.* Miocene Leptomerycidae (Artiodactyla, Ruminantia) and their relationships // *Amer. Museum Novitates*. 1976. № 2596. P. 1–22.
55. *Teilhard P.* The miocene cervids from Shantung // *Bull. Geol. Chine*. 1939. V. 19. № 3. P. 269–278.
56. *Thenius E.* Phylogenie der Mammalia. B.: W. de Gruyter und Co., 1969. S. 1–722.
57. *Viret J.* Artiodactyla // *Traite de Paleontologie*. T. 6. V. 1. P. 887–1021.
58. *Vislobokova I., Hu Changkang, Sun Bo.* On the systematic position of the Lagomerycinae // *Vertebr. palasiat.* 1989. V. 27. № 2. P. 128–132.

59. *Webb S. D.* A new species of *Pediomeryx* from the late Miocene of Florida, and its relationships within the subfamily *Cranioceratinae* (Ruminantia: *Dromomerycidae*)// *J. Mammal.* 1983. V. 64. № 2. P. 261–276.
60. *Webb S. D., Taylor B. V.* The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Arachaeomeryx*// *Bull. Amer. Museum Natur. History.* 1980. V. 167. № 3. P. 121–157.
61. *Whitehead G. K.* *Deer of the World.* L.: Constable, 1972. 194 p.
62. *Witworth T.* Miocene Ruminants of East Africa// *Brit. Museum Natur. History.* 1958. № 15. P. 1–50.
63. *Wing S. L., Tiffney B. H.* The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory// *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1987. V. 50. P. 179–210.
64. *Young C. C.* On a new *Lagomeryx* from Lantian, Shansi// *Vertebr. palasiat.* 1964. V. 8. № 4. P. 336–340.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
10.X.1988

УДК 563.6:576.1

© 1990 г.

ЛЕЛЕШУС В. Л.

ПРОЦВЕТАНИЯ И КРИЗИСЫ В ЭВОЛЮЦИИ КОРАЛЛОВ

Показано чередование в эволюции кораллов эпохи процветания с кризисами, каждый из которых проявлялся глобально и синхронно. Кризисы наиболее существенно меняли таксономический состав кораллов. После кризисов начинались новые этапы их развития. Аналогично развивались амmonoидеи. Кризисы кораллов и амmonoидей точно не совпадали по времени, однако были приурочены к тем же геохронологическим уровням, что и другие крупные биособытия.

»

Кораллы появились в раннем ордовике и существуют поныне, хотя развивались весьма неравномерно. Эпохи интенсивного таксонообразования, увеличения численности и бурного расцвета при большом обилии и разнообразии чередовались с эпохами вымирания, а в конце эпох вымирания кризисов кораллов было в десятки, сотни, тысячи и даже миллионы раз меньше, нежели в эпохи процветания. Эта закономерность четко наблюдается во всех регионах, где широко стратиграфически распространены ископаемые кораллы. Автор в течение 30 лет наблюдает ее в Средней Азии и хотел бы остановиться на этом регионе подробнее.

В палеозое Средней Азии широко развиты мелководные морские карбонатные и карбонатно-терригенные отложения с остатками обильных и разнообразных бентосных организмов. Из этих отложений на территории Таджикистана и в смежных регионах (Узбекистан, Киргизия, Афганистан) таджикскими геологами и палеонтологами за 40 лет собрано около 100 000 образцов кораллов из 10 000 местонахождений. Особенно большие заслуги принадлежат Д. А. Старшинину, собравшему более 10 000 образцов из 1000 местонахождений. Всего в сборах палеозойских кораллов в данном регионе принимали участие около 200 геологов и палеонтологов. Стратиграфическое распределение кораллов показано в табл. 1. Для сравнения в левой части таблицы приведено количество родов кораллов, известных из палеозойских отложений Урала. При составлении таблицы были использованы данные Н. П. Василюк, Е. И. Качанова, И. В. Пыжьянова, И. И. Горского, Д. Д. Дегтярева, В. Н. Дубатолова, Н. Я. Спаского, А. Б. Ивановского, М. В. Шурыниной, А. И. Лаврусевича и других исследователей [1-5, 8-10, 17], а также определительские списки кораллов.

Начиная с 1957 г. автор ежегодно определял от 500 до 3000 образцов табулят и гелиолитоидей Таджикистана и частично Узбекистана, Киргизии и Афганистана. Приблизительно такое же количество образцов ругоз, собранных на этой территории, определялось А. И. Лаврусевичем, И. В. Пыжьяновым, В. Б. Горяновым, О. Л. Коссовой, М. Р. Геккер и др. Определительские данные дополнены и уточнены полевыми наблюдениями, которые с 1956 г. автором производятся почти ежегодно. Учтены материалы «Банка палеонтолого-стратиграфических данных» ПГО «Таджикгеология». Ценные консультации были получены от Лаврусевича, Пыжьянова, Старшинина и других геологов, собиравших остатки кораллов.

Табл. 1 отражает выборку палеозойских кораллов Средней Азии, хотя в ней есть неточности: злиховский ярус не всегда выделялся, и в этих случаях злиховские кораллы обычно считались эйфельскими. Установлено, что в палеозое Средней Азии кораллы наиболее многочисленны и

Стратиграфическое распределение находок палеозойских кораллов на юге Средней Азии

Индексы	Урал	Юг Средней Азии			Примечания
	количество				
	родов	родов	образцов	местонахождений	
T ₁	0	0	0	0	
P ₂	1(?)	50	500	60	
P ₁	42	57	700	100	
C ₃	36	46	700	100	
C ₂	40	60	2 000	300	
C ₁	81	100	6 000	1000	
D ₃ ²	8(?)	0	0	0	
D ₃ ¹	18	17	300	25	
D ₂ ²	56	50	1 000	150	
D ₂ ¹	75	80	5 000	1000	
D ₁ ³	40	60	3 000	600	Злиховский ярус
D ₁ ²	65	90	20 000	800	
D ₁ ¹	50	70	10 000	1000	
S ₂ ²	50	70	20 000	1700	Исфаринские слои
S ₂ ¹	71	75	10 000	500	Дальневосточные слои
S ₁ ²	70	72	10 000	1000	
S ₁ ¹	40	44	4 000	500	
O ₃	33	60	5 000	200	Минкучарские слои Арчалыкские слои
O ₂	25	5	30	5	
O ₁	0	0	0	0	

разнообразны в позднем ордовике, в раннем и позднем силуре, раннем девоне, в эйфельском веке среднего девона, визейском веке раннего карбона и в московском веке среднего карбона. В этих отложениях кораллы собраны из десятков тысяч местонахождений; во многих слоях мощностью до 5 м и более кораллов так много, что их остатки составляют до 10% и более от общего объема вмещающих пород. В Южном Тянь-Шане и на Памире широко распространены мелководные карбонатные и карбонатно-терригенные отложения фамена (поздний девон) с обильными остатками бентосных организмов (мшанок, криноидей, брахиопод и др.). Кораллы в этих отложениях не обнаружены. Отмечено уменьшение численности кораллов в позднем карбоне—перми. Например, на юге Средней Азии почти во всех карбонатных разрезах верхнего ордовика, силура, нижнего девона и эйфеля многие слои охарактеризованы многочисленными и разнообразными кораллами, а в большинстве разрезов верхнего карбона — перми кораллы вовсе не обнаружены.

Из табл. 1 видно, что в палеозое Средней Азии происходило чередование эпох процветания кораллов (поздний ордовик — франкский век и ранний карбон — пермь) с кризисами (фаменский век, ранний триас). Такая же закономерность проявляется и в планетарном масштабе. Древнейшие кораллоподобные организмы известны в кембрии. Это роды *Archaeotrypa*, *Vija*, *Cambrorphyllum*, *Protoaulopora* и др. [16]. Принадлежность их к кораллам дискуссионна и не доказана; филогенетическая связь с ордовикскими родами не установлена. Достоверные представители древнейших кораллов-табулят обнаружены в раннем ордовике [16], они очень редки. В конце раннего — начале среднего ордовика появились ругозы и гелиолитоидеи, т. е. уже существовали все три подкласса палеозойских кораллов. В среднем ордовике среди кораллов возникли и получили широкое распространение 65 родов, 24 семейства, 12 отрядов. Все отряды, почти все семейства (23 и 24) и большинство родов продолжали существовать в позднем ордовике. В течение ордовика численность и таксономическое разнообразие кораллов быстро возрастали. Если в ран-

нем ордовике по единичным находкам (Сибирь, Казахстан, Северная Америка) установлено пять-шесть родов, то в среднем ордовике по тысячам находок известно уже 70 родов, а в позднем ордовике — 170, и кораллы широко распространены во всех регионах, где только развиты карбонатные и карбонатно-терригенные отложения. Во многих позднеордовикских толщах кораллы резко преобладают над всеми другими группами, а в некоторых прослоях их остатки составляют до 10—20% общего объема вмещающих пород.

В силуре численность и таксономическое разнообразие кораллов с некоторыми колебаниями продолжали расти. В начале лландоверийского века их разнообразие несколько уменьшилось за счет исчезновения некоторых ордовикских родов и семейств, однако процветание кораллов продолжалось. В среднем — позднем лландовери вновь усилилось таксонообразование. Максимального расцвета ордовикско-силурийские кораллы достигли в раннем венлоке и затем в раннем лудлоке. Процветавшие в позднем ордовике — лудлове хализитиды, палеофавозитиды, пропориды и многие другие таксоны в конце лудлова исчезли, всего в конце лудлова исчезло около 100 родов. Характерные для девона роды и семейства начали интенсивно появляться несколько позднее: в пржидоле — жедине, а особенно интенсивно в зигенском веке, затем в эйфеле. Поэтому в конце лудлова наблюдается незначительное уменьшение таксономического состава табулят, ругоз, гелиолитоидей.

В пржидольских — жединских отложениях кораллы очень многочисленны и разнообразны, но таксономический состав их уже существенно иной, нежели в силуре. В раннем девоне возникли 24 семейства и 200 родов табулят и ругоз, а эволюция гелиолитоидей пошла на убыль. Максимального расцвета девонские кораллы достигли в зигенском веке. Этот расцвет с небольшими колебаниями продолжался до эйфеля. Начиная с живетского века численность и таксономическое разнообразие кораллов стали резко уменьшаться: во второй половине девонского периода (живет — фамен) исчезло 230 родов, 30 семейств и подкласс гелиолитоидей. Исчезновение наиболее интенсивно происходило в конце среднего девона и в конце франского века. Новых таксонов во франском веке возникло очень мало; почти все роды, часто встречающиеся во франском ярусе, появились в раннем — среднем девоне. Численность и таксономическое разнообразие кораллов были значительно меньшими, нежели в среднем девоне. Более 70% существовавших во фране родов в конце франы — начале фамена исчезло, в том числе последние представители девонских колониальных ругоз, которые в зигене — фране были весьма многочисленны и разнообразны.

В фаменском веке наступил очень крупный кризис в эволюции кораллов, во время которого их таксономический состав очень сильно изменился. В отложениях фаменского яруса кораллы встречаются в тысячи раз реже, нежели в среднем девоне и раннем карбоне. Резкое уменьшение численности (местами до полного исчезновения) и сокращение таксономического разнообразия кораллов в фаменском веке проявились во всех регионах и носят глобальный характер. Они отмечены всеми советскими и зарубежными палеонтологами, обстоятельно изучавшими девонские кораллы [4—7, 9—11, 15—17, 19 и др.].

В начале карбона численность и разнообразие кораллов стали резко возрастать при существенном обновлении таксономического состава. В раннем карбоне появилось 210 родов и 22 семейства, неизвестных в девоне. Начался новый крупный этап в эволюции кораллов. Особенно глубокие изменения произошли у ругоз; девонские элементы среди каменноугольных ругоз играют ничтожную роль [6]. Всего в нижнем карбоне известно около 250 родов и 35 семейств кораллов.

Первый и самый крупный пик в каменноугольно-пермском этапе был в визейском веке раннего карбона, второй, несколько меньший, — в московском веке среднего карбона. В позднем карбоне и в ранней перми кораллов несколько меньше, чем в раннем — среднем карбоне, но они еще весьма многочисленны и разнообразны, а в поздней перми их раз-

