



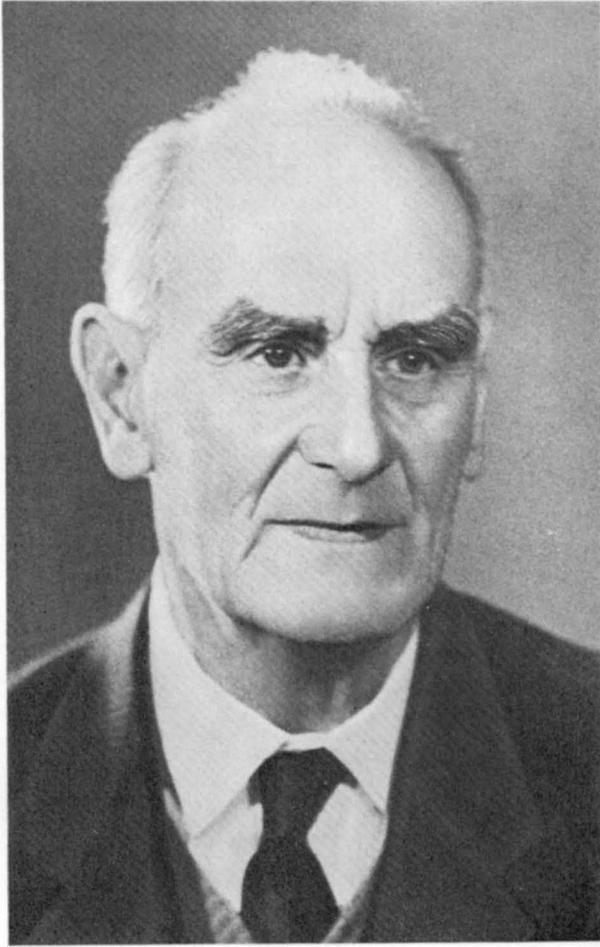
Ю. А. ОРЛОВ

В МИРЕ ДРЕВНИХ ЖИВОТНЫХ

Ю.А.Орлов

В мире древних животных





W. O. Ouel.

Ю.А. Орлов

В мире древних животных

*Очерки
по палеонтологии
позвоночных*

Издание третье



МОСКВА "НАУКА"
1989

УДК 56:57

В мире древних животных / Ю.А. Орлов. — М.: Наука, 1989. — 163 с. — ISBN 5-02-004617-5

В этой книге Ю.А. Орлов рассказывает об изучавшихся им комплексах позвоночных животных из различных регионов нашей страны — окрестностей Одессы, бассейнов Кубани и Северной Двины, Сибири, Казахстана. Очень широк интервал времени существования изучаемых животных — от пермского периода (260 млн лет т.н.) до позднего плиоцена (1 млн лет т.н.), когда уже стала формироваться современная фауна.

Для палеонтологов, биологов и всех интересующихся естественной природой.

The World of Early Animals / Yu.A. Orlov

An eminent authority in this field of research academician Yu.A. Orlov presents a unique refernce to his studies of the extinct vertebrate groups coming from various regions of this country, including environs of Odessa, basins of the Kuban and the Severnaya Dvina rivers, Siberia, and Kazakhstan. The range of investigated animals existence extends from Permian period (260 mln. years ago) to late Pliocene period (1 mln. years ago) when the formation of now existing fauna has already began. The book was first published in 1968.

The market includes experts in paleontology, biology and specialists concerned with natural sciences.

О 190400000-339
042(02)-89 158—89, доп.

© Издательство "Наука", 1989

ISBN 5-02-004617-5

ПРЕДИСЛОВИЕ К ТРЕТЬЕМУ ИЗДАНИЮ

История развития жизни на Земле, составляющая предмет палеонтологических исследований, все более широко входит в круг интересов современного человека. Мир исчезнувших животных и растений, восстанавливаемый по окаменевшим остаткам, уже сам по себе привлекает нас как все непознанное, непривычное, не имеющее аналогий в современной действительности. Но есть и другая причина интереса к нему. Суть ее в том, что сегодня мы все более осознаем зависимость человека от окружающей природы, жизненную необходимость для нас предугадывать ее изменения, а значит и понимать лежащие в их основе законы. Именно поэтому важно знать, каким образом природа менялась в прошлом, на протяжении сотен миллионов лет, предшествовавших нашему появлению.

В летописи этих изменений один из самых интересных разделов составляет эволюция позвоночных животных, остатки которых встречаются в различных по возрасту геологических пластах. Этим находкам, истории их открытия, раскопок и изучения посвящена книга Ю.А. Орлова. Из нее читатель узнает об исследованиях, проводившихся на протяжении многих десятилетий крупнейшим в стране палеонтологическим центром — Палеонтологическим институтом АН СССР, директором которого Ю.А. Орлов был до конца своей жизни (1966 г.). Книга состоит из отдельных сюжетов, рассказывающих о сменявших друг друга древних обитателях Земли — от палеозойских зверообразных рептилий и меловых динозавров до кайнозойских млекопитающих. Все эти сведения добыты трудом многих отечественных ученых, среди которых самому Юрию Александровичу принадлежит выдающееся место. В их основе — результаты работы многочисленных экспедиций, охвативших не только территорию нашей страны от Архангельской области до Средней Азии и Сибири, но также и Монгольскую Народную Республику.

Конечно, за истекшие двадцать лет, с момента выхода второго издания книги, наука не стояла на месте, и наши знания о мире древних животных Евразии обогатились новыми сведениями, о которых можно было бы написать уже другие книги. Но каждый специалист знает, что этот прогресс был бы невозможен без того замечательного фундамента, который был заложен в нашей стране палеонтологическими исследованиями 20-х — 60-х годов, описанными в книге Юрия Александровича.

Сегодняшний читатель этой книги, вероятно, окажется в лучшем положении, чем его предшественник, поскольку у него больше возможностей самому увидеть остатки тех исчезнувших животных, о которых рассказывает на ее

страницах. Большинство их открыто для обозрения в новом Палеонтологическом Музее АН СССР, заботы о создании которого были главным и повседневным делом Юрия Александровича в последние годы его жизни.

Текст книги публикуется практически в том же виде, что и во втором издании. Даны лишь небольшие примечания и дополнения (отмечены звездочкой — *) в тех случаях, когда описанные находки были позднее существенно дополнены, или когда их научное истолкование подверглось пересмотру. В единичных случаях некоторые устаревшие данные сокращены. Количество иллюстраций по сравнению с предыдущим изданием расширено.

Доктор биологических наук М. А. Шишкин,
кандидат биологических наук В. И. Жегалло

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Настоящее 2-ое издание книги Юрия Александровича Орлова было доведено до последних корректур самим автором, но увидит свет уже после его неожиданной смерти (2 октября 1966 г.), лишившей советскую палеонтологию самого выдающегося ее представителя.

Второе издание значительно переработано и дополнено по сравнению с первым (1961 г.): включено три новых главы и много новых рисунков.

В этой книге Юрий Александрович как бы подводит итог своей сорокалетней деятельности в области палеозоологии позвоночных животных. В первой главе он рассказывает о годах детства и учения и о том, как он стал палеонтологом. Во второй и четвертой главах он говорит о своих первых находках и раскопках в Западной Сибири (1925—1930 гг.) и открытых им тогда на Ишиме и Иртыше третичных фаунах. В третьей главе идет рассказ о позднеплиоценовой фауне одесских катакомб, которой Юрий Александрович посвятил свой последний доклад на коллоквиуме по эволюции позвоночных животных в Париже в июне 1966 г.

В сборах анхитериевой фауны станицы Беломечетской (пятая глава) Ю.А. Орлов принимал участие в 1936 г. В седьмой главе его книги описаны фауны, населявшие Монголию в меловой и третичный периоды и открытые в 1946—1949 гг. Эти открытия были сделаны экспедициями, организованными Ю.А. Орловым — директором Палеонтологического института АН СССР, в которых он и сам принимал участие. С местонахождениями юрских морских рептилий Юрий Александрович познакомился в 1937 г.

Девятая глава книги посвящена трем верхнепермским фаунам. Раскопки северодвинской фауны Юрий Александрович видел еще мальчиком, и именно они возбудили в нем интерес к работе «охотника за костями». На раскопках ишевской фауны он работал в 1934 г., позднее «страшноголовые» хищники оттуда описаны были в его последней крупной работе (1958 г.). Раскопки на Очёре производились Палеонтологическим институтом (1953—1960 гг.), и Юрий Александрович с интересом следил за их результатами.

*В последней, десятой главе рассказывается об исследованиях головного мозга ископаемых позвоночных, которыми он занимался, особенно в то время, когда изучал череп гигантской куницы *Peripitium* (1941, 1947).*

Лишь одна шестая глава посвящена индрикотериевой фауне Челкар-Тениза, раскопки которой производились до того, как Юрий Александрович начал работать в Палеонтологическом институте, но, как и остальные главы, она написана по материалам из коллекции Палеонтологического музея,

который всегда был предметом особых забот Ю.А. Орлова и по которому он так любил водить гостей.

Нечего и говорить, что рассказ в этой книге ведется не только о коллекциях Палеонтологического музея, что к нему привлекается и обширный литературный материал, вплоть до самого новейшего. Поэтому книга отражает и состояние мировой науки об ископаемых четвероногих позвоночных.

Так как Юрий Александрович сам рассказывает о своей работе и отчасти о себе самом, нам остается только сообщить краткие биографические данные. Ю.А. Орлов родился 12 июня 1893 г в с. Томышеве Симбирской губ., провел детство и учился в г. Вельске Вологодской губ. В 1917 г. он окончил Естественное отделение Петербургского университета, но уже в 1916 г. начал преподавательскую и научную работу по неврологии беспозвоночных в Пермском университете. С 1924 по 1935 г. преподавал гистологию и эмбриологию в Военно-медицинской академии в Ленинграде, в 1931—33 г. был доцентом Горного института, а в 1933—41 гг. профессором палеонтологии Ленинградского университета.

С 1929 г. Юрий Александрович — сотрудник Палеонтологического института АН СССР, а в 1945 г., после смерти академика А.А. Борисяка, становится его директором. В 1953 г. он был избран членом-корреспондентом, а в 1960 г. — действительным членом Академии наук СССР. С 1939 г. он заведовал кафедрой палеонтологии в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова.

Этими краткими сведениями далеко не исчерпывается деятельность такого крупного ученого, каким был Юрий Александрович Орлов. Он — автор более ста научных и научно-популярных работ, опубликованных в журналах, им организован ряд кафедр и кабинетов в различных высших учебных заведениях. За 50 лет педагогической работы Юрий Александрович воспитал много поколений зоологов, врачей, геологов, палеонтологов.

Ю.А. Орлов был главным редактором пятнадцатитомного издания «Основы палеонтологии» (1958—1964 гг.), а также Палеонтологического журнала (с 1958 г.). Он принимал участие во многих международных конгрессах и симпозиумах, достойно представляя за границей советскую биологическую науку.

Д. Обручев

ОТ АВТОРА

Наряду с нашей Вселенной, с ее бесчисленными солнечными системами и расстояниями, измеряемыми миллионами световых лет, так же поражает наше воображение и проблема эволюции органического мира, над изучением которой работает — прямо или косвенно — армия ученых, от биохимиков до астрофизиков. Палеонтология освещает проблему органической эволюции на ископаемых остатках некогда живших организмов и занимает в ряду наук о Жизни особое положение. В отличие от многих других наук она изучает наглядные документы истории Жизни, расположенные во времени, на огромном протяжении геологических эпох, отделенных друг от друга и от нас миллионами лет. Материал палеонтолога, сухой и безжизненный, при близком знакомстве с ним оказывается занимательным почти для любого человека, обладающего хотя бы минимальным интересом к природе. В справедливости этого убеждает и опыт преподавания палеонтологии, и живой отклик, который находят лекции о вымерших животных у любой аудитории. Быть может, этот интерес к истории органического мира в известной мере есть отражение стремления, пусть иногда бессознательного, к выработке мировоззрения, к пониманию положения Человека в природе.

В мире вымерших организмов несколько особое положение занимают ископаемые позвоночные. В основных чертах они общеизвестнее, чем беспозвоночные; скелет позвоночных хорошо отражает общую организацию животного, его связь со средой обитания; к позвоночным принадлежит и сам человек.

Характер изложения отдельных глав настоящей книги различен. Это объясняется разнородностью материала и тем, что очерки писались в разное время и рассчитаны на разных читателей. Тем не менее автор решил объединить очерки с небольшими изменениями в одну книгу, так как наша палеонтологическая литература такого рода изданиями бедна.

Автор не ставил своей целью обзор всех ископаемых позвоночных в описываемых фаунах Советского Союза и Монголии, рассмотрение теоретических вопросов палеонтологии, ее истории и т.д., но надеется, что предлагаемая читателю книга может служить дополнительным пособием к учебникам по исторической геологии и палеонтологии. Описание фаунистических комплексов ведется в общем от поздних животных, близких к современным, к более древним, удаленным от нас, менее понятным, подчас загадочным.

Автор не обладает даром художественного вымысла, и в его воспоминаниях нет придуманных лиц и событий; описывается виденное или известное, сообщается о том, что говорит наука тем, кто любит природу и кого интересуется ее история. Если

предлагаемые очерки могут способствовать развитию интереса и внимания к палеонтологии, автор будет удовлетворен, хотя в написанном имеются недостатки. За их указание можно быть только благодарным.

Е.И. Беляевой и К.К. Флерову автор очень обязан за просмотр рукописи очерков и ценные замечания, К.К. Флерову — за ряд рисунков, В.Г. Богатыреву — за техническую помощь.

В настоящее, второе, издание внесены некоторые исправления, новые главы: «Фауна одесских катакомб», «Анхитериевая фауна», «Индрикотериевая фауна», «Фауна Очёра». Несколько новых рисунков сделал К.К. Флеров; техническую помощь в подготовке рукописи к печати оказали Б.С. Тарусин, Т.Д. Семенова, художник К.П. Мешков. Всем этим лицам автор очень признателен.

Мое желание было как можно меньше говорить о себе; но некоторые друзья, суждению которых я доверяю, предполагали, что читатель склонен узнать что-нибудь об авторе, и краткие сведения о его происхождении и начале жизни были внесены в книгу.

Давид Ливингстон, 1874

...на долю ученого нередко выпадают неожиданные испытания, но при доброй воле их можно преодолеть, памятуя, что мы в отдельности только гости на земле, а наука вечна...

И. Ю. Крачковский, 1945

Глава первая

КАК Я СТАЛ ЗАНИМАТЬСЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЕЙ

Мой отец служил в лесном ведомстве. Старый сосновый лес, в котором стоял наш дом, называется Томьшѣвский Бор; в нем я родился и провел первые годы своей жизни. По рассказам отца я так привык к лесу, что выехав в полуторагодовалом возрасте за его пределы, в поле, испугался и заплакал. Мне было около шести лет, а брату четыре года, когда умерла наша мать, одна из первых русских женщин-врачей, которую местные крестьяне любили за живой нрав и энергию и шутя называли «Петром Великим».

Отец затосковал, покинул родную Симбирскую губернию, и мы уехали на Север. Здесь, в северных лесах и на северных реках, я и рос до самого поступления в университет.

Отец, участник народолюбческих кружков семидесятых годов, был противником старой средней школы и не отсылал своих детей на большую часть года в губернский город, как это делали его сослуживцы, а учил нас дома.

Зимой почти все свободное от занятий время мы либо ходили на лыжах, либо пилили, кололи дрова, столярничали; лето проводили на лодке, которую сами ранней весной, к половодью, смолили и красили. Отец выписывал много книг, особенно по естествознанию и истории; настойчиво учил нас языкам, а также музыке, которой я много занимался и мечтал посвятить себя целиком.

Наш маленький уездный городок стоял в полутора километрах от железной дороги, в лесной глуши, служил местом политической ссылки, и моими учителями, кроме отца, были ссыльные.

Отец управлял лесным хозяйством на Севере, рубкой и сплавом леса в Архангельск, лесопильными заводами, продажей леса за границу, смолокурением, борьбой со страшными лесными пожарами... Когда мне исполнилось десять лет, отец стал брать меня и братишку в свои летние служебные поездки.

Мы ездили обычно в тарантасе, иногда в двуколках, и в жару, и в непогоду, и по сухим, пыльным песчаным «трактам», и по мучительно тряским бревенчатым гатям унылых северных болот, и по непролазной грязи лесных дорог. Мы не раз проплыли по Сухоне, всей Северной Двине, Ваге; побывали на Вычегде, Пинеге, Ваенге и на многих других реках (рис. 1).

Тысячи километров сделали мы на пароходах, красивых больших пассажирских, и на маленьких прокопченных буксирных, на маленьких плотиках, на больших тяжелых тесовых «карбасах» и на легких долбленых «осиновках», под парусами и на веслах, на шестах и бечевой. «Год путешествий равен двум годам учения в университете», — говорил отец. Вскоре мы хорошо знали северный лес, сплав бревен, их сплотку в огромные паромы; осматрели и старые, дымные «смолокурные печи», и новые душистые канифольно-скипидарные заводы и канатные; много раз бывали на шумных лесопильных; подолгу любовались в Архангельске бойкой погрузкой леса на большие английские, норвежские, французские пароходы и на огромные четырехмачтовые парусники, привозившие вместо балласта соль и уходившие обратно с огромным грузом теса в свою далекую-далекую Австралию.

Мы подробно осматривали северную старину, ее монастыри и скиты, старые бревенчатые церкви с тесовыми куполами и старообрядческие домашние «молельни»; с жадным детским любопытством смотрели на старинное оружие и утварь в местных музеях и у любителей старины; со страхом — на каменные «мешки» и кости узников в подземельях собора Строгановых в Сольвычегодске; наблюдали быт населения, вслушивались в его своеобразный северный говор, сохранявший

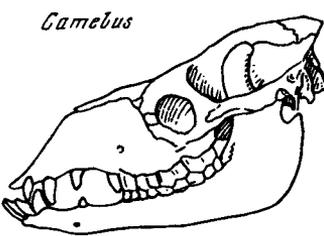
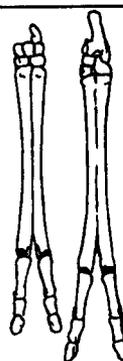
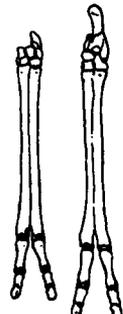
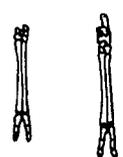
Эволюция верблюдов			
Современные	<i>Camelus</i> 		
Плейстоцен			
Плиоцен	<i>Procamelus</i> 		
Миоцен			
Олигоцен	<i>Paratherium</i> 		
Эоцен	<i>Protylops</i> 		

Рис. 1. Схема эволюции черепа, коренных зубов и конечностей верблюдов (по R. Lull, из W.B. Scott, 1937, с изменениями)

«двойственное число» и другие обороты старинной русской речи; наблюдали все, что считал поучительным отец и что привлекало наше собственное внимание, но прежде всего и больше всего — природу.

Нам были показаны с интересными объяснениями сухой, светлый сосновый бор с белым оленьим мхом; влажный, темный еловый лес и смена леса на

вырубках, и на лесных гаях, заросших высоким красным иван-чаем; заболачивание лесных озер, почти нацело плененных наступающим с берегов моховым покровом с мелкими, чахлыми сосенками и белой пушицей; размыв и перенос реками собственных берегов; развитие широких заливных лугов с их плодородной почвой и травой в человеческий рост, образование стариц, заросших белыми водяными лилиями, с карасями и другой живностью; поросшие лесом высокие древние речные террасы; бечевник реки, ступенчатый после спада воды; ломки гипса, известняк с окаменелыми раковинами и причудливыми отпечатками морских животных; соляные ключи с остатками старинных солеварен и серные источники; глубокие ямы для ловли когда-то водившихся здесь северных оленей и страшные медвежьи капканы в больших лесных муравейниках; массовые переселения белок, плывших через реки, — на все обращал наше внимание отец, волгарь по происхождению, знаток северных лесов и рек по работе, географ и историк в часы досуга¹.

В одну из этих незабываемых поездок мы осмотрели известные раскопки профессора В.П. Амалицкого на Северной Двине, ознаменовавшие собою целую эпоху в изучении древних наземных животных; об этих раскопках в то время много писали и говорили. В высоком-высоком обрыве была сделана огромная выемка (см. рис. XXXIII), на дне которой лежали громоздкие, неправильной формы глыбы песчаника; внутри них были скелеты древних ящеров.

Как раз перед этой поездкой отец купил мне книгу Гётчинсона «Вымершие чудовища». Теперь я и сам увидел, как их находят и добывают; немудрено, что раскопки произвели на меня неизгладимое впечатление, а этот день запомнился на всю жизнь.

Отец бывал там и раньше. Ему все подробно показывал и рассказывал сам Амалицкий. Помню живо, как крестьяне, работавшие на раскопках и сопровождавшие нас при осмотре (Амалицкий был в отъезде), говорили: «Ему, слышь, казна отпустила пятьдесят тысяч; да кабы знать, — мы бы сами раскопали кость да продали его в казну за пятьдесят тысяч...»

Много позднее я узнал, что вспыхнувшая, было, сибирская язва и начавшаяся гибель скота вызвали обвинение Амалицкого в том, что он «раскопал заразу». Для успокоения умов пришлось пригласить архиерея и отслужить молебен.

И раньше я собирал окаменелые остатки ископаемых животных (см. рис. I), но особенно усердно после этой памятной поездки; а один раз ходил с товарищем за 60 верст на место находки скелета мамонта — впрочем, неудачно: половодье размывало берег реки, и почти все, что там находилось, было унесено водой.

В студенческие годы — в Петербургском университете — я как-то не сумел подойти к палеонтологии вплотную... Ее читали вместе с геологией поздно, в конце обучения; а самое главное, на «естественном факультете» в то время гостеприимнее двери были открыты у биологов (для стеснительного провинциала это было очень важно...); туда шел большой поток студентов.

Жизнь сложилась так, что я занялся палеонтологией лишь после того, как,

¹ См.: А. Орлов. «Происхождение названий русских и некоторых западноевропейских рек, городов, племен и местностей». Вельск, 1907.

получив в основном зоологическое образование, пробыл в высшей школе десять лет преподавателем гистологии и эмбриологии, написал ряд работ по строению нервной системы беспозвоночных и получил несколько предложений на профессию в медицинские институты. Вот как все это вышло.

Ранней весной 1925 г. в Ленинграде я разговаривал с профессором П.И. Преображенским (1874—1944), известным геологом, о своей «первой любви» — палеонтологии, о раскопках и полевой работе. Меня тянуло из мрачного здания анатомического института с его банками, склянками и формалиновыми препаратами на природу; влекло к изучению истории Жизни по тем документам прошлого, поразительным по своей наглядности, которые встречаются в земле в виде окаменелых раковин и костей. По ним я давненько скучал. Но... как решиться? Ведь то были все же лишь детские забавы.

Бросить интереснейшую научную работу у своего любимого учителя — крупного советского биолога; вернуться к тому, что любил когда-то, давным-давно; отказаться от очень интересной научной дороги, по которой шел успешно уже десять лет; поставить на карту все, даже материальное положение семьи? Ведь мало ли кто и что любил смолоду! Работать же всерьез в двух разных науках в наше время непосильно.

По совету П.И. Преображенского я решил для начала потратить свой летний отпуск 1925 г. на поиски и сборы ископаемых позвоночных в Западной Сибири и Северном Казахстане. Особенно интересным было бы найти здесь млекопитающих третичного периода (палеогена — неогена) — эпохи расцвета млекопитающих. Они были тогда разнообразнее, чем теперь, частью совсем другие, «особенные»; уже существовали обезьяны, в том числе человекообразные предки человека, но еще не было самого человека.

Но как и где искать? Весну я посвятил подготовке — знакомству с основной палеонтологической и геологической литературой по Западной Сибири и Казахстану.

Каждому приходилось видеть физическую карту Сибири. На ней коричневым цветом обозначены горы, посветлее — возвышенности, а низменности (равнины) закрашены зеленым цветом. Вся Западно-Сибирская равнина «зеленая»; на юге она подходит к северной окраине степей и мелких сопок Северного Казахстана, заходит клином вдоль Иртыша к Тургайской равнине и далее к Арало-Каспийской низменности, с которой и соединяется как бы проливом.

Здесь, по данным геологии, был широкий морской пролив, вернее, море, и вся Западная Сибирь была им покрыта. Об этом убедительно говорят раковины морских моллюсков и акульи зубы в глинах восточного склона Урала.

Такие же глины, правда без видимых органических остатков, распространены и в самой Сибири и Северном Казахстане. Когда море сошло и Западная Сибирь стала сушей, огромная равнина должна была бы заселиться «наземной жизнью», в том числе и древними млекопитающими. Но как раз насчет самих млекопитающих я вычитал мало обнадеживающего.

Отложения третичного периода наземного присхождения — континентальные — описывались в то время как «немые», лишь изредка содержащие раковины пресноводных моллюсков и отпечатки растений; а насчет ископаемых млекопитающих третичного периода дело обстояло совсем плохо: два зуба мастодонта, найденные на Иртыше И.Я. Словцовым в 1885 г.: зуб с р. Дженама на Алтае,

описанный нашей первой женщиной-палеонтологом профессором М.В. Павловой (1854—1938); упоминание о сомнительных остатках трехпалой лошади, якобы найденных около Омска в 1875 г. и определенных Милашевичем, — вот и все, что было известно для всей огромной Сибири.

Но меня подбадривало то, что ведь никто специально не занимался в Западной Сибири поисками третичных млекопитающих; отложения этого геологического возраста были изучены мало; может быть, по берегам рек и оврагов что-нибудь сыщется...

У меня не было «заслуг» в палеонтологии, и в экспедицию в 1925 г. я поехал рабочим.

...Ежели кто найдет в земле или в воде старья вещи, а именно: камня необыкновенные, кости человеческия или скотския, рыбы или птичьи, не такія, какія у нас ныне есть, или и такія, да зело велики или малы перед обыкновенными..., також бы приносили, за что давана будет довольная дача.

Из указа Петра I (13.XI 1718)

Глава вторая

ВЕРХНЕТРЕТИЧНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПРИИШИМЬЯ

В июне 1925 г. я выехал из Ленинграда в Петропавловск на Ишиме и пересел там на поезд, уходивший на юг, на Акмолинск. Железная дорога тогда до него не доходила; насыпи во многих местах еще не было, шпалы лежали кое-где прямо на земле, и вагоны так качало, что некоторых пассажиров мутило от «морской болезни». Глядя на неуклюже бежавших от поезда верблюдов, я подумал: вот таких ископаемых разыскать бы! Я никак не ожидал, что найду их, притом вскоре.

От станции Алексеевка (она же Азат) я проехал на лошадях в живописное Боровое, на базу экспедиции. По неопытности все девяносто километров ехал с непокрытой, коротко остриженной головой, и так сжег себе кожу солнцем, хоть и едва светившем сквозь облака, что два дня не знал, куда деваться... Вскоре после моего приезда экспедиция выехала на лошадях на запад, через г. Кокчетав, на Ишим.

В Кокчетавском музее среди обычных костей и зубов мамонта, зубра и других млекопитающих четвертичного периода оказались остатки эластомерия — редкого, очень крупного носорога с огромным бугром на лбу. Но особенно заинтересовали меня неожиданные для окружающей Кокчетав сухой степи остатки бобра, который обычно обитает в богатых влагой листовенных и смешанных лесах и перелесках с проточной водой.

Осмотр оврагов и берегов речек по дороге к Ишиму не дал ничего утешительного. Небольшие обнажения, по-видимому, третичных глин и песков были «немые». От местного населения удавалось слышать только о «рогах» (бивнях) мамонта и его будто бы целых скелетах, найденных при рытье колодцев или вымытых половодьем из берегов речек, но столь же неизменно не сохранившихся. Одно останавливало внимание: кости мамонта (и, судя по описаниям, волосатого носорога) были встречены в синевато-серой илестой глине с остатками тальника (ивы) и раковинами двустворчатых моллюсков. В налегающих на эту глину рыжих лёссовидных суглинках, подстилающих непосредственно современную почву, ни мамонта, ни других ископаемых млекопитающих не встречалось.

Наступила июльская жара. Маревы заливало степь огромными озерами «воды», из нее островками поднимались большие курганы.

Мы сбились с пути и к вечеру выехали на заросшее камышами озеро Ала-Куль — настоящий птичий заповедник. Здесь мы заночевали. На рассвете я пошел посмотреть и послушать, как просыпается пернатое население озера, и стал свидетелем нападения трех волков на стадо овец, которое мальчик-пастушок выгонял верхом на лошади из деревни Беспаловки. Женщины, сгонявшие овец в общее стадо, подняли крик; из домов выскочили несколько человек, кто-то побежал за ружьем. Волки скрылись в соседнем леске, успев задушить несколько овец. Все произошло в течение нескольких минут.

Днем снова наступила жара; опять пошла степь с несуществующими «озерами»....

Наконец, показался острый, дрожащий в мареве шпиль деревянной мечети маленького аула Селим-Джевар на берегу речки Бетекей — пересыхающего летом правого притока Ишима. На левом берегу стояло несколько огромных старых берез — остатки лесов недавнего прошлого; их свидетели — большое число лесных видов травянистых растений в приишимской степи, о чем мне сообщил побывавший здесь томский ботаник П.Н. Крылов (1850—1931).

Пробыв несколько дней на Ишиме для сбора археологических материалов, я вернулся в Селим-Джевар для осмотра берегов Бетекея.

Спустившись в извилистый овраг, по которому протекала речка, я пошел вниз по течению и на одном из поворотов остановился как вкопанный: в отвесном обрыве берега на глубине нескольких метров виднелось множество раковин двустворчатых моллюсков, ослепительно белых на ярком солнце (рис. II). Под обрывом лежали кости каких-то ископаемых млекопитающих, кое-где торчавшие из самого обрыва. Кости, темные, окаменевшие и тяжелые, звонкие при постукивании друг о друга, уже по характеру своей сохранности должны были быть более древнего возраста. Да и по форме некоторые зубы и кости копытных явно не могли принадлежать млекопитающим четвертичного периода; млекопитающие третичного периода, притом различные, найдены!

Сильно минерализованы были и раковины моллюсков, двустворчатых и брюхоногих.

При осмотре правого берега бросилась в глаза залегавшая под «немыми» рыжими суглинками глинисто-песчаная пачка слоев общей вертикальной мощностью до 8 м с характерным чередованием мелкозернистого песка, обладавшего горизонтальной слоистостью, и косослоистых с крутым падением слоев, с гальками и известковыми конкрециями. Все это говорило об отложении толщи временными сильными потоками, которые чередовались с периодами относительного покоя и отложением мелкозернистых песков и глинистых осадков. В грубозернистых прослоях залегали, кроме многочисленных известковых конкреций, раковины пресноводных двустворчатых моллюсков с толстыми створками и брюхоногих моллюсков, а также разрозненные кости млекопитающих (моллюски встречались и в мелкопесчаных прослоях). В грубозернистых прослоях с конкрециями все было окрашено в бурый цвет окислами железа; на костях, долгое время пролежавших на дне оврага, был характерный черный «загар пустыни». В песке на дне оврага попадались зубы акул, как выяснилось позднее, принесенные с верховьев речки, где зубы «вываливались» из слоя песков морского происхождения. Кости млекопитающих частью сохранились целиком, частью же явно подверглись переносу водой, так как были сильно окатаны.

Предстояло собрать все это «палеонтологическое добро», разобраться в местонахождении, небольшом, но интересном. Позднее мне помог в этом Е.Д. Шлыгин, а само местонахождение недавно детально изучила Э.А. Вангенгейм.

Осмотр р. Бетекей и его левого маленького пересыхающего притока р. Кызыл-Айгыр дал только разрозненные остатки млекопитающих разного геологического возраста. Часть материала на этих речках происходит из упомянутой глинисто-песчанистой толщи, где многие кости находятся во вторичном залегании. Пачка слоев с костями и толстостенными раковинами моллюсков в нижней части разреза позднеплиоценового возраста, выше — четвертичного. В этом случае она, видимо, замещает собою верхи той самой зеленовато-серой, синеватой четвертичной глины, в которой, по рассказам местных жителей, встречаются остатки мамонта. Действительно, эта глина с костями мамонта, сибирского носорога, ископаемого зубра, лошади, большерогого оленя и других млекопитающих четвертичного периода выходит на дневную поверхность

в верховье р. Кызыл-Айгыр и из-под уреза воды по р. Бурлук, впадающей в Ишим ниже Бетекея. Кости, залегающие в глинисто-песчанистых слоях с конкрециями, принадлежат млекопитающим различного геологического возраста. Из них жирафа, гиппарион, носорог, мастодонт (правда, их остатков найдено очень мало) — в общем однородной сохранности, очевидно, принадлежат фауне гиппариона (см. ниже, глава IV) и скорее всего имеют раннеплиоценовый возраст. Другой сохранности верблюды, некоторые грызуны, саблезуб, крупная сухопутная черепаха и ряд не имеющих определения костей: они скорее всего позднеплиоценового возраста. Наконец, сами четвертичные слои, по данным, полученным Э.А. Вангенгейм, относятся к разным этапам плейстоцена.

В сборах мне действительно помогли ребятишки. Особенно старался сын моего гостеприимного хозяина Латфуллы Селим-Джеварова пятилетний Галюлла. Он прославился незадолго до моего приезда тем, что съел по ошибке целую баночку прописанной ему цинковой мази...

Лишь несколько костей удалось добыть прямо из обрыва Бетекея из слоя с конкрециями: раковины и кости здесь были так сцементированы карбонатами и окислами железа, что приходилось долго работать молотком и зубилом, прежде чем удавалось выдолбить из обрыва хоть что-нибудь. Впоследствии пресноводных моллюсков изучил и описал В.А. Линдгольм (1932), часть грызунов — Б.С. Виноградов (1936), верблюдов — я сам (1927—1930) и Я.И. Хавесон (1954). Здесь я остановлюсь лишь на верблюдах, остатки которых в моих сборах преобладали.

Почти все верблюжьи кости и зубы этой «ишимской фауны» принадлежат стройному, не очень крупному ископаемому верблюду; я ошибочно (1927) отнес его к дожившему до нашего времени роду *Camelus* из-за близости в строении скелета к современному дикому двугорбому (открыт Н.М. Пржевальским в 1876—1877 гг. в Центральной Азии; в настоящее время истреблен или почти истреблен). Видовое название *praebactrianus*, предложенное мною, подчеркивало близость к двугорбому без указания на «предпочность» к нему. Позднее Я.И. Хавесон (1954) выяснил, что найденный верблюд относится к роду *Paracamelus*, который был установлен сначала Шлоссером для Китая (M. Schlosser, 1903), а позднее мною в 1929—1930 гг. для Западной Сибири (Павлодарская область, около озера Маралды, и на речке Бетекей). Для паракамелюса характерно следующее: на внешней стороне верхних коренных зубов отчетливый срединный вертикальный гребень на каждой доле зуба; меньшая, чем у современного верблюда, редукция (ослабление) ложнокоренных; лицевая часть черепа более длинная, череп в целом более узкий, нижняя челюсть также относительно длиннее, чем у рода *Camelus*. Кроме стройного *Paracamelus praebactrianus*, среди костей и зубов, собранных на Бетекее, оказались остатки очень крупного ископаемого верблюда *Paracamelus gigas*, очень рослого, найденного ранее в Китае и описанного Зданским (Zdansky, 1926).

Позднее на Бетекее мною были сделаны дополнительные сборы; довольно много остатков паракамелюса, собранных мною на Бетекее, хранится в музее Палеонтологического института АН СССР в Москве и в Центральном геологическом музее в Ленинграде.

История верблюдов заслуживает того, чтобы на ней остановиться. Первые сведения об ископаемых верблюдах, ровно за сто лет до моей находки, относятся как раз к Западной Сибири: в 1825 г. Кювье описал под названием

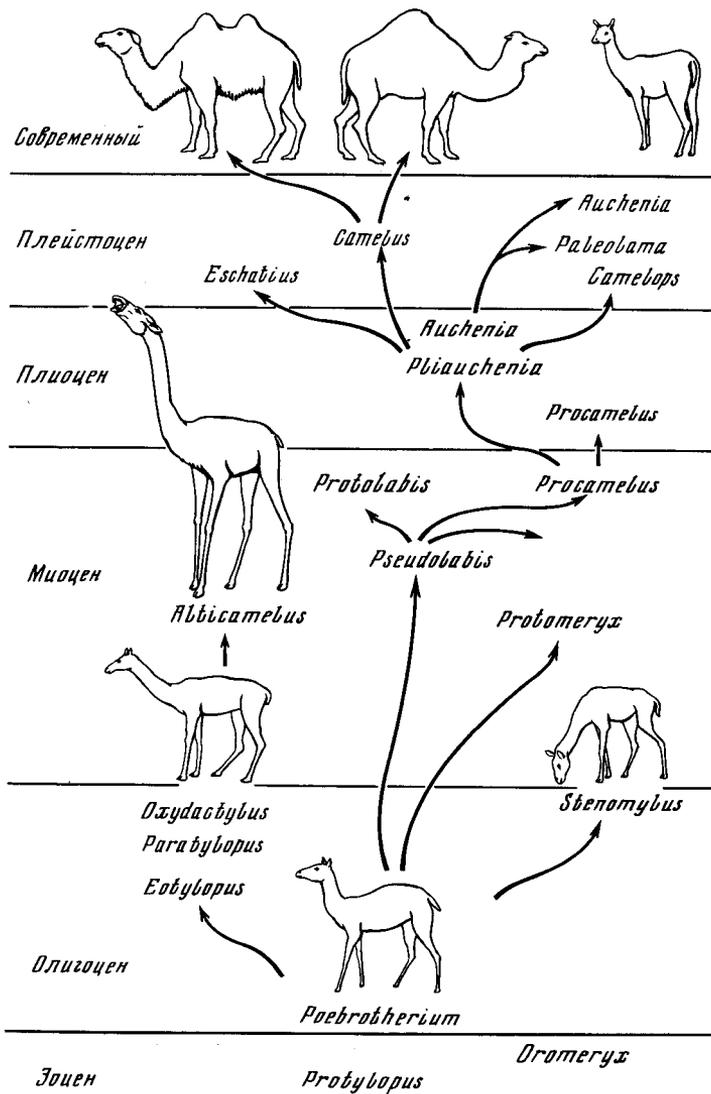


Рис. 2. Схема эволюции верблюдов (по R. Lull, 1929)

«мерикотерия» коренные зубы верблюда, приобретенные кем-то у алтайских купцов и попавшие в Германию, в музей г. Дармштадта. Мною были получены слепки с этих зубов, но каких-либо отличий от зубов современного двугорбого верблюда в зубах мерикотерия мне не удалось обнаружить, и сама их ископаемость представляется сомнительной. После этого целых сто лет из Сибири никаких находок не поступало.

Первые верблюды, точнее древнейшие мозолоногие, известны из эоцена Северной Америки. Они были величиной с маленькую овечку, с низкими коренными зубами, четырехпалые, с раздельными костями пясти и плюсны.

Дальнейшая история верблюдов прослеживается в Северной Америке через олигоцен, миоцен, плиоцен до четвертичного периода (см.рис. 1, с. 11 и рис. 2).

Установлены общие возрастные размеров животного, увеличение высоты коренных зубов, удлинение лицевой части черепа; появление лишнего зуба промежутка («диастемы») между резцами, клыками, первыми ложнокоренными и остальными щечными зубами; превращение во «второй клык» первого ложнокоренного зуба; далее — исчезновение боковых пальцев (второго и пятого) и переход к хождению на двух средних (третьем и четвертом); срастание в одну трубчатую кость третьей и четвертой костей плюсны и пясти (их нижние концы у верблюдов характерно раздвинуты); срастание локтевой и лучевой костей — вообще вся эволюция формы и размеров верблюдов. Все это видно на истории североамериканских верблюдов так же хорошо, как и на школьном примере — эволюции — истории лошади. Некоторые ископаемые североамериканские верблюды (*Megacamelus* и др.) достигали огромных размеров (высотой до 4 м, череп до 1 м длины); известны жирафообразные на тонких высоких ногах, с очень длинной шей и т.д. (см. рис. 2а), вероятно листоядные.

В четвертичном периоде верблюды, точнее млекопитающие, в Северной Америке вымерли, но до этого расселились в Южную Америку, где сохранились в виде лам, и в Старый Свет через «Берингов мост» между Чукотским полуостровом и Аляской, то возникавший, то заливавшийся морем. В Азии и Европе остатки верблюдов найдены лишь в молодых отложениях не древнее среднего плиоцена; это уже типичные и крупные собственно верблюды. Видимо, позднее они достигли Африки, где известны из отложений четвертичного возраста, там они тоже вымерли (возможно, не без содействия древнего человека). Современный одногорбый верблюд введен в Африку из Передней Азии значительно позднее уже человеком, и, возможно, его предком был двугорбый; имеются данные о закладке у зародыша одногорбого двух горбов, позднее сливающихся в один. Но бесплодность помесей двугорбого с одногорбым говорит об их большой взаимной удаленности, и Я.И. Хавесон (1954) допускает разделение рода *Camelus* на двугорбого и одногорбого верблюда еще в доисторическое время. Род *Camelus*, по мнению Я.И. Хавесона, возник из *Paracamelus* (возможно, «американца») уже в Старом Свете. Из четвертичных отложений верблюды известны на Иртыше, в Поволжье, в Москве и т.д.

Ишимский ископаемый верблюд *Paracamelus praebactrianus*, от которого мною найдено наибольшее число остатков, по скелету похож на дикого двугорбого, более стройного, чем его массивный одомашненный потомок, и обладает характерными для паракамелюса сильными вертикальными ребрами на коренных зубах. По данным Я.И. Хавесона (1954), к роду *Paracamelus* (сначала установленному в Китае) принадлежит и верблюд, найденный в Румынии, а также обнаруженный в составе фауны позднего плиоцена в карстовых полостях известняков Одессы, заполненных красной глиной.*

* Верблюды, найденные на р. Бетекее — не самые древние из евразийских. За последние два десятилетия остатки верблюдов найдены на территории Евразии в отложениях более древних, чем средний плиоцен. В Португалии и Монголии верблюды появились уже в конце миоцена, около 6,5 млн. лет назад. Переселение верблюдов из Северной Америки в Евразию произошло, по-видимому, в эпоху значительной аридизации климата, известную в Присредиземноморье как «мессинийский кризис солености».

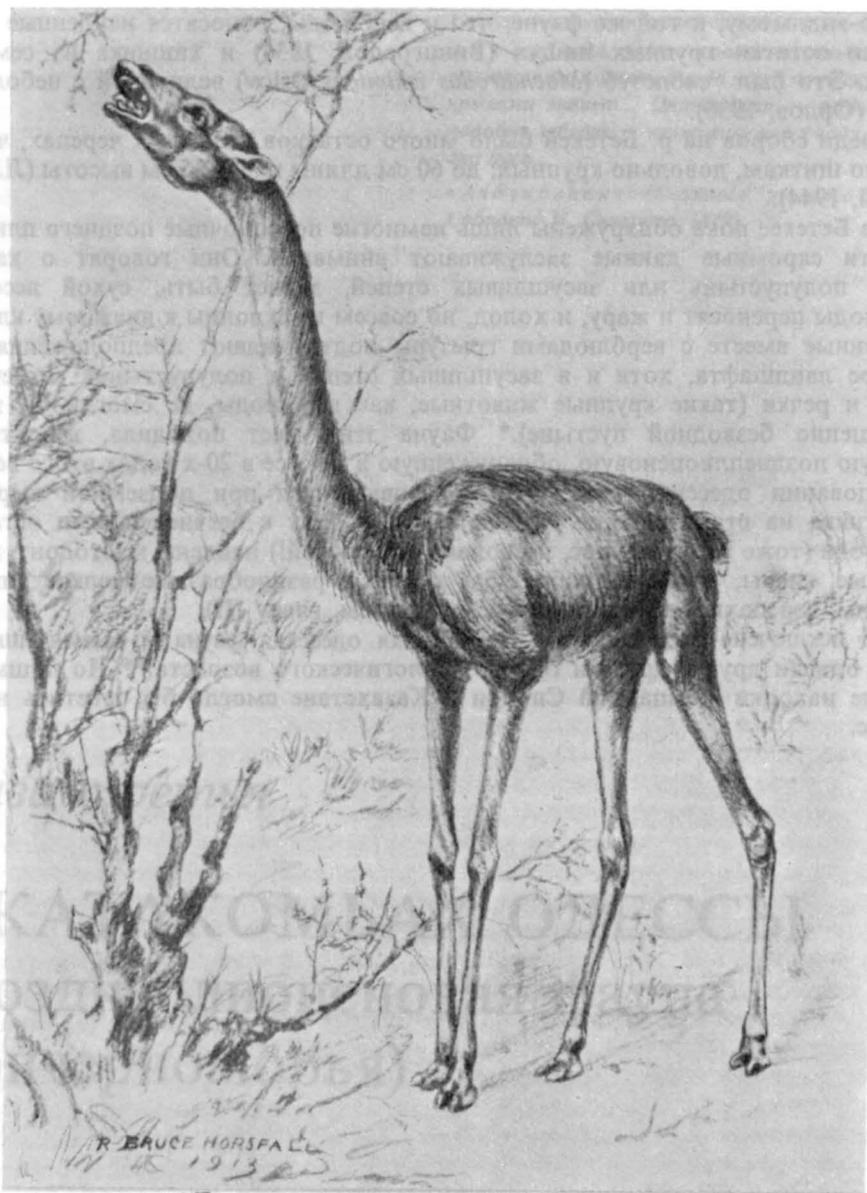


Рис. 2а. Жирафоподобный, вероятно листоядный, верблюд — *Alticamelus altus*. Реконструкция внешнего вида. Неоген Северной Америки (W.B. Scott, 1937)

* Насколько известно, остатки шерошавой шерсти и выстилки желудка, найденные в 1913 г. в местонахождении, описанном в тексте, принадлежат к виду *Alticamelus altus*.
** Новые исследования подтверждают это предположение.

По-видимому, к той же фауне, что и верблюды, относятся найденные вместе с ними остатки крупных пищух (Виноградов, 1936) и хищника из семейства кошек. Это был саблезуб (*Machairodus ishimicus* Orlov) величиной с небольшого тигра (Орлов, 1936).

Среди сборов на р. Бетекей было много остатков наземных черепах, частью, судя по щиткам, довольно крупных: до 60 см длины и 30—35 см высоты (Л.И. Хо-зацкий, 1944).

На Бетекее пока обнаружены лишь немногие позвоночные позднего плиоцена. Но эти скромные данные заслуживают внимания. Они говорят о какой-то фауне полупустынь или засушливых степей, может быть, сухой лесостепи: верблюды переносят и жару, и холод, но совсем не склонны к влажному климату. Найденные вместе с верблюдами грызуны подтверждают предположения о характере ландшафта, хотя и в засушливых степях и полупустынях встречаются озера и речки (такие крупные животные, как верблюды, не смогли бы жить в совершенно безводной пустыне).^{*} Фауна этих мест походила, вероятно, на богатую позднеплиоценовую, обнаруженную в Одессе в 20-х годах этого века при обследовании одесских катакомб (образовавшихся при подземной выработке известняка на строительстве Одессы). Там наряду с бесчисленными остатками верблюда (тоже паракамельюс, несколько сот особей!) найдены мастодонт, мелкие жвачные, гиены, огромная саблезубая кошка и разнообразные мелкие хищники, грызуны, черепахи, страусы и другие птицы (см. главу III).

Не исключена возможность, что богатая одесская фауна и бедная ишимская очень близки друг к другу и одного геологического возраста.^{**} Но лишь более полные находки в Западной Сибири и Казахстане смогли бы ответить на этот вопрос.

^{*} Исследования остатков спор и пыльцы из разреза Бетекей показало, что здесь существовали полынно-типчаковые и марево-полынные с эфедрой полупустыни и степи. Только во время периодически происходивших увлажнений климата появлялась древесная растительность: липа, орешник, вяз, береза.

^{**} Новые исследования подтвердили это предположение.

Струт — птица, обитаемая в Африки, величеством с верблюда, голова и шея же сильна вельми, а летати не может, а егда идет по песку, тогда крылами машет... Онокентавр — есть птица, подобна лебедю, и, вложивши нос в воду, гукает, аки осел.

«Азбуковник» (Сказания русского народа. Собрание И. Сахарова, 1849)

Глава третья

В КАТАКОМБАХ ОДЕССЫ (Позднеплиоценовая фауна Причерноморья)

Одесса стоит на высоком берегу, с которого открывается широкий вид на Черное море. Нижняя часть берега, выходящая из-под воды, сложена зеленовато-серой глиной, вверху слоистой (верхний миоцен, мэотис). На эту глину, местами размытую, налегает желтоватый пористый известняк до 12 м мощности (понт, нижний плиоцен), образованный главным образом обломками раковин морских моллюсков — до 40 видов, по данным И.Ф. Синцова (1882) и Н.И. Андрусова (1917). На неровную, тоже размытую поверхность известняка налегает красновато-бурая глина (до 4 м).

Выше идут породы лёссового характера (до 20 м и более) и современная почва, местами смытая. Общая высота берега 40 м.

Известняк шел на постройки с глубокой древности, но особенно усиленно стал добываться с 1795 г., когда была основана Одесса.

Старые каменоломни на берегу моря и в оврагах, спускавшихся к нему, продолжали давать строительный камень, но добыча его развилась и в стороне от берега, через колодцы с отходящими от них в стороны ходами. Известняк подавался «на-гора» воротом с глубины 25—30 м от дневной поверхности.

Работа шла там, где порода была плотная, годная на постройку и на отделку. Рабочие пробивали сквозь рыхлый и малопригодный известняк ходы, обычно тесные и низкие, частично используя имевшиеся в известняке трещины, наполовину заполненные вымой сверху глиной и щебенкой самого известняка.

Добывание камня выпиливанием возобновлялось, когда ход достигал прочного известняка; закончив его выемку, рабочие двигались дальше до новой залежи. При старой технике и плохой охране труда это была изнурительная, опасная работа; о ней при посещении Одессы и катакомб стоит вспомнить...

За многие годы подземного добывания известняка возникла сложная многокилометровая сеть ходов, соединяющих большие полости, оставшиеся после выработки известняка.

Таково происхождение одесских катакомб. Они были связаны с дневной поверхностью и в стороне от моря, и в балках, выходящих к морю, и со старыми каменоломнями на берегу.

В основном тем же путем возникли и некоторые древние катакомбы других городов, например Парижа, куда в восьмидесятых годах XVIII века были перезахоронены останки умерших, переполнивших одно парижское кладбище. Что касается одесских катакомб, то они видели в разное время многое и могли бы служить темой для целой повести: беглые крепостные и солдаты до революции, тайные склады контрабандистов и морских пиратов; гроты и галереи для отдыха в жару, устроенные в катакомбах для польского магната Потоцкого и русских вельмож — графов Разумовского и Воронцова; приют для бездомных бродяг и нищих; укрытия для тайных собраний революционеров, их подпольной типографии; укрытия для героических партизан во время Великой Отечественной войны. Но само добывание камня в катакомбах прекратилось во второй половине XIX века.

Вскоре после гражданской войны при упорядочении жизни Одессы было решено обследовать катакомбы и составить их план. За первичный осмотр взялся моряк Черноморского флота Т.Г. Грицай. С немалым риском, во многих местах ползком из-за тесноты, получив однажды при обвале перелом ноги, он осмотрел катакомбы и составил их предварительный план. Внимание Грицай привлекли кости на дне и в стенах катакомб. Он сообщил об этом в Одесский университет

на кафедру геологии и палеонтологии, которую тогда возглавлял профессор А.К. Алексеев (1881—1938).

Уже в 1929—1932 гг. университетом были начаты раскопки, а с 1938 г. в них приняла участие и Академия наук УССР. Эти работы продолжались многие годы, до сих пор не закончены и дали огромный материал по млекопитающим позднего плиоцена.

Выяснилось, что сеть катакомб пересекла древнюю сеть трещин в известняке, карстового происхождения воронок и полостей, заполненных бурой глиной, покрывающей известняк. Много костей попало в трещины и воронки еще до вноса глины: местами встречаются скопления костей — итог деятельности хищников (Е.А. Гапонов, 1954). В настоящее время большая часть многолетних сборов из катакомб хранится в Одесском университете, в его превосходном Палеонтологическом музее при кафедре геологии; часть — в Зоологическом институте Академии наук УССР в Киеве и в музее Палеонтологического института Академии наук СССР в Москве. Наиболее интересный и доступный для посещения участок катакомб стал палеонтологическим заповедником.

В последнее время геологическая история известняка, его строение, карст, накопление костных остатков в карсте и сами катакомбы освещены в работах Д.К. Третьякова (1940), И.Я. Яцко (1936—1947), Е.А. Гапонова (1954), А.Д. Рощина (1947), И.Г. Пидоплички (1954), И.А. Одинцова (1954, 1962).

Вкратце отметим следующее.

Предполагается, что развитие карста, происходившее в послепонтийское время, его воронок, малых и больших полостей и горизонтальной сети трещин и каналов продолжалось длительное время в условиях изменявшихся атмосферной влажности и осадков, а поэтому и при изменявшемся «дренаже» карста. Что касается костей, то они попали в карст через трещины в известняке, воронки и вертикальные каналы; некоторые кости — остатки добычи, принесенной в пещеры карста хищниками (гиенами и др.), от которых найдены скелеты и целые залежи копролитов. Небольшое число костей могло быть вымыто водой кое-где из древних оврагов при заполнении их водой. В некоторых местах можно установить следы водных потоков в горизонтальных каналах, их направление, подмыв боковых стенок каналов, размыв и вторичный перенос попавшей в карст глины, а с нею и залежавших в ней костей. Глина в карсте местами так переполнена костями, что они слагают чуть ли не половину костеносного слоя.

Фауна катакомб (условно ее называют также «одесской») пока не изучена подробно, но и неполные данные очень интересны и на них стоит остановиться. Большая часть найденного — остатки млекопитающих; с них и начнем наш обзор.

Самое «представительное» животное этой фауны — мастодонт *Anancus (Mastodon) arvernensis* Croizet et Jobert с почти прямыми, до 3 м длины бивнями и с характерным чередующимся расположением крупных бугров на коренных зубах. Этот вид был распространен в позднем плиоцене по всей Южной Европе, включая и наше Причерноморье и Приазовье. Остатков мастодонта в катакомбах немного; но вряд ли можно считать, что в составе фауны эти животные были малочисленны. Громоздкость их черепов и костей и прочность связок, соединявших кости, сами по себе были препятствием к переносу водой остатков мастодонтов в щели и воронки карста. Крупные хищники предпочитали глотать кости мастодонта на месте его гибели, а мелким перенос костей или частей туши мастодонта в карст был и вовсе неосвоен. Оставаясь долгое время на дневной

поверхности, кости неизбежно подвергались выветриванию и полному разрушению. Палеонтологу в наследие из прошлого достается только то, что быстро захоронилось в осадки, благоприятные для сохранности скелетных остатков. Поэтому число костей мастодонтов в одесском карсте вряд ли отражает численность этих хоботных в составе фауны.

Современные слоны, пока до них не добрался человек с огнестрельным оружием, еще недавно были очень многочисленны (несмотря на медленность размножения: самка слона вынашивает детеныша полтора года и более). Взрослый слон почти не знает врагов (столкновения с носорогами редки), молодые обычно под защитой взрослых; а для тигра в Азии и льва в Африке много добычи и помимо слонят. Саблезубу одесской фауны хватало добычи и кроме молодых мастодонтов, а огромные, прямые бивни взрослых были страшны и большим махайродам.

Вероятно, по указанным причинам малочисленны в одесском карсте и остатки носорогов (пока неясного систематического положения).

Верблюду паракамелюс (*Paracamelus alexejevi* Haveson) преобладает в сборах из катакомб: встречены остатки 400 особей! Правда, не найдено ни одного целого скелета, но тысячи костей, хотя и разрозненных, дают ясное представление о животном. Видовое название дано Я.И. Хавесоном по имени профессора А.К. Алексеева, который установил, что в катакомбах преобладают кости именно верблюда. Я.И. Хавесон предполагает (1954), что этот вид можно считать предком современного дикого двугорбого верблюда, одомашненного в древности где-то в



Рис. 3. Саблезуб. Рисунок для «Очерков» Маргариты Кольберт (M. Colbert). Американский естественноисторический музей в Нью-Йорке

Центральной Азии (в таком случае паракаamelюс Алексева со временем может «встретиться» в Азии. — Ю.О.). Паракаamelюс Алексева, — стройный, некрупный сравнительно с верблюдами рода *Camelus*, дожившего до современности; выше указывалось (см. глава II), что у паракаamelюса более узкая длинная морда, сильнее развиты вертикальные гребни на внешних (обращенных к щеке) стенках коренных зубов (приспособленность к более грубой, чем у современных верблюдов, растительной пище? — Ю.О.).

Скелеты паракаamelюса (сборные) имеются в Палеонтологическом музее Одесского университета и в Академии наук УССР в Киеве. Найдены кости со следами заболеваний, патологических разрастаний в области суставов и т.д.

Очевидно, верблюды были многочисленны в то время в северном Причерноморье и при своей относительной беззащитности легко становились добычей крупных хищников.

В одесском карсте найдены также кости антилоп и оленей, но они пока не изучены.

Из других растительноядных разнообразны грызуны. По данным А.И. Аргиропуло (1940), они сходны с известными из плиоцена Юго-Восточной Европы, а некоторые — общие с западноевропейскими. Это — заяц, видимо *Lepus laskarevi* Chomenko, названный И.П. Хоменко (1914) в честь крупного одесского геолога В.Д. Ласкарева (1868—1954); пищуха — *Proochotona eximia* Chomenko, широко распространенная в плиоцене Восточной и Юго-Западной Европы; другая, одна из наиболее крупных, *Ochotona gigas* Argiropulo et Pidoplicko, а также мелкая — *Ochotona pusilla* Pallas. Найдены мыши (*Parapodemus similis* Argiropulo et Pidoplicko; А.И. Аргиропуло и И.Г. Пидопличко, 1939) и полевки. Много остатков хомячков: серый хомячок *Cricetulus migratorius* Pallas, ископаемый, известный ранее из Румынии (*Cricetulus simionescui* Schaub); другой новый, крупный (назван в честь Грицай — *Cricetulus gritzai* Argiropulo et Pidoplicko).

Дикобраз и бобр *Steneofiber* также входят в список грызунов этой фауны (Роцин, 1956). Слепыш очень близок к современному (*Spalax leucodon* Nehring).

Самый грозный хищник фауны катакомб — саблезуб (рис. 3) ростом с большого тигра (предположительно *Machairodus crenatidens* Fabrini); из других кошек пока установлена рысь, но наверняка были и другие, мелкие. Найдена и гиена, неизменный член всех теплолюбивых фаун Старого Света, начиная с неогена и до наших дней; небольшой медведь *Ursus arvernensis* Croizet et Jobert, известный для позднего плиоцена Западной Европы, и гиенарктос (*Hyaenarctos*), разные виды которого описаны из верхнего плиоцена Европы, Азии и Северной Америки. Гиенарктосы, по некоторым данным, скорее медведеобразные собаки, чем собственно медведи; при взаимном родстве обоих семейств это было бы одним из примеров параллельной эволюции. Из семейства собак найдены лисица (*Vulpes odessana* Odintzov) и корсак (*Vulpes corsak* Linnee), собака Петена (*Canis petenyi* Kormos).* Из куниц — хорек (*Putorius*) и барсук парамелес

* Состав хищников Одессы оказался более богатым, чем ранее предполагалось (Сотникова, 1988). Из кошачьих теперь отсюда известны мегантереон (*Meganthereon*) — род, распространенный почти по всему Старому Свету. Среди остатков гиен удалось выделить еще один род — хасмопортетес (*Chasmoportetes*). Это единственная гиена, сумевшая мигрировать в плиоцене в Северную Америку. Упоминаемая Ю.А. Орловым собака Петена считается теперь синонимом енотовидной собаки (*Nyctereutes*). Наконец, из медведей помимо гиенарктоса (ныне относится к роду *Auctereutes*) известен представитель рода настоящих медведей (*Ursus*).

(*Parameles ferus* Rostshin; А.А. Рошин, 1949); его затылок шире, чем у современного европейского барсука, морда короче, клыки длиннее, острее и тоньше; из насекомых — еж (*Erinaceus*).

Интересны и птицы, пока немногочисленные; биология птиц, их тонкостенные трубчатые кости и пористые остальные — одни из причин редкости и немногочисленности остатков древних птиц сравнительно с рептилиями и млекопитающими.

Страус, судя по костям и толстой скорлупе яиц, был крупнее современного африканского (Н.И. Бурчак-Абрамович, 1953). Больше нынешнего африканского и марабу с узким коническим клювом [выделен В.И. Зубаревой (1948) в новый род и вид *Leptoptilus pliocaenicus* Zubareva]. Он лишь немного меньше современного индийского. Разнообразны курины: кеклик, или каменная куропатка (*Alectoris pliocaenica*), пустынная куропатка (*Ammoperdix pontica*, *Gallus aesculapi*), каменка (*Oenanthe*). Найден пастушок (*Ralliformes* sp.), кулик (*Limicola* sp.), ворона и остатки какой-то птицы (величиной с гуся?), тиблотарсус которой (большеберцово-предплюсневая кость) своеобразно сильно вздут на передней стороне. Эта загадочная птица была названа *Gryzaja odessana* в честь Т.Г. Грицаца (В.И. Зубарева, 1948). Из хищных найдены орел и сокол.

Судак, щука и остатки мелких земноводных дополняют этот список.

Из одесского карста добыто более 50 000 костей главным образом верблюда паракамелюса (около 400 особей). Из других животных преобладает лисица — более 200 особей; далее хомячок (*Cricetulus migratorius* Pallas) — более 100; слепыш (*Spalax leucodon priscus* Nehring) — 40; полосатая гиена (*Hyaena striata* Linnee) — более 30; крупная пищуха (*Ochotona eximia* Chomenko) — 40; корнезубая полевка (*Miomys*) — 39; страус — 16 (данные 1963 г., любезно представленные Одесским университетом). Но определено пока менее половины добытых костей, главным образом верблюжьих: они легко поддаются определению, хорошо сохранились сравнительно с мелкими и миниатюрными косточками большинства грызунов, насекомых, лягушек, ящериц и т.п. Приведенные цифры говорят о богатстве одесского карста остатками позвоночных, но, разумеется, не указывают на истинное соотношение числа особей в самой фауне. По числу особей в ней, как вероятно в фаунах лесостепей, степей и полупустынь, из позвоночных, вероятно, преобладали грызуны. Огромное скопление остатков позвоночных в одесском карсте — лишь один из многочисленных примеров выборочности захоронения в итоге самых разнообразных причин.

Из краткого описания самих катакомб и одесского карста в начале этой главы видно, что условия накопления осадков в карсте не были благоприятны для захоронения и сохранения растительных остатков типа травянистой растительности и отпечатков листьев; строение обломленных ветвей деревьев и кустарников, не говоря о целых деревьях, само по себе служило препятствием к их попаданию в карст через щели в известняке. Поэтому флора, с которой была связана жизнь одесской фауны, в самих катакомбах почти не найдена. Тем не менее фауна, в которой присутствуют верблюды, пищухи, хомяки, дикобраз, страусы, каменная и пустынная куропатки, очень характерна; можно предполагать в северном Причерноморье в описываемое время по преимуществу степной, частью лесостепной ландшафт, местами характера сухой степи с засушливыми временами климатом. Но рыбы, земноводные и бобр отчетливо говорят и о наличии влажных участков. Скорее всего — это ручьи и реки, стекавшие, как и в наше время, в общем с севера на юг, в море.

...В северных краях в древние веки великие жары бывали, где слонам родиться и размножаться, и другим животным, также и растениям около экватора обыкновенным держаться можно было; а потому и остатки их, здесь находящиеся, не могут показаться течению природы противны...

*М. В. Ломоносов «О слоях земных»
(1757—1759)*

Глава четвертая

СИБИРЬ И АФРИКА (Гиппарионовая фауна)

Первая половина лета 1928 г. в Западной Сибири и Северном Казахстане была дождливой. Мы с Е.Д. Шлыгиным, одним из лучших знатоков геологии Казахстана, тогда еще совсем молодым геологом, подолгу отсиживались в палатке, на берегу Бетекея. Глинистая почва сильно набухала от воды и так размокала, что колья, на которые была натянута палатка, во время ветра упорно вылезали из земли. Палеонтологические сборы были скудны. Но мне предстояла поездка на Иртыш для осмотра его берегов и поисков третичных млекопитающих, и в конце июля я уехал в Омск. Здесь меня приветливо встретил геолог (и поэт) профессор П.Л. Драверт (1879—1945), поистине влюбленный в Сибирь начиная еще со времен своей дореволюционной ссылки. К этому времени

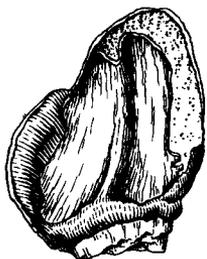


Рис. 4. Левый нижний клык жирафы самотерия (*Samotherium* sp.). Павлодар

Палеонтологический институт АН СССР

П.Л. Дравертом на Иртыше были сделаны палеонтологические сборы и найдена интересная неогеновая флора. Она, очевидно, когда-то «кормила» разнообразных копытных, на которых охотились их неизменные спутники — хищники. Но никаких следов неогеновых млекопитающих в Омском музее не нашлось. Где они все, и где искать их кости?

Еще в Ленинграде после совещания с П.И. Преображенским и А.А. Борисяком было намечено осмотреть берега Иртыша, представляющие до известной степени естественный меридиональный разрез через третичные и четвертичные отложения Западной Сибири. Для начала я обследовал несколько крупных обнажений по высокому правому берегу Иртыша от Омска вверх по реке до Павлодара, в который прибыл на пароходе.

Еще далеко с Иртыша при подходе к Павлодару бросалось в глаза длинное обнажение желтых, охристых песков и розовых пятнистых глин правого берега. Предположительно им приписывался неогеновый возраст, но они не были охарактеризованы палеонтологически.

Павлодар, в наше время крупный областной центр, тогда был скромным степным уездным городом. Железная дорога доходила до Иртыша, но железнодорожного моста еще не было.

Устроившись в гостинице, я пошел от пароходной пристани по бечевнику Иртыша вниз по течению, тщательно осматривая разрез песков и глин правого берега. Дойдя до места, носившего тогда название «Гусиный перелет», или «Разгуляй», я увидел на бечевнике, частью в воде, белые куски костей млекопитающих, зубы; среди них вскоре нашел характерную лопатовидную, слегка раздвоенную коронку зуба крупного жвачного. Сомнений быть не могло — это был зуб жирафы! (рис. 4). Осмотревшись, я увидел, что берег на протяжении метров двадцати сплошь усыпан обломками костей, челюстей и разрозненными

зубами млекопитающих. Кое-где вперемешку с ископаемыми лежали и кости домашних животных — бараньи, коровьи и лошадиные; но высохшие ископаемые давали сильную «отлипь» на язык и легко отличались от современных яркочелюстным цветом со ржавыми пятнами окислов железа, тяжелым весом и хрупкостью. Осмотрев обнажение, я увидел сверху слои песков и глин, из которых торчали и вываливались ископаемые кости. Жирафа, носорог, небольшая лошадь с очень извилистым рисунком тонкой земли на коренных зубах, какие-то гиенообразные хищники — легко устанавливались при самом беглом взгляде на это скопление. Сомнений быть не могло: передо мною было кладбище «пикермийской фауны» (по ее первому раскопанному в прошлом столетии местонахождению близ дер. Пикерми около Афин в Греции), иначе «фауны гиппариона», чаще она называется именно так — по ее характерному представителю — гиппариону, небольшой трехпалой ископаемой лошади, обычно преобладающей в этой фауне над другими копытными по числу костных остатков. Я был так поражен находкой, притом на берегу в самом городе, где геологи бывают ежегодно, что даже растерялся. Придя в себя, стал поспешно собирать найденное; набрав рюкзак, снял часть одежды, превратил ее наскоро в мешки, которые, наполнив костями, едва смог поднять. Мальчуганы, катавшиеся на лодке, довели меня до пристани, откуда я доставил коллекцию на извозчике в гостиницу. Переодевшись, направился в столовую, где меня нашел приехавший в Павлодар П.И. Преображенский. В тот же день я показал ему и свои первые сборы, и местонахождение. Было решено поставить небольшую пробную раскопку; она сразу же показала обилие костных остатков. Отправка этой коллекции по железной дороге не обошлась без курьеза: от сотрудника профессора Преображенского, химика А.В. Николаева, помогавшего отправке, настойчиво требовали справку ветеринара о том, что жирафы, носороги и прочие погибли не от эпизоотии. Впоследствии сборы в Павлодаре (рис. III—IV) проводились неоднократно; наиболее крупные — раскопки Палеонтологического института Академии наук в 1929 и 1930 гг.¹, а в последние годы — Академией наук Казахстана. Материалы из Павлодара изучены еще не во всех подробностях. Сделаны новые находки гиппарионовой фауны в Казахстане, в Забайкалье, недавно обнаружены местонахождения в Киргизии и в Узбекистане. Имеющиеся данные о фауне Павлодара представляют несомненный интерес, так как сведений о третичных млекопитающих Сибири мало.

Берег Иртыша на месте раскопок имеет следующее строение (см. рис. V). На выходящий из-под уровня воды Иртыша палеонтологически «немой» белый мергель (по Н.К. Высоцкому (1896), предположительно морской верхний олигоцен) налегают снизу вверх:

1. Пески средне- и мелкозернистые, диагонально-слоистые, с большим количеством блесток слюды (мусковит), местами образующие сплошные прослойки; до 8—10 м.
2. Суглинистый песок с блестками мусковита; до 1,5 м.
3. Глина мергелистая, очень плотная светло-серая; до 1,5 м.
4. Глина мергелистая, розовая с голубыми пятнами; ее верхний край со следами размыва; 2 м.
4. Четвертичные отложения:
5. Пески желтовато-бурые, горизонтально-слоистые, «немые»; от одного до нескольких метров.
6. Карбонатный горизонт, лежащий выше погребенной почвы, и погребенная почва; до 1,5 м.
7. Современные образования (дюны, тонкий слой почвы); до 1 м.

¹ «Природа», 1930, № 1, рис. 5—7.

Кости залегают в слоях № 1, 2 и 3; таким образом, общая вертикальная мощность костеносной толщи достигает 10—12 м, но главная масса костей захоронена в верхней части диагонально-слоистых песков (слой № 1, где залегают лучший по сохранности материал и где встречаются кости во взаимном сочленении), в глинистом песке (слой № 2) и в нижней части мергелистой глины (слой № 3). В этом последнем слое помимо целых костей и черепов имеется огромное количество мелких обломков, местами сплошь заполняющих глину, частично сильно окатанных, а также разрозненных зубов. Диагонально-слоистые слюдистые пески тянутся по берегу Иртыша на несколько километров и обязаны своим отложением скорее всего крупной водной артерии, проходившей здесь в неогене после освобождения от морской воды и превращения в сушу «иртышского залива» палеоенового моря. Сильное течение несло и нагромодало в беспорядке черепа и тяжелые кости (носорогов и других копытных); отложение же налегающих на диагонально-слоистые пески глинистых слоев, видимо, шло уже в водоеме с илистым дном, типа заводи или старицы. Следовательно, богатое скопление костей павлодарского местонахождения, как и многих других этой фауны, имеет водное происхождение, и образование этого скопления, быть может, шло не один сезон.

Количество захороненного здесь костного материала огромно: подсчет одноименных костей одного и того же вида животных показал, что при вскрытии раскопками Палеонтологического института небольшой части местонахождения, уже давно рамываемого Иртышом, были обнаружены остатки не менее 20 особей оленей, 40 жираф, 130 носорогов, более 200 гиппарионов и т.д. Между тем раскопками охвачена лишь незначительная часть этого кладбища, разрушаемого половодьями Иртыша, как выяснилось, сотни лет.

Различные животные этой фауны представлены в сборах очень неравномерно. Условия образования местонахождения (перенос сильным течением тяжелых черепов и костей носорогов, хоботных, жираф и других копытных) не на всех этапах его образования были благоприятны для сохранения в целостности вместе с черепами и костями крупных млекопитающих хрупких костей газелей, мелких хищников, грызунов, насекомоядных, ящериц и т.п.

Остатки мелких животных частью оказались раздробленными и полностью разрушенными, а частью могли быть отнесены течением дальше и погребены в другом месте. То же относится и к пустотелым или очень пористым, легким и хрупким костям птиц.

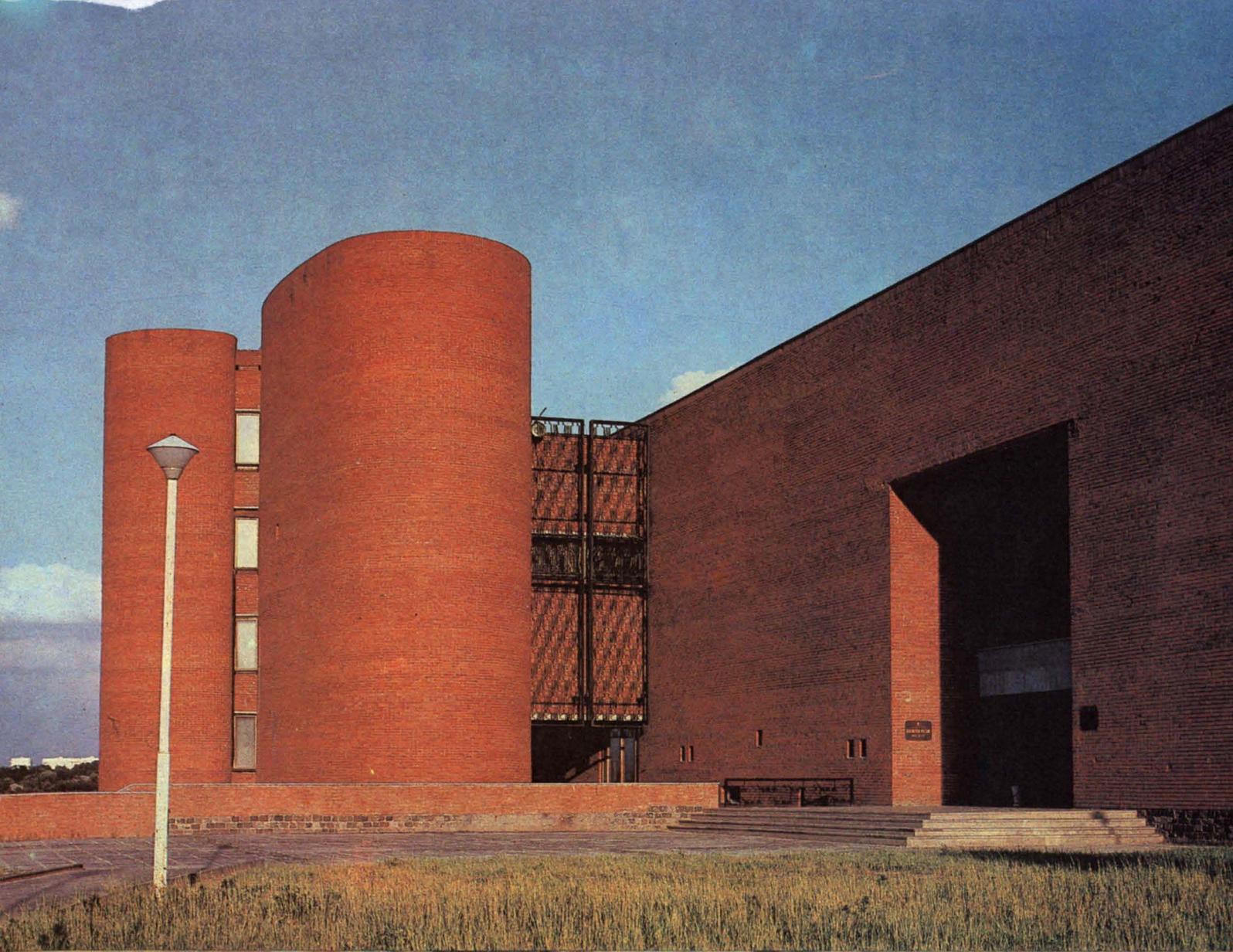
Грызуны и насекомоядные павлодарской фауны в первых сборах, когда привлекли внимание крупные объекты, совсем отсутствуют; встречены остатки черепов, но в виде отдельных щитков панциря, нет никаких следов ящериц и других позвоночных, несомненно входивших в состав фауны в целом. В коллекциях из Павлодара на сотни индивидов копытных приходится единицы хищников.

Здание Палеонтологического института АН СССР и Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова.
К предисловию

Место раскопок фауны гиппариона «Гусиный перелет» на р. Иртыш, г. Павлодар. Картина В.П. Батурина. Музей ПИН АН СССР. К главе IV

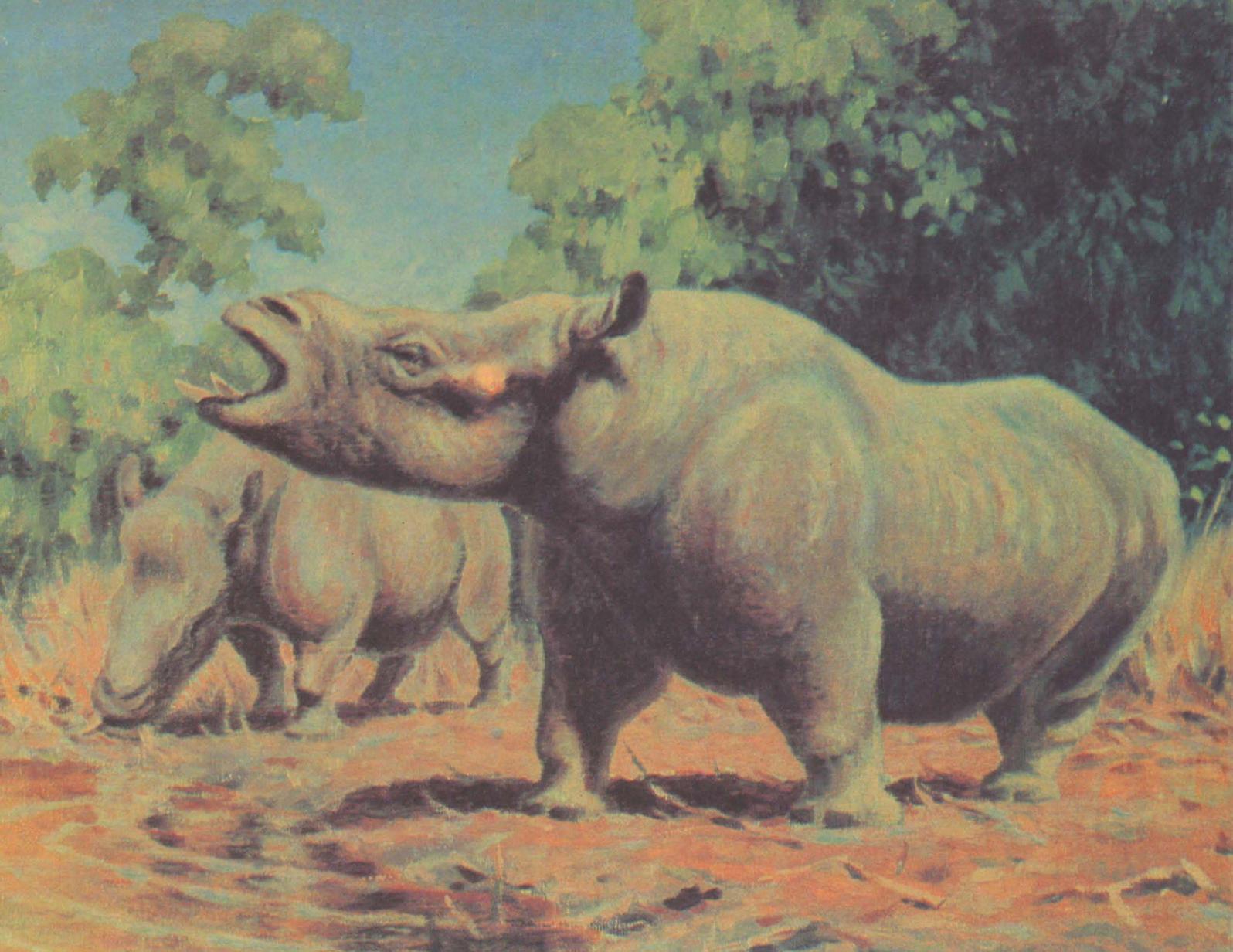
Хилотерии. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе IV

Трагоцерусы. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе IV





A. B. 50





Впрочем последнее можно объяснить и тем, что хищники всегда малочисленны по сравнению с огромными стадами травоядных копытных, кроме того, они могли захорониться в других местах. Таким образом, мы имеем типичный пример «выборочности» захоронения.

В последнее время работниками Академии наук Казахской ССР путем промывания через сита пород среднего и нижнего горизонтов в местонахождении на «Гусино перелете» добыта большая коллекция мелких позвоночных, в которой обнаружены остатки зайца, пищухи, мышовки, тушканчика, змеи, земноводных (типа жабы и лягушки-чесночницы) и мелких птиц (Савинов 1960).

Самыми крупными животными гиппарионовой фауны были хоботные — мастодонты и динотерии. Однако материал по хоботным, добытый в Павлодаре, пока недостаточен для точного определения. Скудность остатков хоботных могла бы быть связана с их относительной малочисленностью по сравнению с жирафами, носорогами и особенно гиппарионами, которые, вероятно, паслись в конце миоцена и в нижнем плиоцене на просторах Западно-Сибирской равнины такими же огромными табунами, как еще совсем недавно зебры и другие копытные в саваннах Африки. Однако современные слоны в Африке и в Южной и Юго-Восточной Азии до начала их истребления огнестрельным оружием и развития промысла слоновой кости (т.е. бивней самцов) жили в очень большом числе, да еще и сейчас многочисленны в некоторых африканских заповедниках. Поэтому вполне возможно, что малочисленность хоботных в Павлодаре кажущаяся и объясняется не малочисленностью животных в самой фауне, а захоронением их тяжеловесных черепов и костей где-то в другом месте, скорее всего, вверх по течению потока, образовавшего павлодарское кладбище. Не исключено и другое объяснение: хоботные могли избежать по каким-либо причинам массовой гибели, по-видимому, имевшей место для гиппарионов, жираф, оленей и других копытных.

Носороги павлодарской фауны (рис. VIII; рис. 5, В) представлены главным образом родом *Chilotherium* — безрогие носороги с широким симфизным отделом нижней челюсти и большими торчащими из нее вперед и в стороны резцами, косо сточенными со стороны симфиза и напоминающими стамески. Хилотерий принадлежит к широко распространенному в миоцене — плиоцене Северной Америки, Азии и Восточной Европы семейству толстых приземистых носорогов, коротконогих, с боченкообразным, как у бегемота, туловищем; рог на конце носовых костей зачаточный, о чем можно догадываться по совсем слабому развитию шероховатости для основания рога (были и совсем безрогие). Очень характерны большие, торчащие вперед нижние резцы хилотериев, вероятно, помогавшие добывать растения.

У современного крупного индийского носорога острые резцы играют роль оружия, подобно клыкам кабана, и он наносит ими тяжелые раны даже слонам. Тем более опасным оружием могли быть мощные острые нижние резцы хилотерия.

Коренные зубы хилотерия крупные, сложного строения, хорошо приспособлены для измельчения листьев, молодых побегов деревьев и кустарников, возможно, и мягкой травянистой растительности (см. рис. 5, В и Г). На молочных резцах встречаются как бы насечки в основании коронки, пропиленные травой, протергивавшейся при пастьбе между зубами (они известны и на зубах других

копытных). Носорог павлодарской фауны близок к хилотерию, известному в гиппарионовой фауне Китая. Немногочисленные остатки какого-то очень крупного носорога из Павлодара, возможно, принадлежат синотерию, найденному ранее в Китае.

Большие массивные черепа и другие кости, естественно, сохраняются легче и в большем числе, чем остатки мелких животных; не удивительно поэтому, что в Павлодаре и в других местонахождениях гиппарионовой фауны носорогов всегда много «по объему и по весу».

Гиппарион по числу особей обычно преобладает во всех крупных местонахождениях этой фауны; в сборах из Павлодара (1929—1930) найдено несколько тысяч отдельных зубов, а всего — более 15 000 различных остатков. Помимо трехпалости гиппариона отличают от лошадей однопалых, доживших до современности, некоторые черты примитивности (архаичности) в строении черепа, менее развитая, чем у лошадей, затылочная связка, поддерживающая череп; относительно большая величина височной впадины; следовательно, отно-

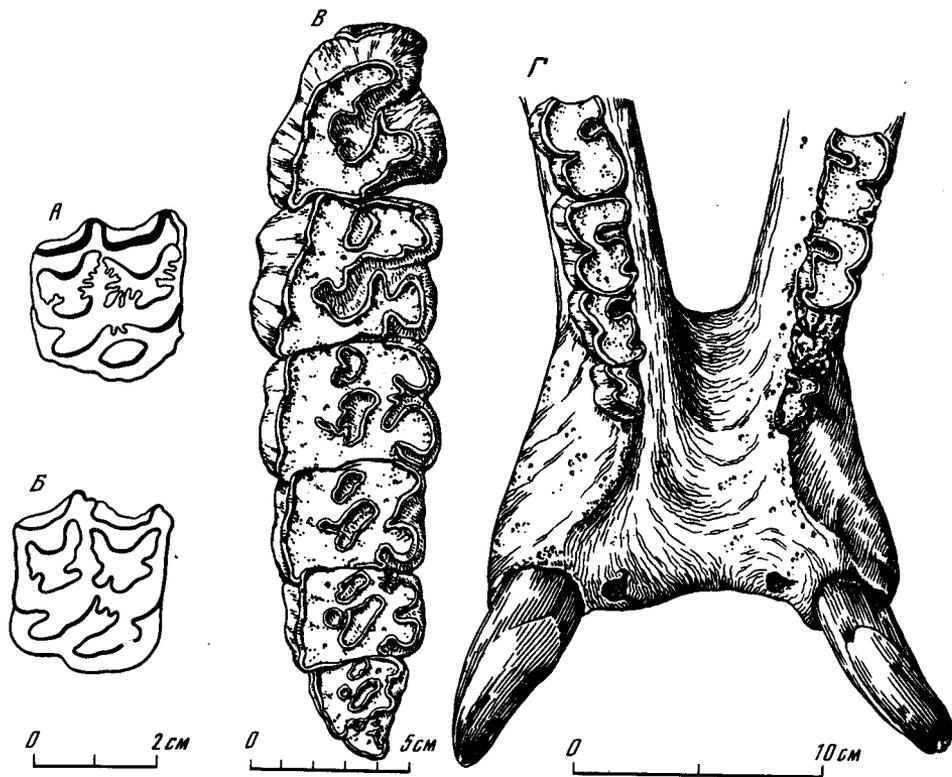


Рис. 5. Жевательная поверхность зубов копытных

А — верхнего, правого коренного зуба гиппариона (*Hipparion elegans* Gromova) из Павлодара (В.И. Громова, 1954); Б — лошади *Equus stenonis* (В.И. Громова, 1952); В — верхних ложнокоренных и коренных зубов хилотерия; Г — переднего конца нижней челюсти хилотерия, вид сверху. Павлодар. Палеонтологический институт АН СССР

сительно более сильный височной мускул, чем у лошадей (вероятно, черта примитивности); меньшая редукция клыков у особей обоего пола (у современных лошадей обычно имеются только у самцов). Очень типично строение верхних коренных зубов: на не стертых до основания верхних коренных внутренних «столбик» зуба («протокон», предположительно возник из первичного конуса простого одноконусного зуба древнейших пресмыкающихся) почти на всем протяжении обособлен от остального зуба, тогда как у лошади они слиты (см. рис. 5).

По данным В.И. Громовой (1952), конечности гиппариона были более согнуты в суставах, менее выпрямлены, чем у лошадей, и гиппарион был функционально трехпалым животным; об этом говорит хорошая оформленность фаланг и суставных поверхностей на боковых пальцах — вообще все их строение и сравнительные наблюдения над боковыми пальцами современных копытных (косули, северные олени и др.), у которых эти пальцы сильно уменьшены.

Боковые пальцы гиппариона, видимо, не касались земли при беге по твердому субстрату, но должны были быть полезны при ходьбе по влажному, заболоченному грунту (возможно, и по песчаному), по скользкой тропе и т.п. Для гиппариона характерна способность боковых пальцев широко раздвигаться (что увеличивает площадь опоры стопы), сильная сгибаемость и отведение назад и среднего пальца, и боковых. Подобно северному оленю и лосю, у гиппариона более «острые углы» сгиба конечностей, чем у однопалой лошади (приспособленной для бега по твердому грунту). Эти особенности говорят, по мнению К.К. Флерова (1954), о явной приспособленности гиппариона скорее всего к влажным степям, широким речным долинам с богатой пойменной и луговой растительностью. Здесь могли быть и прибрежные леса, и участки лесостепи с кустарниками, и отдельные заболоченные места. Зубы гиппариона сравнительно с зубами однопалых лошадей имеют значительно более низкую коронку и приспособлены к более мягкой травянистой пище, чем у лошади. Все это, по мнению Флерова, свидетельствует о том, что гиппарион проводил большую часть своей жизни на мягком влажном грунте; это предполагает и Громова для малого гиппариона из Павлодара (видовое название *Hipparion elegans* Громова), относящегося к мелким видам. Для малого гиппариона, жившего на территории нынешних Западной Сибири и Казахстана большими табунами, характерна очень сильная складчатость эмали коренных зубов, малая разделенность коронки цементными прослойками, следовательно, и большая прочность зубов, и, видимо, прекрасная приспособленность их к перетиранию травянистой растительности (но мягкой см. выше. — Ю.О.). В этом отношении гиппарион напоминает современную лошадь, хотя и уступает ей. (И самому гиппариону, и фауне, для которой он характерен, посвящена обширная литература.)

Другой вид из Павлодара — длинноногий гиппарион (*Hipparion longipes* Громова) (найлены остатки не менее 9 особей) — был не только много крупнее, но и относительно более долгоногий и достигал размеров средней лошади. В нем сочетаются очень высокий для гиппариона рост с относительно длинными и тонкими ногами; этим он отличается от всех остальных известных гиппарионов, которые либо много меньше (большинство), либо если крупнее, — с массивными конечностями.

Интересные сведения о гиппарионе, о его распространении, об эволюции

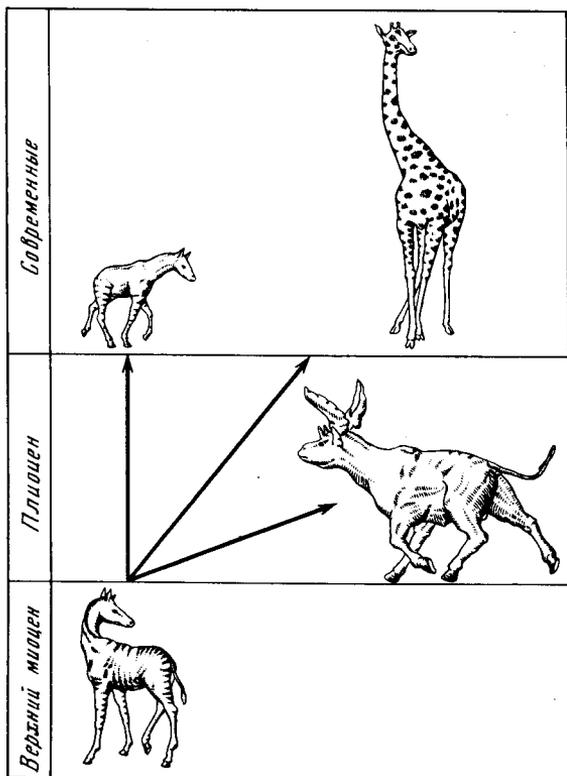


Рис. 6. Схема эволюции жираф (по Э. Кольберту)

Верхний миоцен-нижний плиоцен — палеотрагус (*Palaeotragus*). Плиоцен — сиватерий (*Sivatherium*).
Современные: окапи (*Ookiaia*) и камелопардалис (*Camelopardalis*)

головного мозга лошадей и т.д. имеются в большой работе Л.К. Габуния (1959).

Жирафы павлодарской фауны обладали умеренно вытянутой шеей, лишь слегка удлинненными ногами и, следовательно, более или менее тем же обликом, что и современные окапи лесов Центральной Африки, сравнительно недавно (1900) ставшие известными зоологам. Родина современных жираф, вероятно, Азия, давшая большой и разнообразный материал по ископаемым жирафам (Китай, Монголия, Индостан). Запутанная и сложная систематика ископаемых жираф подвергалась обстоятельному пересмотру главным образом Кольбертом (Е.Н. Colbert, 1935) и Крюзафон-Пайро (M. Crusafont-Paigo, 1952) (рис. 6). По-видимому, все жирафы, ископаемые и современные, могут быть разделены на три подсемейства: 1) наиболее архаичные в своем строении палеотраги, куда относится «живое ископаемое» — окапи, в некоторых отношениях самая примитивная из всех известных жираф (даже сравнительно с наиболее древними — верхнемиоценовыми); 2) собственно жирафы — современные длинноногие африканские жирафы с длинной шеей и сильно покатой спиной, а также и немногие ископаемые (ораснус); 3) ископаемые неогеновые (и нижнечетвертичные) сивате-

рии — сюда кроме самого сиватерия, первоначально найденного в Сиваликских холмах Индии, а сравнительно недавно и на Балканском полуострове, относятся браматерий, вишнутерий¹ и др. Это в большинстве массивные, буйволообразные жирафы, самые большие парнокопытные, не имеющие на первый взгляд ничего общего с жирафами в обычном понимании этого слова. В павлодарской фауне пока обнаружены два рода из палеотрагов. Один из них — самотерий (*Samotherium*) (название ему было дано по острову Самосу). К самотерию относятся и первоначально выделенные в самостоятельные роды жирафа, геологически приблизительно одновозрастные, описанные под названием альцицефалус из Ирана (Марага) и херсонотерий из Ново-Елизаветовки на юге Украины (А.К. Алексеев, 1915). Другая павлодарская жирафа принадлежит к роду палеотрагус, также широко распространенному в составе пикермийской фауны. Палеотрагус известен в китайской фауне гиппариона (Bohlin, 1927), где имеется вид, очень близкий к сибирскому, если не тот же самый. На территории СССР палеотрагус был описан под названием ахтиария (название по дер. Ахтиар) из верхнесарматских отложений Севастополя (А.А. Борисяк, 1915) и Эльдара в Закавказье (А.К. Алексеев, 1930).

В павлодарской фауне пока не обнаружено сиватериев. Некоторое указание на их распространение в Западной Сибири — очень крупный астрагал, найденный на одном из алтайских рудников и хранившийся долгие годы в Семипалатинском музее. Вероятно, к сиватериям относятся некоторые кости конечностей какого-то огромного парнокопытного из Косякинского карьера около Ставрополя (Кавказ), хранящейся в Палеонтологическом институте АН СССР. Не найдено в Павлодаре, возможно случайно, и длинноногих жираф из подсемейства Giraffinae, дожившего до наших дней в Африке; в ископаемом состоянии они известны из Греции (орасиус) и Китая (хонанотерий).

В павлодарской фауне довольно многочисленны остатки оленей; это — род цервавитус, впервые установленный И.П. Хоменко (1913) для Молдавии и широко распространенный в гиппарионовой фауне от Молдавии до Китая (Флеров, 1950). В отличие от бессарабского вида, обладавшего ребристыми рогами, у павлодарского, как и у близкого к нему китайского, описанного Зданским (О. Zdansky, 1925), рога гладкие. «Лопата» на рогах павлодарского оленя слабая, с тремя-четырьмя отростками (рис. 7). Характерно, что при относительной многочисленности рогов остатки черепа и зубов павлодарских оленей очень редки; видимо, кость рога — оружие боя у оленей — значительно прочнее остальных костей скелета.

Из антилоп имеются остатки трагоцеруса (рис. 8) — довольно крупной антилопы, близкой к *Tragocerus amaltheus* из неогена Греции и Малой Азии. Павлодарская газель не отличима от газели, известной из Пикерми и других местонахождений Балканского полуострова, Малой Азии и Казахстана (К.К. Флеров, 1935). (Газель из гиппарионовой фауны Китая, по данным К.К. Флерова, также вряд ли заслуживает выделения в особый вид, отличный от газели с Балканского полуострова и Малой Азии.)

В павлодарской фауне не обнаружено никаких следов обезьян, встреченных в более южных местонахождениях гиппарионовой фауны (Греция, Закавказье, Молдавия, Индия). Возможно, что причина этого кроется не только в условиях захоронения в Павлодаре, неблагоприятных для хрупких костей обезьян, но и

¹ Сива (Шива), Брами, Вишну — божества индусской мифологии.

в северном положении павлодарского местонахождения — вместе с ишимскими (у Селим-Джевара и на р. Каракол по среднему течению р. Ишим) одного из самых северных местонахождений этой фауны. Не найдены и свиньи, обычные в гиппарионовой фауне. Многочисленные растительноядные млекопитающие павлодарской фауны, в частности копытные, служили обильной пищей разнообразным хищникам. Самым грозным из них, несомненно, был очень крупный саблезуб — махайрод (см. рис. 3). Судя по уцелевшей от него большой массивной нижней челюсти, это один из самых крупных известных махайродов. По сравнению с тигром (и львом) крупные саблезубы отличаются более длинной мордой с огромными кинжалообразными уплощенными верхними клыками, могучей шеей, мощными передними конечностями при относительно слабых задних; задние — в отличие от тигра, льва и других типичных кошек — явно не приспособлены для прыжков. Видимо, саблезубы представляли экологический

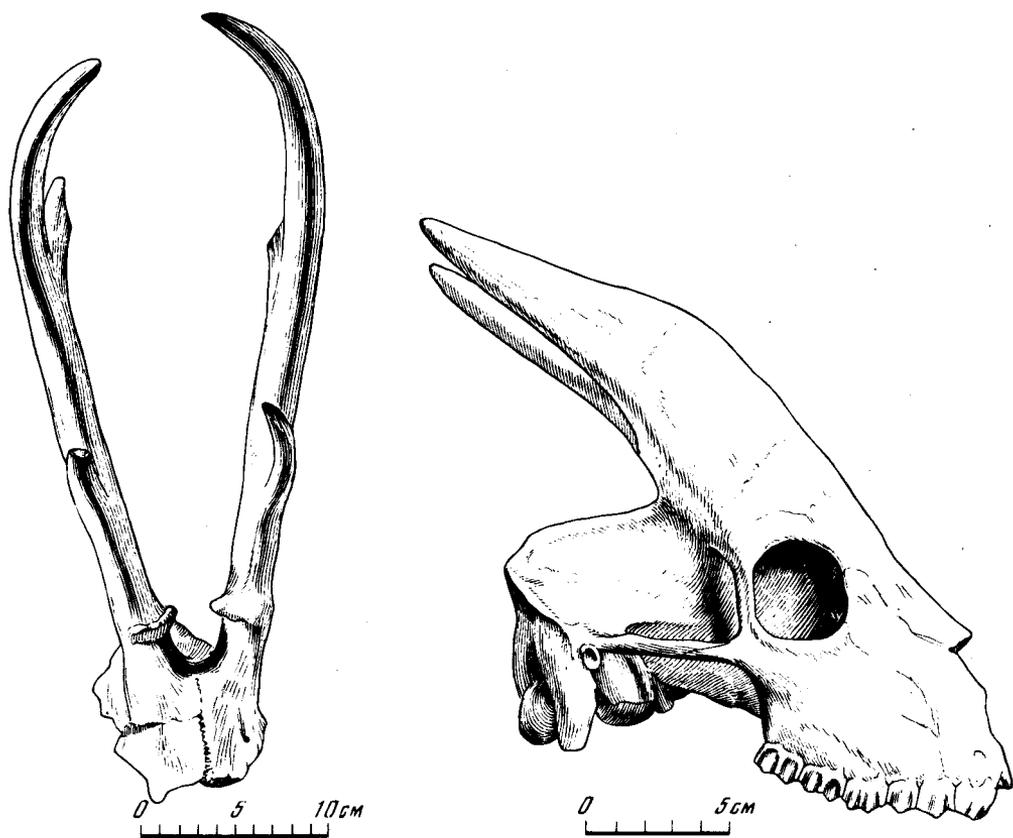


Рис. 7. Олень цервавитус (*Cervavitus orlovi* Flerov), часть черепа с рогами. Павлодар Палеонтологический институт АН СССР

Рис. 8. Трагоцерус (*Tragocerus amaltheus* Gaudry), антилопа фауны гиппариона из южноевропейских местонахождений. Неполный череп

тип, резко отличный от «настоящих кошек». Наряду с очень большими размерами павлодарскому саблезубу присущи некоторые черты архаического характера, например, меньшая, чем у других махайродов, специализация послеклыковых зубов. Небольшие остатки близкого по размерам махайрода были найдены на р. Дженама вместе с описанным М.В. Павловой зубом нижнеплиоценового мастодонта Борсона. Вообще говоря, саблезубы, образующие особое, вымершее подсемейство кошек, включали в себя, подобно современным кошкам, не только очень крупных животных величиной с тигра, но и меньших — с леопарда, рысь и более мелких. В павлодарской фауне кроме огромного махайрода обнаружены кошки величиной с рысь.

Из других хищников самым сильным была гиена из рода *Crocota* (рис. 9, Б), по скелету сходная с современной африканской пятнистой гиеной (рис. IX, а), известная из местонахождений гиппарионовой фауны во Франции, ФРГ, Венгрии, Греции, на Украине (территория бывшей Бессарабии), в Малой Азии, на Эгейских островах. Ископаемая крокута все же отлична от современной. Верхний плотоядный зуб (P^4), обычно у хищников трехбугорчатый, превращен у нее в двухбугорчатое «лезвие»; другие отличия от современной крокуты — большая стройность животного, длинноноготь, меньшая, чем у современных гиен, укороченность задних ног сравнительно с передними, значительная длина пяточной кости, что должно было делать более действенным сокращение мышц — следовательно, более быстрым бег. Известно, что современная гиена не только поедает падаль и нападает на слабых и больных животных, включая льва, но изредка, соединившись в небольшие стаи, не прочь преследовать и здоровую добычу. Тем больше оснований считать очень активным и подвижным хищником стройную и проворную крокуту гиппарионовой фауны. Возможно, лишь местной расой этого вида была и очень крупная гиена, описанная Зданским (1924) в гиппарионовой фауне Китая. Таким образом, ареал распространения гиппарионовой крокуты был очень велик — от Франции до Восточного Китая и по крайней мере от Южной Греции до Сибири.

Из других хищников в павлодарской фауне преобладает иктитерий — вид, известный из местонахождений Западной и Юго-Восточной Европы (Сицилия, Венгрия, Балканский полуостров) и Ирана (см. рис. 9, А). Иктитерий (от греческого иктис — лисица, тер — зверь) относится одними авторами к виверрам, другими — к гиенам. Действительно, иктитерии (вымерли в плиоцене) во многом промежуточны между виверрами и гиенами. Мелкий вид настолько виверрообразен, что его правильнее отнести к семейству виверр; что же касается крупного «гиппарионного» иктитерия, то изучение павлодарского материала и других сборов (G.E. Pilgrim, 1931; Ю.А. Орлов, 1938) показывает, что этот вид следует считать уже гиеной, но менее специализированной на пути к большим гиенам типа пятнистой, чем ископаемая крокута; гиппарионовый иктитерий обнаруживает сходство с ней и в строении конечностей: стройный, тонконогий, величиной с мелкого степного волка, мог быть при своей подвижности еще более активным охотником, чем крокута. На шлифах копролитов иктитерия хорошо сохранились куски оставшихся непереваренных костей млекопитающих с костными каналцами и щелями, заполненными окислами железа. Из семейства куниц в павлодарской фауне с достоверностью найдены росомаха, барсук и куница (Орлов, 1941). Росомаха Павлодара мельче описанной Зданским (1924) в фауне из Китая,

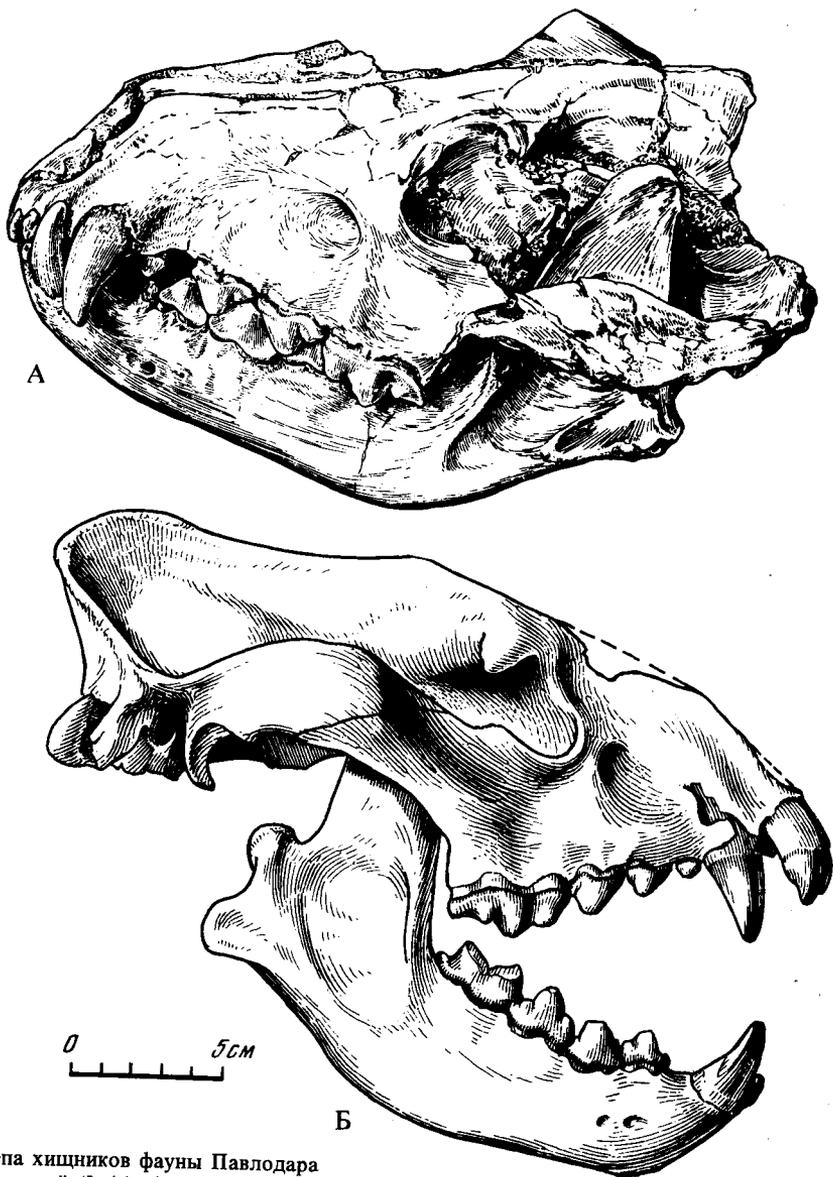


Рис. 9. Черепа хищников фауны Павлодара

А — иктитерий (*Ictitherium hipparionum* Gervais) (деформирован, неполный). (Ю.А. Орлов, 1936);
 Б — гиена крокута (*Crocuta eximia* Roth et Wagner). Палеонтологический институт АН СССР

но принадлежит тому же короткомордому роду и виду плезиогуло, что и найденные в гиппарионовой фауне Индии и Китая.

Барсук павлодарской фауны тот же, что и в пикермийской фауне Китая (О. Zdansky, 1924) и Ирана (Kittl, 1887), выделенный Зданским в род паратаксидэа (рис. 10), ввиду сходства его черепа с черепом современного короткомордого



Рис. 10. Барсук паратаксидэа (*Parataxidea crassa* Zdansky). Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флерова

североамериканского барсука таксидэа. В павлодарском материале оказались и конечности барсучьего типа (ранее были известны только череп и нижняя челюсть); они несут все черты приспособления к рытью, хотя и в меньшей степени, чем у современного барсука.

Куница павлодарской фауны неотличима от описанной Зданским в качестве нового вида. В описании Зданского нет признаков, которые подтверждали бы правильность выделения в особый вид, отличный от современной лесной куницы. По-видимому, куница из гиппарионовой фауны Сибири и Китая, если и не тож-

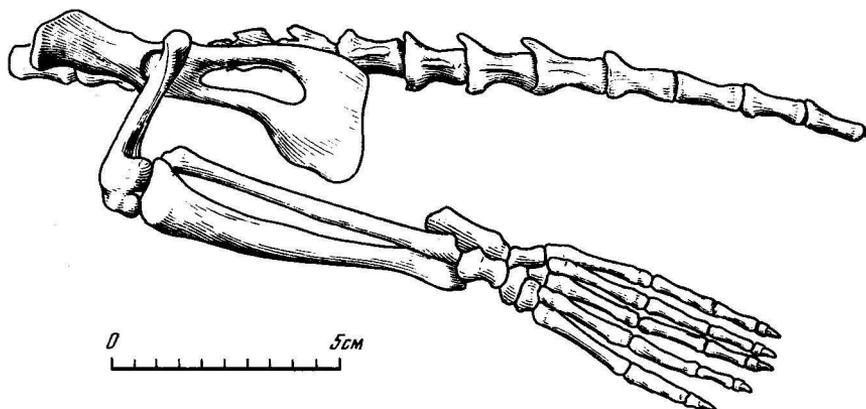


Рис. 11. Семантор (*Semantor macrurus* Orlov). Часть скелета. Павлодар (Ю.А. Орлов, 1933)



Рис. 12. Семантор (*Semantor macrurus* Orlov). Реконструкция внешнего вида

Рис. А.П.Быстрова (Ю.А.Орлов, 1933)

дественна современной лесной, то представляет очень близкий вид и, вероятно, ее прямой предок.

В конце этого обзора следует упомянуть о семанторе, своеобразном представителе семанторид, нового семейства ластоногих (Орлов, 1933, рис. 11, 12). От семантора найдена лишь задняя половина скелета, изучение которой убеждает в промежуточном положении этого ластоногого между выдробразными куницами, с одной стороны, и тюленями — с другой; это подтверждает предположение Майварта (Mivart, 1962) о возможности происхождения тюленей от куниц. Тем не менее сам семантор имеет особенности строения, исключаяющие его из прямых предков тюленей, хотя он в общем и мог бы служить одним из примеров «связующего звена» (семантор найден в слое № 1, вниз по течению от главного местонахождения).

В Павлодаре обнаружены остатки черепов, по-видимому из триониксов, кожистых трехкоготных. Из птиц А.Я. Тугариновым (1935) описаны незначительные остатки

крупного страуса, предположительно одинакового с «херсонским страусом», описанным в Бессарабии (А.Брандт, 1873), и нового сокола сушкиния, близкого к одному из современных африканских соколов и названного в честь академика П.П. Сушкина.

Помимо местонахождения у «Гусиного перелета» (ныне у железнодорожного моста) остатки той же фауны, перемешанные с комьями пятнистой глины, часто включенные в них, были встречены недалеко от раскопок вниз по течению, во вторичном залегании, вместе с костями четвертичных млекопитающих, а также рассеяны по отмелям и побережью островов вниз по Иртышу от Павлодара.

Большое количество костного материала павлодарской фауны погибло и гибнет при ежегодных разливах Иртыша. Тем не менее и до сих пор местонахождение далеко не «исчерпано». Очевидно, общее количество скелетного материала, когда-то захороненного в неогеновой песчано-глинистой толще Павлодара, огромно и, вероятно, соответствует тысячам особей, главным образом копытных, которые, может быть, стали жертвой стихийного бедствия.

Трудно сказать, чем была вызвана эта гибель. Причинами могли быть: внезапное наводнение, вызванное ливнями и сопровождавшееся ураганом; большой лесной пожар от удара молнии в засушливое лето, перекинувшийся и на степь; длительная катастрофическая засуха, при которой животные гибнут не

только от недостатка влаги и пищи, но и губят друг друга, топясь на водопое, а тяжеловесные копытные, кроме того, погибают, увязая в топком прибрежном иле; не исключена была и смерть многих животных, особенно копытных, живших стадами, от эпизоотий. Наконец, большие разливы древней реки, так сказать «пра-Иртыша», могли неоднократно и губить животных, и просто время от времени смывать с лугов и побережий реки скелетные остатки жившей по его берегам фауны.

Если считать, что значительная часть захороненного материала представляет все же итог единовременной массовой гибели животных, то можно попытаться сделать догадку о времени года, когда погибли по крайней мере те животные, от которых известен молодняк. Такая попытка была, например, сделана одним автором для местонахождения гиппарионовой фауны, в котором можно было установить примерный возраст жеребят гиппариона, допустив, что периоды размножения его и современной однопалой лошади совпадают, т.е. что в основном время рождения большинства жеребят обоих лошадиных родов одно и то же. Для павлодарской фауны такой приблизительный расчет пока еще не сделан и число жеребят со сменой зубов незначительно. По мнению К.К. Флерова (1950) можно предположить, что массовая гибель оленей павлодарской фауны произошла во второй половине лета, так как найденные в Павлодаре остатки рогов представляют не спавшие рога, а сидящие на выростах лобных костей и вполне сформировавшиеся, окостеневшие и очищенные от «бархата» (покрытой шерстью кожи).

Следовательно, животные погибли, вероятно, незадолго до периода спаривания, который у «оленьков» и у наиболее примитивных оленей (цервавитуса,

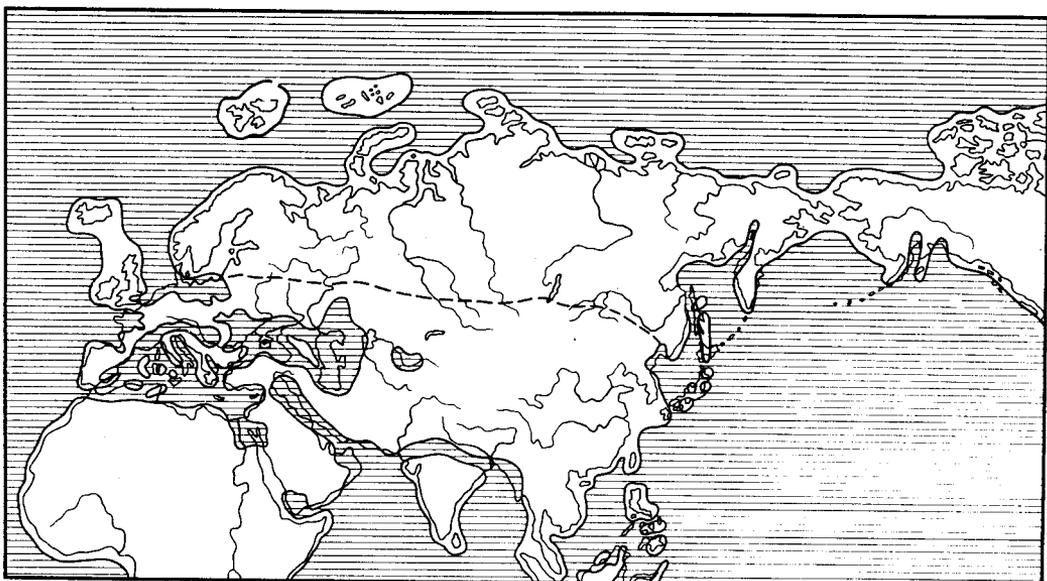


Рис. 13. Северная граница известных местонахождений фауны гиппариона (пунктирная линия) и некоторые палеогеографические связи (по Термье, 1952) в конце миоцена — нижнем плицене

мунтжаков и элафодусов) происходит летом; можно предположить, что период спаривания у павлодарского цервавитуса, еще очень близкого к мунтжакам, приходится также на вторую половину лета, а не на осень, как у большинства современных оленей.

Само павлодарское местонахождение, очевидно, лишь место захоронения перенесенных водою костных остатков, но не место гибели всей массы животных. В состав животных этой фауны, попавших в захоронение, входят и виды, широко распространенные в Европе и Азии в конце миоцена или нижнем плиоцене (гиена, иктитерий, газель), и «чисто азиатские» (паратаксидэа), и, возможно, «чисто западносибирские» виды (махайрод, семантор).

Однако общий характер фауны очень типичен для описываемого времени. Некоторые «чисто азиатские» представители этой фауны в последнее время, по-видимому, обнаруживаются в Европе. Другие же при ближайшем рассмотрении, быть может, придется принять тождественными с ранее известными европейскими, а вместе с тем сделать вывод о несколько большем однообразии фауны на обширных лесостепных и степных пространствах Европы и Азии, чем казалось ранее (рис. 13).

В настоящее время ареалы «свободного от человека» обитания диких животных очень сужены, часто до пределов заповедников, правда, в некоторых случаях крупных (Африка). Обширные степные пространства Азии, саванны Африки и Южной Америки уходят быстро и безвозвратно под земледелие и скотоводство: многие миллионы голов диких копытных истребляются человеком¹, а некоторые виды млекопитающих и птиц исчезли с лица земли. Нам уже становится трудно представить себе массовость жизни, т.е. многочисленность многих животных в прошлом. Еще совсем недавно некоторые газели в Азии, крупные антилопы, газели и зебры в Африке перекочевывали на новые пастбища или сезонные откочевки десятками, а то и сотнями тысяч голов, так что за километр и более путешественник слышал запах этих гигантских диких гуртов, которым могли бы позавидовать все скотоводы мира (рис. X—XIV). И лишь по аналогии с этой «вчерашней современностью» мы можем догадываться о той огромной «биомассе», которая была и «прошла» через нынешнюю территорию Западной Сибири и Казахстана несколько миллионов лет тому назад во времена фауны гиппариона... Разумеется, эта фауна с течением времени меняла свой облик, тем более что она была распространена от Испании до Тихоокеанского побережья Китая и от Центральной Африки до Западной Сибири и Забайкалья. Но именно Центральная и Южная Азия, по мнению многих, была родиной фауны, так напоминающей современную африканскую, хотя отдельные члены фауны гиппариона могли быть и, видимо, были совершенно разного происхождения (в смысле первичной родины их предков). Фауна гиппариона справедливо считается в значительной степени предковой для современной африканской, но ее формирование как комплекса животных разного палеогеографического происхождения не совсем ясно. Некоторыми учеными считалось, что родина этой фауны — Центральная и Южная Азия, где представлены крупные местонахождения (Китай, Монголия,

¹ В США за время с 1872 по 1874 гг. было перебито с применением изобретенного в то время скорострельного оружия (митральезы) 4,5 млн. бизонов (Павлова, 1924). По данным современных американских и французских журналов, в Африке в настоящее время убивается ежегодно около 5 тысяч слонов.

Казахстан, Сибирь, Индия и прилегающие острова). Возможно, что именно на территории Центральной и Южной Азии сформировался этот поразительно характерный и в общем однородный «праафриканский» комплекс фауны, откуда животные расселились в Европу, Переднюю Азию и Африку. Но пока это все же лишь наполовину обоснованная гипотеза, хотя наибольшее разнообразие, например, ископаемых жираф характерно именно для Азии. Однако история палеонтологии указывает на необходимость большой осторожности в этих вопросах, хотя для некоторых групп млекопитающих не приходится сомневаться в том, на каком материке они впервые появились.

Ландшафт, где обитал гиппарион, в общем должен был носить лесостепной характер; это можно допускать и для Западной Сибири и Северного Казахстана в описываемое время. Отчетливых данных о флоре Западной Сибири для этого времени мы не имеем, но представляется ясным широкое распространение фауны, ее «теплолюбивость», казалось бы, субтропический в общем характер ландшафта за исключением самых северных местонахождений. Очень широкое распространение фауны гиппариона может говорить не столько об однообразии климата для такой большой территории (от Испании до Забайкалья и от Сибири до Африки), сколько о широком распространении сходных ландшафтов; при этом могло бы идти относительно быстрое расселение разных будущих компонентов фауны из мест возникновения в другие ареалы и вся фауна, в целом однообразная, могла бы относительно быстро возникнуть на весьма обширной территории «почти одновременно» — в геологических масштабах времени. Это допущение не противоречит разнородности фауны в смысле происхождения отдельных ее представителей. Не вполне ясен и возраст сибирско-казахстанской фауны; скорее всего, это понт. За последние десятилетия были сделаны попытки, по-видимому, достаточно обоснованные, приурочить фауну гиппариона из многочисленных местонахождений Европы, Азии и Африки к разным по возрасту отложениям, хотя еще недавно указывалось на необоснованность этого подразделения и на то, что пока правильнее говорить о единой фауне млекопитающих верхнего сармата — понта. Но за последние годы накопились данные, говорящие о нескольких исторических этапах фауны гиппариона — от верхов среднего миоцена до конца нижнего плиоцена (Бажанов, 1958, 1960; Габуня, 1961); позднее сам гиппарион еще встречается, но вся эта «праафриканская» фауна уцелевает в сильно измененном виде лишь в самой Африке, где ее прямые потомки живут и поныне. Не совсем бесспорно и происхождение гиппариона; он обычно считается потомком североамериканской трехпалой лошади мерикгиппуса. По мнению же некоторых (С.Е. Пилгрим, 1913), гиппарион ведет начало от более древних лошадей Старого Света (возможно, неизвестного еще азиатского мерикгиппуса). Против этого категорически возражает Мэтью (W. Matthew, 1929) и Кольберт (H. Colbert, 1935), указывающие на то, что североамериканский гиппарион, происходящий от североамериканского же мерикгиппуса, имеет все основания считаться непосредственным предком гиппарионов Старого Света. Вместе с тем, по мнению этих авторов, своим внезапным появлением и быстрым распространением в Старом Свете гиппарион знаменует наступление нового исторического момента в большей степени, чем почти вся остальная часть фауны главным образом азиатского происхождения.

По мнению В.И. Громовой (1952), гиппарион возник, по-видимому, в Северной Америке из среднемиоценового мерикгиппуса; в Старом Свете в среднем миоцене

пока не обнаружено рода, который мог бы считаться предком гиппариона; последний появился, вероятно, в самом верхнем миоцене и быстро расселился в Старый Свет. Черты строения самых ранних гиппарионов Старого Света, по мнению В.И. Громовой, являются показателями влажной обстановки и облесенных ландшафтов, свойственных умеренным широтам. Поэтому естественно предположение о сравнительно северных путях миграции гиппариона из Северной Америки в Старый Свет. (С этим согласуется и тот факт, что в то время в Америку из Старого Света не проникли типично теплолюбивые жирафы, антилопы, гиены, а из Северной Америки в Азию — верблюды, которые могли жить в сухом климате.) Следует считать, что и в уточнении истории развития гиппарионов Старого Света и всей фауны гиппариона большую роль будет играть изучение третичных млекопитающих территории СССР, Китая, Индии.

Пока же наши сведения о фауне хотя в целом обильны, но в сущности очень неполны. В ее состав входили млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, земноводные, не говоря уже о множестве сухопутных и водных моллюсков, ракообразных, насекомых и других беспозвоночных. О них пока мы можем лишь догадываться. Выборочность захоронения костных остатков и неполнота геологической и палеонтологической летописи вообще ставят препятствие палеонтологу в его стремлении восстановить возможно полнее жизнь прошлого.

В последнее время Куртэном (В. Kurten, 1952) сделана очень интересная попытка разделения гиппарионовой фауны на лесную, степную и смешанную, основанная на изучении газелей и некоторых других млекопитающих этой фауны.

Каким бы путем ни сложилась фауна гиппариона, «пришла» ли она из Азии в Африку, как считается многими, или из Африки¹ в Азию или, наконец, формировалась одновременно или почти одновременно на широких пространствах Евразии и Африки, связанных в прошлом шире, чем теперь (Орлов, 1962), — ее «африканский» облик всегда бросался в глаза и невольно возникал вопрос о климате, в котором жила фауна. Этот вопрос решается в общем просто для местонахождений Южной Азии, Южной Европы и самой Африки, где теплый климат существует издавна, во всяком случае начиная с неогена. Не так ясно дело с Западно-Сибирской равниной и вообще с Сибирью, где находятся самые северные из обнаруженных месторождений. Ископаемая флора (если не считать неопределимых остатков и пыльцы) почти неизвестна ни из сибирских, ни из других местонахождений гиппарионовой фауны, открытых позднее в Казахстане и Киргизии; и о растительности во времена павлодарской фауны пока приходится главным образом строить догадки по флорам из других мест — то более древним, то более поздним, чем, например, фауна Павлодара на Иртыше.

Можно принять во внимание имеющиеся данные о более древних, чем фауна гиппариона, неогеновых флорах Северной и Средней Азии и о более поздних (приблизительно верхнеплиоценовых). Имеются интересные сведения и о том, что многие палеогеновые и неогеновые теплолюбивые растения Северной Азии нашли себе — «наступлением похолодания в конце плиоцена и в четвертичном периоде — «убежища» на Дальнем Востоке, в Южном Китае, на атлантическом побережье Северной Америки (П.Н. Дорофеев, 1957, 1962). Некоторые современные растения этих территорий — остатки той теплолюбивой флоры, которая

¹ Необходимо принять во внимание относительно слабую изученность ископаемых фаун Африки по сравнению с Европой и Азией.

известна в ископаемом состоянии в неогеновых отложениях Западной Сибири и, вероятно, входили в состав ландшафта, частью которого была фауна гиппариона; многие из современных южнокитайских растений, очевидно, со временем будут открыты в Западной Сибири или Казахстане как ископаемые.

Трудность восстановления ландшафта, в котором обитала сибирская фауна гиппариона, заключается и в большей геологической длительности существования некоторых растений, чем многих ископаемых млекопитающих. (Впрочем, и сама фауна гиппариона известна на большом промежутке времени, измерявшемся по крайней мере многими сотнями тысяч лет, вернее, несколькими миллионами.) К тому же и относительно геологического возраста сибирских третичных флор у палеоботаников пока еще нет единого мнения. Все же во времена гиппарионовой фауны можно предполагать для обширной территории Западной Сибири, Казахстана (вероятно, и прилегающих участков Азии) довольно мягкий климат и вместе с тем известное разнообразие ландшафта, несмотря на меньшую, чем в настоящее время, расчлененность Азии горными хребтами; многие современные хребты «моложе» гиппарионовой фауны, так как возникли в итоге более поздних горообразовательных процессов. Последние могли быть одной из основных причин климатических изменений и смены физико-географических условий, следовательно, и изменения растительности; это должно было неизбежно отразиться на животном мире, вызвать «отступление» гиппарионовой фауны на юг или по крайней мере сокращение огромного ареала ее обитания в Азии. Растительность Западной Сибири и Северного Казахстана в то время должна была быть очень разнообразной и включать, судя по упомянутым выше более ранним и более поздним флорам, многие хвойные и широколиственные породы, но в значительной степени листопадные, а также многочисленные травянистые растения. Вся эта флора кормила огромные смешанные стада мелких и крупных копытных, пасшихся вместе. В лесных массивах росли болотные кипарисы, метасеквойя с опадающей хвоей, открытая сначала в ископаемом виде в Японии, позднее как «живое ископаемое» в Китае, а недавно в ископаемом виде в Западной Сибири (на реках Оби и Тавде). Для неогеновых отложений Западной Сибири известно также несколько видов сосны. Из неогеновых отложений Казахстана, Киргизии (и Туркестана) известны тростник и многие листопадные деревья и кустарники: дуб, бук, вяз, ольха, различные виды тополя, крушина, лещина, граб, грецкий орех, клен, плакучая ива, черная бузина, кизильник, спирея, ликвидамбр. Вряд ли приходится сомневаться в наличии в «гиппарионовое время» всех этих и многих других пород, в том числе различных лиан, в лесах Западной Сибири и Северного Казахстана.

Данные о травянистой растительности — в виде отпечатков — пока скудны, но можно предполагать, что и она была богата (тогда на чем паслись бы газели, разнообразные крупные антилопы и др.), да и древесные породы, несомненно, были гораздо разнообразнее, чем известные ныне. По мнению П.Н. Дорофеева (1957), западносибирские третичные флоры рисуют нам картину лесной растительности, умеренно теплолюбивой, скорее всего с муссонным или ему подобным климатом, при котором обычны сезонные чередования сухих континентальных ветров и влажных морских.

В.П. Никитин (1961) полагает, что ландшафт Западной Сибири и Северного Казахстана в «гиппарионовое время» в отличие от допущенного мною носит характер современной Барабинской степи. Полностью с этим трудно согласиться

уже по одному наличию в гиппарионовой фауне мастодонтов, носорогов и жираф. Даже современный слон в природной обстановке ежедневно поглощает огромное количество листвы и ветвей (щепки в помете африканского слона толщиной до нескольких сантиметров). Листва и молодые побеги, а не трава основной корм жираф и большинства носорогов. Современные жирафы отнюдь не чисто степные животные.

И если таков корм современного слона при его мелкогребнистых коренных зубах, то тем более нет оснований считать степными «травоядными» мастодонтов и динотериев, столь характерных для фауны гиппариона, коренные зубы которых имеют либо большие бугры, либо массивные с толстой эмалью гребни.

Куницы (в павлодарской фауне они разнообразны) точно так же не степные жители, а лесные. Поэтому наличие лесов и, вероятно, «парковых саванн» на территории Западной Сибири и Казахстана в «гиппарионовое время» несомненно.

Листопадность многих широколиственных древесных пород (из хвойных теряла на зиму хвою метасеквойя) и, возможно, засухи, а на Севере и прохладные зимние периоды должны были вызывать значительные откочевки копытных гиппарионовой фауны на юг на многие сотни километров, а за ними — как всегда — двигались кормившиеся копытными хищники, хищные птицы — грифы, питавшиеся падалью, и др.

С наступлением жаркого летнего времени и засух, наверно, имели место откочевки в обратном направлении, далеко на север: путь с юга на север, вероятно, был открыт до самого моря — ни горных хребтов, ни рек широтного направления в то время в Западной Сибири, по-видимому, не было; возможности перекочевок скорее всего регулировались климатическими условиями и характером лесов и растительности в целом.*

* Павлодарское местонахождение и его фауна изучается и в настоящее время. Состав фауны представляется несколько иным. Остатков динотериев в Павлодаре так и не найдено. Судя по составу других местонахождений гиппарионовой фауны в Казахстане и Центральной Азии, динотерии в этих регионах не обитали никогда. Вне костеносного горизонта, но в пределах павлодарской свиты здесь найден почти полный скелет медведя агриотерия (*Agriotherium*).

Павлодарский олень ныне отнесен И.А. Вислобоковой к новому роду павлодария (*Pavlodaria orlovi*), принадлежащему к подсемейству американских оленей.

Гиена, найденная в Павлодаре, относится ныне к роду перкрокута (*Pericrocuta*), известному из гиппарионовых фаун по всей Евразии. Упоминаемая в тексте крупная гиена отнесена ныне к роду пахикрокута (*Pachycrocuta*).

По сегодняшним представлениям происхождение рода гиппарион (*Hipparion*), давшего название фауне, реконструируется однозначно. Он возник в Северной Америке около 14 млн. лет назад и 12 млн. лет назад (или чуть раньше) распространился на территорию Евразии, а затем в Африку.

Высказанная Ю.А. Орловым гипотеза о Центральной Азии как центре формирования гиппарионовой фауны, подтверждена последующими исследователями (Дмитриева, 1977; Жегалло, 1978; Година, 1979). Эта фауна распространилась в позднем плиоцене на территорию юга Европы, большую часть Африки, Центральную и частично Южную Азию — вплоть до Индокитайского полуострова.

*...Конь есть водяной чёрн, подобием коню, зубы
имать велики, един зуб весит тринадцать литр.
Вепрелон видом подобен льву, а ногти, и хвост,
и зубы, что у кабана дикого.*

*«Азбуковник» (Сказания русского народа.
Собрание И. Сахарова, 1849)*

Глава пятая

ФАУНА СТАНИЦЫ БЕЛОМЕЧЕТСКОЙ (Анхитериевая фауна)

Станица Беломечетская стоит на правом берегу р. Кубани, глубоко врезающейся в толщу песков, песчаников и глин прибрежно-морского происхождения; их возраст — средний миоцен, так называемый чокрак (название дано по озеру Чокрак на Керченском полуострове Н.И. Андрусовым (1884), где им была выделена эта свита с характерной для нее морской фауной).

В осыпи правого берега Кубани около Беломечетской летом 1926 г. геолог А.В. Данов нашел несколько зубов мастодонта и обломки костей. В 1927 году по совету А.А. Борисяка здесь были сделаны раскопки бывшим геологическим комитетом, ныне ВСЕГЕИ (Всесоюзный геологический научно-исследовательский институт в Ленинграде). Раскопки дали очень интересный материал: впервые у нас была обнаружена среднемиоценовая фауна наземных млекопитающих (копытные, хищники и др.), носящая название «анхитериевой»; ее характерный член — анхитерий *Anchitherium aurelianense* Cuvier — небольшая трехпалая лошадка с еще брахиодонтными (низкими) коренными зубами.

Позднее раскопки в Беломечетской вели Палеонтологический институт АН СССР и неоднократно Институт палеобиологии Академии наук Грузинской ССР. Небольшие сборы сделаны мною в 1936 г. Находки этой же фауны были и около хутора Яман Джалга, на восток от Беломечетской, и около станицы Отрадная того же района. (Стратиграфическое положение и условия залегания фауны анхитерия на Северном Кавказе дал Л.К. Габуния в 1960 г.)

В Беломечетской, на месте, носящем с давних времен военное название «Пикет», в обрыве правого берега Кубани видны два костеносных горизонта.

Верхний, небольшой, непосредственно переходящий в почву, сложен зеленовато-бурыми песками и песчаниками общей мощностью до 1 м. В этом случае встречены вместе и раковины морских моллюсков, и кости млекопитающих.

Нижний отделен от верхнего прочным песчаником около 5—6 м вертикальной мощности и сложен чередующимися слоями песчаников и глин около 7 м по вертикали, частью без видимых органических остатков, частью — с многочисленными раковинами тех же морских моллюсков, что и в верхнем костеносном слое. Остатки млекопитающих этого горизонта залегают главным образом в его средней части, в слое толщиной около 1 м. (Далее вниз выступает лишенный видимых органических остатков песчаник с косой слоистостью (около 1 м); его подстилает богатый моллюсками рыхлый песчаник около 0,5 м.)

В обоих костеносных пластах кости млекопитающих, позвонки рыб и раковины морских моллюсков залегают вместе. Таким образом, в Беломечетском местонахождении несомненны: 1) морское, хотя и прибрежное происхождение всей толщи и 2) приуроченность млекопитающих к двум горизонтам. Однако принадлежность всех слоев в разрезах и у «Пикета», и у Яман-Джалга к чокраку, по последним данным Л.К. Габуния (1960), не вызывает сомнений. Поэтому мы будем рассматривать всех ископаемых млекопитающих Беломечетской как единую фауну.

Как и во всех неогеновых фаунах, в Беломечетской имеются копытные, хищники и др. То, что пока найдено, очень неполно отражает животный мир территории нынешнего Северного Кавказа в среднем миоцене. Тем не менее найденное заслуживает внимания потому, что это первая у нас находка анхитериевой фауны, а также потому, что некоторые новые ископаемые млекопитающие очень своеобразны. Начнем с самых крупных — хоботных. К ним в Беломечетской относится описанный А.А. Борисяком (1928, 1929) очень странный на первый взгляд мастодонт — платибелодон (*Platybelodon danovi* Borissiak),

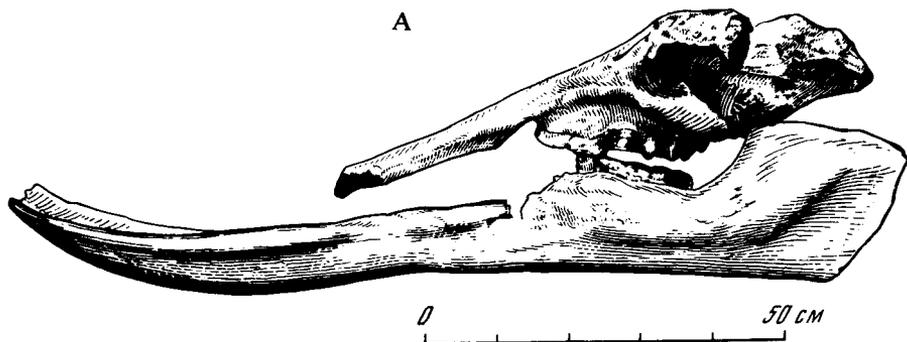
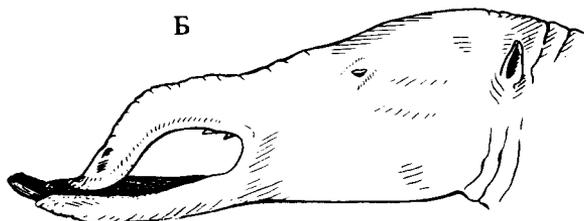


Рис. 14. Платибелодон (*Platybelodon danovi* Borissiak)

А — неполный череп с нижней челюстью. Средний миоцен (чокрак) станицы Бемечетской на р. Кубани; Б — реконструкция головы (А.А. Борисяк, 1928). Музей Палеонтологического института АН СССР



что в переводе с греческого означает «плоскокопье-зуб» — имелось в виду строение бивней-резцов животного (рис. 14).

Для платибелодона характерны плоская форма переднего конца черепа и совсем слабое развитие верхних бивней, а в нижней челюсти — странного вида необычайно длинный «совкообразный» симфиз; нижние бивни (резцы) в виде лопат. В целом симфизный отдел нижней челюсти свисает вниз, т.е. расположен под острым углом к линии коренных зубов, а не «продолжает» эту линию по прямой. Но передний отдел симфиза с торчащими из него бивнями загнут вверх, что хорошо видно сбоку. При этом бивни не только плоские, но и желобообразно вогнуты сверху. В итоге передний отдел симфиза образует своего рода большую «ложку». В задней узкой части симфиза бивни имеют эллиптическое поперечное сечение, длинная ось которого вертикальна; это строение зуба существенно для сопротивления излому при нагрузке сверху на лопатовидные передние концы бивней. Характерны еще отсутствие эмалевого слоя на верхних поверхностях бивней, значительная толщина эмали на коренных зубах и более быстрое стирание передней части коронки коренного зуба, чем задней. Все эти особенности строения после сравнения платибелодона с другими мастодонтами привели А.А. Борисяка (1928) к следующим выводам.

Платибелодон, как и некоторые другие мастодонты, — потомок древних, палеогеновых мастодонтов типа «фиомии» (*Phiomia*, олигоцен Африки), у которых верхние бивни могли служить орудием защиты и нападения, а в добывании пищи мускулистой верхней губой помогал длинный, широкий, с плоскими бивнями симфиз нижней челюсти, «ростр». Настоящего хобота у «фиомии» еще не было, на это указывает строение переднего конца черепа. У некоторых последующих «длинноростровых» мастодонтов (в миоцене) два нижних бивня образуют плотно

сложенными вершинами сильное долотообразное орудие для разрыхления земли. Еще позднее (в плейстоцене) у этой «лесостепной» линии мастодонтов увеличившиеся в размерах верхние бивни превратились в мощное оружие, но одновременно служили, как и у современных слонов, для пригибания веток и вскапывания земли. В то же время хобот, развившийся из верхней губы и конца носа, превратился в очень совершенный хватательный орган, «снял» с нижних бивней функцию добывания пищи. Другая линия потомков «фиомии» привела, наоборот, к уменьшению верхних бивней и одновременно к развитию своеобразного «черпака» на переднем конце нижней челюсти в области симфиза путем расширения и уплощения нижних бивней, т.е. к мастодонтам типа платибелодона. Длинный, но тонкий ложкообразный «ростр» нижней челюсти у платибелодона с загнутым вверх передним концом в лучшем случае годился лишь для совершенно мягкого илистого грунта озер, прибрежных топей и болот. Нижние бивни платибелодона, вероятно, едва выдавались наружу из челюсти; платибелодон, не имея хобота (как и его предки), захватывал пищу, прижимая ее мускулистой верхней губой к переднему расширенному концу нижней челюсти. Нижние бивни снашивались при этом с верхней стороны, где верхняя губа прижимала к ним растения, вероятно, нередко с илом или песком. (Стирание резцов пищей, которую прижимает к нижним резцам верхняя губа, очень отчетливо у современных и некоторых ископаемых носорогов; это одновременно превращает резцы в очень опасное оружие в виде косых острых стамесок, особенно крупных именно у безрогих носорогов типа хилотерия и ацератерия; см. главу IV.) У платибелодона верхние бивни совсем незначительны и непригодны ни для пригибания веток, ни для копания, ни в качестве серьезного оружия против крупных хищников того времени; это говорит, по мнению А.А. Борисяка, о том, что это животное укрывалось в воде, не как типичные мастодонты. Такой «земноводный» образ жизни для платибелодона представляется вполне вероятным; да и современный индийский слон на Цейлоне (уцелело лишь несколько сот голов) — любитель воды и сочной растительности цейлонских болот и топей. Задняя часть симфиза у платибелодона так сужена (см. рис. 14), что между правой и левой ветвями нижней челюсти остается совсем узкий желобок. Мало вероятно, чтобы у платибелодона язык был длинным. А.А. Борисяк и И.П. Сушкин предполагают в связи с этим, что сужение — по аналогии с тем, что описано у грызунов Б.С. Виноградовым (1926), помогало изолировать рот от пищи на время ее добывания «ростром» и прополаскивания в воде при участии верхней губы, прежде чем водяные и другие растения «попадали в рот, всегда все-таки еще с известным запасом ила» (Борисяк, 1928).

В среднем миоцене на Кавказе, несомненно, наблюдалось разнообразие ландшафтов, приуроченных к ним животных сообществ, и вряд ли можно сомневаться в наличии в Беломечетской анхитериевой фауне и других хоботных — мастодонтов, динотериев. Что касается платибелодонов, то близкий вид, более крупный, известен из Центральной Азии (пустыня Гоби), а один род, доживший до конца плейстоцена в Северной Америке, имел «ростр» в нижней челюсти около 1,5 м длины.

Кроме платибелодона в Беломечетской найдены остатки и другого мастодонта, пока не получившие точного определения.

Из непарокопытных в Беломечетской обнаружены носорог (*Dicerorhinus caucasicus* Borissiak), отнесенный к тому же роду, что и современный носорог

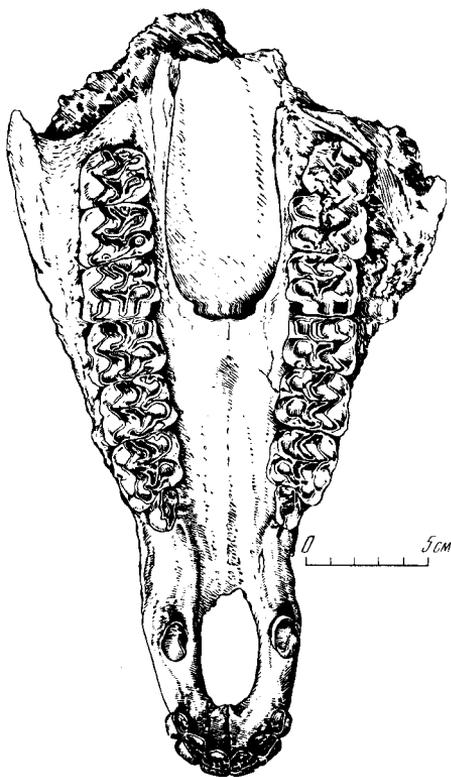
Рис. 15. Паранхитерий (*Paranchitherium karpinskii* Borissiak). Нёбная сторона черепа. Средний миоцен станицы Беломечетской (А.А. Борисьяк, 1937).

Музей Палеонтологического института АН СССР

на Суматре, и лошади. Они наиболее интересны (Борисьяк, 1937, 1945). Одна из них — анхитерий (*Anchitherium aurelianense* Cuvier) — небольшая трехпалая лошадка, характерная для среднего миоцена; по всей всей фауне млекопитающих этого времени иногда называется анхитериевой.

Анхитерий известен из многих мест в Западной Европе; обычно считается, что он представлен там одним видом, но с большой изменчивостью. Впервые анхитерий был описан Кювье (Cuvier, 1825), а позднее послужил В.О. Ковалевскому (1842—1883) основой для его классической работы (1873). Впоследствии очень сходные с анхитерием ископаемые лошади того же геологического возраста были обнаружены в Северной Америке. Остатки анхитерия в Беломечетском местонахождении совсем незначительны, но для СССР это была первая достоверная находка. Наряду с типичным анхитерием в Беломечетской оказалась другой новый род трехпалых лошадей — паранхитерий (*Paranchitherium karpinskii* Borissiak) (рис. 15). Его боковые пальцы (второй и четвертый) уменьшены и ослаблены сильнее, чем у анхитерия. Точно так же сильнее редуцирована и малая берцовая кость (у однопалой лошади сохраняется лишь маленький зачаток этой кости, сросшийся с верхним концом большой берцовой). «Прогрессивные» признаки, сближающие паранхитерия с более поздними лошадьми, наблюдаются и в строении предплюсны. Зубы паранхитерия, особенно ложнокоренные, кроме первого, уже построены как коренные, по единому плану и несут черты более поздних высших лошадей. Очень сходная с паранхитерием трехпалая лошадь парагиппус имеется в миоцене Северной Америки. Там нет «настоящего» анхитерия, но ему соответствует очень близкий по строению скелета и зубов миогиппус (*Miohippus*); нет также и паранхитерия, но ему соответствует — по такому же «этапу эволюции» — парагиппус (*Parahippus*).

В некоторых подробностях строения паранхитерий архаичнее своего североамериканского аналога парагиппуса, так как имеет признаки, сближающие его с анхитерием; но по некоторым особенностям строения зубов паранхитерий «обогнал» парагиппуса и приблизился к следующему этапу, который в Северной Америке представлен родом мерикгиппус (*Merychippus*) — возможным предком гиппариона. То же самое относится и к строению остального скелета паранхитерия. Таким образом, паранхитерий представляет собой новое звено в родословной лошадей Старого



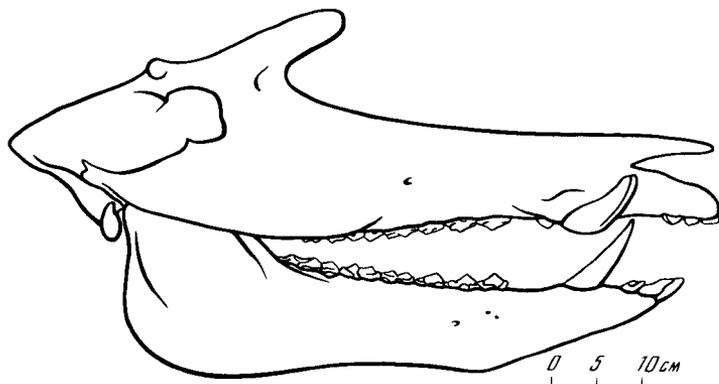
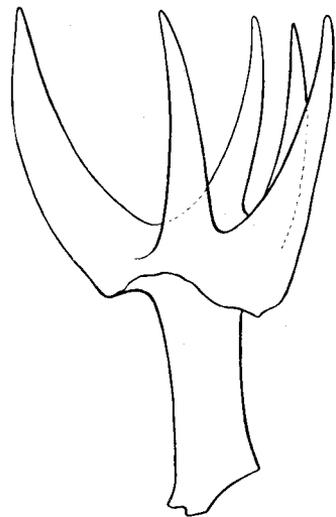


Рис. 16. Кубанохэрус (*Kubanochoerus robustus* Gabunia). Средний миоцен станицы Беломечетской. Череп с нижней челюстью, реконструкция (Л.К. Габуния, 1955)

Институт палеобиологии АН Грузинской ССР

Рис. 17. Парадикрочерус (*Paradictocerus flerovi* Gabunia). Пор. Средний миоцен станицы Беломечетской (Л.К. Габуния, 1959)
Институт палеобиологии АН Грузинской ССР



Света по сравнению с анхитерием и шаг вперед к более новым лошадям, подобно тому как в Северной Америке возник парагиппус после миогиппуса.

В Северной Америке нет тождественных с анхитерием и паранхитерием родов (хотя именно этот материк дал огромный материал по истории лошадей). А.А. Борисяк предполагает поэтому, что оба установленные им в Беломечетском местонахождении «европейца» (анхитерий и паранхитерий) не должны быть выходцами из Северной Америки вопреки обычному представлению о том, что вообще лошади в Старый Свет проникли из Нового. По мнению Борисяка, это опять ставит вопрос о возможности самостоятельного развития лошадей в Старом Свете с более глубокой древности, чем это предполагалось.

Загадочно крупное копытное беломечетской фауны кавказотерий (*Saurotherium efremovi* Vereschagin)*. Пока известен лишь обломок черепа с четырьмя срединными резцами (два левых и два правых). Они цилиндрической формы и поражают своей массивностью, прямизной, огромными корнями. Н.К. Верещагин (1960) отнес их предположительно, но без полной уверенности к непарнопалым, близким к группе лошадей; захват пищи, судя по характеру стирания резцов, производился, как у лошадей, резцами. По пропорциям телосложения кавказотерий, вероятно, занимал среднее положение между лошадьми и носорогами, если это действительно было непарнопалое.

Парнокопытные беломечетской фауны разнообразны. Один из самых интересных зверей беломечетской фауны — огромная длиннордая свинья с черепом 75 см длиной кубанохэрус (*Kubanochoerus robustus* Gabunia) (рис. 16, 18). Современные свиньи, дикие и домашние — отличные «пахари». Широкий и высокий затылок служит местом прикрепления мощной шейной мускулатуры; а

* Кавказотерий оказался родственником бегемота и ныне отнесен к семейству антракотериев, группе свинообразных, переживших расцвет еще в палеогене.

кроме того, свинья «пашет», наваливаясь с силой на широкую затылочную сторону черепа; мозговая коробка, ее толстые теменные кости и широкая чешуя затылочной очень хорошо приспособлены для передачи толчка на лицевую, роющую, часть черепа, не очень длинную. В противоположность этому у кубанохэруса мозговая коробка низкая, незначительных размеров относительно черепа в целом, конец морды округлый, а не клинообразный, как у роющих свиней; ничто не говорит о приспособленности черепа для копания. Затылочная сторона черепа кубанохэруса сильно наклонена назад, что у стоящего в покое животного обычно бывает связано с опущенным мордою вниз положением головы. Ложнокоренные зубы крупные, в общем режущего характера.

Клыки, судя по их загнутой вверх и взаимному стиранию, служили таким же сильным оружием, как и у кабана.

Самое странное — непарный рог, образованный лобными костями, округлый в поперечном сечении; его вершина лишена шероховатости, которая говорила бы о роговом чехле. Маленький рогообразный вырост лобной кости расположен над послеглазничным отростком лобной кости. Значение лобного рога непонятно: это, казалось бы, и не оружие, и не орудие. Л.К. Габуния (1957) предполагает, что это один из «перигамических» (вторичнополовых) признаков и что рог, возможно, был только у самцов.

Олень Беломечетской — древнего облика, из мунтжаков, доживших с миоцена до нашего времени (Юго-Восточная Азия). Найденный в Беломечетской дикроцерус, видимо, тот же, что и в миоцене Центральной Азии (*Dicrocerus grangeri* Colbert); рог имеет еще только две ветви, расходящиеся под острым углом от пластинообразного основания (число ветвей возрастает и в ходе эволюции оленей, и с индивидуальным возрастом у более поздних и современных). Другой олень — парадикроцерус (*Paradicrocerus flevovi* Gabunia); у него рог имеет вид невысокого столбика, от вершины которого поднимаются, слегка расходясь в стороны, пять сжатых с боков заостренных отростков (рис. 17). В Беломечетской был найден еще один примитивный олень из мунтжаков — микромерикс (*Micromeryx fluorensianus* Lartet), миниатюрный, величиной с зайца, но уже имеющий необычные для столь древних оленей зубы с относительно высокими коронками.

Интересны антилопы Беломечетской. Одна величиной с джейрана, еще недавно в несметном поголовье населявшего степи Казахстана и Центральной Азии, с толстыми у основания рогами, с низкими («брахиодонтными») зубами, близка к трагоцерусу более молодой, гиппарионовой фауны (см. главу IV), поэтому получила название паратрагоцерус (И.И. Соколов, 1949). Тэниус (Thénius, 1957) относит ее к роду протрагоцерус (предок «гиппарионовой» антилопы — трагоцеруса).

Антилопа гипсодонтус (*Hypsodontus miocenicus* Sokolov), как показывает само название, поражает необычной для столь древних полорогих высотой коренных зубов. По мнению И.И. Соколова (1949), это может говорить об очень давней дифференцировке полорогих вообще.* Рога этой антилопы тонкие, с продольными бороздками, слегка спирально скрученные вокруг продольной оси.

В анхитериевой фауне Беломечетской оказался трубкозуб, в настоящее

* Предположение И.И. Соколова, подтвердилось находками древнейших полорогих в олигоцене Центральной Азии.

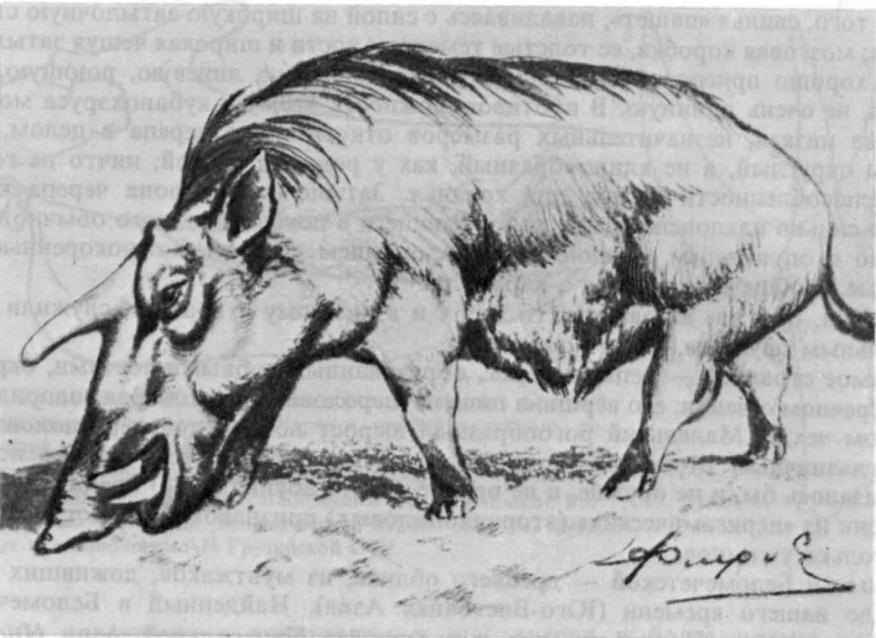


Рис. 18. Кубанохэрус (*Kubanochoerus robustus* Gabunia). Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флорова

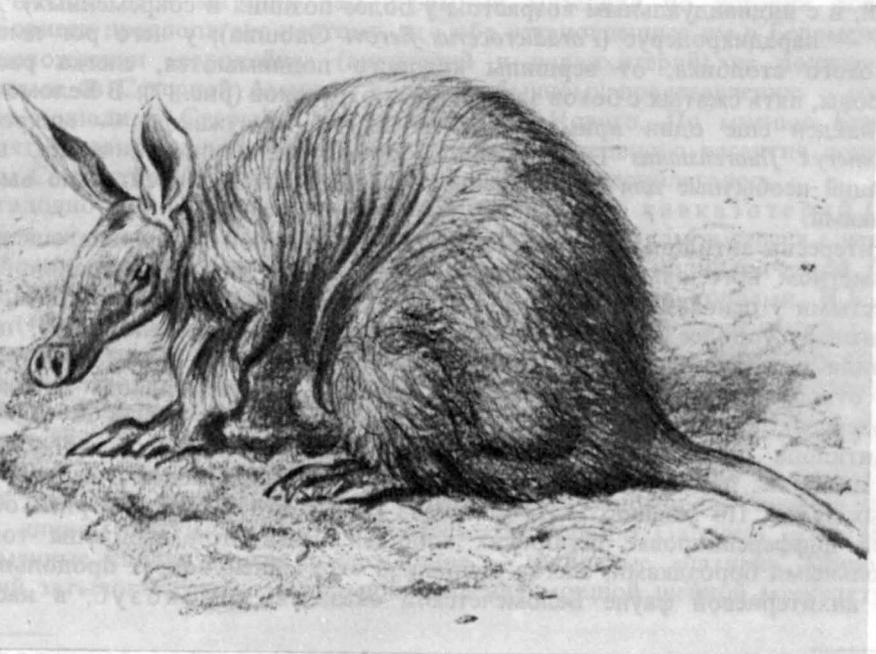


Рис. 19. Трубказуб (*Orycteropus capensis* Geoffroy)
Рис. К.К. Флорова

время характерный для сухих кустарниковых степей и саванн Африки. Предположительно беломечетский представитель отнесен к тому же роду *Ogustegorpus*, что и нынешний африканский охотник на термитов, которых он добывает необычайно длинным языком из термитников; он разрывает их лапами, которые вооружены мощными, толстыми, как копыта, когтями (рис. 19). Обычно трубкозуб считается «африканцем» по своему происхождению. Достоверные ископаемые трубкозубы известны только в составе более молодых фаун, чем беломечетская (Южная Украина, о-в Самос, Марага в Иране); не исключена возможность формирования трубкозуба и вне Африки (Л.К. Габуня, 1955).

О хищниках фауны Беломечетской мы пока знаем мало, хотя они несомненно были и разнообразны, и многочисленны при наличии различных антилоп, лошадей, оленей, грызунов и других растительноядных.

Мелкая гиена (*Crocota abessalomy Gabunia*) отнесена к тому же роду крокута, который известен и теперь в виде пятнистой гиены, хотя, по мнению описавшего ее автора, трудно быть уверенным в том, что со столь глубокой древности, как миоцен, вплоть до нашего времени «тянется» один и тот же род (Габуня, 1958). Из куниц обнаружена короткомордая росомаха, того же рода *Plesiogulo*, что и в гиппарионовой фауне Китая и Казахстана (Ю.А. Орлов, 1941).*

Из других хищников пока установлен какой-то крупный амфицион из вымершего в плиоцене особого подсемейства собак (*Amphicyoninae*). Амфиционы известны начиная с палеогена в Северной Америке и в Европе от мелких величиной с лисицу древних до очень больших, величиной с крупного медведя в неогене. Многие, судя по строению зубов, были всеяднее, чем типичные собаки (волк, лисица, шакал и др.).

Кошки в Беломечетской не найдены, но наверняка входили в состав фауны, так как в это время уже были разнообразны и мелкие, и крупные, в том числе саблезубые. Из грызунов пока обнаружен только хомяк — палеокрицетус (*Palaeocricetus caucasicus* Argiropulo) (Аргиропуло, 1940). В самой Беломечетской не найдено остатков той флоры, которая кормила мастодонтов, носорогов, лошадей и разнообразных парнокопытных. Но на Северном Кавказе известна геологически одновозрастная или почти одновозрастная флора, которая была довольно разнообразной и включала ряд влаголюбивых растений (камыш, ива, водяной папоротник сальвиния), а также деревьев теплого климата — лавр и др. (И.В. Палибин, 1936; П.А. Мчедлишвили, 1951). Однако наличие в составе фауны Беломечетской трубкозуба убедительно говорит и о существовании сухих или периодически засушливых территорий, о разнообразии обстановки (Л.К. Габуня, 1960), как это, впрочем, было во многих местах земного шара с давних времен.

Фауна Беломечетской известна очень неполно, несмотря на неоднократность раскопок: в Беломечетской постановка их в больших размерах почти непреодолимо трудна из-за многих прослоев песчаника, частью очень прочного, до нескольких метров вертикальной мощности. Разборка его вручную, клиньями и ломами слишком трудоемка; сложны и взрывные работы, когда легко ломаются и дробятся кости — и заключенные в песчаник, и лежащие в рыхлых прослоях, песках и глинах.

Таковы вкратце сведения о фауне Беломечетской — среднемиоценовой, анхи-

* Беломечетская гиена оказалась самой древней из известных гиен. Ее относят ныне к роду перкрокута (*Perrocrocota*). Находка росомахи (*Plesiogulo*) не подтвердилась, зато установлено присутствие двух видов саблезубых кошек, в том числе космополитного рода псевдаилурус (*Pseudaelurus*).

териевой, фауне. Ее присутствие на нашей территории было предсказано еще в 1894 г. М.В. Павловой — первым нашим крупным знатоком ископаемых млекопитающих (впоследствии профессор Московского университета, академик). Но до желанной встречи палеонтологов с этой фауной, да и то пока лишь с некоторыми представителями ее, прошло, как мы видим, почти столетия. Это и один из многочисленных примеров неполноты палеонтологической летописи жизни, и одновременно пример того, как много еще предстоит нам сделать в области палеонтологии позвоночных; на это неоднократно указывал и А.А. Борисяк (1928) и др.

*У нас индрик-зверь всем зверям отец,
Стих о Голубиной Книге.*

*Ноздрох-зверь приличен слону, а страшнее слона,
уши у него медвежьи, а очи под горлом, рога на
губе, а рогами может великое древо искоренити.
«Азбуковник» (Сказания русского народа.
Собрание И. Сахарова, 1849)*

Глава шестая

ФАУНА

ЧЕЛКАР-ТЕНИЗА

(Индрикотериевая фауна)

В Казахстане несколько озер носит название Челкар. Из них озеро Челкар-Тениз в «Тургайской Столовой Стране» Актюбинской области (бывшей Тургайской) вошло в палеонтологию позвоночных: с ним связано одно из интереснейших палеонтологических открытий этого века — новая фауна млекопитающих среднего миоценового возраста «во главе» с гигантским носорогом — индрикотерием. Озеро за последние столетия превратилось в солончак, который даже не всегда отмечен на картах; но еще в начале этого века в Челкар-Тенизе ловили рыбу (рис. 20).

Первые находки гигантских носорогов были сделаны в 1907—1908 гг. в Белуджистане (Пакистан). Пилгрим (G.E. Pilgrim, 1910, 1912) отнес найденные кости к известному ранее роду — ацератерию (безрогому носорогу, откуда произошло его название); а необычного вида резцы носорога были приняты за резцы свинообразного млекопитающего. Позднее там же были сделаны новые сборы и выяснилось, что все принадлежит какому-то огромному носорогу. Купер (G.E. Cooper, 1911—1914) отнес найденное к двум новым родам носорогов — белуджитерию и парацератерию. Что касается самого индрикотерия, обнаруженного горным инженером Матвеевым на р. Кара-тургай в 1912 г., а на побережье Челкар-Тениза в 1913 г. — студентом Гайлитом, то сначала эти кости были приняты за остатки мамонта, что не представляло большого интереса и вызвало у палеонтологов разочарование. При ближайшем знакомстве выяснилось, однако, что это совсем не мамонт, а гигантский носорог; А.А. Борисьяк дал ему по совету академика Н.И. Андрусова название индрикотерий в честь «индрика-зверя» старинных русских сказаний. Неоднократные раскопки на Челкар-Тенизе и сборы около него дали большой материал и по индрикотерии, и по фауне в целом. Знакомство с ней, вернее, с теми позвоночными, которые пока известны, мы начнем с индрикотерия.

Целого скелета «индрика» не найдено, но все его кости хорошо известны от многих особей (Палеонтологический институт АН СССР в Москве и Институт зоологии АН Казахской ССР в Алма-Ате). А.А. Борисьяк (1923), впервые обстоятельно изучивший этого носорога, указывает следующее.

Индрикотерий обнаруживает сходство с древнейшими носорогами (еще малолетними) и даже с более древними, чем типичные носороги (например, с гиракодонтами); имеются общие черты и с тапирами, и с их древними сородичами — лофиодонтами (эоцен-олигоцен). Такая смесь особенностей строения обычна для древнего представителя какой-либо группы. Позднее, если животное имеет потомков, эти признаки частью «расходятся» по разным потомкам, частью исчезают в ходе эволюции, когда появляются новые особенности строения. Древний облик имеют и многие кости, и коренные зубы индрикотерия, самые архаичные из носорожьих, еще не осложненные добавочными гребнями и складками. Конечно индрикотерия — стройные для его гигантского роста и не приобрели массивности, типичной для новейших носорогов. Это относится и к длинным костям, и к мелким, например запястным; среди них особенно заметна «тапилообразность».

Характерно строение конечностей — явно «в направлении» однопалости; при этом боковые пальцы заметно ослаблены и отходят назад, как у лошадиных. Лошадиные черты присущи и другим костям, например запястным, костям предплюсны, нижнему концу локтевой и др. Частично это строение унаследовано

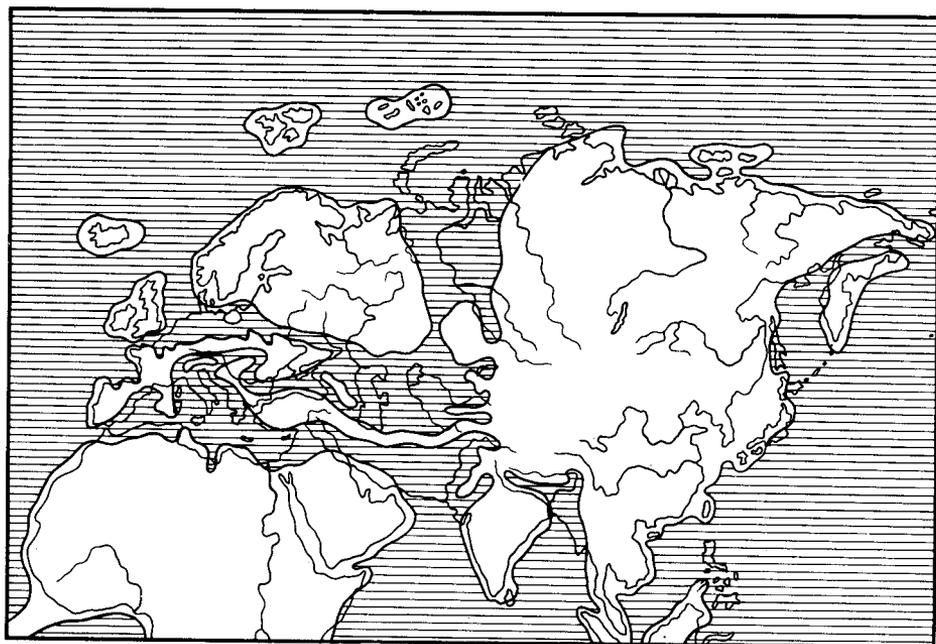


Рис. 20. Схематическая палеогеографическая карта середины олигоцена (по Терье, 1952)

с глубокой древности от предков, общих с лошадьми и тапирами, частично, быть может, — это итог сходной с лошадьми специализации конечностей, приспособительной пластичности: некоторые особенности связаны с гигантизмом животного. Несколько «слоноподобный» облик придают индрикотерию его колоннообразные ноги, а также короткие тела туловищных позвонков; позвонки обнаруживают, по мнению А.А. Борисяка, наибольшее отклонение от носорожьего типа. В общем индрикотерий настолько отличен от других носорогов, что был выделен А.А. Борисяком в особое семейство. Позднее гигантские носороги были найдены на побережье Аральского моря, в Монгольской Народной Республике, в Китае, а недавно и в Закавказье. Изучение всего накопленного привело В.И. Громову (1959) ко многим дополнениям и выводам. Остановимся на некоторых.

В.И. Громов считает, что семейство индрикотериев, обособленное от других носорогов, включает три рода. Из них *Indricotherium* (средний олигоцен Казахстана, Монголии, Китая) представлен одним видом *Indricotherium transuralicum* Pavlova, установленным М.В. Павловой (1922). Для Монголии он был описан Осборном (1923) под названием белуджитерия.

Другой род из раннего миоцена — парацератерий — с более короткой мордой, более слабыми верхними резцами, по-видимому «представлял как бы следующую стадию развития группы». В.И. Громов предполагает, что в его пище кора деревьев могла играть большую роль, чем у индрикотерия, питавшегося в основном лиственной и молодыми ветвями деревьев и кустов. Впрочем

и для некоторых современных носорогов листва и ветки — довольно обычная часть их корма¹.

К этому роду относятся два вида — белуджистанский (*Paraceratherium bugtiense* Pilgrim) из холмов Бугти, описанный английским палеонтологом Пилгримом (G.E. Pilgrim, 1912), и парацератерий Прохорова (*Paraceratherium prochorovi* Borissiak) с северного побережья Аральского моря, названный так А.А. Борисяком в память М.Г. Прохорова (1885—1934), препаратора Палеонтологического института, многолетнего раскопщика, реставратора и монтировщика скелетов ископаемых млекопитающих.

Третий род, бенаратерий (*Benaratherium callistrati* Gabunia), из местонахождения средне- или верхнеолигоценового возраста около с. Бенары (юг Грузии) установил Л.К. Габуния (1951—1955). Недавно появилась заметка о якобы гигантском носороге и в Югославии.

Гигантские носороги жили в Азии, главным образом в Центральной с середины до конца олигоцена (начала миоцена). Размеры животных очень изменчивы. Для них характерны длинный узкий череп, длинная шея и голова, в спокойном состоянии животного поднятая вверх, несколько по-лошадиному (обычно у носорогов шея почти горизонтальна). Большие выемки в телах шейных позвонков (вплоть до сквозных отверстий) делали позвонки «облегченными», как у некоторых гигантских динозавров, положение передней поверхности тела позвонка — заметно выше задней — обеспечивало поднятость шеи и головы. Колоннообразные конечности индрикотериев были менее подвижны, чем у других носорогов. Индрикотерии, судя по всему, что известно о строении их зубов и скелета, были приспособлены к питанию листвой, молодыми побегами и ветвями деревьев и кустарников, а также, вероятно, и корой и жили в местностях, хотя бы частично поросших лесом, возможно, они предпочитали редколесье (К.К. Флеров, 1961). Индрикотерии — самые крупные наземные млекопитающие; соперничать с ними в размерах могли только некоторые ископаемые слоны.

Другой носорог фауны Челкар-Тениза — аллацеропс (*Allacerops turgaicum* Borissiak) (рис. XV) (А.А. Борисяк, 1914, 1943; Е.И. Беляева, 1954) — ростом с небольшую лошадку, невзрачный по сравнению с огромным индрикотерием, но некоторые черты его строения очень интересны. Его коренные зубы, не осложненные складками и дополнительными гребнями, почти столь же «просты», как у самых древних известных носорогов, например, у тригониса из олигоцена Северной Америки. Но все же это характерные носорожьи зубы. В то же время остальной скелет — легкий, стройный, во многом почти лошадиного облика, особенно плечевые и бедренные кости (и некоторые другие). Очевидно, аллацеропс еще не так далеко «ушел» от общих с лошадьми предков, как более поздние типичные носороги с их массивным, тяжеловесным скелетом.

Строение коренных зубов аллацеропса говорит о питании по преимуществу листвой и молодыми побегами кустов и деревьев. Скелет конечностей не дает указаний на приспособленность к мягкому, топкому грунту. Аллацеропс, по-видимому очень подвижный, вероятно, легко «уживался» с индрикотерием, занимая свою нишу жизни — в нижнем этаже тех же лесов и перелесков, где пасся его

¹ У современных диких копытных умеренных и северных широт (лось и др.) характер корма бывает связан с сезонными изменениями растительности, например, кора и ветви преобладают в зимние периоды.

огромный собрат. Любопытно, что аллацеропс, такой миниатюрный сравнительно с индриком, в сущности принадлежит к одному с ним типу по строению своих зубов — очень архаичных. Различия в форме костей конечностей и в строении суставов могут быть отнесены главным образом на счет своеобразной специализации индикотерия, в частности, его гигантизма (Борисяк, 1914, 1943). В последнее время в Казахстане сделаны новые находки аллацеропса (в средне-олигоценовых отложениях, но, по предположению М.Д. Бирюкова (1961), относящихся к более раннему времени, чем на Челкар-Тенизе).

Кроме индикотерия и аллацеропса в индикотериевой фауне Челкар-Тениза оказались еще более примитивные носорогообразные гиракодонты (*Parahyracodon kazakhstanensis* Beljaeva и *Protohyracodon turgaiensis* Beljaeva). Скелет гиракодонтов — еще бóльшая, чем у аллацеропса, смесь черт строения носорога, тапира и лошади и одновременно еще большая архаичность, чем у аллацеропса. Задние коренные зубы гиракодонтов уже носорожьего типа, а передние еще не приобрели полностью вида задних коренных: их строение еще проще, чем у аллацеропса; конечности — почти как у древнейших лошадок типа эогиппуса (на передней четыре пальца, как у тапира), шея, хотя и не такая длинная, как у лошадей, длинее, чем у типичных носорогов и т.д. Очень близкий гиракодонт оказался и в Монголии. Предположительно к гиракодонтам относятся и некоторые другие непарнокопытные из олигоцена Центральной Азии. Все это ставит вопрос о возможности считать Азию родиной гиракодонтов (Е.И. Беляева, 1952, 1954); но впервые они были найдены в палеогене Северной Америки, где известны почти полные скелеты этих древних «носорогов-бегунов» (прозвище дано по стройному легкому скелету и несомненной большой подвижности).

Наряду с типичными носорогами и гиракодонтами в индикотериевой фауне Казахстана найден крупный аминодонт кадуркодонт (*Cadurcodon kazakademius* Birjukov) (М.Д. Бирюков, 1961). Аминодонты считаются ветвью непарнокопытных, отделившейся от гиракодонтов или неизвестных близких им непарнокопытных еще в эоцене. На Челкар-Тенизе аминодонты не встречены, но их наличие в индикотериевой фауне Казахстана очевидно (подробнее об аминодонтах см. главу VII: рис. XVI, рис. 21).

Из других непарнокопытных Челкар-Тениза очень своеобразны схизотерии (от греческого схиз — расщелина) величиной с небольшую лошадь. Расщепленные конечные фаланги сильных (особенно на передних конечностях) крючковатых пальцев несли мощные когти вместо копыт. Эти странные животные — копытные во всем, кроме самих копыт, — были широко распространены в палеогене—неогене и в Европе, и в Азии (их возможной родине), и в Северной Америке.

На Челкар-Тенизе найдены и тапириобразные. Это колодон (*Colodon orientalis* Borissiak) и эргилия (*Ergilia kazakhstanensis* Громова). Тапиры — во многом наиболее примитивные из доживших до современности непарнокопытных (т.е. сравнительно с лошадьми и носорогами) обитатели влажных прибрежных лесов Юго-Восточной Азии и Южной Америки. Обычная пища тапиров — сочные растения, листва и молодые побеги кустов и деревьев. Род *Colodon*, установленный в фауне Челкар-Тениза А.А. Борисяком (1918), ранее был известен только в палеогене Северной Америки; тапириод эргилия известен также для олигоцена Монголии (В.И. Громова, 1960).

Лошади, точнее «лошадины», на Челкар-Тенизе не встречены, но в место-



Рис. 21. Кадуркодон (*Cadurcodon ardynensis* Osborn). Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флерова (В.И. Громова, 1954)

нахождении индрикотериевой фауны на озере Кызыл-Как Карагандинской области установлен анхитерий, новый род (*Kyzylkakhippus*)*. По мнению описавших его авторов (Л.К. Габуния и Е.И. Беляева, 1964), это не только доказывает наличие в Старом Свете лошадей в олигоцене, но и снова ставит вопрос о самостоятельном (от Северной Америки) развитии боковой ветви, не приведшей к возникновению современной лошади.

В индрикотериевой фауне, как и во всех почти фаунах млекопитающих Европы, Азии и Северной Америки начиная с нижнего олигоцена, имеются свинообразные. На самом Челкар-Тенизе найдены лишь небольшие остатки энтелодоны (*Entelodon diconodon* Trofimov), а почти целый скелет, украшающий Музей Института зоологии в Алма-Ате, найден в индрикотериевой фауне в Кара-

* Присутствие лошадиных в фауне Кызыл-Как не подтвердилось, анхитерий (*Kyzylkahippus*) был впоследствии переведен в другое семейство — халикотериев, равно родственных и носорогам и лошадиным.

Самотерии. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе IV
Платибелодон. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе V
Цервавитусы. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе V
Амфиционы. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе V









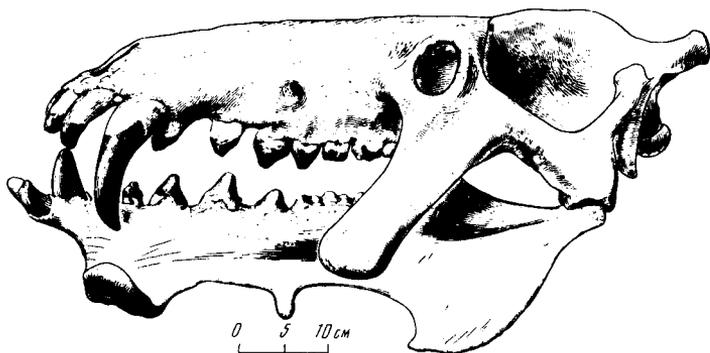


Рис. 22. Энтелодон (*Entelodon major* Birjukov). Череп с нижней челюстью (М.Д. Бирюков, 1961)

Рис. К.П. Мешкова

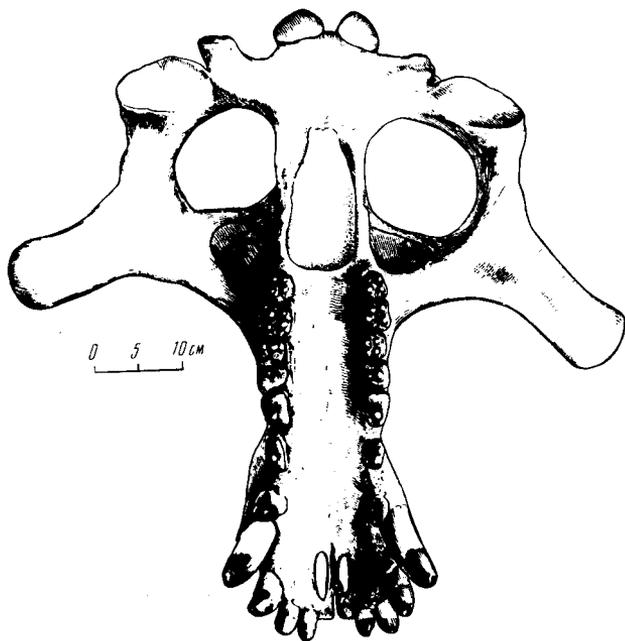


Рис. 23. Энтелодон (*Entelodon major* Birjukov). Череп снизу (М.Д. Бирюков, 1961)

Рис. К.П. Мешкова

гандинской области (выделен М.Д. Бирюковым (1961) в новый вид *Entelodon major* (рис. 22, 23). Энтелодоны, образующие особое вымершее семейство, наряду с бегемотами — самые большие свинообразные, ростом с быка, высотой до 180 см. В энтелодоне поражает череп длиной почти три четверти метра. Мозговая коробка почти уродливо мала для такого огромного черепа и крупного животного; относительно мал был и головной мозг, вероятно, не был высок и

«уровень высшей нервной деятельности». В этом отношении энтелодоны не ушли далеко от некоторых самых архаических млекопитающих начала палеогена.

Лицевая часть черепа в отличие от собственно свиней — очень длинная, плоская, а не клинообразная; конец морды округлый. От скуловых дуг отходят в стороны и вниз большие, широкие, плоские выросты в виде «бакенбард». Странный вид имеют и выросты на нижнем краю нижней челюсти, особенно передние, на уровне симфиза отогнутые в сторону, а на конце загибающиеся вверх. Второй вырост, сосцевидный, расположен на середине каждой ветви нижней челюсти и направлен вниз; небольшой третий — на нижнем краю заднего угла челюсти. Очень своеобразны и зубы. Клыки массивные, круглые в поперечном сечении; верхние направлены вниз, слегка согнуты назад (у большинства свиней они трехгранные, сильно изогнуты и завернуты вверх), с притупленной вершиной в отличие от кабана и большинства других свиней, несмотря на взаимное стирание; у кабана оно превращает их в страшное оружие в виде трехгранных кинжалов. Резцы в общем напоминают клыки и тоже круглые в поперечном сечении с притупленной вершиной. В общем резцы и клыки вместе взятые — мощные «грабли», хотя и могли служить оружием (вероятно, об этом говорят следы на черепах самцов). Передние «щечные» (ложнокоренные), особенно нижние, — раздвинутые, в виде режущих зубов, внизу довольно острых, скорее напоминающих зубы хищных, чем копытных. Задние коренные — тупобугорчатые, совсем небольшие для такого большого черепа и в сущности лишь они делают череп похожим на свиной.

Значение бугров на черепе и нижней челюсти не ясно. Частично они могли служить местом прикрепления специально дифференцированной челюстной мускулатуры; широкие «щечные» бугры на скуловых костях могли бы быть «рычагами» для шейных мускулов, например, при вытягивании из почвы корневищ растений. Большее или меньшее развитие бугров могло быть связано и с полом животного (у самцов они сильнее, чем у самок). Ясно лишь одно: пища добывалась главным образом передними зубами (резцами и клыками) и, судя по относительно слабым задним коренным зубам, не требовала больших усилий для измельчения. Животное не было приспособлено к добыванию пищи «вспахиванием» почвы и в этом отношении напоминало кубанохэруса (см. главу V). Судя по режущим ложнокоренным зубам и относительно слабым бугристым задним коренным, животное питалось в основном какими-то мягкими и сочными растениями. Но, как и все почти свиньи, энтелодон, вероятно, не пренебрегал и случайной пищей животного происхождения, может быть и падалью.

Энтелодон с его большой, округлой на конце лицевой частью черепа и маленькой мозговой коробкой отдаленно напоминает гиппопотама; и на первый взгляд хочется предположить для энтелодона земноводный образ жизни, как у бегемотов: день они проводят главным образом в воде, а ночью пасутся на бережьях рек и озер, иногда далеко от воды, опустошая встретившиеся на пути посевы. Но с такой догадкой плохо вяжутся стройные, тонкие конечности. Слабые фаланги пальцев у энтелодонов, двупалых в отличие от всех других свинообразных, вызвали предположение о наличии у животных эластичных подушек с подошвенной стороны, как у верблюдов (рис. 24).

В индрикотериевой фауне Челкар-Тениза А.А. Борисяком (1923) установлен антракотерий, предположительно из рода гемимерикс (*Hemimeryx turgaicus* Borissiak). Антракотерии были в основном размерами с кабана, четырехпалые.

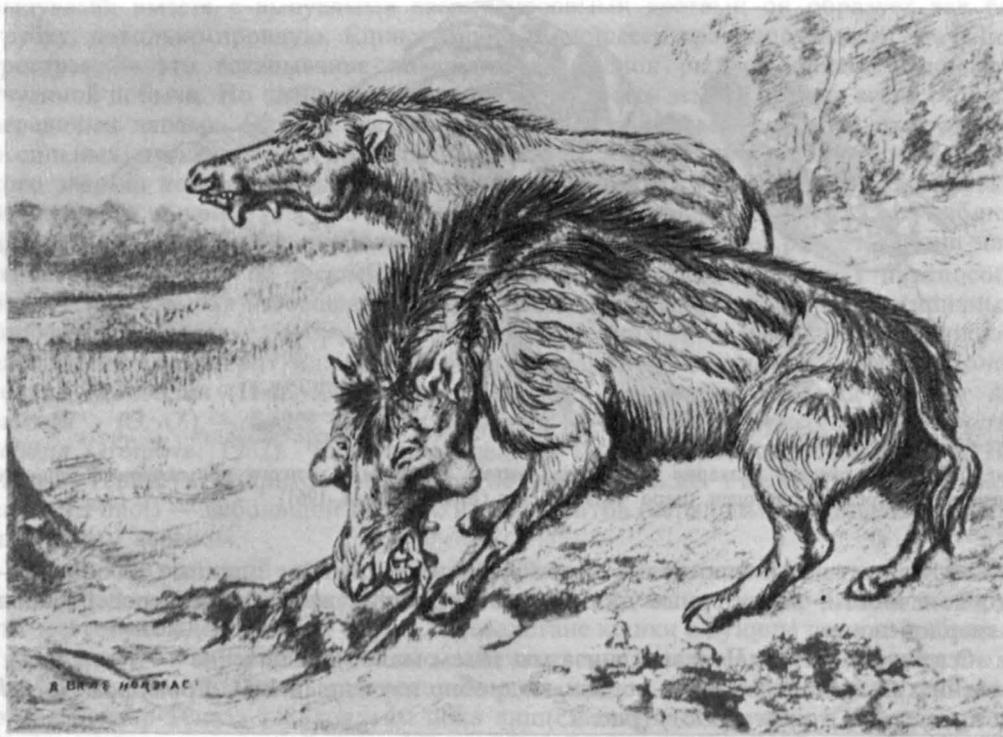


Рис. 24. Археотерий (*Archaeotherium ingens* Scott), очень близкий к *Entelodon major*. Олигоцен Северной Америки. Реконструкция внешнего вида

По W.B. Scott, 1937

У некоторых очень своеобразно строение коренных зубов: в них наряду с обычными округлыми бугорками на жевательной поверхности развиваются бугорки, имеющие в горизонтальном плане полулунную форму, как у жвачных.

По-видимому, антракотерии были в общем более кабанобразны, чем энтелодоны, хотя от семейства собственно свиней стояли еще дальше, чем энтелодоны.

Жвачные Челкар-Тениза — из древних оленеобразных, характерные для олигоцена, «древнего» облика, еще мелкие. Таков миниатюрный лофиомерикс (*Lophiomeryx turgaicus* Флеров), величиной с зайца, с острыми саблевидными клыками, четырехпалый; пястные и плюсневые кости еще не слитые. По мнению К.К. Флерова (1938, 1961), лофиомерикс напоминал современного мелкого «водяного оленька» болотистых лесов Западной Африки и может считаться предком более поздних жвачных (бугорки ложнокоренных и коренных зубов у них в горизонтальном сечении имеют полулунную форму; второй и пятый пальцы сильно ослаблены или почти исчезли, третья и четвертая пястные и плюсневые кости срослись). Другое жвачное — продремотерий (*Prodremotherium flerovi* Трофимов) — тоже мелкое, сходное с лофиомериксом, но на относительно высоких ногах, боковые пальцы (второй и пятый) уже на пути к исчезновению, третья и



Рис. 25. Части скелета челкарии (*Tshelkaria rostrata* Gromova), мелкого примитивного хищного (креодонта). Средний олигоцен, озеро Челкар-Тениз (В.И. Громова, 1961)

четвертая пястные и плюсовые кости сросшиеся, пястные длинные. В общем — это конечности, характерные для быстро бегающих жвачных, приспособленных к твердой почве.

О хищных фауны Челкар-Тениза мы знаем мало. Исключение — челкария, мелкий хищник величиной с хорька, подробно изученный В.И. Громовой (*Tshelkaria rostrata* Gromova, 1961) (рис. 25).

Челкария относится, по мнению Громовой, к наиболее архаичным креодонтам (первичным хищникам), еще близким к древнейшим насекомоядным. От них, как предполагается, происходят и хищники, и многие другие отряды высших (последовых) млекопитающих. Первоначально челкария и была отнесена к насекомоядным (Н.И. Бурчак-Абрамович, 1952)*. Однако некоторые особенности черепа и зубов говорят, по мнению Громовой, за принадлежность этого зверька к хищным, хотя по характеру пищи он мог быть по преимуществу именно насекомояден. Впрочем, современные мелкие хищники попутно с более крупной добычей не пренебрегают саранчой, жуками и другими насекомыми; а некоторые насекомоядные (например, еж) поедают мышей, ящериц, змей и т.д. Однажды автор этих строк наблюдал, как лесная землеройка загрызла очень крупную лягушку, гораздо больших размеров, чем она сама.

Коренные зубы челкарии с их острыми бугорками и режущими поперечными гребешками (соединяющими бугорки) характерны именно для млекопитающих насекомоядного образа жизни, которые поедают насекомых, их личинок, червей, голых слизней и т.п.

Наиболее своеобразная особенность челкарии, не встреченная у других млекопитающих, — заостренный впереди резцов «ростр», суженный вперед выступ межчелюстных костей, притупленный на конце. Этот выступ с нижней стороны

* Челкария помещается теперь в отряд примитивных плотоядных дельтатеридиев, корни которых уходят в мезозой (Van Valen, 1986).

выпуклый; вместе с выпуклыми сверху носовыми костями он образует как бы трубку, довольно прочную. Единственное имеющееся предположение о значении «ростра» — это вскапывание поверхностного слоя рыхлой почвы в поисках учуянной добычи. Но челкария наверняка могла рыть землю прежде всего своими передними лапами. На это указывают скелет передних конечностей, говорящий о сильных мускулах — сгибателях и разгибателях, очень крупные для маленького зверька когтевые фаланги; они высокие, сжаты с боков, острые и глубоко расщеплены на конце для прочного скрепления с роговым когтем, как это наблюдается у роющих млекопитающих в разных отрядах; сильно развит выступ для сгибателей пальцев на нижней стороне когтевых фаланг. Хорошая приспособленность для рытья несомненна, хотя далеко не так совершенна, как у типичных «профессиональных» землероев, особенно ведущих подземный образ жизни, каковы слепыш и крот или современник челкарии — псевдотсагономис из олигоцена Монголии (П.П. Гамбарян, 1952; см. ниже). Близкий вид (не тот ли самый? — Ю. О.) — более крупная челкария из олигоцена Монголии (*Tschelkaria robusta* Gromova, 1962). Челкарии выделены Громовой в особое семейство. На Челкар-Тенизе в индрикотериевой фауне найден также гиенодон (*Hyaeodon aimardi* Filhol) — небольшой хищник из креодонтов (первичных хищников) с длинным узким черепом.

Для олигоценовой эпохи известны разнообразные кошки, в том числе саблезубые, а также хищные из семейства куньи; но на Челкар-Тенизе и в других местонахождениях этой фауны в Казахстане кошки и куницы пока не найдены.

Грызунов в олигоцене было множество, причем самых разнообразных. Это рано достигшие расцвета последовые млекопитающие, но в индрикотериевой фауне Челкар-Тениза установлены пока лишь несколько: хомяк (*Cricetops affinis* Argiropulo); примитивный белкоподобный грызун, хотя и не всеми относимый к самим белкам (*Prosciurus? lohculus* Matthew et Granger); мелкий бобр [*Palaeocastor* aff. *nebrascensis* (Leidy)], роющий грызун псевдотсагономис из семейства цилиндродонтид, распространенного в олигоцене и в Азии, и в Северной Америке (*Pseudotsaganomys turgaicus* Vinogradov et Gambarjan); ардиноми (*Ardinomys kazachstanensis* Gambarjan). Несомненно, это лишь немногие из грызунов индрикотериевой фауны, судя по одновременной фауне Монголии (см. главу VII); но и там они были в олигоцене разнообразнее, чем это известно. Да и в почти одновозрастном (более молодом) местонахождении парацератериевой фауны на Аральском море у Агыспэ, найдено пять видов одних только хомякообразных грызунов, из которых один крупнее современной ондатры, примитивный тушканчик, два вида бобра, пищуха (А.И. Аргиропуло, 1940).

Почти ничего не известно о насекомоядных индрикотериевой фауны; в Монголии и в близкой по геологическому возрасту фауне Агыспэ найден еж палеоскаптор (*Palaeoscaptor*). Не обнаружены пока и многие другие мелкие позвоночные с хрупким скелетом — летучие мыши, ящерицы, земноводные, хотя и они несомненно были в составе фауны. Для среднего олигоцена Казахстана установлены крокодил, разнообразные болотные и сухопутные черепахи (В.С. Бажанов и Н.Н. Костенко, 1958; В.В. Кузнецов, 1955, 1962; Л.И. Хозацкий, 1957). Из птиц (в описываемую эпоху уже многочисленных) пока найден агноптерис (*Agnopterus turgaicus* Tugarinov), близкий к фламинго (А.Я. Тугаринов, 1940). Восемь видов стрекоз и ручейников, сходных с современными стрекозами теплой и жаркой зон Индонезии, Японии и США, найдены в отложениях со средне-

олигоценовой флорой Ашутаса на озере Зайсан (А.В. Мартынов 1929, 1938). Таким образом, животный мир на территории Казахстана в среднем олигоцене был разнообразен, хотя наши сведения о фауне пока очень неполные.

Имеются данные и о растительности, с которой был связан описываемый животный мир Казахстана в среднем олигоцене; она была разнообразна и обильна (Е.П. Коровин, 1934; А.Н. Криштофович, 1946, 1959; Б.С. Корнилова, 1956, 1959), вероятно, более холодоустойчива на севере и субтропическая на юге.

Разнообразие рельефа, наличие низин, в общем более влажных, и возвышенных междуречий и гористых участков, более сухих, должны были создавать и разнообразие ландшафтов, — с разной флорой и животным миром. Интересную общую картину всей этой жизни на территории Казахстана в среднем олигоцене дает К.К. Флеров (1938, 1961). По мнению Флерова, двум основным ландшафтам и растительным сообществам отвечали и два разных сообщества животных*.

Один тип растительности — широколиственные влаголюбивые и тенистые леса, где росли крупные грабы, грецкие орехи, ликвидамбор, секвойя, разнообразные лианы. Эти леса чередовались с густыми зарослями кустов и заболоченными участками вдоль рек и побережий озер с богатой водной растительностью. Здесь росли болотный кипарис (таксодиум), камыш, рогоз, сальвиния (плавающий водной папортник). Почву и дно стоячих водоемов покрывали опадающая листва, ветки и стволы поваленных деревьев. Именно в этой обстановке влажных лесов и заболоченных прибрежных участков обитали коротконогий миниатюрный и юркий лофиомерикс, прятавшийся от хищников в чаще, маленький хищник челкария, охотившийся за мелкой наземной живностью и, вероятно, гиенодон; а из грызунов — бобр палеокастор, белкоподобный просциурус; свинообразные — антракотерий, хемимерикс и брахиодус, которым в наше время соответствует кабан. Крокодилы, болотные черепахи, найденные в среднем олигоцене Казахстана, рыбы (пока не изучены), стрекозы и ручейники, естественно, относятся сюда же.

Другой тип растительности отвечал сухой и жаркой обстановке — сухие саванные степи и лесостепи с редколесьем. Здесь росли дриандра, ломация, цинномомум и др. В этой обстановке, по мнению Флерова, обитали длинноногий и быстрый бегун продремотерий, аналог современных мелких степных оленей и газелей; из свинообразных — энтелодон (характерны его двупалые, относительно стройные конечности — не для болот и влажных мест), возможно всеядный, частично даже плотоядный (Б.А. Трофимов, 1952), как некоторые современные свиньи; далее, гиракодонты, и из «носорогов собственно» — индрикотерий и аллацеропс; здесь же обитали роющие грызуны — псевдотсаганомисы, хомяки (и многие другие, наверняка имевшиеся, хотя пока еще и не найденные — Ю. О.).

Со временем ископаемые позвоночные среднего олигоцене Казахстана будут известны более полно; дополнится и нарисованная Флеровым картина жизни.

* Позднее для индрикотериевой фауны удалось выделить шесть типов ландшафтов.

*О, прекрасная пустыня
Любимая моя другиня...
Безмолвная и неспрднословная,
Безропотная, нестроптивая.*

«Старинный стих пустынников» (Сказание русского народа. Собрание И. Сахарова, 1849)

Азия, ты свет жизни...

П. Б. Шелли

Глава седьмая

МОНГОЛЬСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР (1946—1949)

Монгольская Народная Республика расположена довольно высоко над уровнем моря (в среднем 700 м и много выше) и покрыта в южной части почти безводными, выгорающими летом степями и глинистыми полупустынями.

Горные породы в этой гобийской части Монголии нередко почти лишены растительного и почвенного покрова, поэтому легко разрушаются ветрами и атмосферными осадками. В полупустынной обстановке Гоби при континентальном климате это приводит к развитию глубоких сложно разветвленных оврагов на этой древней суше, которую море не покрывало с нижнемелового времени, местами и с верхнеюрского. Овраги особенно развиты в глинисто-песчанистых отложениях, заполнивших в мезозое и кайнозое обширные межгорные котловины. Эти особенности ландшафта и геологического строения Монголии выяснили еще в конце прошлого и начале настоящего века наши замечательные географы и геологи Н.М. Пржевальский (1839—1888), Г.Н. Потанин (1835—1920), В.А. Обручев (1863—1956), Г.Е. Грум-Гржимайло (1860—1936), А.А. Чернов (1877—1963). В.А. Обручеву принадлежит и находка (1892 г.) ископаемого носорога в юго-восточной части МНР. В Китае «кости и зубы драконов», т.е. ископаемых млекопитающих, были известны с глубокой древности и применялись для приготовления лечебных порошков; до самого последнего времени даже был особый промысел — добывание ископаемых костей и зубов как «лекарственного сырья». На Амуре (письменное сообщение В.П. Ренгартена автору в 1961 г.) рыбаки применяли для грузил «каменные кольца», т.е. трубчатые кости динозавров.

Во втором десятилетии нашего века А.А. Борисяк на основании находок, сделанных в Казахстане, установил новые для Азии и всего Старого света фауны третичных млекопитающих. Работы А.А. Борисяка вызвали большой интерес, были переведены и опубликованы в Западной Европе и Америке и в значительной степени помогли американским ученым в поисках ископаемых позвоночных в осадочных континентальных отложениях Монголии (1921—1930 гг.), сходных с казахстанскими. Эти большие работы внесли много нового в науку об истории жизни на территории Азии, получили широкую известность и заслуженную высокую оценку. С тех пор прошел ряд лет, и в 1941 г. Комитет наук Монгольской Народной Республики обратился в Академию наук СССР с предложением организовать изучение ископаемых позвоночных в Монголии; но война помешала начать работы. В 1945 г. после вторичного приглашения со стороны Комитета наук МНР Палеонтологический институт АН СССР составил план экспедиционных работ в Монголии. Большие раскопки в отдаленных безлюдных и безводных районах Гоби, при бездорожье в то время, требовали серьезной подготовки и опытного руководства. Начальником экспедиции был профессор И.А. Ефремов (Палеонтологический институт АН СССР). В 1946 и 1948 гг. в экспедиции принял участие и автор этой книги (рис. XVII).

В 1946 г. мы работали в Гоби сентябрь и октябрь, обнаружили крупные местонахождения динозавров и других ископаемых позвоночных, что и послужило основой для дальнейших поисков и раскопок.

В 1948 г. экспедиция работала с середины марта до половины октября. Недалеко от Далан-Дзадагада — основной базы экспедиции (юг МНР) — нами был найден новый интересный динозавр, а юго-западнее хребта Нэмэгэту скелеты хищных динозавров, остатки крупных растительноядных динозавров, целое клад-

бище водных черепах, окаменелая древесина. В нескольких километрах от этого места обнаружено местонахождение раннепалеогеновых копытных и других позвоночных. Были осмотрены обширные древние котловины, заполненные отложениями верхнемелового возраста с остатками динозавров, собраны в разных местах многочисленные остатки палеогеновых млекопитающих.

В 1949 г. экспедиция работала с мая до октября (рис. 26). Были добыты пресмыкающиеся мелового периода, древние копытные — диноцераты, а также неогеновые млекопитающие: мастодонты, носороги и др. Обследовалась западная часть МНР в районе больших озер. Описание полевых работ было дано в книгах А.К. Рождественского «За динозаврами в Гоби» (1957) и И.А. Ефремова «Дорога ветров» (1957, 1962). Организация экспедиции содействовала развитию в Улан-Баторе отдела палеонтологии в музее Комитета наук МНР.

Позднее мы узнали о новых находках, сделанных монгольскими работниками и совместной Польско-Монгольской палеонтологической экспедицией 1963—1964 г. (результаты работ ко времени подготовки настоящего издания «Очерков» еще не были опубликованы); разумеется, нами были обнаружены не все местонахождения ископаемых позвоночных в Гоби. Но нам удалось открыть большие захоронения и собрать материал, представляющий и научный интерес, и музейную ценность. Экспедиция сделала также небольшие, но интересные палеоботанические сборы — отпечатки папоротников, окаменелую древесину магнолиевых, хвойных типа болотных кипарисов и других деревьев. В нижнемеловых отложениях сохранились вертикально стоящие пни (до 2 м в поперечнике и более) целого леса; а в верхнемеловых — длинные стволы с сучками и годичными слоями, куски обгорелой, окаменевшей древесины — следы древнего пожара.

Наиболее крупные местонахождения мезозоя около хребта Нэмэгэту образовались, по данным экспедиции (Ефремов, 1950), в области больших дельт, в их подводной части. Для местонахождения «дельтового типа» характерна сохранность костного материала: нередки целые скелеты, так как довольно обычны захоронения целых трупов, приносившихся течением. Это способствовало иногда скоплению трупов; тогда на небольшом участке залегают несколько скелетов (например, около горы Алтан-Ула).

Другие местонахождения образовались, вероятно, в условиях более спокойных вод — в озерах или старицах рек.

С. Киелан-Яворовская и К. Ковальский (Z. Kielan-Jaworowska and K. Kowalski,



А. К. Рождественский

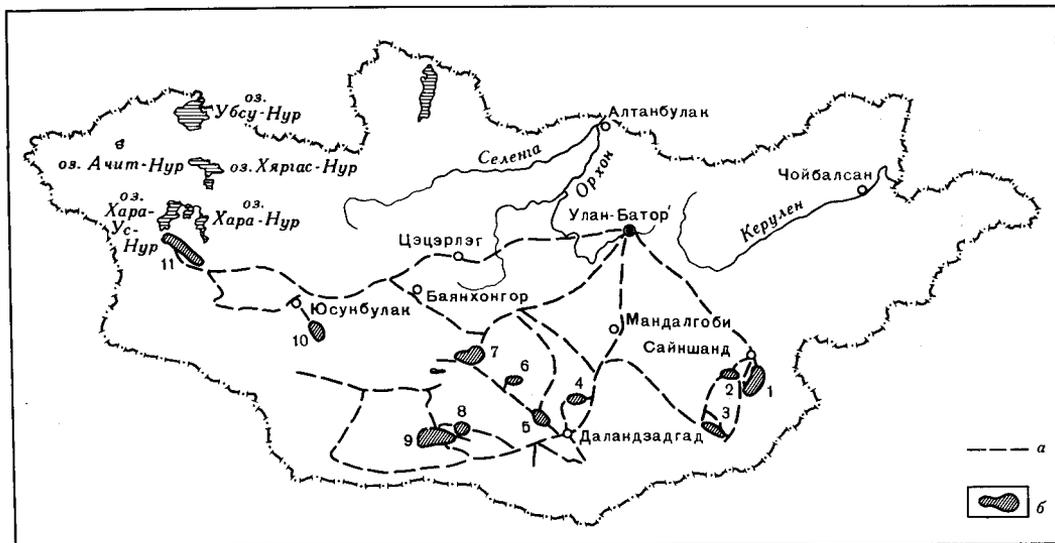


Рис. 26. Схематическая карта маршрутов и районов раскопок Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР в 1946–1949 гг.

a — маршруты; *б* — районы раскопочных работ. 1 — Байн-Ширэ; 2 — Хара-Хутул-Ула; 3 — Эргиль-Обо; 4 — Ологой-Улан-Цаб; 5 — Байн-Дзак; 6 — Оши-Нуру; 7 — Орок-Нор; 8 — Ширэгин-Гашун; 9 — Нэмэгэту; 10 — Бегер-Нур; 11 — Дзергенская котловина

1965) высказывают сомнения в русловом происхождении местонахождения Нэмэгэту*.

Для кайнозоя Монголии И.А. Ефремов (1950) и А.К. Рождественский (1954) указывают три типа захоронений: 1) в предгорных впадинах (Алтан-Тээли); здесь встречается множество черепов и разрозненных частей скелета млекопитающих; 2) в дельтах рек или более высокой части русел (Наран-Булак, Эргиль-Обо); эти местонахождения включают обильные скопления отдельных костей и скелетов обычно хорошей сохранности; 3) в озерах, старицах или больших болотах (Татал-Гол, Бэгэр-Нур), где преобладают остатки мелких животных; кости крупных редки, но иногда встречаются целые скелеты животных, увязших в трясине.

Сборы нашей экспедиции происходят, по-видимому, из десяти «горизонтов жизни» начиная с нижнего мела и кончая плиоценом.

Часть пресмыкающихся и млекопитающих, остатки которых собраны нами, — новые виды и роды, иногда и семейства. Некоторые найденные нами динозавры и млекопитающие ранее не были встречены на территории МНР и вообще в Азии или известны лишь по очень разрозненному остаткам. Строение скелета найденных позвоночных позволяет сделать некоторые предположения по поводу образа жизни и условий существования этих животных.

* Позднейшие исследования показали, что это захоронение возникло в осадках озера или речных низовьев; сохранившиеся в нем остатки не испытали длительного переноса и принадлежат животным, обитавшим поблизости от места захоронения (Gradziński, 1970).

О мезозойских и кайнозойских ландшафтах Центральной Азии помогало судить также изучение самих захоронений, условий их образования. Добытые данные позволили И.А. Ефремову (1948, 1950) предложить следующую схему истории центральноазиатской суши и жизни на ней в мезозое и кайнозое.

Континентальные мезозойские отложения Монголии начинаются с мощной толщи, вероятно, нижнеюрских осадков, частично размытых и подвергшихся выветриванию на глубину до 60 м. Характер этого выветривания указывает, по мнению И.А. Ефремова, на влажный тропический режим территории в раннемеловую эпоху. Большая вертикальная мощность лежащих выше слоев нижнемелового возраста, видимо, говорит о длительном опускании страны в эпоху нижнего мела. В этих отложениях найдены остатки костных рыб, насекомых, низших ракообразных, двустворчатых пресноводных моллюсков, а также крупные стволы деревьев.

Во второй половине мезозоя территорию Монголии занимали обширные заболоченные низменности с обильной растительностью. Условия влажного и теплого климата, вероятно, были благоприятны для многочисленных пресмыкающихся, в том числе динозавров.

Самые древние мезозойские позвоночные, обнаруженные на территории МНР, — нижнемеловые «птицетазовые динозавры» из орнитопод (в переводе с греч. — птицепогие) — пситтакозавры (рис. 27А, 28) и, по-видимому, игуанодоны*. Напомним, что в настоящее время принято считать «ящеротазовых динозавров» и «птицетазовых динозавров» двумя разными отрядами пресмыкающихся. Сам термин «динозавры» (в переводе с греческого — страшные, тяжеловесные ящеры), предложенный в прошлом веке Ричардом Оуэном (1804—1892) на основе первых находок костей каких-то неизвестных гигантских ящеров, оказался неудачен: позднее были открыты небольшие и мелкие динозавры. Но термин «динозавры» так укоренился в палеонтологии, что применяется до сих пор.

Череп пситтакозавра обладает очень высокой лицевой частью. Как обычно у птицетазовых, конец морды лишен зубов, но вооружен сильным клювом, который при жизни животного был одет роговым чехлом, что еще более увеличивало сходство с попугаем. Довольно большая височная впадина говорит о сильной челюстной височной мускулатуре; и хотя пситтакозавр — типичный представитель птицетазовых, растительноядных динозавров, но наверняка мог своим мощным клювом не только добывать растительную пищу, но и наносить очень сильные укусы (а, быть может, не пренебрегал и мелкой живностью).

Окостеневшие сухожилия, сохранившиеся в позвоночном столбе (несомненно, гибкие и упругие при жизни животного), как и строение таза, в общем те же, что и у более поздних утконосых динозавров; но лапы пситтакозавра архаичные (на задних сохранились все пять пальцев и т.д.). Эти животные сочетают в себе признаки трех подотрядов птицетазовых динозавров — орнитопод, панцирных и рогатых; поэтому пситтакозавров относили то к одному, то к другому подотряду. Это типичные орнитоподы, передвигавшиеся на двух ногах; череп в общем

* В настоящее время ископаемые позвоночные найдены и в более древних отложениях мезозоя МНР. Сюда относятся, в частности, амфибии из триаса и комплекс позвоночных из поздней юры Южной Гоби. К числу известных теперь раннемеловых находок добавились представители рыб, черепах, крокодилов, панцирных динозавров, летающих ящеров — птерозавров, примитивных млекопитающих и ряда других.

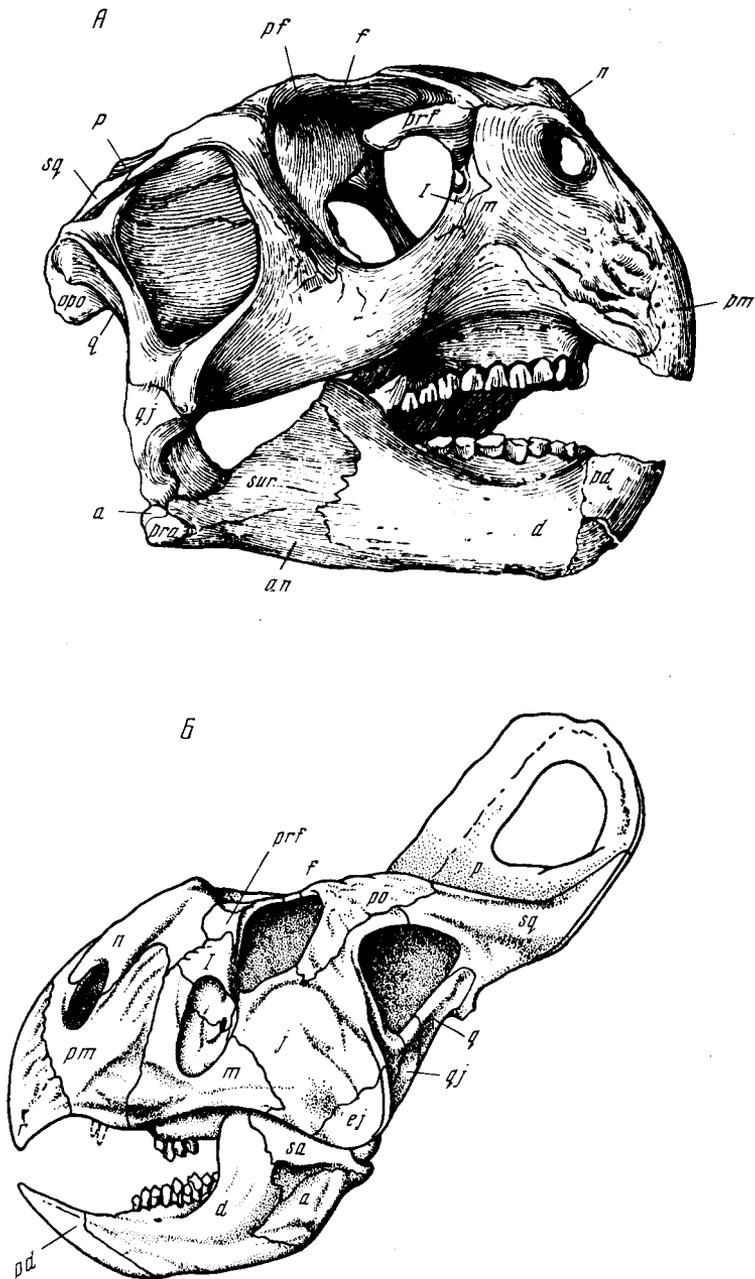


Рис. 27. А — череп пситтакозавра (*Psittacosaurus mongoliensis* Osborn), вид сбоку по Чжао Си-цзинь, 1962); Б — череп протоцератопса (*Protoceratops andrewsi* Brown et Schlawkier, 1940). Нижний и верхний мел Байн-Дзак, Монголия.

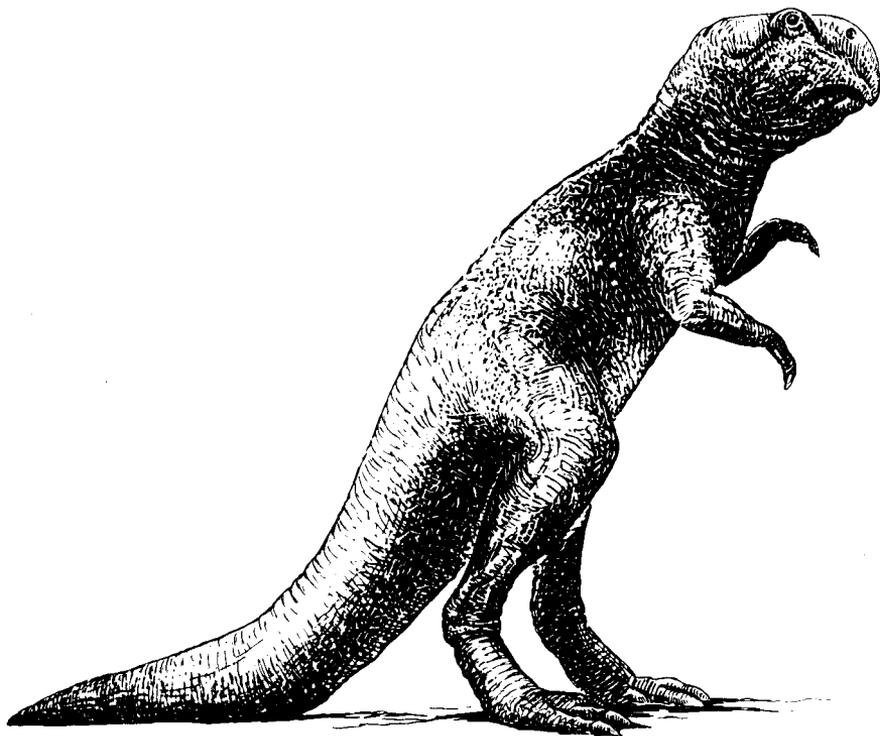


Рис. 28. Пситтакозавр. Реконструкция внешнего вида
По Чжао Си-цзинь (1962), с изменениями

того же типа что и у древнейших примитивных рогатых динозавров, а зубы сходны с зубами панцирных. Такая смесь признаков объясняется, вероятно, тем, что все три основные группы птицетазовых (птиценогие, рогатые и панцирные) произошли от общих предков. (Сами пситтакозавры вряд ли могут быть предками одной из трех групп: по-видимому, они отделились от общего «ствола» птицетазовых динозавров в начале нижнего мела, когда началось становление и быстрое развитие основных ветвей этой группы.) Недавно остатки пситтакозавров обнаружены в Западной Сибири (Рождественский, 1960); известны они также из Северного Китая. Все описанные пситтакозавры относятся к одному роду — пситтакозавр, названному так за сходство в строении лицевой части черепа с попугаем.

Название «игуанодон» указывает на сходство этих динозавров в строении зубов с крупными современными ящерицами Южной Америки и Галапагосских островов — игуанами (рис. XVIII).

Китайскими палеонтологами описан игуанодон санпазавр из Северо-Восточного Китая, очень близкий к игуанодону, впервые обнаруженному в Западной Европе, а недавно игуанодон описан и для Монгольской Народной Республики. По данным А.К. Рождественского (1952), это особый вид — *Iguanodon orientalis* (из Хамарин-Хурала). Вероятно, монгольский вид достигал размеров бельгийского.

Игуанодоны, как и пситтакозавры, были, видимо, приспособлены к обитанию во влажных, богатых растительностью местах, которые, возможно, могли служить убежищем для многих растительноядных динозавров, лишенных сильных защитных средств. Отпечатки задних, снабженных копытами и плавательными перепонками лап игуанодонов говорят о приспособленности этих животных к хождению по топким грунтам. У игуанодона нет особых защитных средств, кроме, предположительно, первого пальца передней конечности с его напоминающей кинжал длинной конической острой когтевой фалангой и мощного хвоста: это также побуждает предполагать, что игуанодоны должны были бы обитать в местах, где легко прятаться от хищных динозавров, типично «сухопутных» по строению конечностей. Такими местами могут быть заросли вокруг болот, на побережьях озер и других водоемов, где игуанодоны могли находить и корм, и убежище.

Следует, впрочем, помнить, что лишенный зубов конец морды птицетазовых динозавров был одет прочным большим роговым чехлом, как у черепах и птиц. Этот клюв был хорошо приспособлен для объедания листвы и молодых побегов кустов и деревьев.

Игуанодон, судя по лошадиной форме конца его морды, при крупных размерах и сильной челюстной мускулатуре, вероятно, мог наносить своим мощным клювом опасные укусы и рваные раны и был далеко не безобидным существом, несмотря на свою растительноядность.

Позднее, в верхнемеловое время (см. рис. 39) пситтакозавров и игуанодонов сменили утконосые динозавры, еще более приспособленные к обитанию в водной среде или к полуводному образу жизни. Слои с пситтакозаврами и игуанодонами характеризуют нижние горизонты континентальных отложений мелового периода в Монголии (их, вероятно, можно сопоставить с верхней частью свиты Тендагуру в Африке и с формацией Моррисон в Северной Америке; в Европе им, видимо, соответствует Велд).

По мнению Ефремова, в конце раннемелового времени на территории МНР произошли медленные поднятия земной коры с разломами и подводными излияниями лав, главным образом базальтовых. Осадки этой эпохи и местонахождения динозавров и других пресмыкающихся в южных и северных районах различны по своему характеру. К этому же времени Ефремов относит «внутридельтовые» дюнные пески в местонахождении Баин-Дзак, недалеко от Далан-Дзадагада в Южной Гоби (рис. 29). Здесь были найдены (впервые американскими учеными) небольшие растительноядные динозавры — протоцератопсы с зачаточным рогом на носу и яйца динозавров, вероятно, самих протоцератопсов (рис. XX, рис. 30)*. Протоцератопсы — предки более поздних крупных рогатых динозавров, типичных цератопсов из верхнемеловых отложений, главным образом Северной Америки; их череп достигал 2 м длины.

Не меньший интерес представляет собою обнаружение в этих верхнемеловых отложениях вместе с протоцератопсами следовых — высших — млекопитающих, именно насекомоядных (Дж. Симпсон — G.G. Simpson; 1925, Z. Kielan-Jaworwska and K. Kowalski, 1965).

В тех же местах в верхнемеловых отложениях нами были найдены и пан-

* Протоцератопсы найдены теперь и в ряде других местонахождений МНР, среди которых выделяется их огромное захоронение на плато Тугрикийн-Ус в Южной Гоби.

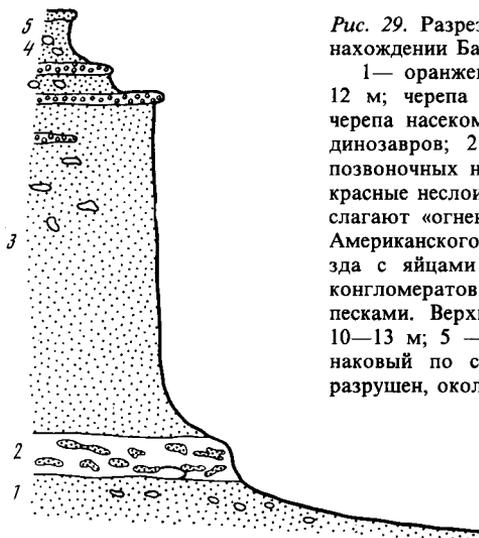


Рис. 29. Разрез верхнемеловых отложений в местонахождении Баин-Дзак (по J. Lefeld, 1965)

1 — оранжевые и коричневые пески, мощностью 12 м; черепа протоцератопса, скелет сирмозавра, черепа насекомоядных; нижний горизонт с яйцами динозавров; 2 — слой с конкрециями, остатков позвоночных не обнаружено; 3—4 м; 3 — кирпично-красные неслоистые пески с конкрециями. Эти пески слагают «огненные скалы» в описаниях экспедиций Американского естественно-исторического музея; гнезда с яйцами динозавров; 32 м; 4 — три слоя конгломератов чередующихся с кирпично-красными песками. Верхний горизонт с яйцами динозавров; 10—13 м; 5 — слой с конкрециями, почти одинаковый по составу с горизонтом № 2, сильно разрушен, около 1 м.

цирные динозавры — анкилозавры (известны с нижнемелового времени). Их эволюция шла по пути слияния отдельных кожных костных щитков; это привело к образованию поясов, покрывавших тело животного сверху, и укрепило панцирь. Из Монголии известны сравнительно ранние анкилозавры — сирмозавры (*Syrmosauridae*), относящиеся приблизительно к середине верхнемелового времени (предположительно, соответствует формации Белли-ривер Северной Америки, а по европейской шкале — кампану).

Сирмозавр — найденный нашей экспедицией новый птицетазовый динозавр (рис. 31), возможно, прямой предок поздних верхнемеловых анкилозавров**. В отличие от них у сирмозавра (Е.А. Малеев, 1952) еще нет сплошного панциря, имеются лишь ряды изолированных друг от друга шипов (как у юрского сцелидозавра). Эти ряды расположены симметрично: по бокам шеи, спины и хвоста, а также по наружной стороне передних и задних конечностей. Шея короткая, у шейных позвонков задняя суставная поверхность тела не совсем параллельна передней и опущена ниже передней; это помогало животному поднимать голову выше туловища; оно у сирмозавра типичное для верхнемеловых анкилозавров — широкое, приземистое. Спинные позвонки длинные, суставные концы тел позвонков уплощенные, грудная клетка широкая — все это говорит о малой гибкости позвоночного столба. Крестец состоит лишь из трех слившихся позвонков (у более поздних — из многих). Передняя часть подвздошной кости очень длинная. Ноги короткие, с копытцами на концах пальцев; передние конечности пятипалые, очень короткие сравнительно с задними трехпальными. Мощный хвост с пучками окостеневших при жизни сухожилий, очевидно, упругих (как у птиц в ногах), заканчивается толстой горизонтальной костной пластиной, вроде булавы. Сирмозавр напоминает этим некоторых ископаемых южноамериканских бро-

** Сейчас из МНР известно уже семь родов панцирных динозавров, среди которых наиболее древний отнесется к раннему мелу.

Рис. 30. Яйца динозавров (предположительно Protoceratops)

Музей Палеонтологического Института АН СССР

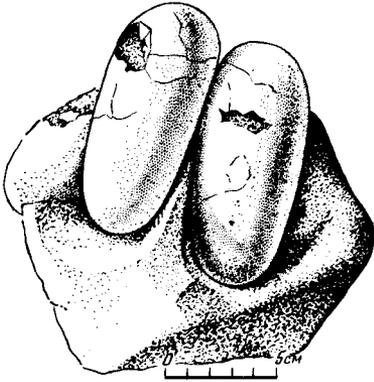
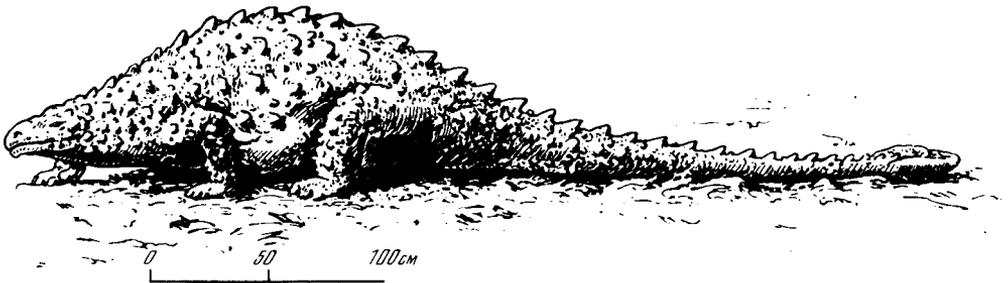


Рис. 31. Сирмозавр (*Syrmosaurus viminicaudatus* Малеев). Реконструкция внешнего вида

Рис. К.К. Флерова и Н.А. Яньшинова (Е.А. Малеев, 1952)



неносцев. Вряд ли сирмозавр был проворен: своим внешним видом он, вероятно, напоминал современных небольших тропических «жабовидных» ящериц-фринозом, покрытых шипами. Общая длина скелета сирмозавра — 4,5 м.

Кожное защитное вооружение сирмозавра из отдельных изолированных шипов, слабое, примитивное; как указывалось, он напоминает этим более древних панцирных динозавров — сцелидозавров (нижняя юра Англии). Черты архаичности сказываются и в малом числе крестцовых позвонков, и в самостоятельности крестцовых ребер, не слитных с крестцовыми позвонками (у более поздних анкилозавров они слиты). Но «булава» хвоста из сросшихся 15—20 последних позвонков, строение плечевого пояса, сильная утолщенность таза около вертлужной впадины, вертикальная постановка подвздошных костей напоминают некоторых типичных анкилозавров.

Другой панцирный динозавр, скелет которого нами найден в Восточной Гоби, в урочище Баин-Ширэ¹, отнесен Е.А. Малеевым (1952) к новому роду — таларурус (возможно, он более поздний, чем сирмозавр и протоцератопс) (рис. 32, 33). Таларурус ближе всего к типичному анкилозавру (сколозавру) из средних и верхних горизонтов верхнего мела Америки. Череп таларуруса, судя

¹ С Баин-Ширэ у нашей экспедиции связаны воспоминания не только об интересных палеонтологических находках, но и о ночной буре поздней осенью 1946 г., когда ветром изорвало палатку и нас стало засыпать песком и галькой.



Б

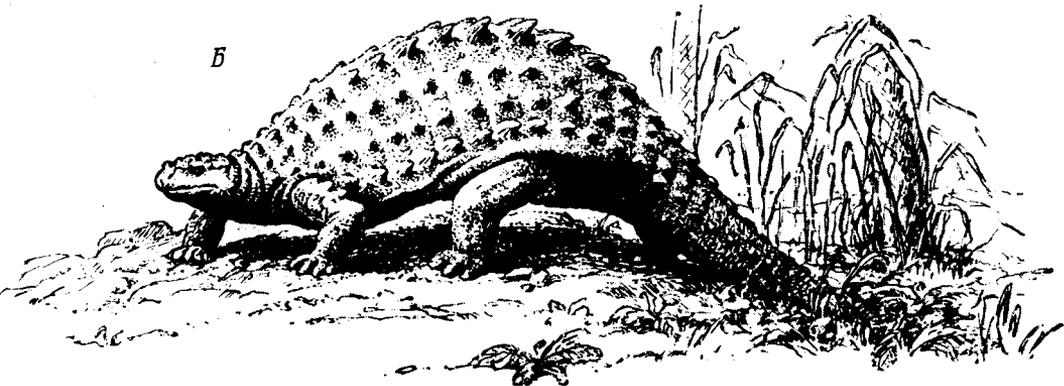


Рис. 32. Таларурус (*Talarurus plicatospineus* Maleev)

А — элемент спинного панциря, сверху (дуга из нескольких прочно соединенных пластин с шипами на концах); Б — реконструкция внешнего вида (рис. Н.А. Яньшинова). Верхний мел. Баин-Ширэ, Монголия (Е.А. Малеев, 1952).

по найденной задней части, ниже и уже, чем у североамериканских панцирных динозавров; пластины, составляющие панцирь, ладьевидные, с «килем», сходны с пластинами североамериканского анкилозавра. По наружной поверхности щитов, по бокам хвоста и ног располагались симметрично полые толстостенные костные шипы; они сильно складчатые в отличие от других анкилозавров. Тяжелый панцирь таларуруса состоит из костных пластин толщиной до 5 см, соединявшихся друг с другом при помощи слабоподвижных швов и образующих шейный, спинной и тазовой щиты; особенно мощны эти полосы брони в области крестца. Крестец длинный (четыре собственно крестцовых, четыре вошедших в крестец поясничных позвонка и один хвостовой); передние хвостовые позвонки короткие, что облегчало гибкость хвоста у его основания; длинные конечные хвостовые позвонки прочно, почти неподвижно соединены в «ударное образование». Конечности массивные, с копытцами на концах пальцев. В общем, судя по скелету, длина которого 5—6 м, таларурус был медлительным и малоподвижным животным.

В Монголии в то время были еще и гигантские растительноядные ящеротазовые динозавры типа диплодока или бронтозавра; но от них экспедицией собран незначительный материал. Диплодоку Хаас (G. Haas, 1962) приписывает рыбацкий образ жизни. Для следующей, более молодой прозднемеловой фауны характерны гигантские утконосые динозавры — зауролофы и хищные; несколько

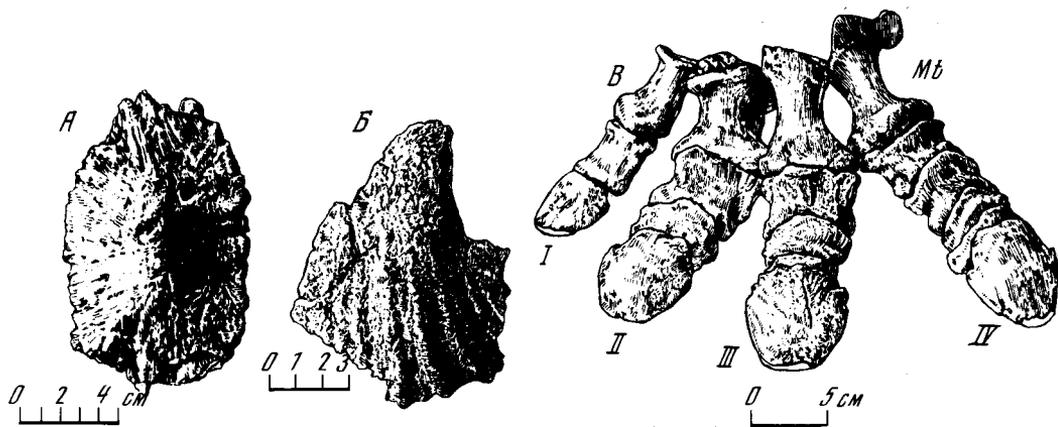


Рис. 33. Части скелета таларуруса (*Talarurus plicatospineus* Maleev).

А — пластина, Б — шип панциря; В — стопа, вид сверху (5 фаланг в IV пальце, у рептилий он первично самый многофаланговый)

скелетов тех и других было добыто в местонахождениях хребтов Нэмэгэту и Алтан-Ула в Южной Гоби.

Большие захоронения остатков позвоночных начались, по данным И.А. Ефремова, с середины позднемиоценовой эпохи, что совпало, по его предположению, с уменьшением площади озер и поднятиями страны. Поднятия ускорили течения рек, впадавших в эти равнинные озера, и тем самым усиливали «врезание» рек в толщу озерных песков, захоронявших динозавров, крокодилов, черепах и других животных. Таково найденное нами местонахождение около хребта Нэмэгэту — одно из самых больших в Старом свете. Костеносные слои залегают здесь именно в отложениях больших русел, прорезавших в верхнемеловое время песчано-глинистые отложения пресноводных озер (рис. XXI, XXII, рис. 34, 35).

В нижних слоях этих русел, в песках и песчаниках, встречаются полные скелеты крупных динозавров, растительноядных и хищных; в верхних — главным образом водные черепахи, крокодилы, остатки мелких хищных динозавров и отдельные части крупных, пресноводные рыбы, небольшие скопления пресноводных моллюсков.

Динозавры в Нэмэгэту разнообразны. Здесь найдены кости гигантских ящеро-тазовых растительноядных — завропод, огромных хищных — карнозавров и целые скелеты растительноядных утконосых — гадрозавров.

Утконосый динозавр зауролоф (А.К. Рождественский, 1952), по-видимому, был хорошо приспособлен к обитанию в прибрежной зоне бассейнов, что видно из строения черепа и конечностей (рис. XXIII, XXIV). Склеротикальные кольца в орбитах, вероятно, связаны с частым пребыванием головы под водой. Конец морды утиной формы был одет, как у гусей и уток, широким сильным роговым чехлом — клювом и, как у них, вероятно, мог служить и для срывания растительной пищи, и для отцеживания воды. Зубная «батарея», состоявшая на каждой половине челюсти из 40 сменяющих друг друга и плотно соединенных рядов щечных зубов, по несколько сот в каждой челюсти, хорошо приспособлена для перерезания и измельчения растительной пищи, в том числе не только мягкой

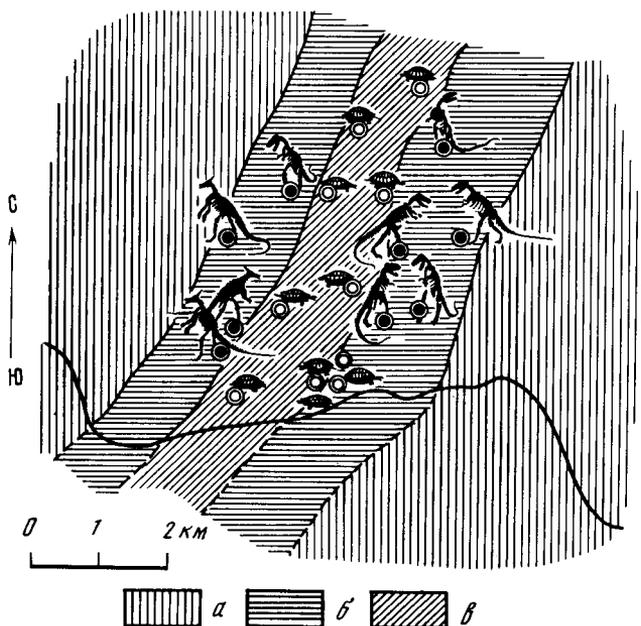


Рис. 34. Схематический план широкого (главного) костеносного русла местонахождения Нэмэгэту, Южная Гоби, Монголия

а — немые озерные песчаники и пески; *б* — пески и песчаники нижней зоны русла; *в* — конгломераты верхней и центральной зоны. Белые кружки (при черепахах) и черные (при динозаврах) даны для сопоставления со следующим рисунком (по И.А. Ефремову, 1950). Рис. К.П. Мешкова

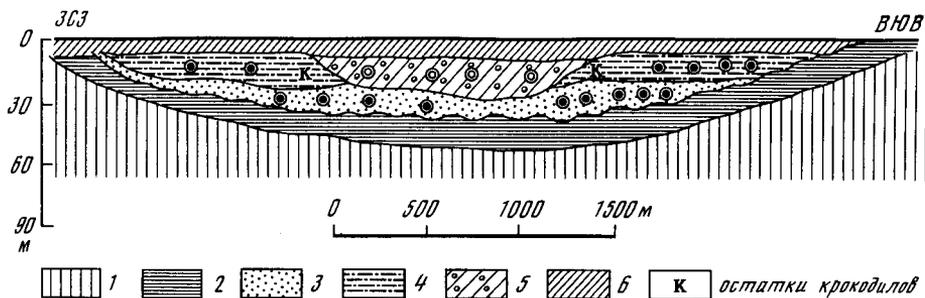


Рис. 35. Разрез главного костеносного русла местонахождения Нэмэгэту (по И.А. Ефремову, 1950)

1 — немые песчаники и пески озерной толщи; 2 — нижние красные песчаные глины; 3 — конгломераты; 4 — серые пески и песчаники с линзами «шоколадных» известковистых глин; 5 — слоистые желтые пески; 6 — косослоистые гравийники и конгломераты; к — остатки крокодилов. Остальные обозначения те же, что и на рис. 34. Рис. К.П. Мешкова

и сочной, но и жесткой. Вероятно, в связи с примешиванием минеральных частиц к пище, а быть может, их содержанием в ней и быстрым износом коронки развилась «функциональная гипсодонтность»: каждый поперечный зубной ряд, состоявший из нескольких зубов, сидевших друг под другом, как бы заменял один высокий зуб (рис. 36). Смена зубов шла всю жизнь.

Слабое развитие таза указывает на то, что зауролофы на суше вряд ли были очень подвижны и, вероятно, большую часть времени проводили в воде. Передние лапы, судя по строению наружных пальцев, резко отходящих в сторону, и фаланг, имеющих палочковидную форму, были снабжены плавательными перепонками; таковы отпечатки и отливы передних лап у некоторых североамериканских верхнемеловых утконосых динозавров (рис. 37). Зауролофы, вероятно, были приспособлены и к плаванию. Хвост, судя по скелету, был высокий и также мог служить для плавания. Копытные фаланги в задней конечности широкие; если учесть огромный вес животного и нагрузку, которую испытывала задняя лапа, это было важно для массивного животного при ходьбе; передвижению по влажному субстрату и по дну водоемов помогали и соединявшие пальцы перепонки, хорошо известные по отпечаткам задних лап у игуаноносов и утконосых динозавров.

От североамериканского зауролофа монгольский отличается более узким черепом. Длинный затылочный шпиль направлен назад более полого, чем у североамериканского; несколько иные пропорции плеча и предплечья, более низкий и широкий таз. Кроме нескольких скелетов зауролофа (один установлен, рис. XXIII), имеется серия черепов разного размера и возраста, много отдельных костей. Утконосые динозавры, как и другие птиценогие, — своего рода «копытные» среди пресмыкающихся по строению ног, а в известной степени — и по характеру щечных зубов. Но при внешнем сходстве зубных «батарей» утконосых динозавров и копытных млекопитающих существенна и разница: коренные зубы копытных обладают неровной перетирающей жевательной поверхностью, а у зауролофа она гладкая, но с острым режущим краем (см. рис. 36, А).

Остром (J.H. Ostrom, 1964) отрицает полуводный образ жизни гадрозавров (в том числе, и зауролофов) хотя и по его мнению они обитали, судя по богатым флорам позднего мела США, в прибрежных низинах, в теплом, или субтропическом климате; в ландшафте преобладали леса из хвойных, дубов, тополей, ив и т.д. Здесь «паслись» многочисленные растительноядные динозавры крупные и средних размеров, а хищные были сравнительно немногочисленны. Остром считает, что и строение скелета гадрозавров, и палеоботанические данные говорят против питания гадрозавров по преимуществу водными растениями, что их основной корм — листва и мелкие ветви листопадных деревьев, кустарников, молодые побеги хвойных. Перепонки, соединявшие пальцы, и высокий уплощенный хвост помогали переплывать реки, переходить болота в поисках пищи или при уходе от крупных хищных динозавров, но не были показателем полуводного образа жизни и питания водными растениями. Наша экспедиция обнаружила скопление скелетов зауролофов и отпечатки их кожи западнее Нэмэгэту.

Длинный гребень зауролофа имеет вид «шпиля»; образован плотно сомкнутыми носовыми костями. Конец «шпиля» округлый, гладкий, вытянут у старых особей далеко назад, нависая над затылочной стороной черепа. На верхней стороне морды хорошо виден отпечаток рогового клюва, как у гусей и уток. Назначение гребня неясно. У некоторых других гадрозавров — динозавров полу-



Рис. 37. Зауролоф (*Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky). Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флерова

водного образа жизни — носовые кости (и отчасти межчелюстные), разрастаясь далеко назад, образуют воздухоносные полости, иногда сложно устроенные, служившие, по мнению Острома (Н. Ostrom, 1962), вместилищем обонятельного отдела носовой полости; отдаленно это напоминало бы разрастание обонятельных носовых раковин в лобную пазуху, наблюдающееся, например, у собак. Остром полагает, что сильно развитое обоняние было важно для гадрозавров (лишенных активных орудий защиты от крупных хищных), подобно тому как хорошее чутье важно для многих сравнительно «беззащитных» копытных млекопитающих. Но у зауролофа костный гребень сплошной. Воздухоносный ход мог бы идти от переднего конца морды до конца «шпиля» лишь по его верхней стороне — по покрову кожи, одевавшей шпиль. Это могло бы быть приспособлением к дыханию при добывании растительной пищи в полупогруженном в воду положении головы, подобно тому как это предполагается для эмболотерия из непарнопалых млекопитающих. Л.Ш. Давиташвили (1961) относит этого рода гребни, в большинстве малопонятные функционально, к «перигамическим» признакам.

Хищные динозавры, оставшиеся сухопутными, достигают в верхнем мелу Монголии очень крупных размеров. Это были, как известно, самые большие сухопутные хищники, когда-либо населявшие Землю. Найденный в Нэмэгэту

очень близкий к тираннозавру из верхнемеловых отложений хищный динозавр выделен (Е.А. Малеев, 1955) в новый род — тарбозавр (рис. XXVI).

Коснемся некоторых особенностей строения динозавров и их предполагаемого образа жизни (по данным И.А. Ефремова и др.), прежде всего двуногого способа хождения утконосых и всех хищных. Существует предположение, что он первичен у всех древних динозавров, но что часть их вернулась впоследствии к передвижению при помощи четырех ног. Причина двуногости, возможно, заключалась в приспособлении этих животных к жизни среди обильной и высокой растительности. Главный орган чувств динозавров и вообще пресмыкающихся и птиц — зрение (а не обоняние, столь важное для млекопитающих). Высоко поднятая при двуногом передвижении голова была удобна для ориентировки среди высокой растительности и хищному динозавру, и прятавшемуся от него растительноядному. Многие современные пресмыкающиеся, особенно мелкие, живут в сухой среде, но их древние предки — земноводные — связаны с водой; обстановкой жизни первых пресмыкающихся, вероятно, были прибрежные низины с густой растительностью.

С расселением растений на более высокие участки материков расширились и первичные области обитания пресмыкающихся.

Однако выход из затененных растительностью областей на открытые пространства, нередко под жаркое солнце, был для пресмыкающихся не прост: у них нет надежной внешней термоизоляции типа оперения птиц или волосяного покрова млекопитающих, нет и постоянной температуры крови, что свойственно птицам и млекопитающим. Все это означает для пресмыкающихся опасность перегрева в жаркое время. Быть может отчасти поэтому предки динозавров, приспособляясь к возвышенным и малозатененным частям суши, образовали ряд, по-видимому, ночных животных, а многие обитали в прибрежной зоне около рек и озер. Рассел (L. Russel, 1965) предполагает, что динозавры обладали постоянной температурой тела, но из-за отсутствия покрова типа волос или перьев оказались беззащитны против изменений климата, что и было основной причиной их вымирания.

Млекопитающие, с их более энергичным обменом веществ, не перешли, за очень редкими исключениями, к двуногому передвижению, которое было выгодно для менее активного организма динозавра. Двуногие млекопитающие, как более активные, чем рептилии, приспособлены, за исключением человека, к прыганию, тогда как пресмыкающиеся ходят, бегают или ползают.

Крупные растительноядные динозавры, а за ними и хищные, вероятно, обитали в основном на влажных участках с обильной растительностью, а разнообразие этого рода ландшафтов в мезозое содействовало и развитию разнообразных динозавров. В связи со сказанным, а, быть может, и с несовершенством терморегуляции, большинство крупных и гигантских растительноядных динозавров были, по-видимому, полуводные, прибрежные жители обширных бассейнов с богатой растительностью по берегам. (Следует заметить, впрочем, что даже крокодилы, в основном водные пресмыкающиеся, встречаются, например, на Мадагаскаре, за два километра по прямой линии от воды; тем более относительно «водными» должны были быть динозавры. — Ю.О.) Вне обильной растительности трудно представить себе гигантских растительноядных животных, хотя и нет отчетливых данных о том, какими растениями они питались. Разнообразие в строении зубов говорит о приспособленности к различному растительному

корму. Одни динозавры могли кормиться сочной водной растительностью, другие предпочитали листву и молодые побеги кустов и деревьев. Зубы некоторых утконосных указывают на приспособленность и к более жесткой растительной пище. Выше отмечено, что зубы, по несколько сот в каждой челюсти, составляли сплошные ряды и этим поразительно напоминают ряды коренных зубов копытных млекопитающих. «Утконосы» и были «мезозойскими копытными», так как их лапы оканчивались копытами, но это были рептилии.

Скелет хищных динозавров не указывает на земноводный образ жизни; вероятно, это были наземные животные. Характерно, что у предположительно «водных» растительоядных не обнаружено кожных защитных образований; наоборот, они очень разнообразны у сухопутных растительоядных, нередко причудливы по форме — в виде костных рогов, шипов, вертикально стоящих на спине пластин или сплошного панциря для защиты от огромных двуногих хищных, которые нападали на добычу сверху. В Нэмэгэту интересно преобладание скелетов именно хищных динозавров (ранее неизвестных в Центральной Азии), в том числе гигантских, типа тираннозавра, вероятно, погибших при наводнениях. Впрочем, хищный ящер мог быть менее опасен для растительноядных вроде диплодока или утконосных, чем это кажется на первый взгляд: для них, по-видимому, обычной средой обитания и «спасения» могла быть вода. У хищных динозавров задние ноги высокие, тазобедренные суставы сближены, что облегчало быстрый бег и настигание добычи. Расположение глазных впадин в выступающих наружу углах черепа и направленность орбит вперед содействовали бинокулярному стереоскопическому зрению, важному для активного хищника. Длинные кинжаловидные зубы хищных динозавров сплюснуты с боков и сменялись на протяжении всей жизни; задний и передний края зубов пильчатые. Пальцы высоких задних ног (и укороченных передних) были вооружены длинными когтями и совсем не похожи на копыта утконосных и других птицетазовых динозавров. По строению таза и скелета ног некоторые хищные имели вид как бы гигантских бегающих птиц с головой хищника, и след лапы, как у гигантской птицы (рис. XXVII, XXV). Среди добытых нами хищных имеются и небольшие, типа орнитомимуса.

Местами в этих отложениях очень многочисленны водные черепахи; некоторые по своему строению близки к морским, что, возможно, указывает на недавнюю близость моря. Одна, судя по найденным остаткам, гигантская, как архелон верхнего мела Северной Америки, длина которого достигала 4—5 м, а длина черепа — 1 м. О близости моря говорят, быть может, и найденные здесь двустворчатые моллюски (новые виды) «морского» облика, очевидно, недавно приспособившиеся к жизни в пресной воде.

Крокодилы, костные рыбы, двустворчатые и брюхоногие моллюски и низшие ракообразные дополняют имеющийся пока список поздне меловой фауны из обширной котловины Нэмэгэту. Аллигаторообразные крокодилы, входившие в состав этой фауны, выделены Е.Д. Конжуковой (1954) в особое семейство параллигаторов, близкое к наиболее широко распространенному в мезозое Западной Европы, Северной и Южной Америки семейству гониофолисов (из подотряда мезозухий, вымершего в меловое время).

По мнению Е.Д. Конжуковой, параллигаторы (рис. 38), быть может, — предки современных аллигаторов Азии и Северной Америки.

Из низших ракообразных встречены бесчисленные эстерины. Они собраны в

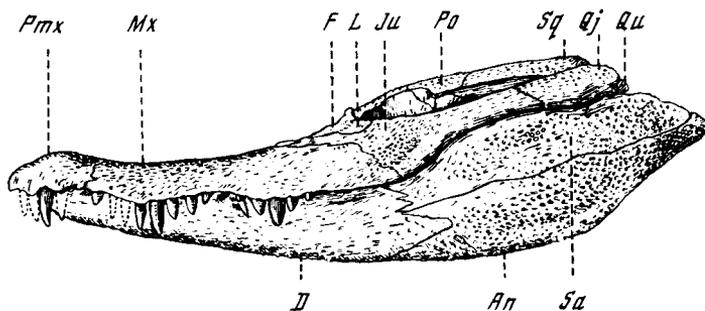


Рис. 38. Параллигатор (*Paralligator gradilifrons* Konzhukova)
Череп, вид сбоку (Е.Д. Конжукова, 1954)

отложениях береговой полосы озер вместе с остатками растений. От хвойных деревьев, типа болотного кипариса (таксодиума) современных субтропиков Северной Америки, сохранились окаменевшие стволы, нередко огромные, с отчетливой годичной слоистостью древесины. Хорошо сохранились и длинные, окрепшие стволы магнолиевых, их обгоревшие и обуглившиеся куски.

Отложения с фауной конца мелового периода экспедиция обнаружила в Восточной Гоби. По мнению И.А. Ефремова, характер осадков говорит здесь о том, что при поднятии страны наступил сильный размыв континентальных отложений, а затем установился более сухой климат. На это указывают найденные в костеносных слоях «пустынные многогранники» более древних пород, обточенные песком и ветром, и панцирные динозавры — таларурусы, приспособленные к обитанию на более сухих местах — в отличие от бронтозавров и утконосых. К этому периоду относятся красные озерные глины со скелетами панцирных динозавров, очевидно, попавших в эти озера в виде трупов.

Позднее по этому же ископаемому бассейну распространяются слои с многочисленными малоповрежденными костями разных динозавров; очевидно, место их обитания и гибели находилось недалеко от места захоронения. Встречены кости с ясными следами крупных зубов, это говорит о гибели животных на суше, где их поедали хищные динозавры. Здесь погребено много водных черепаш, как и вообще в Монголии в отложениях суши мелового периода.

Начавшиеся в конце верхнего мела поднятия могли привести к значительному осушению Центральной Азии, похолоданию, обеднению растительного покрова, во всяком случае сильному его изменению; это лишало разнообразные группы пресмыкающихся их привычных условий жизни и могло быть одной из причин вымирания крупных растительноядных динозавров, а частично и других рептилий.

Наша экспедиция не обнаружила в Монголии постепенного перехода отложений мелового периода к палеогеновым, и наблюдения говорили о континентальном режиме и размыве верхнемеловых отложений с динозаврами в самом начале палеогенового периода. Но по более поздним данным Польско-Монгольской экспедиции, это не везде было так.

Наиболее древние кайнозойские млекопитающие Монголии относятся к верхнему палеоцену (местонахождение Гашато, близ Баин-Дзака в Южной Гоби).

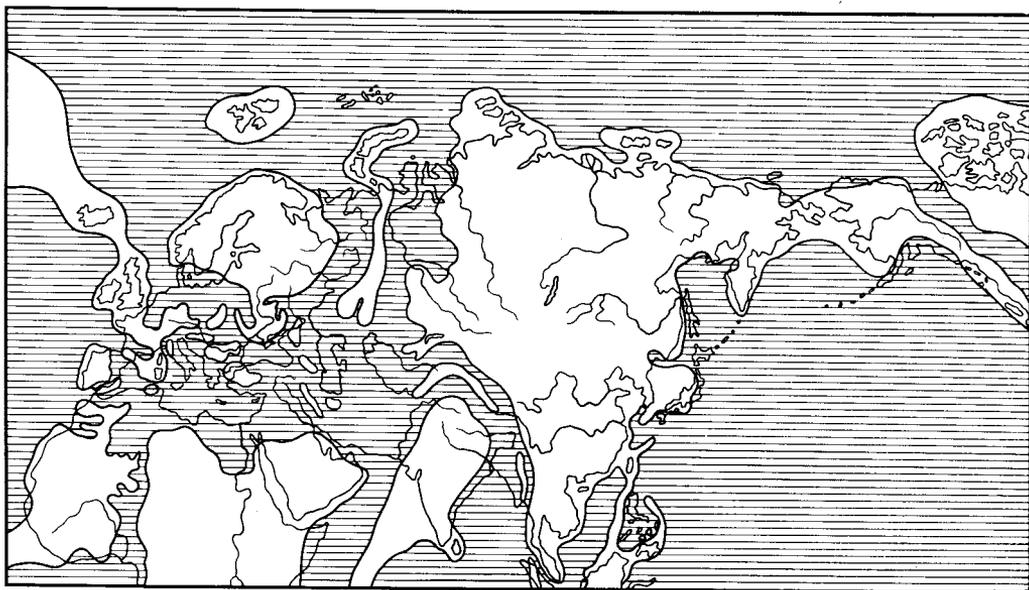


Рис. 39. Схематическая карта палеогеографии верхнемелового времени (по Терье, 1952)

Позднепалеоценовые—раннеэоценовые млекопитающие, родственные «фауне Гашато», были нами обнаружены в урочище Наран-Булак около Нэмэгэту.

Нижнепалеогеновые отложения в Гоби, по данным экспедиции, залегают в узких речных руслах главным образом широтного направления, врезанных в отложения мелового периода. Сюда относится глинисто-песчаная толща в Южной Гоби, где экспедиция добыла остатки небольших новых пантодонтов — архаических древних копытных, еще пятипалых, без типичных копыт, почти когтистых, возможно всеядных. Это археоламба — древнейший пантодонт Азии (от греч. ламбда: имеется в виду Л-образная форма бугров жевательной поверхности) (рис. 40, А).

К.К. Флеров (1952) выделяет этого нового пантодонта в особое семейство археоламп; у них полная зубная система, зубы почти одинаковой высоты, непосредственно прилегающие друг к другу. Сходство зубов пантодонт с зубами некоторых рукокрылых насекомоядного образа жизни указывает, по мнению Флерова, на невозможность отождествлять ни морфологически, ни функционально полулунные V-образные складки на зубах пантодонт с полулунными зубами растительноядных копытных; у пантодонт могли быть только давяще-режущие движения снизу вверх и незначительно передне-задние (конвергентное сходство с копытными?). Если бы эти соображения К.К. Флерова подтвердились, то пантодонты оказались бы самостоятельной ветвью древних копытных, возникшей непосредственно от древних насекомоядных (а не от архаических хищников, как это обычно предполагается для всех копытных).

Археоламба архаичнее североамериканской среднепалеоценовой пантолампды, несмотря на довольно близкий геологический возраст. К.К. Флеров предполагает, что мы имеем случай, когда животные продолжали жить в месте

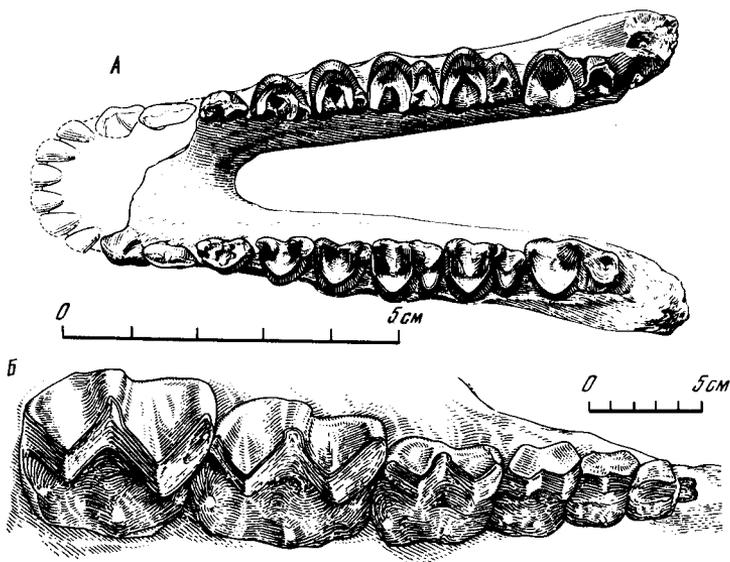


Рис. 40. Зубы палеогеновых копытных Монголии

А — археоламбда (*Archaeolambda planicanina* Flerov) из амблипод. Нижняя челюсть. Палеоцен—эоцен. Наран-Булак (К.К. Флеров, 1954); Б — протэмболотерий (*Protembolotherium efreмовi* Janovskaja). Правый верхний зубной ряд. Нижний олигоцен, Эргиль-Обо, Монголия (Н.М. Яновская, 1954)

своего первичного распространения в малоизменившихся условиях древнеазиатского континента и поэтому сохранили много примитивных древних черт. В то же время американские сородичи пантодонты, перешедшие в новые и резко отличные ландшафты, претерпели значительные изменения. Возможно, что колыбелью пантодонт была часть «палеоазиатского» материка, долгое время остававшаяся сухой.

Еще своеобразнее найденные здесь же другие архаические копытные, также пятипалые, новые диноцераты — монголотерии*) (рис. 41, 42).

Большая коллекция черепов и костей монголотерия позволила установить следующее: головной мозг монголотерия был невелик; череп без рогов, очень напоминающий череп первичных хищников-креодонтов (от которых производят копытных), с очень сильным верхним срединным (сагиттальным) и затылочным гребнями; вследствие этого верх затылка «нависает» над его нижней частью; скуловые дуги широкие; клыки саблеобразные, особенно большие у самцов, ложатся в «полуножны» нижней челюсти — хорошо развитые выступающие вниз лопасти в области массивного симфиза для предохранения клыков; туловище длинное, задние короткие конечности стопоходящие, таз длинный, узкий, выпрямленный; длинный хвост составляет около трети длины всего позвоночника (Флеров, 1952).

Американские и азиатские диноцераты уже с верхнего палеоцена развивались самостоятельно. Диноцераты, возможно, возникли в Азии, а потом расселились в Северную Америку. Там они приняли вид странных, огромных, массивных жи-

* Сейчас считают, что этот диноцерат относится к североамериканскому роду продиноцерас.

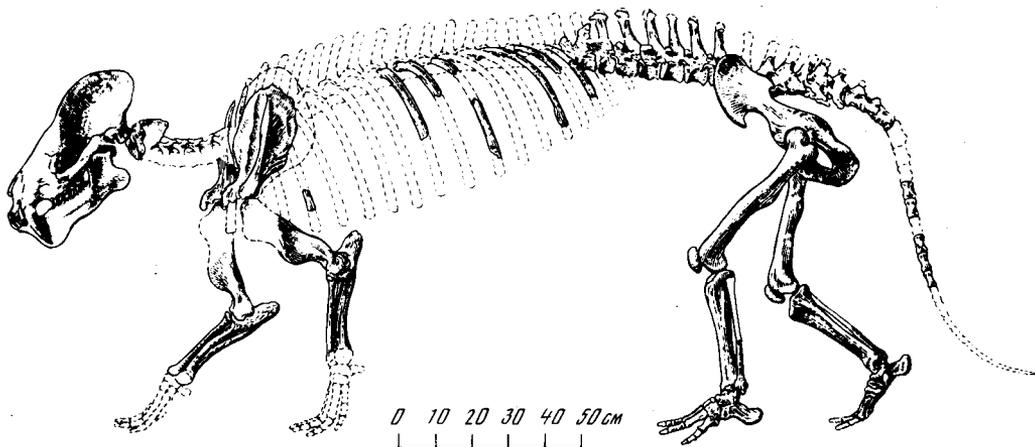


Рис. 41. Скелет монголотерия (*Mongolotherium plantigradum* Flerov), архаического безрогого диноцерата. Палеоцен—эоцен. Наран-Булак, Монголия (К.К. Флеров, 1954)

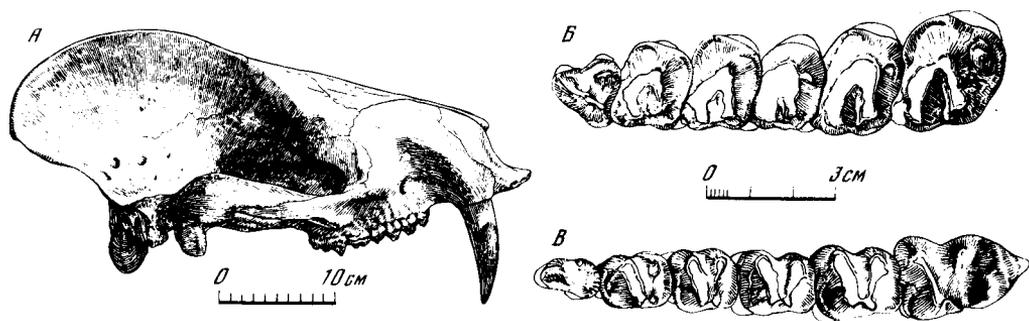


Рис. 42. Череп и зубы монголотерия (*Mongolotherium plantigradum* Flerov)

А — череп; Б — правые верхние и В — левые нижние ложнокоренные и коренные зубы. Наран-Булак, Монголия (К.К. Флеров, 1954)

вотных с туловищем и ногами слона, с тремя парами костных рогов, с длинными копьевидными верхними клыками у самцов. Монголотерии безроги.

Другие азиатские диноцераты, «гобиатерии», имели низкий череп и большой сводообразный вырост на носу, достигали величины носорога и, вероятно, вели полуводный образ жизни, подобно бегемотам, с чем связана, быть может, причудливая форма их черепа. В отличие от пантодонтов это были, видимо, растительноядные животные, скорее всего питавшиеся листвой и молодыми побегами кустов и деревьев. По мнению Флерова, древнейшие копытные нижнего эоцена Монголии, вероятно, обитали по преимуществу в лесах.

Здесь найдены также древние хищники типа мезоникса Северной Америки еще без настоящих «плотоядных» зубов; насекомоядные, черепахи, крупные рыбы типа «панцирных щук» — лепидостеусов; из растений — окаменелая древесина хвойных.

Более молодая, позднеэоценовая фауна собрана в Восточной Гоби в место-

нахождении Эргиль-Обо. В нее входят крупные, величиной почти со слона, ископаемые непарнопалые — бронтотерии (от греческого бронтэ — гром), известные также под названием титанотериев и впервые открытые в середине прошлого века в Северной Америке. Они представлены в раннеолигоценовой фауне Эргиль-Обо крупным «протэмболотерием Ефремова» (рис. 43, 44) с черепом длиной около 75 см. Характерны разросшиеся вверх массивные носовые кости с образованием огромного «тарана», суженного в средней части и расширенного у основания и на конце (от греческого эмболэ — клин, таран). Боковые части носовых костей завернуты внутрь, к средней линии черепа. Круто поднятые вверх носовые кости с завернутыми внутрь внешними краями могли играть роль не только оружия, но могли быть приспособлением к свободному дыханию при добывании растений из воды.

Крупные, но низкие щечные зубы бронтотериев могли быть приспособлены только для мягкой растительной пищи; резцы и сходные с ними клыки были удобны для срывания листьев или мягкой растительности. Пищей эмболотериев были сочные прибрежные растения рек, озер, топей, болот. Из местонахождения Эргиль-Обо известны и мелкие примитивные носороги (ценолофусы).

Следующая по времени раннеолигоценовая фауна обнаружена также в Эргиль-Обо и собрана, по мнению И.А. Ефремова, из осадков огромной реки того времени, прорезавший глинисто-песчаные отложения более древних эоценовых озер. Из этой фауны найдены в основном аминодонты, среди которых выделяются несколько родов (кадуркодон, гигантоминодон, гипсаминодон, аминодон). Аминодонты (см. рис. XVI и рис. 21) непарнопалые величиной с носорога, с тяжелым черепом, массивные, неповоротливые, очень своеобразны. Несмотря на свою непарнопальность в смысле систематического положения и явное родство с носорогами, аминодонты были почти «парнопалы» по развитию пальцев; в передних ногах давление распределялось почти равномерно на четыре пальца (второй — пятый). Еще курьезнее у аминодонтов то, что опора была не на последние (копытные) фаланги (у носорогов сильные), а на расширенные нижние концы пястных и плюсневых костей (метакарпальных и метатарзальных), на крупные сесамовидные кости и на нижние поверхности первых и вторых фаланг (Громова, 1954). Была очень ослаблена, почти утеряна опорная функция конечных фаланг, которым надлежало бы нести, на первый взгляд, нагрузку и крупные копыта. Верхние и нижние клыки аминодонтов не перекрещены, как у большинства млекопитающих, а почти противостоят друг другу, сильно снашиваются и явно представляют приспособление для добывания корма, но не специальное «оружие боя». Взаимное расположение клыков, характер стирания коронок, ослабление передних коренных зубов и массивность задних, некоторые особенности строения черепа, шеи и других частей скелета приводят В.И. Громову к предположению о полуводном, «болотном» образе жизни этих странных родичей носорогов. Вероятно, аминодонты были обитателями низменностей по берегам больших рек, затоплявших эти равнины, и могли клыками захватить и извлекать мясистые корневища и клубни водолюбивых растений, камышей, осок, аронниковых и др. (По мнению некоторых авторов, образ жизни аминодонтов был тот же, что у гиппопотамов.)

Другие млекопитающие этой раннеолигоценовой фауны — примитивные тапирообразные (эргилии), гигантские свинообразные (энтелодоны); оригинальные непарнопалые с когтями вместо копыт — пятипалые халикотерии (схизотерии);

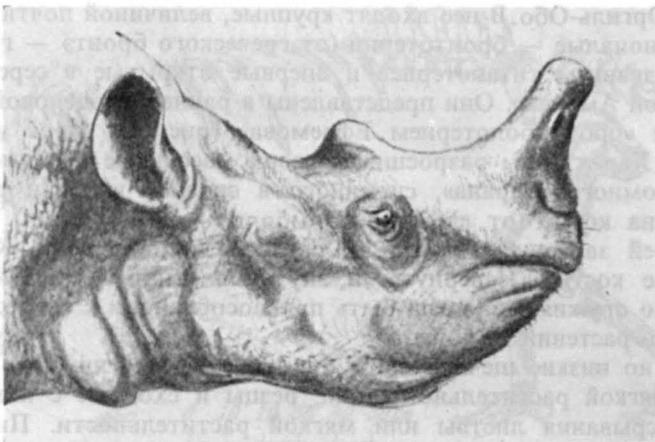


Рис. 43. Протэмболотерий (*Protambolotherium efremovi* Janovskaja). Реконструкция головы
Рис. К.К. Флерова

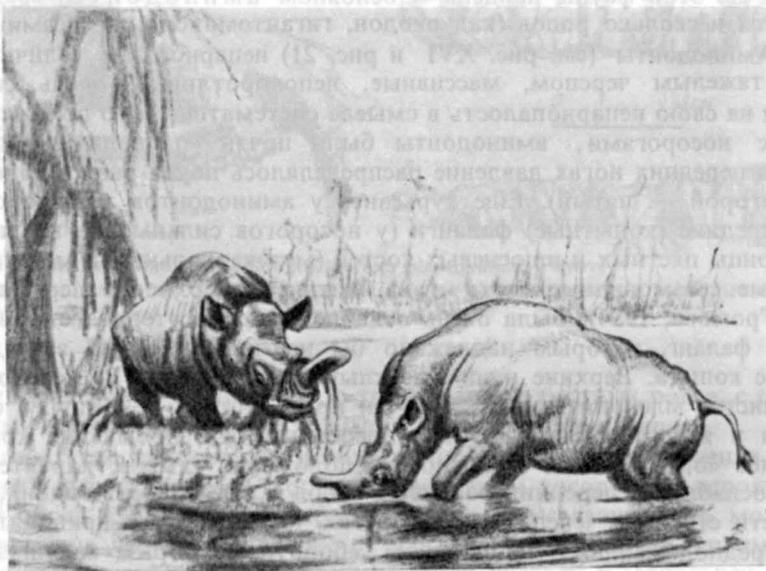


Рис. 44. Протэмболотерий (*Protambolotherium efremovi* Janovskaja). Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флерова (по эскизу Н.М. Яновской, 1954)

древние хищники — креодонты (гиенодоны), различные грызуны. Здесь же найдены остатки мелких и больших птиц, сухопутные черепахи, в том числе довольно крупные — с панцирем до $\frac{3}{4}$ м длины.

Копытные позднеэоценовой и раннеолигоценовой фауны Эргиль-Обо — бронотерии, аминодонты, тапирообразные и другие — были в основном жителями, влажных, частью заболоченных лесов. Многие из них — предки или предшественники среднеолигоценовых млекопитающих из Монголии и Казахстана.

Следующая по времени среднеолигоценовая фауна, собранная экспедицией в Юго-Западной Гоби в местонахождении Татал-Гол, носит почти такой же характер, как и одновозрастная казахстанская палеогеновая индрикотеривая, впервые установленная для Азии А.А. Борисяком и описанная в ряде его работ (1916—1943) (см. главу VI).

Из непарнопалых сюда входят гигантские безрогие носороги типа казахстанского индрикотерия и мелкие стройные подвижные носороги — аллацеропсы. Из других непарнопалых найдены близкие к тапирам, а также халикотерии, с большими когтями вместо копыт. Жвачные в то время были еще мелкие, некоторые из них близки к предкам оленей и жираф или же сами были их предками. Из насекомоядных найден близкий к ежам палеоскаптор. Особенно разнообразны в среднем олигоцене Монголии грызуны величиной от суслика до бобра. Их около 20 видов: белкоподобные, дикобразоподобные, крупные и мелкие роющие — хомяки, слепыши и др.

Разнообразны и хищники: мелкие, например куницы общего рода для Азии и Америки, крупные креодонты, величиной с медведя, часто древнего облика; гиенодоны.

Животный мир Казахстана и Монголии в то время был очень сходен, но в Казахстане найдено больше влаголюбивых животных (свиней, лофиомериксов, антракотериев).

Видимо, в Монголии, как и в Казахстане, в то время на более сухих пространствах с разреженными лесами жили носороги, мелкие жвачные, многочисленные роющие грызуны и другие животные. На более влажных участках, где около больших водоемов росли широколиственные породы деревьев, а в заболоченных местах была влаголюбивая растительность, обитали жители болот и влажных лесов — тапиры, аминодонты, некоторые парнокопытные, ежи, грызуны, напоминавшие белок, и др. В среднем олигоцене Монголии преобладали все же млекопитающие — жители относительно сухих пространств.

По мнению И.А. Ефремова, позднее, в верхнем олигоцене и нижнем миоцене, в Монголии озерные бассейны снова сокращаются, что связано отчасти с развитием горных хребтов. На западе Монголии при их появлении образуются предгорные наносные равнины с новыми озерами и реками, в которых накапливаются многочисленные остатки позднетретичных млекопитающих. В это время на территории Монголии живут хоботные, предположительно считающиеся древними выходцами из Африки, уже проникшие в это время и в Северную Америку. Некоторые бегемотообразные носороги того времени, мастодонты и трехпалые лошади, представлены одними и теми же родами в Европе, Азии и Северной Америке.

Нижнемиоценовая фауна известна из Улан-Тологая, неподалеку от Татал-Гола. Здесь встречены остатки древних мастодонтов — серридентинов, мелких трехпалых лошадей — анхитериев (см. главу V), полорогих — гобиоцерасов,

более примитивных, чем в Европе и Африке. Возможно, что вся фауна формировалась именно в Центральной Азии. По образу жизни многие млекопитающие Улан-Тологая были обитателями влажных низин с сочной растительностью.

В конце миоцена и начале плиоцена с развитием лесостепей в Азии широко расселялась фауна млекопитающих, для которой характерна трехпалая лошадь — гиппарион. Эту фауну кроме гиппариона представляли хоботные, носороги, разнообразные жирафы, олени, антилопы, газели, кошки (мелкие и величиной с тигра), гиены, страусы и другие животные, в общем близкие к типичным теперь для саванн тропической Африки (см. главу IV).

В то время Сибирь и Китай еще не были разделены горами Алтая, Тянь-Шаня и других крупных хребтов. Огромное местонахождение гипарионовой фауны, найденное экспедицией в Алтан-Тээли (Западная Монголия), содержит, видимо, остатки тех же трехпалых лошадей, носорогов, жираф, газелей и крупных антилоп, бесчисленные стада которых паслись на просторах нынешних Западной Сибири и Казахстана. Это местонахождение, возможно, результат массовой, быть может, неоднократной гибели животных, вызванной какой-то катастрофой типа наводнения или эпизоотии. Здесь в хаотическом беспорядке нагромождены части скелетов, черепа и т.д. Эта фауна с жирафами, гиенами, страусами и другими теплолюбивыми животными рисует нам в общем ландшафт, похожий на современные африканские лесостепи и саванны (см. главу IV).

В настоящее время нет возможности проследить подробно историю развития всех упомянутых в этой главе групп животных, так как мы не располагаем для этого достаточными данными. Многие группы позвоночных и беспозвоночных, несомненно обитавших на территории нынешней Монголии, пока еще не открыты. Таковы, например, пермские рептилии (пермские континентальные осадки), стегозавры (мезозойские отложения), поздние цератопсы. Не найдены многие архаические палеоценовые млекопитающие, примитивные среднеэоценовые носороги; в сущности почти ничего неизвестно о мезозойских млекопитающих. И все же мы можем о многом судить в истории позвоночных Центральной Азии, древней суши, где, по-видимому, на протяжении конца мезозоя—кайнозоя, а может быть и более, имелись благоприятные условия для возникновения и развития отдельных групп и для формирования целых фаунистических сообществ с последующим их расселением на другие части Азии и на другие континенты.

Изучение собранных материалов говорит о том, что климат в Монголии развивался в общем от влажного субтропического в сторону менее жаркого и более сухого, но еще теплого в конце неогена. Материалы экспедиции частично доступны для осмотра в Музее Палеонтологического института Академии наук СССР в Москве.

Со времени экспедиции (1946—1949) прошло немало лет, принесших много нового в палеонтологию позвоночных Азии: в Казахстане и Киргизии работами советских палеонтологов, в Центральной Азии — Советско-Китайской палеонтологической экспедицией 1959—1960 гг., Польско-Монгольской экспедицией 1963—1964 гг. и работами Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Академии наук Китайской Народной Республики. Все эти исследования, в частности на территории Автономной области Внутренняя Монголия КНР (сюда продолжают входить костеносные мезозойские и кайнозойские отложения МНР), не смогли быть включены в настоящую главу в момент ее написания и по своему объему, и вследствие неопубликованности многих данных.

Кое море всем морям мати?

Стих о Голубиной Книге

*Коркодил, зверь водный, хребет его, аки гребень,
хобот змиев, глава василискова. А егда имать
человека ясти, тогда плачет и рыдает, а ясти
не перестает, а егда главу от тела оторвав,
зря на нее — плачет.*

*«Азбуковник» (Сказания русского народа.
Собрание И. Сахарова, 1849)*

Глава восьмая

ЮРСКИЕ МОРСКИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ ПОВОЛЖЬЯ

Втяжелые годы гражданской войны, разрухи и топливного кризиса возникла необходимость усиленной разработки местного топлива, в том числе и горючих сланцев Поволжья — около Ульяновска, Сызрани и в других местах.

Многим жителям Поволжья хорошо знакомы высокие конические отвалы глины и другой пустой породы, которые горами высятся около выработок горючих сланцев. А работники сланцевых рудников и местные краеведы время от времени находили в этих отвалах или по берегам Волги остатки крупных ископаемых ящеров, рыб, моллюсков и других обитателей моря, покрывавшего в юрское время Поволжье, почти всю Восточную Европу и большие участки других материков (рис. 45). И когда летом 1937 г. Р.Ф. Геккер, интересуясь жизнью юрского моря, предпринял осмотр юры Поволжья, пригласив меня с собой, то во всех местных музеях мы увидели остатки морских ящеров. Особенно интересные сборы сделал для музея г. Пугачева Саратовской области его молодой директор К.И. Журавлев (рано умерший).

В нашей отечественной литературе первые упоминания об этих пресмыкающихся относятся еще к середине прошлого столетия. Они связаны с именами профессоров Московского университета К.Ф. Рулье (1814—1858) и Г.И. Фишера (1771—1853), отметивших находки, сделанные в юрских отложениях на Москвереке, у дер. Шукиной по речке Звенигородке и в других местах Подмосковья.

В Поволжье чаще всего встречаются разрозненные, очень характерные позвонки ихтиозавров — короткие, напоминающие шашку, сильно двояковогнутые, часто с маленьким отверстием посередине для проходившей сквозь тела позвонков хорды (спинной струны), если только отверстие не заполнено породой. Находки целых скелетов морских ящеров и появившихся много позднее морских млекопитающих (китов, тюленей) относительно редки. Причина этого — отчасти в быстром поедании трупа погибшего животного разнообразными хищными рыбами, а в прибрежной зоне — птицами, наземными хищниками, крабами и т.д. Но, кроме того, у ихтиозавров и других морских ящеров, как и у китов, ослаблена взаимная связь позвонков посредством суставных отростков. В ней нет необходимости в той мере, как это требуется для сухопутных животных; у водных позвоночных потеря в весе, равная весу вытесненной телом воды, сильно уменьшает нагрузку на позвоночный столб и на суставные отростки позвонков; с другой стороны, гибкость животного с ослаблением суставных отростков и их взаимной связи возрастает. У ихтиозавров и других водных мезозойских пресмыкающихся соединение тела позвонка с охватывающей спинной мозг нейральной дугой позвонка было, по-видимому, менее прочно, чем у наземных пресмыкающихся. Все это приводило к тому, что позвоночный столб ихтиозавра после разрушения связок легко разваливался на отдельные позвонки, а сами позвонки распадались на «тела» позвонков и нейральные дуги. Чаще всего и находят именно «тела» позвонков как более тяжелые и крупные части позвоночного столба: а нейральные дуги, более легкие, обычно оказываются захороненными отдельно и утерянными.

Но от ихтиозавров, живших в юрских морях по всему Земному шару, известны и многочисленные целые скелеты, особенно в Западной Европе, в том числе с отпечатками покрывавшей животное гладкой кожи, лишенной крупных чешуй (рис. XXVIII); известны и остатки самой кожи, если она была пропитана сохранившимися ее от гниения битуминозными веществами.

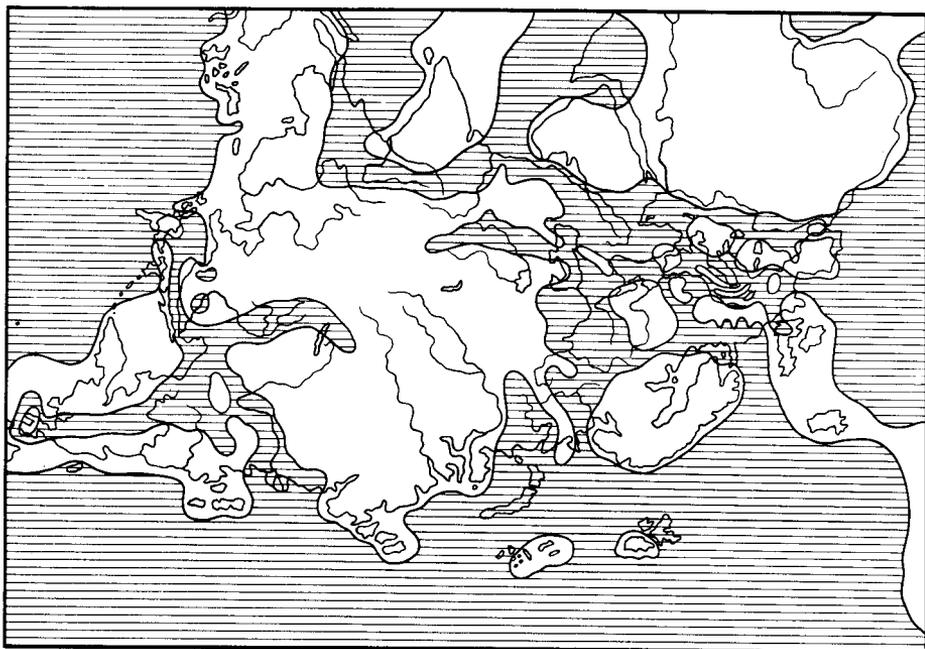


Рис. 45. Схематическая палеогеографическая карта верхнеюрского времени (по Терье, 1952)

Целые скелеты были добыты в Савеловском сланцевом руднике К.И. Журавлевым (1941); один из них хранился в свое время в Геологическом музее Саратовской геолого-разведочной конторы, другой — в Музее краеведения в г. Пугачеве.

Для скелета юрского ихтиозавра (от греческого ихтис — рыба и саура — ящерица) длиной обычно от 2 до 5—6 м характерна в общем рыбообразная или дельфинообразная форма; далее, длинный череп с узкой вытянутой мордой, огромные глазницы с большими окостенениями в стенке глазного яблока в виде пластинок (кольцо костей белочной оболочки глаза, склеры); укороченный шейный отдел позвоночного столба, в котором несколько позвонков могут срастаться друг с другом (как у китов); остальной позвоночный столб состоит из многочисленных очень коротких позвонков и, следовательно, столь же многочисленных межпозвоночных хрящевых дисков, что увеличивало гибкость позвоночного столба; хвостовой отдел позвоночника отогнут вниз и уходит в нижнюю лопасть сильного, вертикально поставленного хвостового плавника (у рыб хвостовые позвонки, в большей или меньшей степени видоизмененные, отогнуты в верхнюю лопасть хвоста). Парные конечности ластообразные, укороченные (рис. XXIX, рис. 46).

Морда ихтиозавра вытянута за счет сильного удлинения межчелюстных костей; наружные носовые отверстия вследствие этого оказываются «сдвинутыми» далеко назад от конца морды и расположены рядом с огромными глазницами. Такое положение наружного носового отверстия сокращает путь воздуха при дыхании, ускоряет вдох и выдох, что очень существенно для жи-

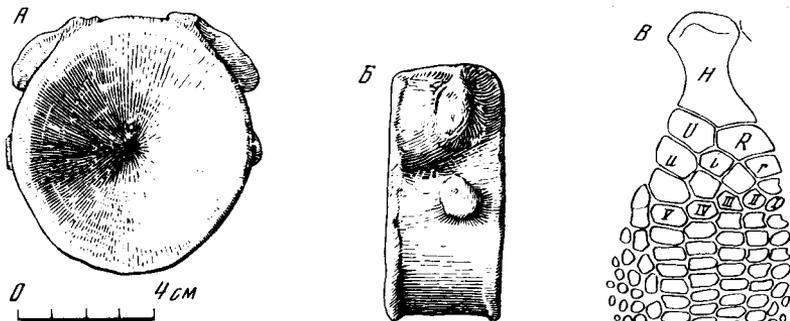


Рис. 46. Части скелета ихтиозавра

А — тело позвонка спереди, Б — сбоку; видны бугорки для двойного приращения ребра (правый берег Волги около Ульяновска); В — скелет правой передней конечности ихтиозавра зуриптеригиуса (*Eurypterygius communis* Conybear). Н — humerus; U — ulna; R — radius; u — ulnare; i — intermedium; r — radiale. Нижняя юра Англии

вотного — активного пловца. Подобное строение конвергентно возникало и у других позвоночных (некоторые мезозойские крокодилообразные и другие пресмыкающиеся; китообразные). Лобные кости небольшие, и лицевая часть черепа сложена главным образом межчелюстными (и носовыми) костями. Отверстие теменного глаза расположено на границе теменных костей с лобными. Многочисленные некрупные зубы острые, конические, приспособленные для хватания добычи.

Очень характерны конечности. Непарные, т.е. высокий спинной плавник и хвостовой, напоминают плавники рыб или дельфинов. Спинной плавник лишен костного скелета, но, вероятно, имел, как у китов, какую-то внутреннюю опору в виде плотной соединительной ткани, возможно даже хряща, развивавшегося независимо от позвоночного столба. Что касается хвостового плавника, то и в нем позвоночный столб очень слабый относительно размеров хвоста; вероятно, здесь были развиты упругие соединительнотканые образования, подобно имеющимся в хвостовом плавнике китов и рыб.

Передние и задние ноги ихтиозавров так сильно видоизменены в ласты, что в них нелегко опознать кости стопы и кисти. Так, в передней конечности все кости, за исключением плечевой, локтевой и лучевой, однородны по форме (в виде пластинок с округленными краями); совершенно одной формы запястные кости и фаланги пальцев. Аналогично изменен и скелет задней конечности. Вдобавок значительно увеличено число фаланг (гиперфалангия), а у многих родов и число пальцев (гипердактилия), доходившее до 10; в итоге общее число костей передней конечности достигает 200 и более; ласт, несомненно, был очень гибким, эластичным. Задние конечности значительно слабее передних; у большинства ихтиозавров в связи с этим и таз на пути к исчезновению. Зато хвостовой плавник был сильный и несомненно имел значение толкающего вперед

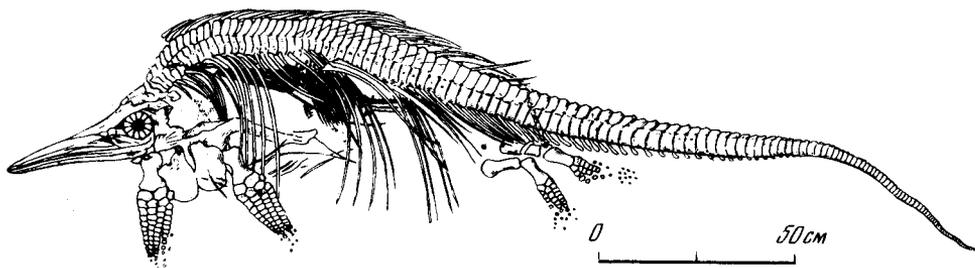


Рис. 47. Ихтиозавр — стеноптеригиус (*Stenopterygius quadriscissus* Quenstedt). Скелет самки со скелетом детеныша внутри брюшной части. Нижняя юра, Хольцмаден, ФРГ.
Музей Палеонтологического института АН СССР

органа, как у рыб и китообразных. Парные плавники, лапы имеют при этом лишь направляющее значение, в частности «рулей глубины». Спинной плавник обычно играет роль кили, напоминающего киль яхты. Положение этого «киля» на спинной стороне, а не на брюшной удобнее при нырянии на мелководье или плавании вблизи морского дна.

Ихтиозавры перешли полностью к жизни в море и были живородящи. На это указывают случаи нахождения скелетов маленьких ихтиозавров иногда еще с не вполне окостеневшим скелетом, и поэтому часто неполностью сохранившимся, внутри скелетов крупных особей (рис. 47). Были предположения о том, что здесь имело место пожирание взрослыми особями молодых. Примеры поедания молоди своего же вида известны для очень многих животных — от рыб до млекопитающих включительно; такой «каннибализм» не исключен и для ихтиозавров. Но известны и находки внутри ихтиозавров нескольких (до дюжины и более) скелетов молодых особей на одной и той же стадии развития, совершенно неповрежденных, иногда согнутых головой к хвосту («свернутых калачиком»), как это свойственно молоди в утробном периоде развития. Более того, известны находки самок ихтиозавров, погибших и быстро захороненных после рождения части молоди или в момент родов. При этом скелет молодого животного может торчать из брюшной области скелета самки не головой вперед, а хвостом из задней половины брюшной части. Очевидно, у ихтиозавров рождение детеныша могло происходить не головой вперед, как обычно у млекопитающих, а задним концом тела, как это наблюдается у китов. У китов хвост и задняя часть тела рождающегося приходят в соприкосновение с водой, более холодной, чем материнский организм; хвост начинает рефлекторно сокращаться и работать еще до полного рождения детеныша; мать и детеныш некоторое время плывут «в два хвоста». Весьма вероятно, что живородность была свойственна предкам ихтиозавров еще задолго до перехода к водному образу жизни (рис. XXX). Крупные (в некоторых случаях очень значительные) размеры эмбрионов несомненно говорят о питании зародыша осмотическим путем за счет материнского организма, как у млекопитающих, а не только за счет желтка и белка яйца. От ихтиозавров известны скелеты прекрасной сохранности, в особенности из Западной Европы (Англия, ФРГ и др.). Однако обычно скелеты, находимые в сланцевых рудниках, в большей или меньшей степени сплюснены

давлением вышележащих слоев породы, и поэтому скелеты ихтиозавров, выставленные в музеях в больших плитах, чрезмерно широкие, вернее, высокие в спинно-брюшном направлении. На самом деле ихтиозавры имели веретеновидную, хорошо обтекаемую форму тела ящерицы или дельфина (см. рис. 48); сходство с дельфинами увеличивается, если иметь в виду и гладкую, лишенную крупной чешуи кожу ихтиозавров. В отличие от дельфинов и других китов, у которых хвостовой плавник лежит в горизонтальной плоскости, у ихтиозавров он располагался в вертикальной (как у рыб). Столь сильное сходство с рыбами и дельфинами (обтекаемость хищного животного, быстрого пловца) навело в свое время одного из палеонтологов на ошибочную мысль о происхождении китов непосредственно от ихтиозавров. Это, разумеется, совершенно не отвечает действительности: дельфины, вообще киты — потомки древних хищных млекопитающих, сошедших в ходе эволюции в воду, предками которых были наземные мезозойские млекопитающие; ихтиозавры же — вымершая ветвь мезозойских рептилий, возникшая в триасе и угасшая в меловом периоде, не оставившая потомков. Время расцвета ихтиозавров — нижняя юра, когда они были наиболее многочисленны. Отличные, быстроходные пловцы, ихтиозавры охотились за рыбой, питались головоногими моллюсками и в жизни моря играли примерно ту же роль, что и нынешние дельфины; но при менее энергичном обмене веществ и меньшей общей активности, чем у млекопитающих, ихтиозавры вряд ли могли бы конкурировать с дельфинами в выносливости, не говоря уже о низком уровне развития головного мозга (по сравнению с млекопитающими вообще).

Ватсон (D.M.S. Watson, 1951) указал на совершенствование ихтиозавров, как пловцов, в ходе их эволюции. Он исходит из того, что размеры внешней поверхности животного отражают величину торможения о воду, а объем животного говорит о количестве мускульной энергии, которую животное в состоянии израсходовать в единицу времени. Ватсон вычислил для ихтиозавров разного геологического возраста наиболее вероятные цифры 1) объема их тела, 2) общей его поверхности и 3) поверхности хвостового плавника, игравшего основную роль в поступательном движении ихтиозавра вперед. Ватсон нашел, что при остальных равных условиях (удельный вес животного, характер работы мускулатуры, «вязкость воды». — Ю. О.) отношение объема к поверхности тела равно:

Древний триасовый ихтиозавр (<i>Cymbospondylus</i>)	1,83
Нижнеюрский ихтиозавр (<i>Ichthyosaurus</i>)	2,66
Верхнеюрский ихтиозавр (<i>Ophthalmosaurus</i>)	3,19

Эти данные позволяют предполагать, что верхнеюрский ихтиозавр (офтальмосавр) мог развивать большую скорость, чем более древние — нижнеюрский (*Ichthyosaurus*) и тем более верхнетриасовый (*Cymbospondylus*). Тормозом для быстро движущегося в воде тела служат, как известно, и «завихрения» воды, что связано прежде всего с формой плавущего тела. При первом же взгляде на контуры трех упомянутых ихтиозавров (рис. 48) видно, что обтекаемость у триасового весьма несовершенна и лучше всего у верхнеюрского (офтальмосавра). Ватсон отмечает, что поверхность, а тем самым относительная мощность хвостового плавника на единицу веса животного уменьшается от триаса к верхней юре, очевидно, в связи с улучшением обтекаемости ихтиозавров. Эти изменения отражают смену и в характере плавательных движений (аналогичные соотношения указываются и для рыб).

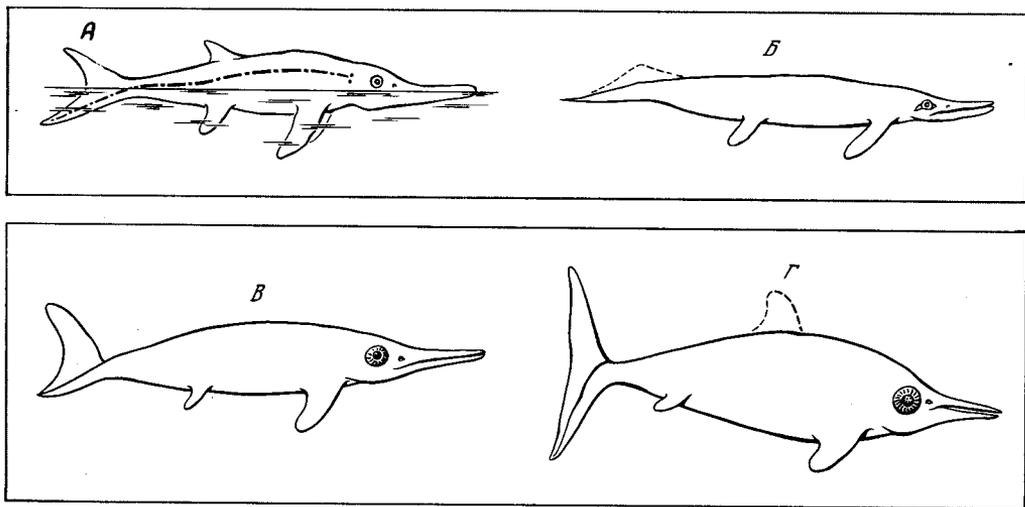


Рис. 48. Изменение пропорций тела ихтиозавров

А — ихтиозавр из нижней юры бассейна р. Сены «на плаву» на поверхности моря (Е. Эмихен, 1938); Б — *Symbospondylus*. Верхний триас Калифорнии; В — *Ichthyosaurus* (*Stenopterygius*). Верхний лейас (нижняя юра) Вюртемберга; Г — *Ophthalmosaurus*. Верхняя юра, Оксфорд. (Относительное уменьшение размеров поверхности тела и поверхности хвостового плавника при сильном увеличении объема тела, соответственно — при усилении мускулатуры; см. текст.) (D.M.S. Watson, 1951)

Внешнее сходство с дельфинами побудило Виллистона (S.E. Williston, 1914) считать ихтиозавров не только быстрыми пловцами, но и ловкими ныряльщиками. Это мнение утвердилось на многие годы, сказалось и на реконструкциях и картинах образа жизни ихтиозавров в исполнении художников. Как экологический тип ихтиозавры в известной мере действительно аналогичны дельфинам. Но Эмихен (E. Oemichen, 1938) обратил внимание на существенные различия между теми и другими.

Эмихен, изучив подробно строение переднего лапа одного нижнеюрского ихтиозавра, обратил внимание на то, что гибкость возрастает не только от основания лапа к его концу, но и от переднего края к заднему, а сочленение плечевой кости с поясом передних конечностей таково, что лап должен был сохранять перпендикулярное положение к продольной оси животного и не мог производить передне-задних движений. В таком случае передние лапы, как, вероятно, и задние, играли главным образом роль поддерживающего аппарата (помимо значения рулей глубины), а не гребного, толкающего вперед. Большая нагрузка при этом приходилась на передние лапы. Итогом работы парных конечностей было, по мнению Эмихена, горизонтальное положение тела ихтиозавра. Наружные носовые отверстия ихтиозавра выступали из воды и животное нормально плавало в полупогруженном виде главным образом по поверхности моря («флоттация») (см. рис. 48, а); к нырянию ихтиозавры, по мнению автора, были приспособлены гораздо слабее, чем вообще китообразные. Киты снабжены мощным горизонтально расположенным хвостовым плавником. Сгибая с силой плавник вниз (в брюшном направлении) или ударяя им о воду,

кит, находящийся на поверхности моря, быстро поднимает заднюю половину тела вверх. Эта поднимающаяся сила, приложенная к заднему концу тела довольно далеко от центра тяжести животного, и значительно бóльший вес передней половины туловища с головой сравнительно с задней половиной образуют своего рода «пару сил», которая быстро поворачивает животное головой вниз, облегчая и ускоряя погружение в воду. В отличие от китов хвостовой плавник ихтиозавра, расположенный в вертикальной плоскости, играл, как у рыб, роль аппарата, толкающего вперед, подобно пароходному винту, но для поднятия вверх задней половины тела не был пригоден в той мере, как у китов. Ихтиозавр должен был потратить для ныряния больше усилий, согнувшись «дугой» (как и кит); но итогом работы хвоста ихтиозавра было главным образом толкание вперед, а не поднятие задней части животного вверх: результирующая «сила» работы хвоста была под острым углом к продольной оси тела; к тому же при иных, чем у китов, пропорциях тела она оказывалась приложенной ближе к центру тяжести животного, что еще более снижало ее «результативность».

Наблюдения над зубатыми китами под водой в огромных аквариумах — кетариях (от греческого кета — кит) показали, что стремительное движение вперед у этих животных обусловлено не столько работой самого хвостового плавника, сколько сложными вращательными движениями всего заднего конца тела вместе с хвостовым плавником. (Отдаленно это напоминает работу кормового весла на старинных гондолах и т.п.) На поверхности толстой кожи этих пловцов (с большим слоем подкожной жировой клетчатки) возникают частые поперечные складки. Они разбивают завихрения воды и этим облегчают скольжение в ней дельфина. В какой степени подобное явление могло быть у ихтиозавров — сказать трудно, да и у различных китов оно не единообразно. Для ихтиозавров известно лишь, что их кожа была гладкой (лишена чешуи), как у дельфинов.

Другие жители юрского моря и современники ихтиозавров почти на всем протяжении их истории — плезиозавры — представляли собой иной тип приспособления к жизни в море (рис. XXXIV). Небольшая, а у некоторых видов совсем маленькая голова с пастью, вооруженной высокими, редкими острыми коническими зубами, длинная «лебединая» шея (за счет многочисленных позвонков), у большинства — короткое широкое уплощенное туловище, короткий хвост, явно не принимавший участия в плавании, и мощные веслообразные передние и задние конечности почти одинаковых размеров и строения — таковы характерные черты плезиозавра.

Быстрое поступательное движение ихтиозаврам, видимо, сообщали изгибания заднего конца тела, переходившие на мощный хвост; плезиозавры же плавали при помощи передних и задних ластов; они действовали, как весла, сообщая поступательное движение и регулируя направление. Плечевой пояс и таз плезиозавров состояли из широких костей, сильно уплощенных в связи с гребным характером работы мускулатуры конечностей. Верхние, «спинные» части переднего пояса и таза, т.е. лопатка и подвздошная кость, имеют незначительную величину; брюшные же части плечевого пояса и таза широкие и сильно вытянуты вперед и назад (рис. XXXV). Это обеспечивало большую поверхность начала мощных «гребных» мускулов, прикреплявшихся к длинным плечевым костям; это было важно и для мускулов, отводивших веслообразные ласты назад, и для заносивших конечности вперед. Комбинированные движения четырех ластов, вероятно, обеспечивали плезиозаврам не только быстроту плавания, но и возмож-



Рис. I. Река Вага. Крестиком отмечено место первых сборов автора на правом берегу реки около г. Вельска

Фото Ю. А. Орлова



Рис. II. Часть обнажения правого берега речки Бетекей около аула Селим-Джевар; видны раковины неогеновых моллюсков

Фото Ю. А. Орлова

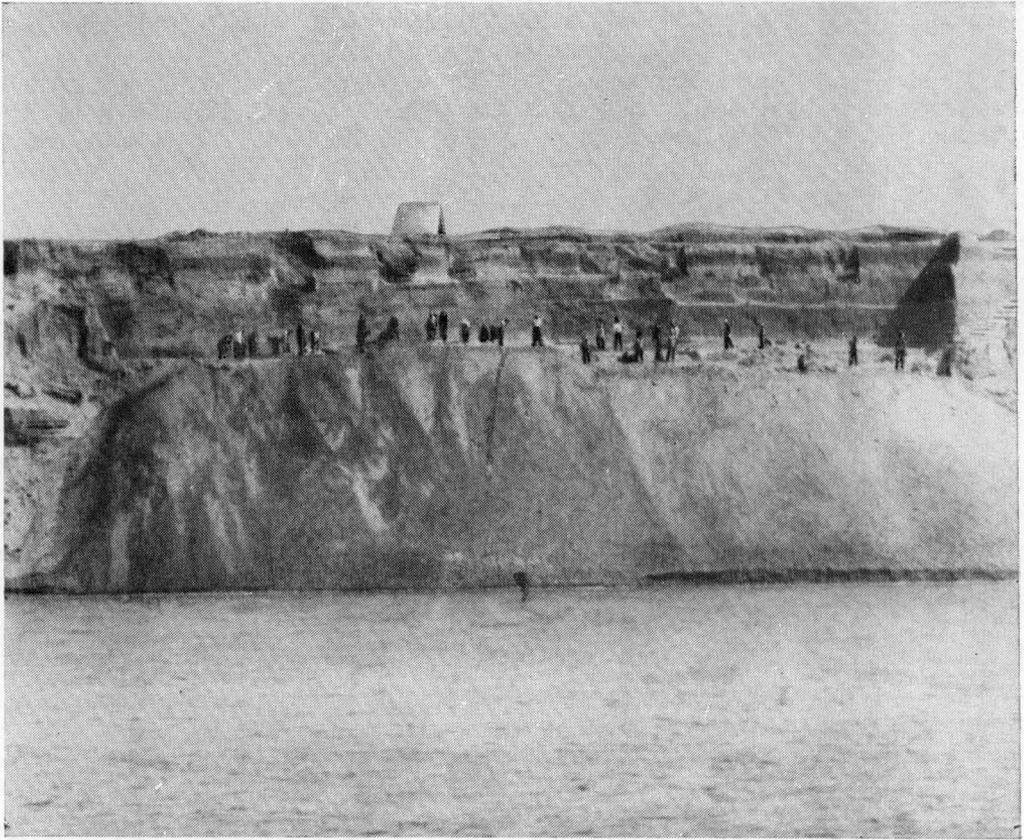


Рис. III—IV. Правый берег Иртыша у Павлодара на месте раскопок 1929—1930 гг. Общий вид раскопок с левого берега

Фото Д. П. Багаева

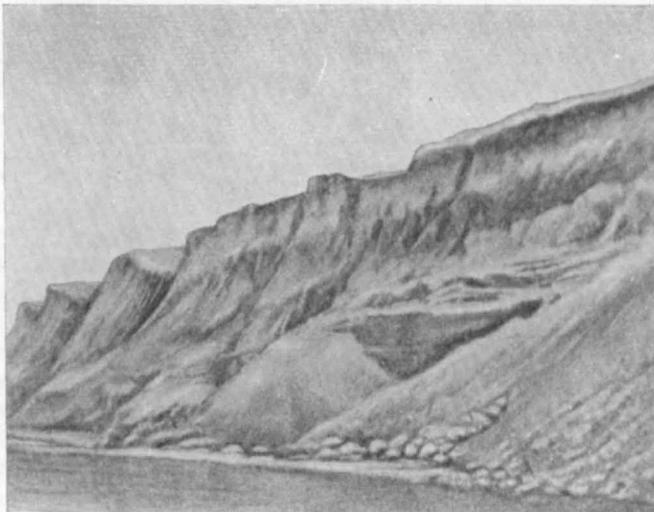


Рис. V. Берег Иртыша на месте раскопок

Объяснения в тексте

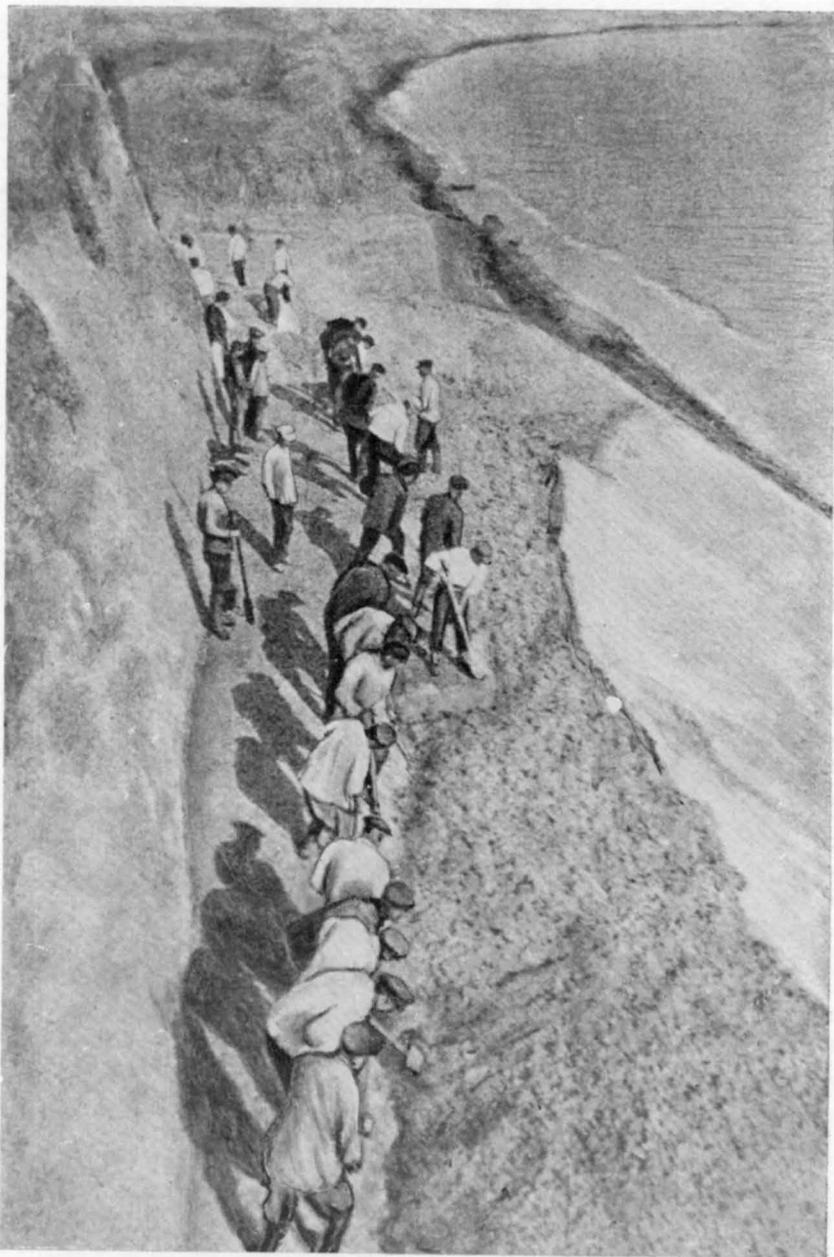


Рис. VI. Раскопки гиппарионовой фауны у Павлодара (1929 г.)



Рис. VII. Обмазка костей глиной, смешанной с соломой. Павлодар, 1929 г.

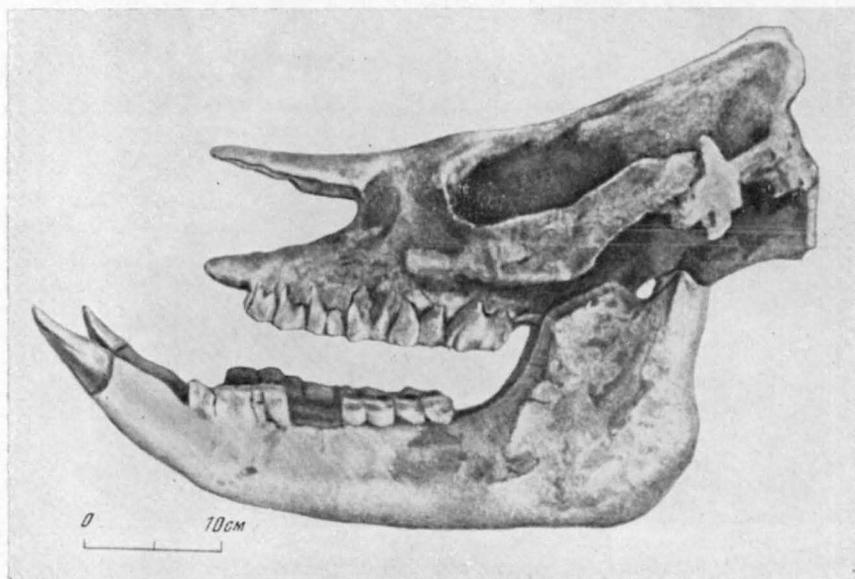


Рис. VIII. Череп носорога хилотерия (*Chiloterium*) из Павлодара
Палеонтологический институт АН СССР

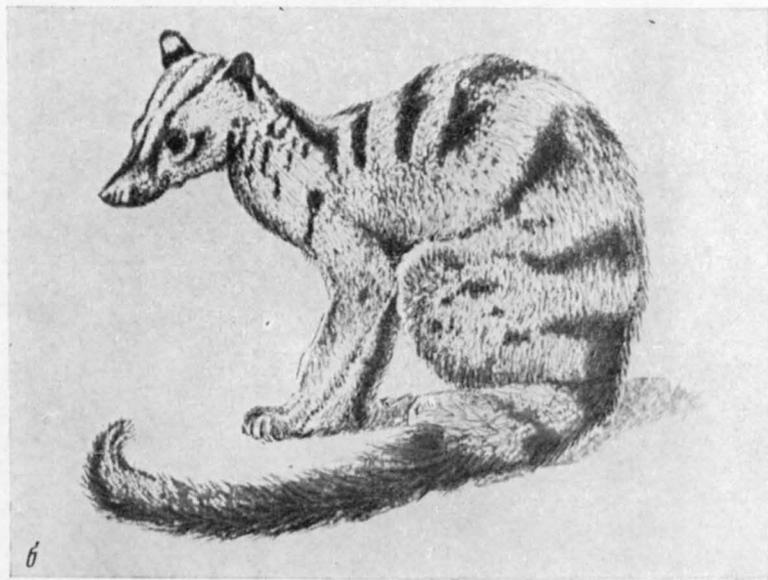
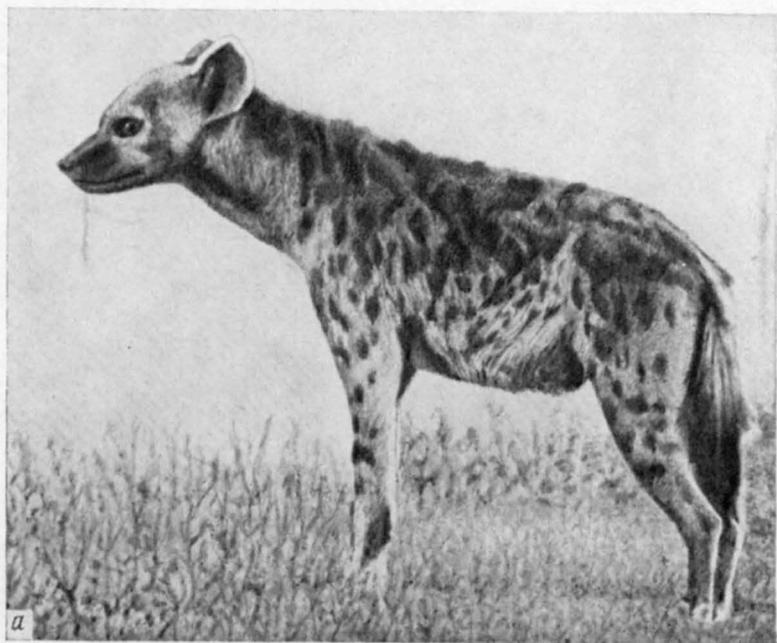


Рис. IX. Современные хищники

а — пятнистая гиена крокута (*Crocuta crocuta* Zimmermann). Южная и Восточная Африка; *б* — виверра

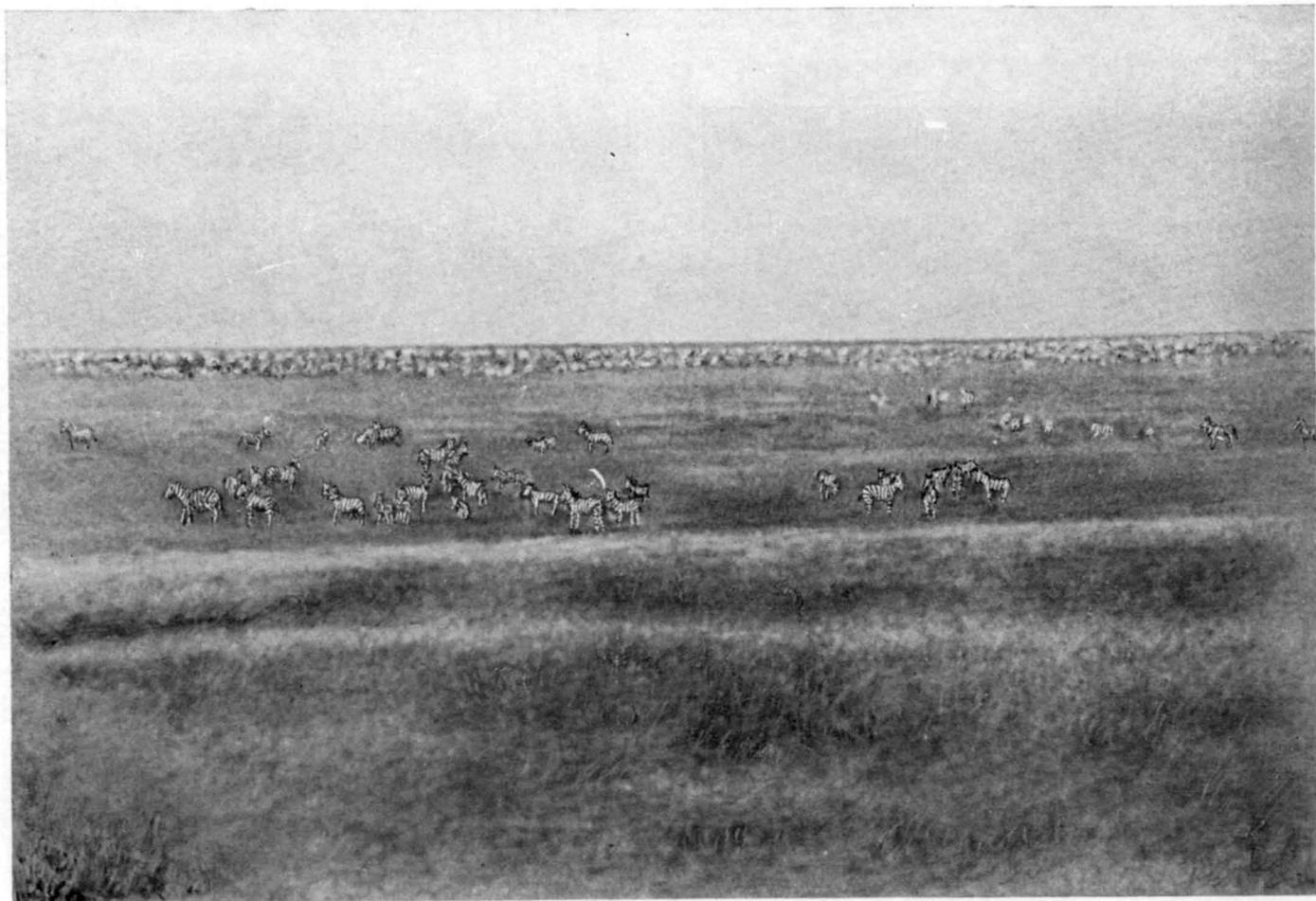


Рис. X. Зебры (*Equus burchelli* Gray). Африка (М. Johnson, 1936)

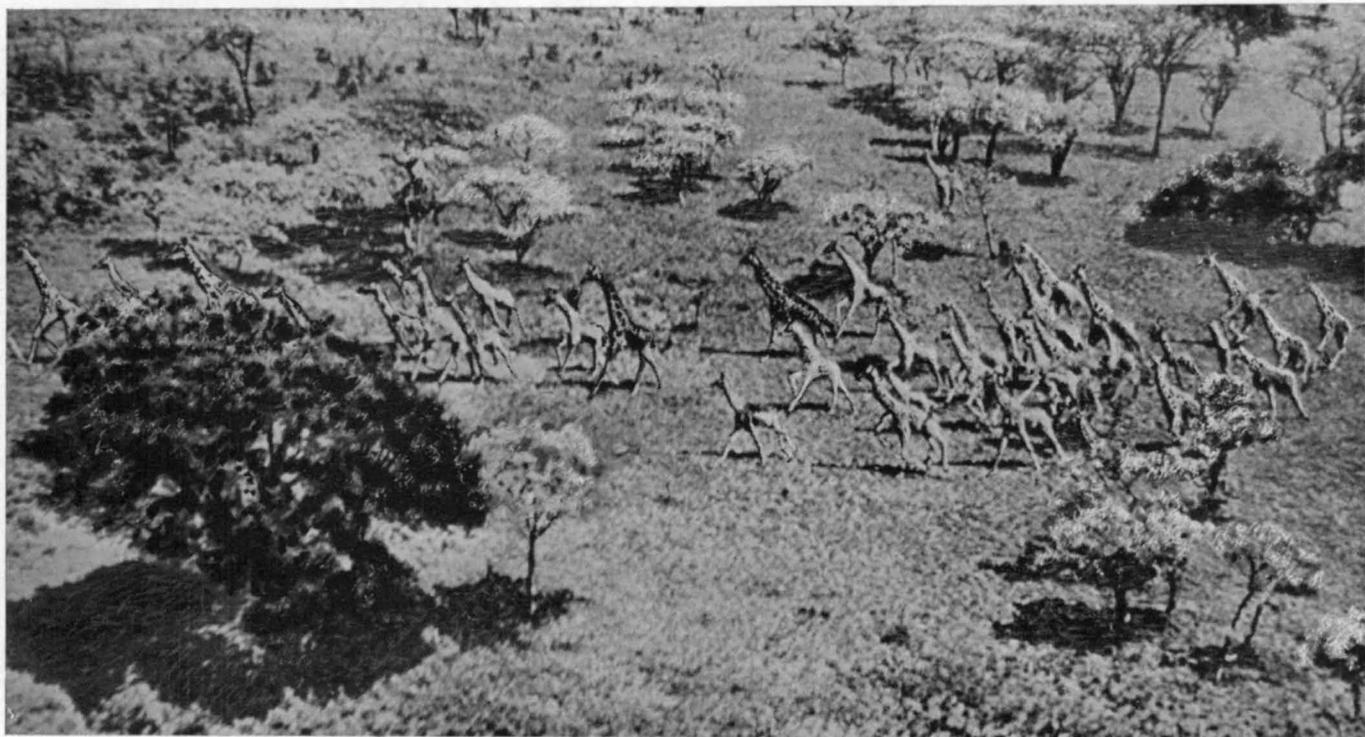


Рис. XI. Стадо жираф в Центральной Африке (М. Johnson, 1936)



Рис. XII. «Лошадиная антилопа» (гну) Центральной Африки (*Gordon taurinus* Burchell)

а — небольшая часть стада «на марше». Луга в кратере потухшего вулкана Нгоронгоро. Точки вдали — другое большое стадо (С. Т. Astley-Mabeley «Way of the Wild», 1958); *б* — снимок с самолета, испугавшего антилоп (М. Johnson, 1936)

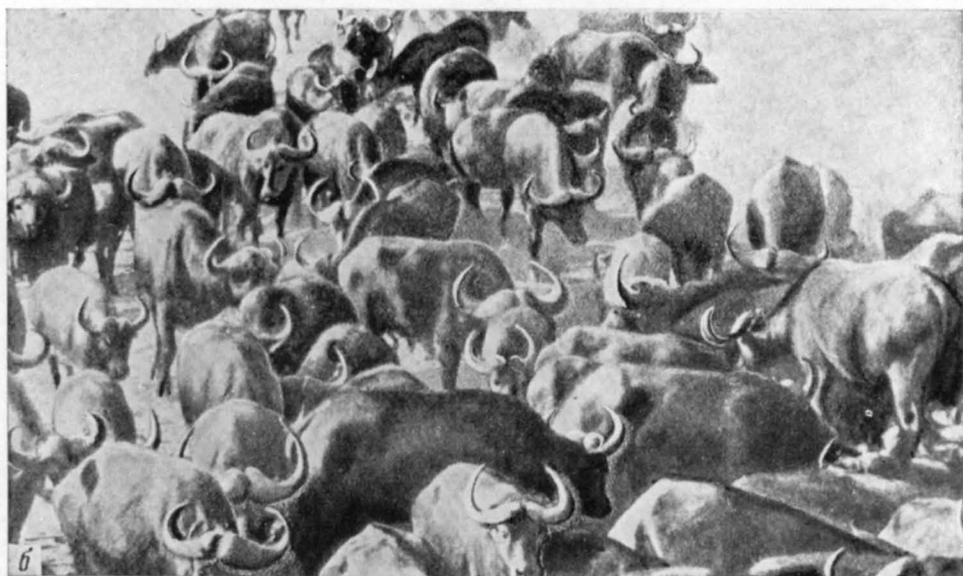
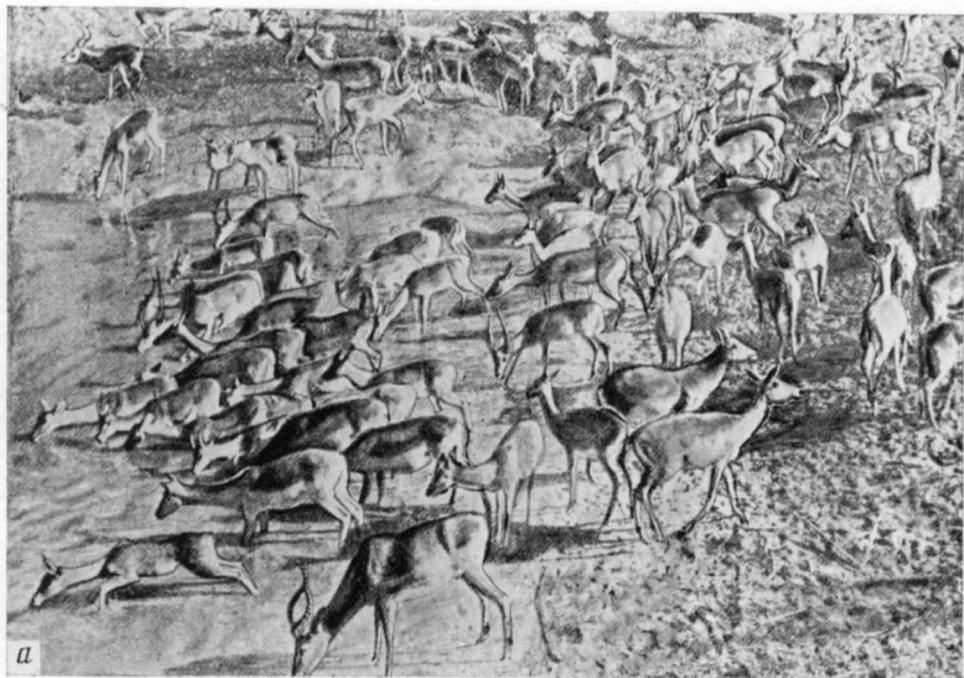


Рис. XIII. Современные копытные Центральной Африки на водопое

а — «чернопятая газель», импала (*Aepyceros melampus* Lichtenstein); б — африканские буйволы («Way of the Wild», 1958)



Рис. XIV. Стадо слонов в Центральной Африке, Уганда (John Hillaby, 1962)

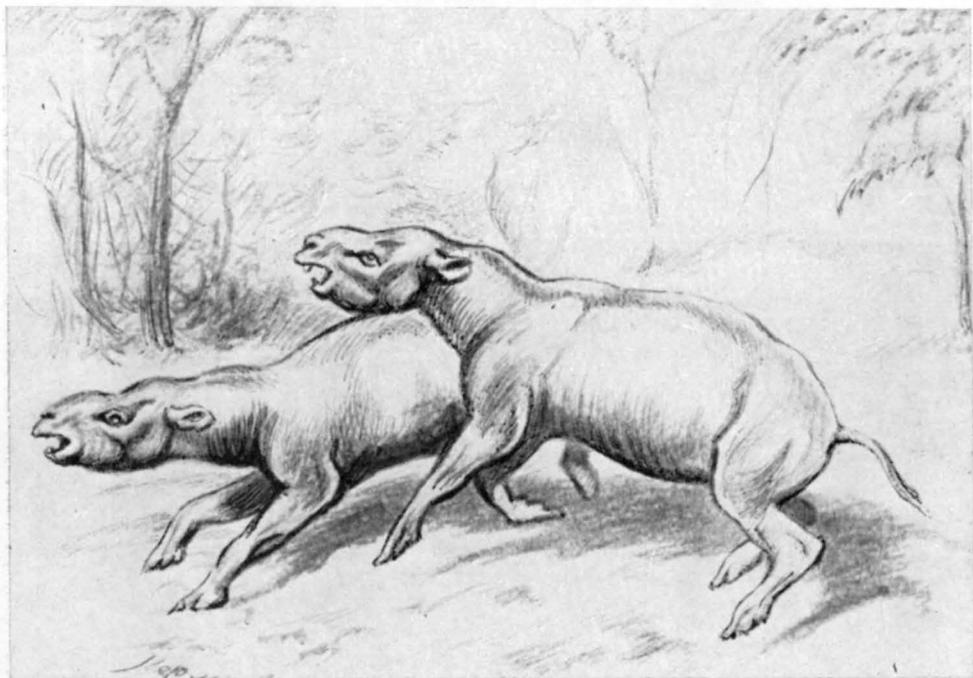
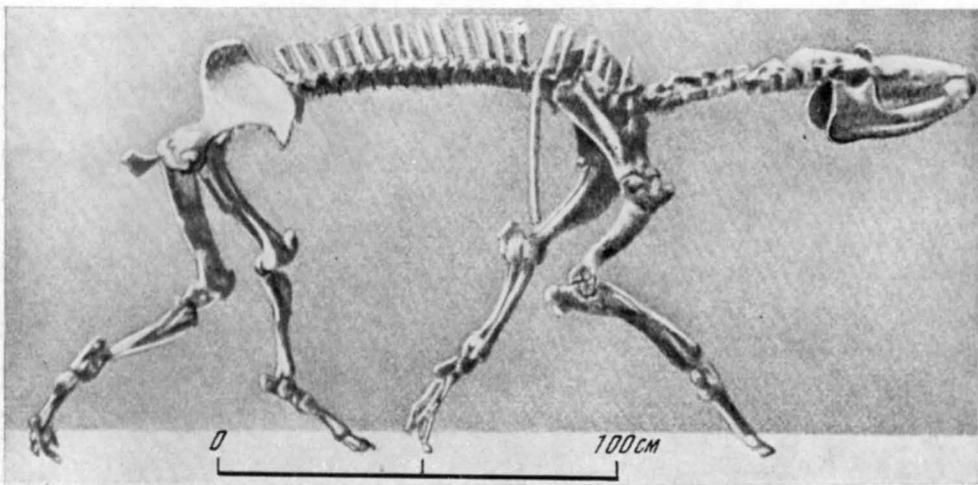


Рис. XV. Аллацеропс [*Allacerops turgaicum* (Borissiak)]. Средний олигоцен озера Челкар-Тениз

Скелет и реконструкция К. К. Флерова. Музей Палеонтологического института АН СССР

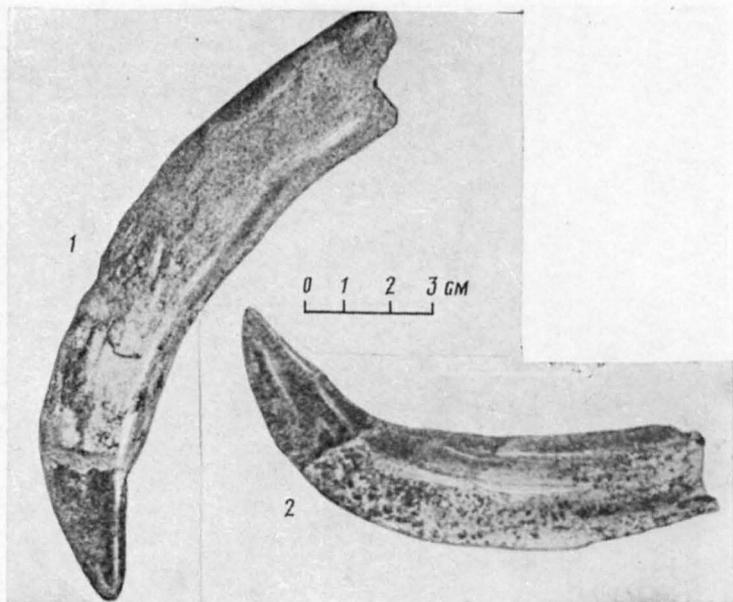


Рис. XVI. Аминодонт кадуркодон (*Cadurcodon ardynensis* Osborn),
 1 — верхний и 2 — нижний клыки самца. Нижний олигоцен Эргиль-Обо, Монго-
 лия (В. И. Громова, 1954)



Рис. XVII. На рассвете в Гоби (Алтан-Ула)
 Фото Ю. А. Орлова

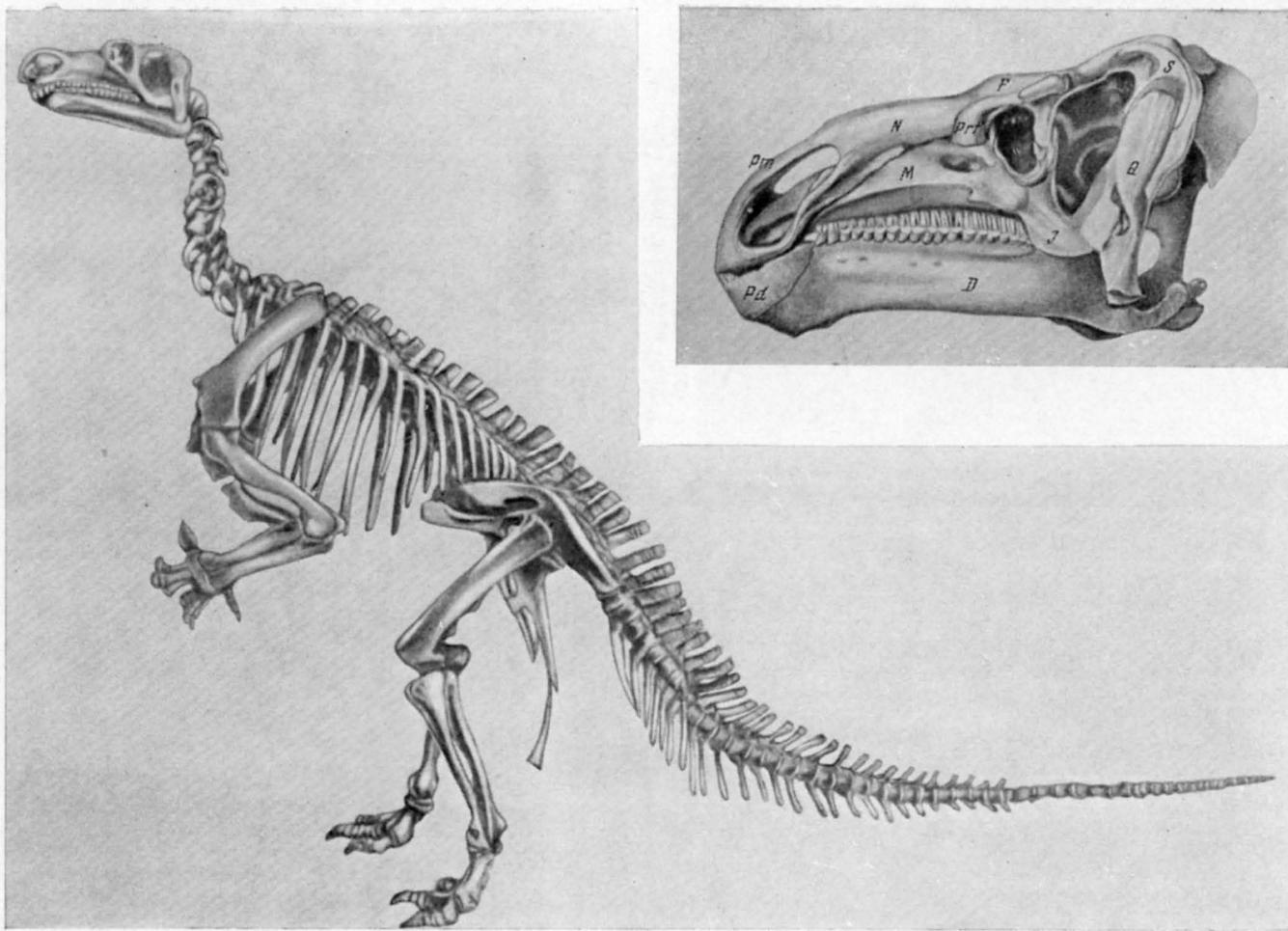


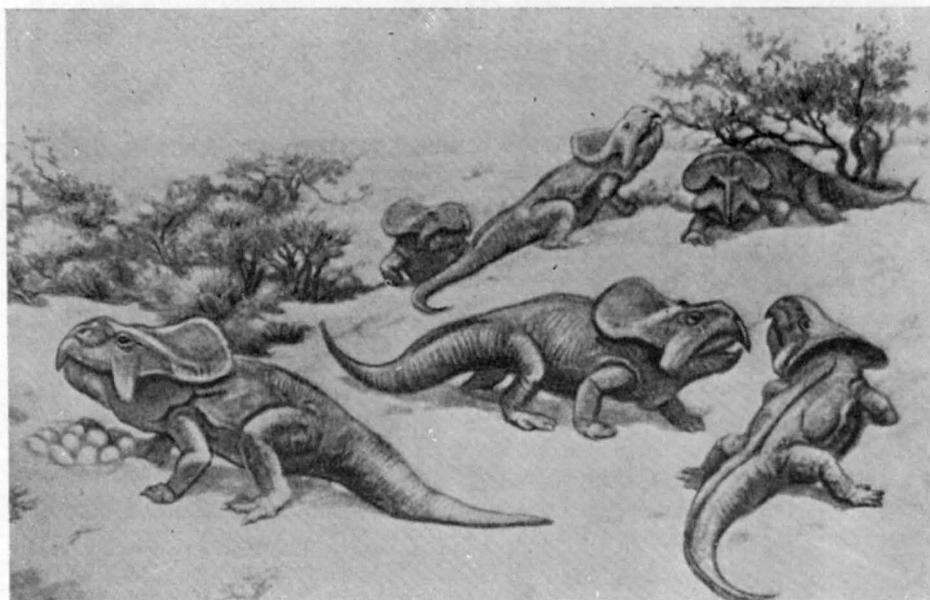
Рис. XVIII. Игуанодон (*Iguanodon bernissartensis* Boulenger) длиной около 10 м. Нижний мел Берниссара (Бельгия) Брюссель, Естественноисторический музей



Рис. XIX. Реконструкция внешнего вида игуанодона (Swinton, 1958)

Рис. XX. Протоцератопс *Protoceratops andrewsi* Brown et Schlawkier). Реконструкция внешнего вида (рис. Ch. Knight)

Естественноисторический музей. Чикаго



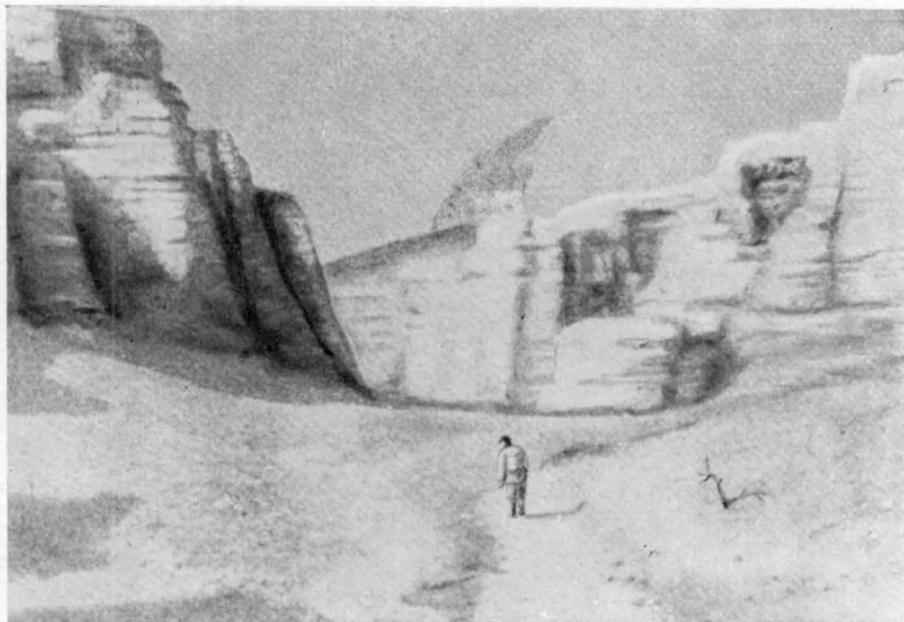


Рис. XXI. Обнажения глинисто-песчанистой толщи с остатками динозавров, черепах, аллигаторов и т. д. Верхний мел. Нэмэгэту, Южная Гоби, Монголия

Фото И. А. Ефремова



Рис. XXII. Остистые отростки спинных позвонков динозавра зауролофа (*Saurolorplus angustirostris* Rozhdestvensky). Верхний мел. Алтан-Ула, Монголия

Фото Ю. А. Орлова, 1948

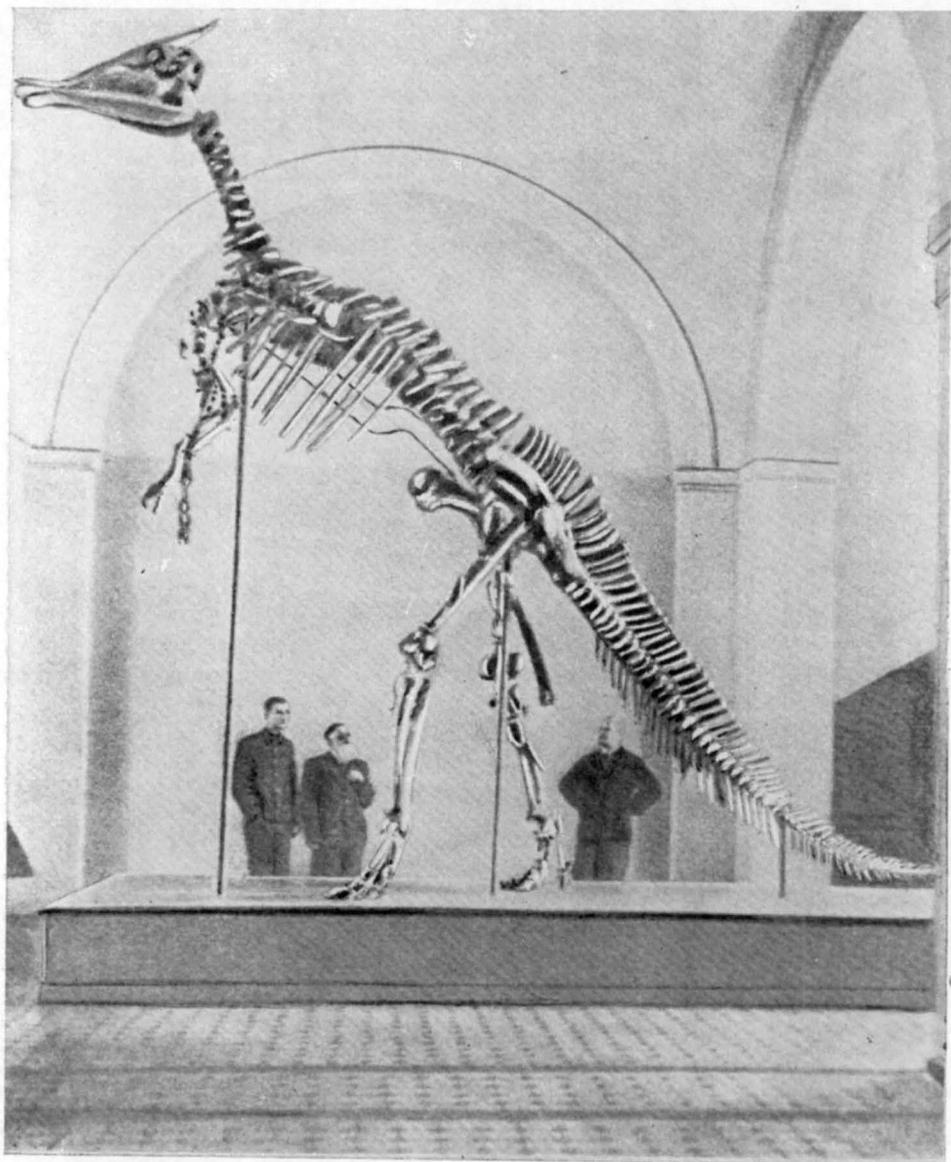


Рис. XXIII. Зауролоф (*Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky). Верхний мел, Намэгэту, Южная Гоби, Монголия

Музей Палеонтологического института АН СССР

Рис. XXIV. Зауролоф (*Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky). Левые большая берцовая кость и стопа. Верхний мел. Нэмэгэту, Южная Гоби, Монголия

Музей Палеонтологического института АН СССР

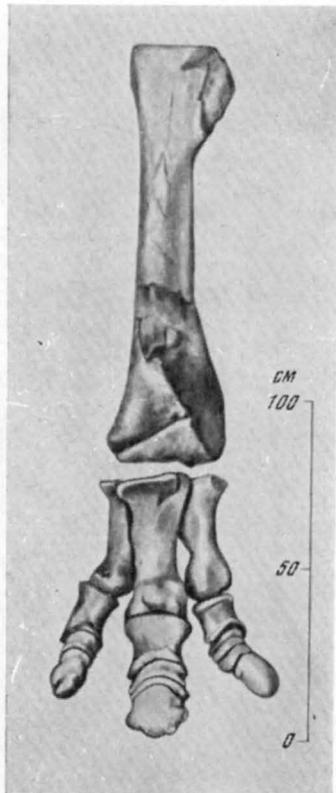
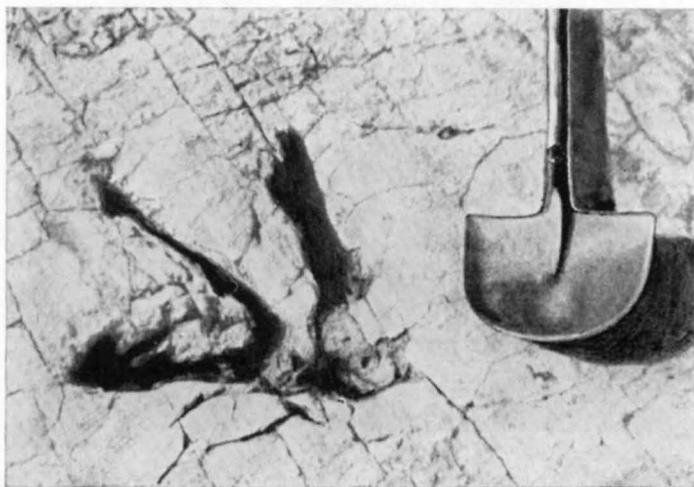


Рис. XXV. Отпечаток задней лапы крупного хищного динозавра. Верхний мел. Монголия

Фото сотрудника Государственного музея МНР Намнандоржа. Для масштаба — рядом лопата



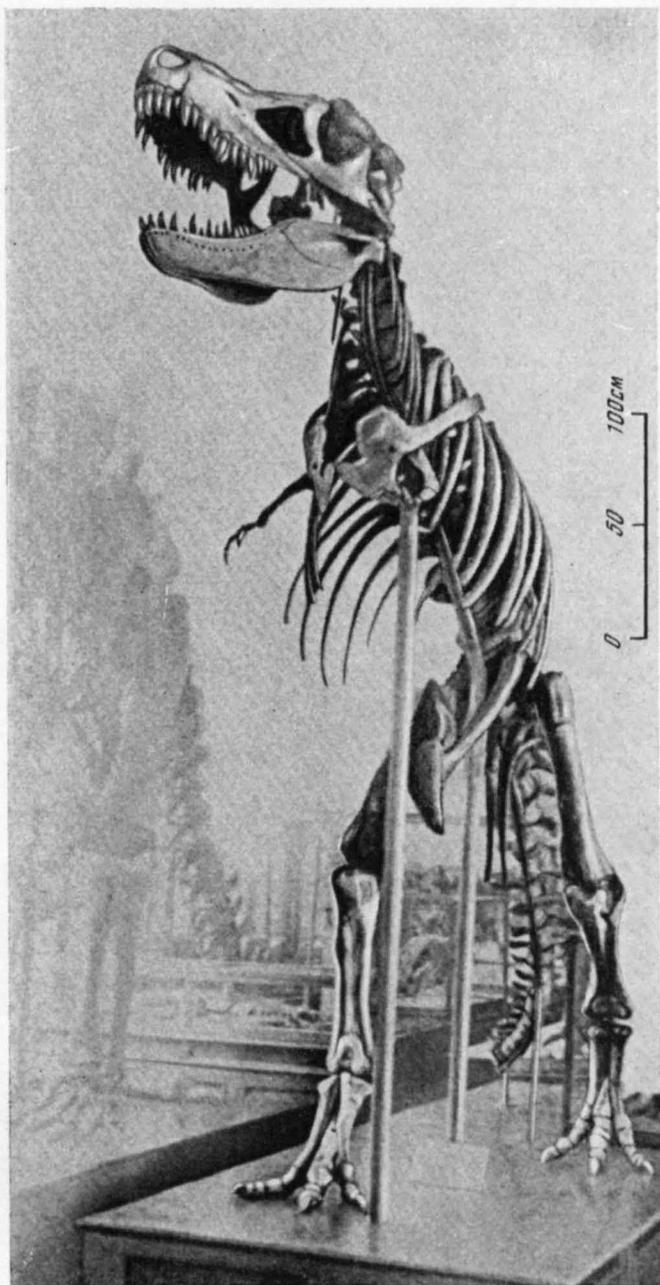


Рис. XXVI. Тарбозавр (*Tarbosaurus*), очень близкий к тираннозавру (*Tyrannosaurus*) хищный динозавр. Верхний мел. Нэмэгэту, Южная Гоби, Монголия

Музей Палеонтологического института АН СССР



Рис. XXVII. Тираннозавр (*Tyrannosaurus*). Реконструкция внешнего вида (W. E. Swinton, 1964)

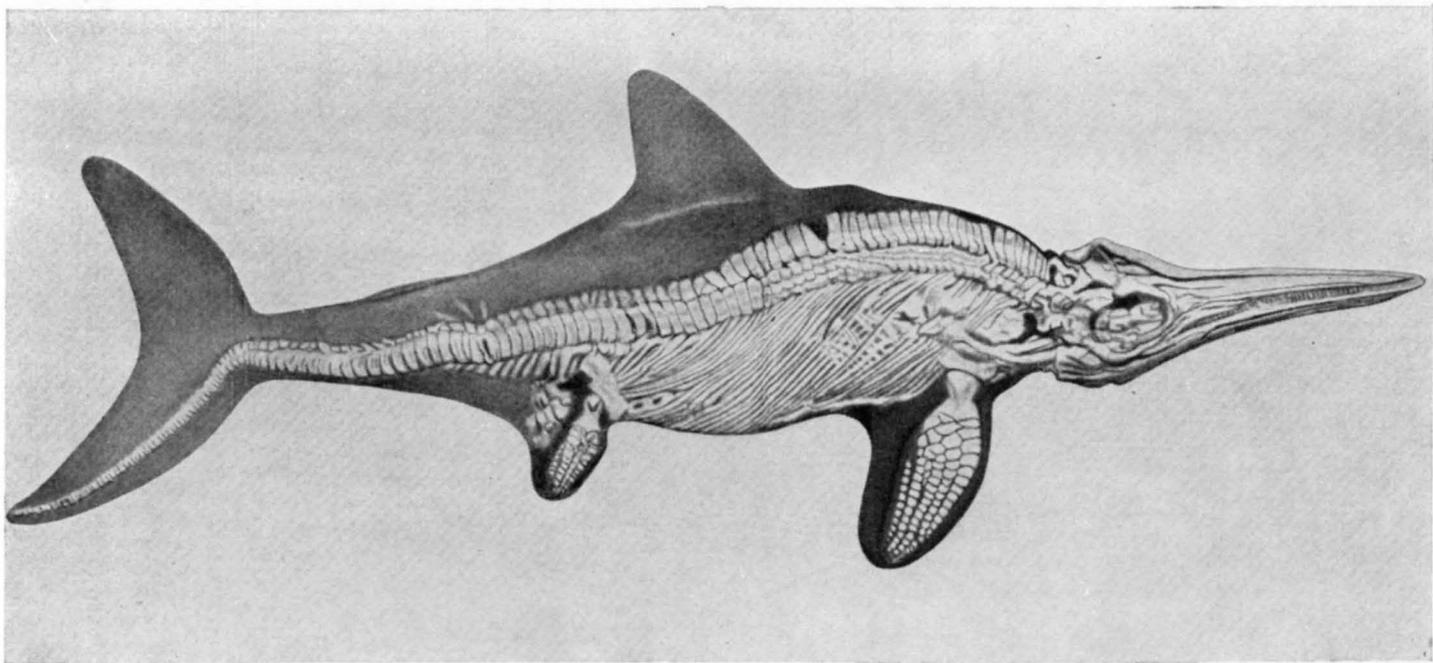


Рис. XXVIII. Иктиозавр стеноптеригиус (*Stenopterygius quadriscissus* Quenstedt). Скелет с отпечатком и остатками кожи. Нижняя юра. Хольцмаден, ФРГ

Музей Университета в Оксфорде

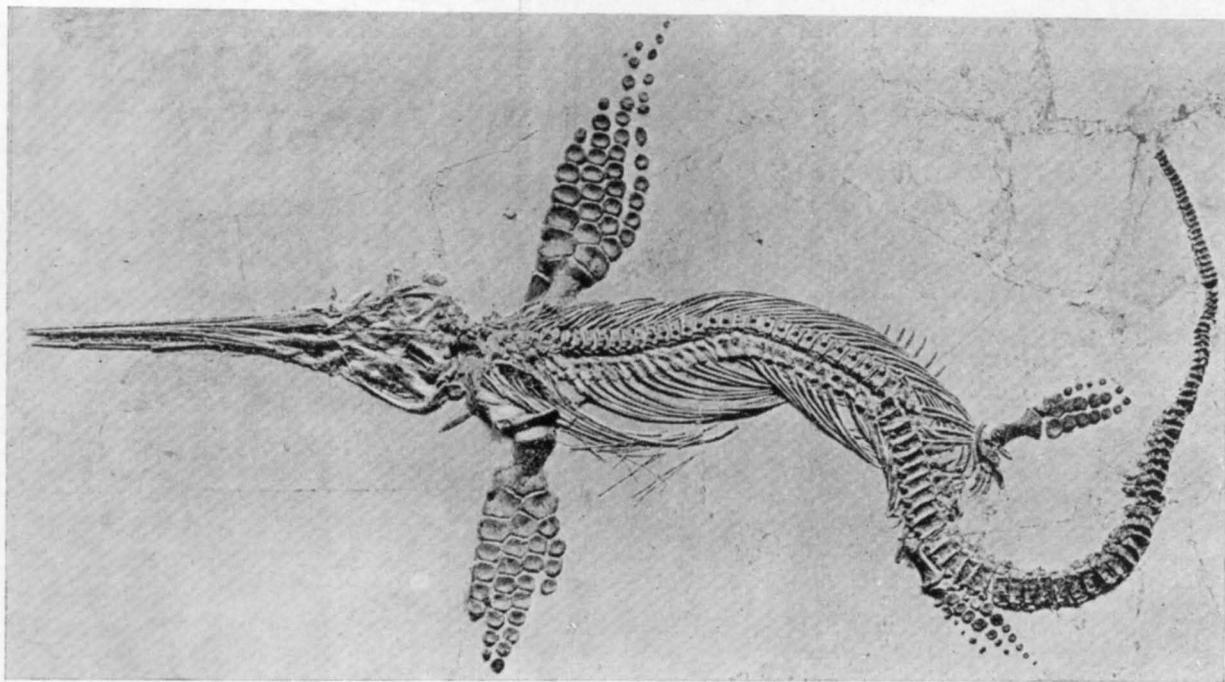


Рис. XXIX. Иктиозавр стеноптеригиус (*Stenopterygius quadriscissus* Quenstedt). Вид со спинной стороны. Нижняя юра, Англия

Британский естественноисторический музей в Лондоне

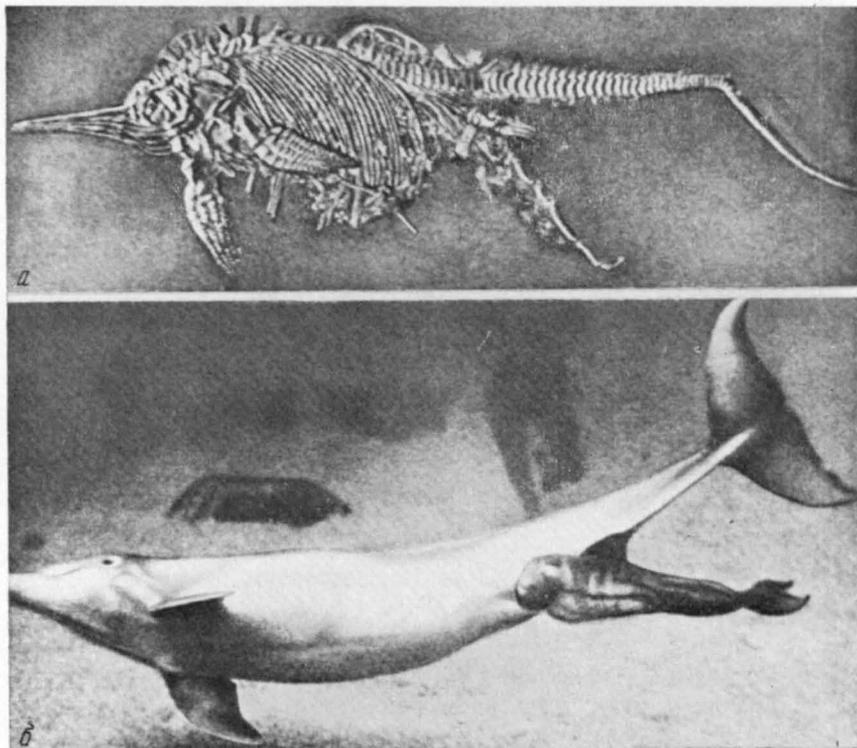


Рис. XXX. Живородность морских животных: а — самка ихтиозавра стеноптеригиуса (*Stenopterygius quadriscissus* Quenstedt), захороненная в момент рождения детеныша, череп которого виден на уровне таза матери. Нижняя юра. Хольцмаден, Штутгарт; б — рождение детеныша кита.

а — Государственный естественноисторический музей; б — подводная фотосъемка в морском аквариуме Флориды (E. J. Slijper, 1962).



Рис. XXXI. «Гастролиты» плезиозавра (S. W. Williston, 1914)

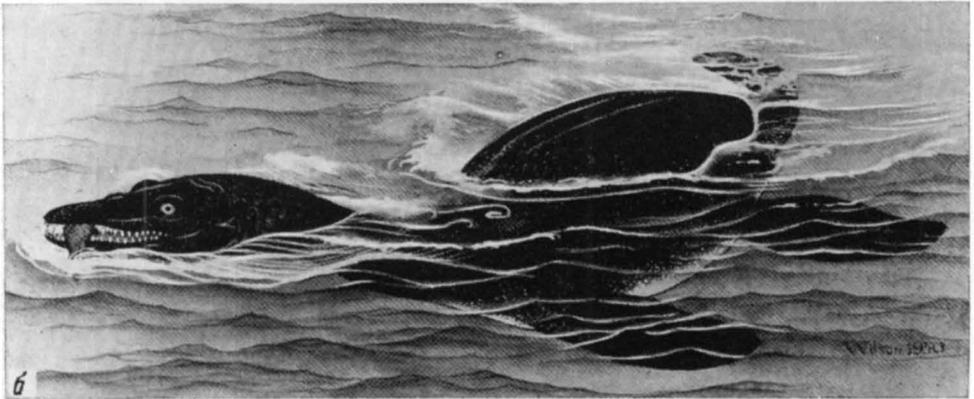
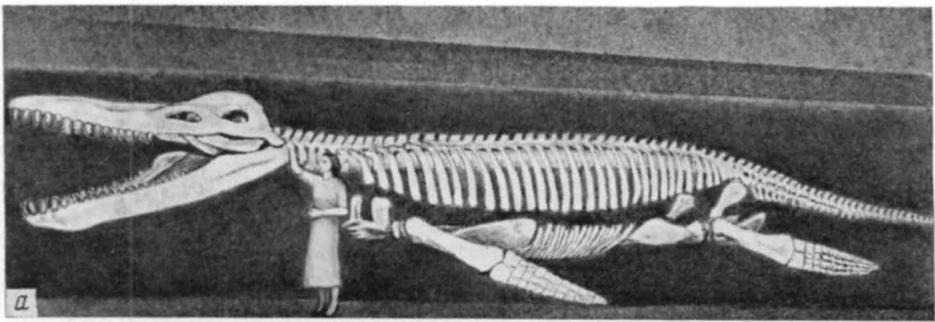


Рис. XXXII. Плиозавры

a — кронозавр (*Kronosaurus*), гигантский плиозавр из юрских отложений Квинсленда, Австралия. Музей зоологии и сравнительной анатомии им. Агассица в Харварде, Массачузетс, США; *б* — плиозавр макроплата (*Macroplata Swinton*). Реконструкция Вильсона (*W. E. Swinton*, 1958)

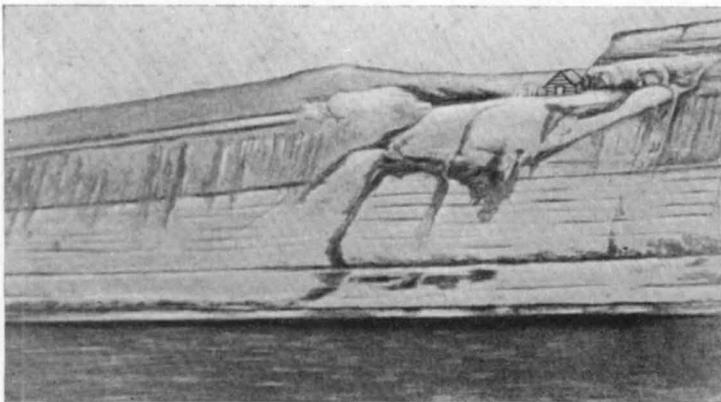


Рис. XXXIII. Правый берег р. Малой Северной Двины у дер. Ефимовской, около г. Котласа, место основных раскопок В. П. Амалицкого

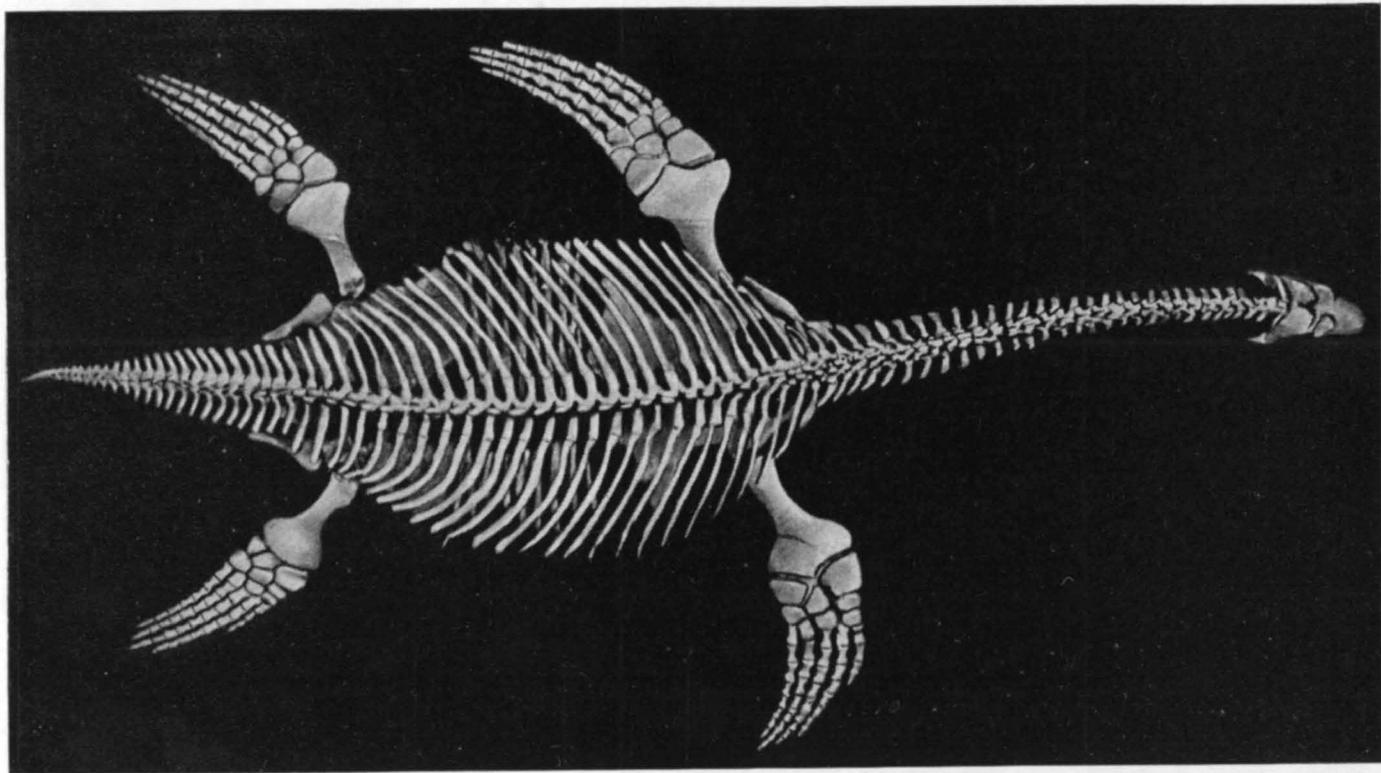


Рис. XXXIV. Плезиозавр (*Cryptocleidus oxoniensis* Philips). Вид сверху, длина 3,35 м. Верхняя юра. Англия
Американский естественноисторический музей в Нью-Йорке

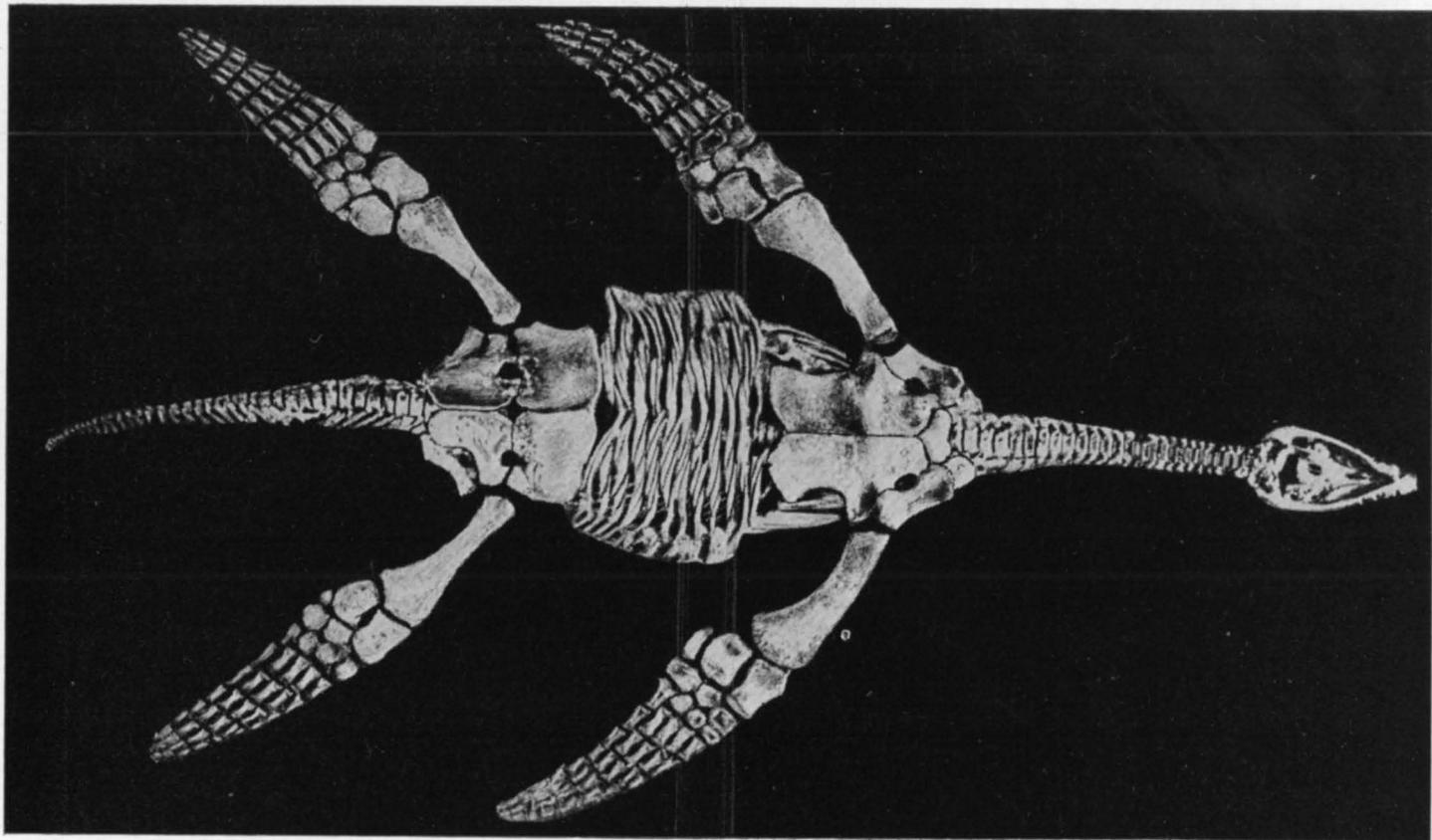


Рис. XXXV. Плезиозавр [Thaumatosaurus victor (E. Fraas)]. Нижняя юра. Хольцмаден, ФРГ. Вид снизу

Музей Штутгарта

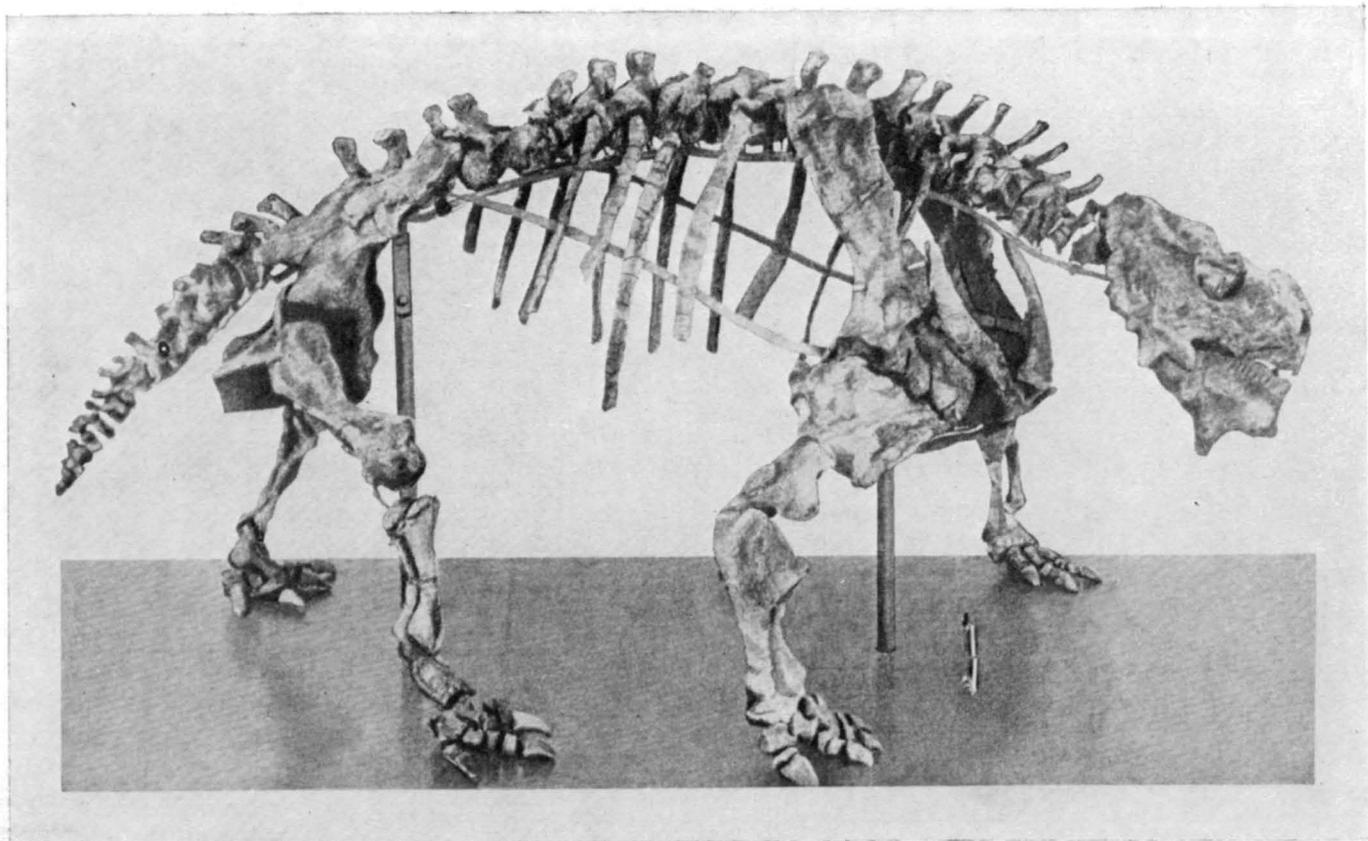


Рис. XXXVI. Парейазавр скутозавр (*Scutosaurus karpinskii* Amalitzky) Верхнепермские отложения (татарский ярус) Северной Двины

Раскопки В. П. Амалицкого. Скелет передан Академией наук СССР в дар Академии наук Китайской Народной Республики

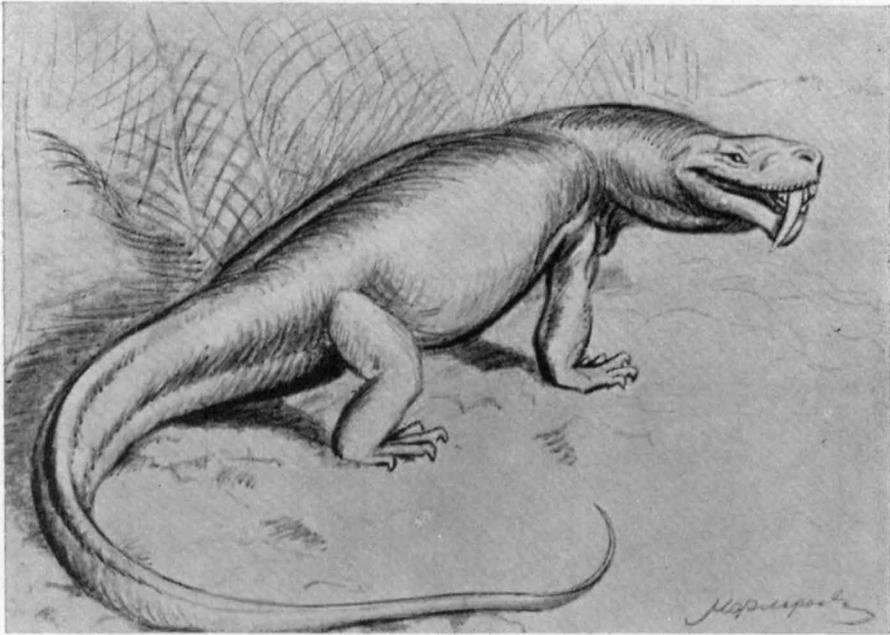
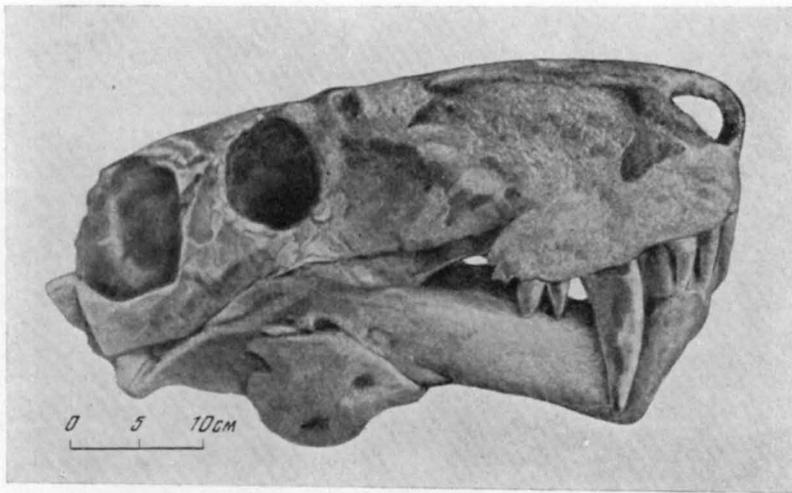


Рис. XXXVII. Иностранцевия (*Inostrancevia alexandri* Amalitzky). Верхнепермские отложения Северной Двины

Раскопки В. П. Амалитского. Череп и реконструкция внешнего вида (рис. К. К. Флерова)

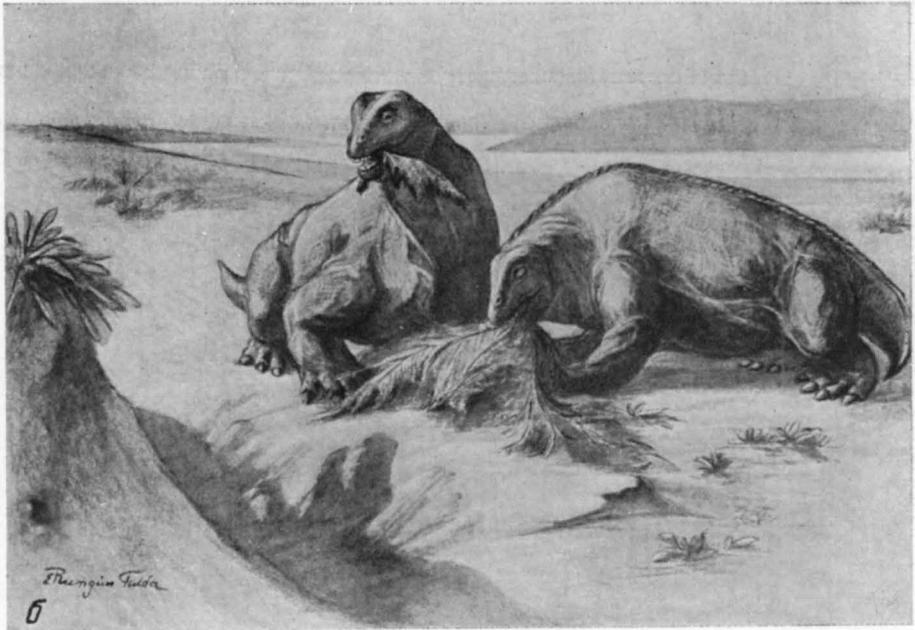
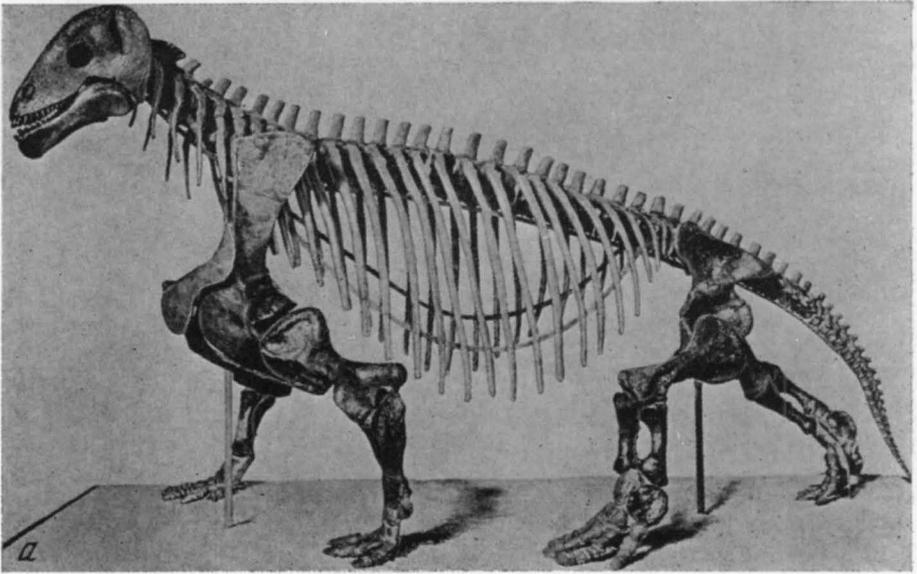


Рис. XXXVIII. Мосхопс (*Moschops carvensis* Broom), очень близкий к улемозавру тапиноцефал из верхнепермских отложений формации Карру Южной Африки
 а — скелет; б — реконструкция внешнего вида (W. Gregory, 1926)

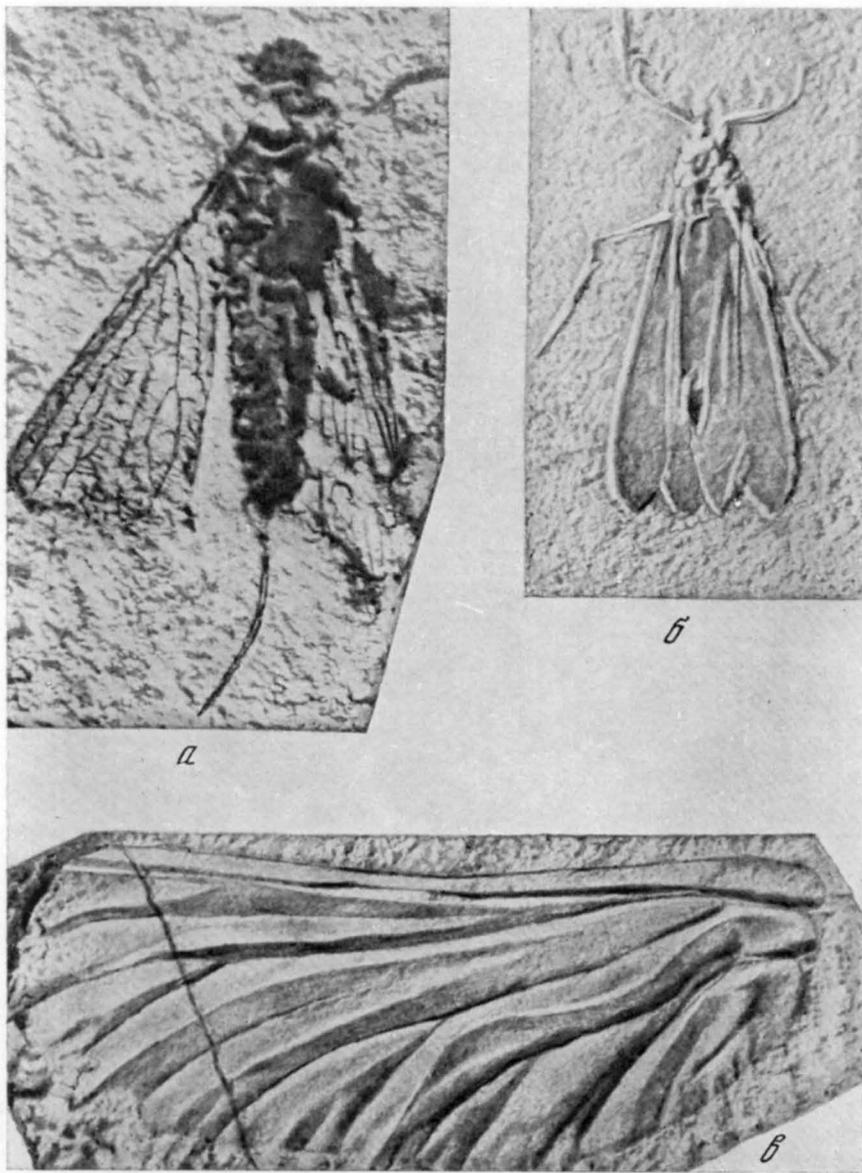


Рис. XXXIX. Ископаемые насекомые пермского периода

a — ископаемая верблюдка соянорафидия (*Sojanoraphidia rossica* Martynova), самка с яйцекладом. Голова — как у современных насекомых, но переднегрудь еще не вытянута. Верхнепермские отложения р. Сояны Архангельской области (О. М. Мартынова, 1952); *б* — палеутиграмма (*Paleutigramma tenuicornis* Martynov) из вымершего отряда «Предпрямокрылых». Артинский ярус Среднего Урала. Увеличено (А. В. Мартынов, 1930); *в* — палингениопсис (*Palingeniopsis praecox* Martynov). Ископаемая поденка, отпечаток заднего крыла. Верхнепермские отложения р. Сояны Архангельской области. Увеличено (А. В. Мартынов, 1931)

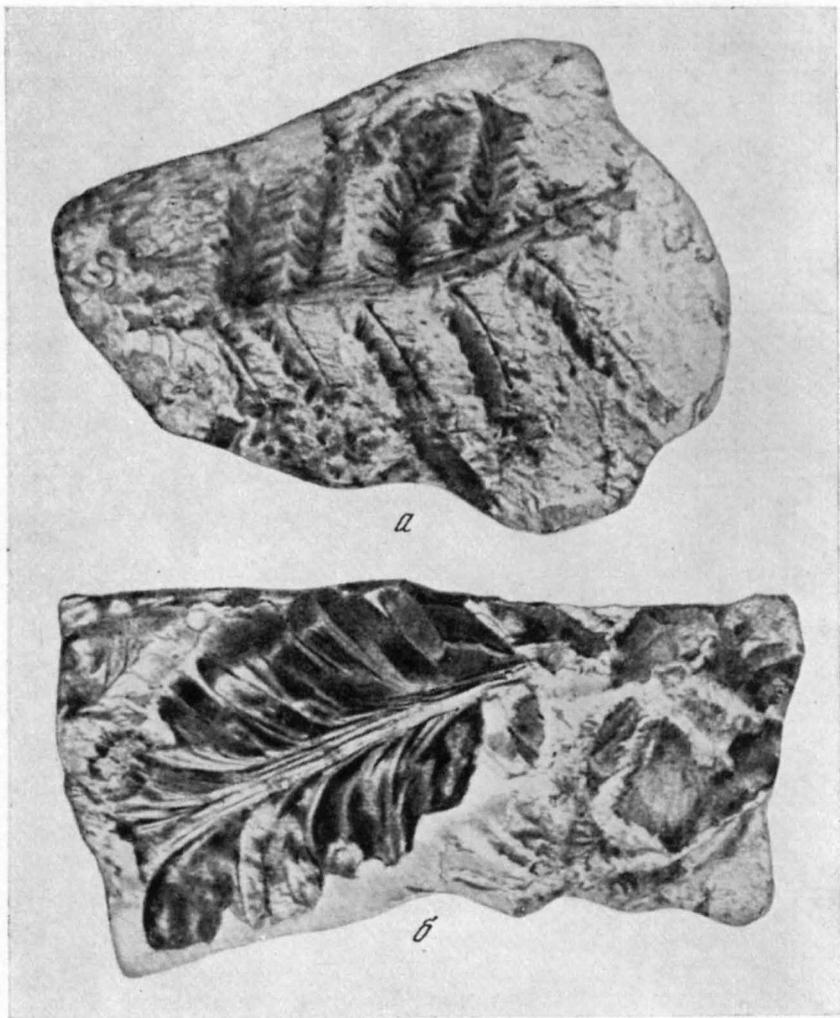


Рис. XL. Верхнепермские растения Западного Приуралья

a — пекоптерис (*Pecopteris concinna* Kutorga), папоротник; *b* — одонтоптерис («неуроптерис») (*Odontopteris rossica* Zalesky), папоротникообразное семенное растение. Уменьшено (М. Д. Залесский, 1927)

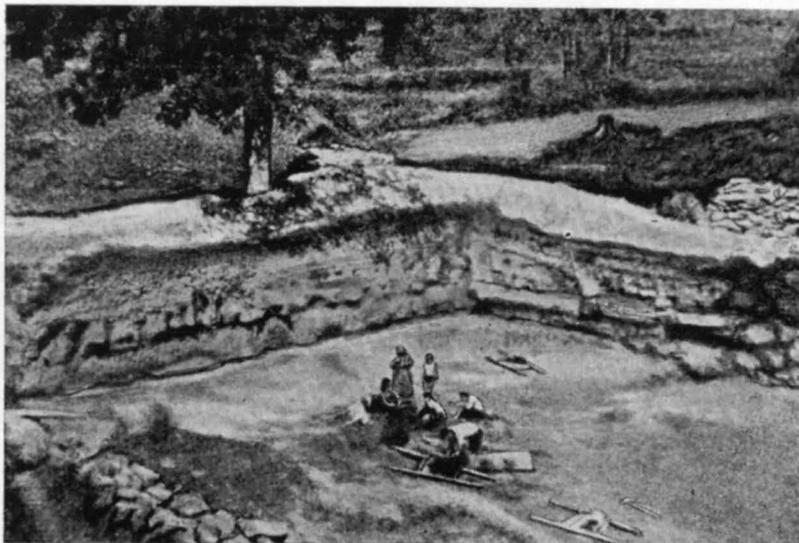


Рис. ХLI. Раскопки в Каменном овраге
около с. Ишеева в 1935 г.



Рис. ХLII. Раскопки около дер. Ежово Пермской области (П. К. Чудинов, 1962)

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ШКАЛА

Эра	Продолжительность, млн лет	Период	Продолжительность, млн лет	Эпоха	Век
Кайнозойская (Kz)	65±3	Четвертичный (Q)	1,8	Голоцен Плейстоцен	Человека
		Неогеновый (N)	22	Плиоцен Миоцен	Млекопитающих
		Палеогеновый (P)	41	Олигоцен Эоцен Палеоцен	
Мезозойская (Mz)	170±5	Меловой (K)	70	Поздне меловая Раннемеловая	Пресмыкающихся
		Юрский (J)	55–60	Позднеюрская Среднеюрская Раннеюрская	
		Триасовый (T)	40–45	Позднетриасовая Среднетриасовая Раннетриасовая	
Палеозойская (Pz)	345±10	Пермский (P)	50–60	Позднепермская Раннепермская	Земноводных
		Каменноугольный (C)	50–60	Позднекаменноугольная Среднекаменноугольная Раннекаменноугольная	
		Девонский (D)	60	Позднедевонская Среднедевонская Раннедевонская	Рыб и рыбообразных
		Силурийский (S)	25–30	Позднесилурийская Раннесилурийская	
		Ордовикский (O)	45–50	Позднеордовикская Среднеордовикская Раннеордовикская	
		Кембрийский (C)	90–100	Позднекембрийская Среднекембрийская Раннекембрийская	
Докембрий	3000	Венд (V)	100	Общепринятых делений нет	

ность быстрых поворотов на месте, их общую подвижность. Ребра имели лишь одно соединение с позвонком (с его поперечным отростком); это способствовало большей подвижности грудной клетки, чем при обычном двойном соединении — и с телом позвонка и с дугой. Помогало гибкости туловища и слабое развитие суставных отростков на дугах позвонков. Довольно высокие остистые отростки указывают на сильное развитие спинной мускулатуры. Плезिозавр представлял собой своеобразную веселую «двойку» и несомненно был превосходным пловцом; однако он вряд ли мог конкурировать в погоне за добычей с ихтиозавром. Ловле, быть может, и отыскиванию добычи на дне в мелководье помогала длинная, гибкая «лебединая» шея. Широкие сильные конечности в виде ластов, вероятно, давали возможность плезиозаврам вылезать время от времени на берег, как это делают тюлени, моржи и котики; это вряд ли могли делать ихтиозавры, окончательно порвавшие с сушей и ставшие полностью «морьяками», подобно дельфинам. Возможно, плезиозавры были в известной степени прибрежными жителями; морское побережье могло давать им убежище и от более подвижных в воде ихтиозавров, для которых вода стала полностью родной стихией, и от самых страшных морских хищников юрского моря — огромных плиозавров. Косвенным указанием на такой выход, вернее, на выползание на сушу плезиозавров, вероятно, можно считать развитие брюшных ребер, иногда образующих у плезиозавров прочный решетчатый скелет брюшной стенки.

В брюшной области скелета плезиозавров иногда находили целую коллекцию сильно окатанных камешков, так называемых гастролитов, проглоченных животным и долгое время находившихся в его желудке (рис. XXXI). Такие гастролиты встречаются и в желудке современных крокодилов, ластоногих хищников, китообразных, иногда в большом числе и внутри скелета некоторых динозавров. Гастролитам приписывалось то же значение перетирания пищи, что и камешкам в зобе многих зерноядных птиц; но для крокодилов, плезиозавров и других хищников это маловероятно. Вопрос этот до сих пор в общем неясен (А.В. Яблоков и В.С. Яблоков, 1961).

Самые крупные хищные пресмыкающиеся волжского юрского моря — близкие родственники плезиозавров, огромные плиозавры (рис. 49). Они достигали 8 и более метров в длину; череп — до 3 м в длину — был вооружен огромными, иногда трехгранными зубами с зубчатой по ребрам эмалью. В позвоночном столбе передняя и задняя поверхности тел позвонков плоские. Пояса парных конечностей, как у плезиозавров, широкие, плоские, длинные на брюшной стороне; сами конечности большие, веслообразные с увеличенным числом фаланг. Всем этим плиозавры очень напоминают плезиозавров, с которыми объединяются в один общий отряд зауроптеригий (от греческого саура — ящер и птеригион — крыло, в данном случае — ласт). Но для плезиозавра характерна короткая голова и длинная гибкая шея, помогавшая настигать добычу, а у плиозавров шея сравнительно короткая, малоподвижная; животное должно было настигать добычу стремительным броском вперед. Передние зубы, коронки которых в поперечнике достигают 6 см и более, глубоко всажены в челюсть и торчат вершинами несколько вбок; при этом верхние входят свободно в промежутки между нижними. Огромная пасть при челюстях до 1,5—2 м и более (в литературе описаны черепа до 3 м и более), вооруженная мощными острыми зубами со слегка согнутыми коронками, явно рассчитана на крупную добычу вплоть до самых больших плезиозавров. Плиозавры не могли соперничать с

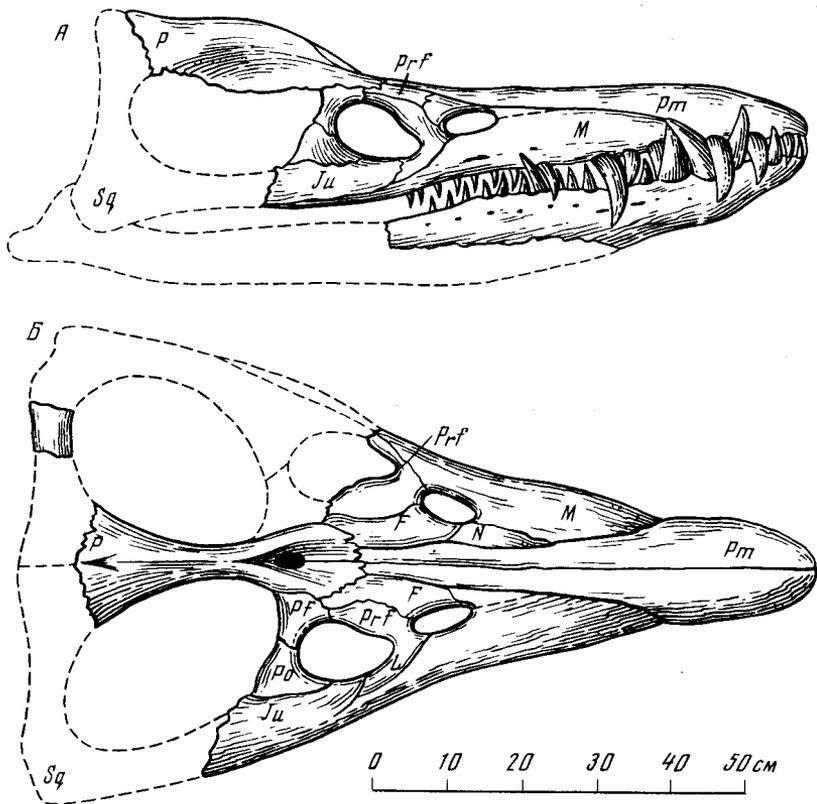


Рис. 49. Череп плиозавра (*Pliosaurus rossicus* Novojilov). Нижний волжский ярус (верхняя юра). Буинский сланцевый рудник Чувашской АССР. Вид сбоку (А) и сверху (Б).
Музей Палеонтологического института АН СССР (Н.И. Новожилов, 1948)

плезиозаврами в ловле мелкой изворотливой добычи, но как пловцы отнюдь не должны были уступать плезиозаврам в быстроте.

У плиозавров очень своеобразно соотношение некоторых костей лицевой части и крыши черепа (рис. 49а). Предчелюстные кости (Pm) надвинуты задними концами на лобные (Fr) и достигают передних теменных костей (Pa), а теменные, находя вперед на лобные и вклиниваясь по средней плоскости черепа между ними, раздвигают их на некотором протяжении в стороны. В общем верхняя сторона лицевой части черепа вследствие надвигания костей на значительном протяжении друг на друга местами в три слоя при большой общей поверхности швов между взаимно перекрывающимися друг друга костями представляет очень совершенную по прочности конструкцию: длинная лицевая часть черепа хорошо приспособлена для сопротивления напряжениям на излом, возникающим при захлопывании пасти и стремлении крупной добычи вырваться.

Из наиболее интересных находок в Поволжье следует упомянуть скелет плиозавра, добытый в сланцевом руднике около г. Буинска (Н.И. Новожилов, 1948) длиной около 6,5 м (Музей Палеонтологического института АН СССР).

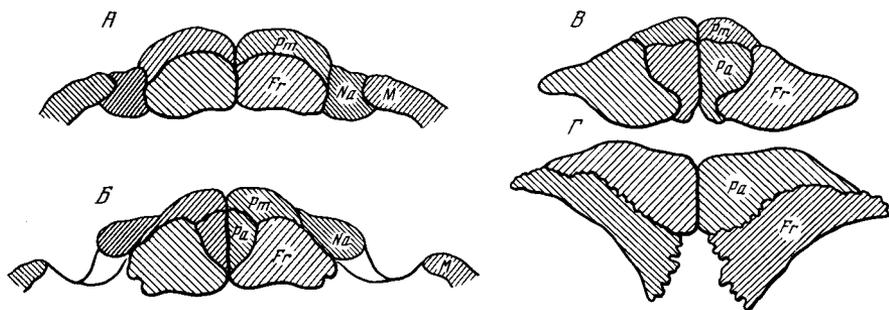


Рис. 49а. Вертикальные поперечные разрезы крыши черепа плиозавра (*Pliosaurus rossicus* Novojilov), наблюдаемые на изломах

А — в области наружной боковой границы носовых (Na) костей с верхнечелюстными (М); Б — у передних краев носовых отверстий; В — у задних краев носовых отверстий; Г — впереди переднего края отверстия теменного глаза; Pm — praemaxillare; Fr — frontale; Na — nasale; M — maxillare; Pa — parietale (Н.И. Новожилов, 1948)

Очень крупный скелет этого ящера с лапами почти 2-метровой длины был извлечен в Савельевском сланцевом руднике К.И. Журавлевым (1941—1943), который зарегистрировал за десять лет работы рудника не менее двадцати интересных находок (рис. XXXII).

А.К. Рождественский в послевоенное время доставил в Музей Палеонтологического института лицевую часть черепа огромного плиозавра из Озинского сланцевого рудника в той же области; скелет был разбит на куски, которые выкинули в отвал до прибытия Рождественского. Были и другие находки скелетов, которые постигла по разным причинам столь же печальная судьба. В области желудка упомянутого выше скелета крупного плиозавра К.И. Журавлев нашел кости крупной рыбы, сохранившие близкое к естественному взаимное расположение, — очевидно, рыба была заглочена плиозавром незадолго до его гибели, — а также многочисленные крючки от рук головоногих моллюсков, как это известно и для скелетов, найденных в Англии.

В отложениях морей юрского периода в Западной Европе найдены скелеты очень интересных «морских» крокодилов (и в современную эпоху некоторые крокодилы, например крупный гребнистый крокодил *Crocodylus porosus* Зондских островов, иногда встречаются в море за несколько сот километров от берега); кроме того, в то время были и морские черепахи. В юре Поволжья пока не обнаружено ни крокодилов, ни черепах, хотя в прибрежных зонах юрских морей Поволжья и крокодилы, и черепахи почти наверняка были. Впрочем Вестфаль (F. Westphal, 1962) оспаривает чисто морской образ жизни юрских крокодилов — «моряков», возможно, эти были такие же случайные «моряки», как и крокодил Зондских островов. Богатая фауна беспозвоночных (моллюски, плеченогие, ракообразные и др.), рыбы с тупыми зубами, приспособленными для дробления раковин моллюсков и плеченогих (вероятно, основной пищи для рыб), водоросли, а также характер осадков, включающих фауну, — все это, по мнению К.И. Журавлева, подтверждает предположение о том, что в районе нижнего течения Волги мы имеем дело с отложениями открытого моря с нормальной соленостью (М.Н. Страхов, 1937).

Обычно скелетные остатки, находимые в этих осадках — в глинистых слоях рудников, — сильно минерализованы, пиритизированы. При окислении на воздухе, особенно влажном, сера пирита дает сернистые окислы, образующие с водой воздуха сернистую кислоту и т.д. Итог этого — почти неизбежная гибель пиритизированных палеонтологических материалов (если не принять своевременно мер для их сохранения). Однако неизмеримо больше, чем в музеях, погибло палеонтологических материалов из-за недоучета огромной научной ценности черепов и скелетов, встречающихся при разработке рудников. Известны случаи, когда скелеты огромных плиозавров уничтожались, так как мешали выработке сланца, и разбитые на куски черепа и кости шли в отвал вместе с пустой породой.

Настоящий очерк имел, помимо всего, целью заинтересовать персонал различных рудников замечательными научными ценностями, которые должны становиться гордостью нашей науки, а не погибать бесследно.

Мир прошедший, покорный мощному голосу науки, поднимается из могилы свидетельствовать о переворотах, сопровождавших развитие поверхности земного шара; почва, на которой мы живем, эта надгробная доска жизни минувшей, становится как бы прозрачною; каменные склепы раскрылись; внутренности скал не спасли хранимого ими. Мало того, что полуистлевшие, полукаменелые остовы обрастают снова плотью, палеонтология стремится раскрыть закон соотношения между геологическими эпохами и полным органическим населением их. Тогда все некогда живое воскреснет в человеческом разумении, все исторгнется от печальной участи бесследного забвения, и то, чего кость истлела, чего феноменальное бытие совершенно изгладилось, восстановится в светлой обители науки, в этой области успокоения и увековечения временного.

А. Герцен. «Письма об изучении природы». Полн. собр. соч., т. IV, стр. 165

Глава девятая

ВЕРХНЕПЕРМСКИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ ПОВОЛЖЬЯ И СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ

Пермский период — один из наиболее интересных в истории пресмыкающихся и в истории наземной жизни вообще. Аридизация климата на значительных участках материков особенно во второй половине пермского периода и дифференцировка суши сравнительно с предшествовавшим каменноугольным периодом были, несомненно, весьма важным фактором в истории развития пермской флоры и в характере ее распространения. Вслед за флорой расселялась и изменялась и наземная фауна с ее сложными цепями питания и возрастающими в своем разнообразии «нишами жизни».

Что касается самих пресмыкающихся, то из предшествующей каменноугольной эпохи до нас дошли сравнительно немногочисленные остатки этого когда-то обширнейшего класса позвоночных. Пермский же период оставил богатейшее наследие. Пресмыкающиеся достигли в это время, особенно в позднепермскую эпоху, замечательного разнообразия и в своих приспособлениях к окружающей среде, и в направлениях своей эволюции — до млекопитающеподобных включительно. Эта эпоха была, видимо, и временем зарождения бесчисленных пресмыкающихся мезозоя.

И сами палеонтологические материалы из пермских отложений разных материков, и результаты изучения этих материалов представляют собою в настоящее время итог огромного труда многих поколений ученых разных стран, богатейшее общее достояние единой мировой науки: по своему существу палеонтология, эта «зоология и ботаника угасших форм жизни», как ее назвал академик А.П. Павлов, еще более международна, чем зоология современности. Но из-за специфики палеонтологии, неполноты геологической летописи, из-за

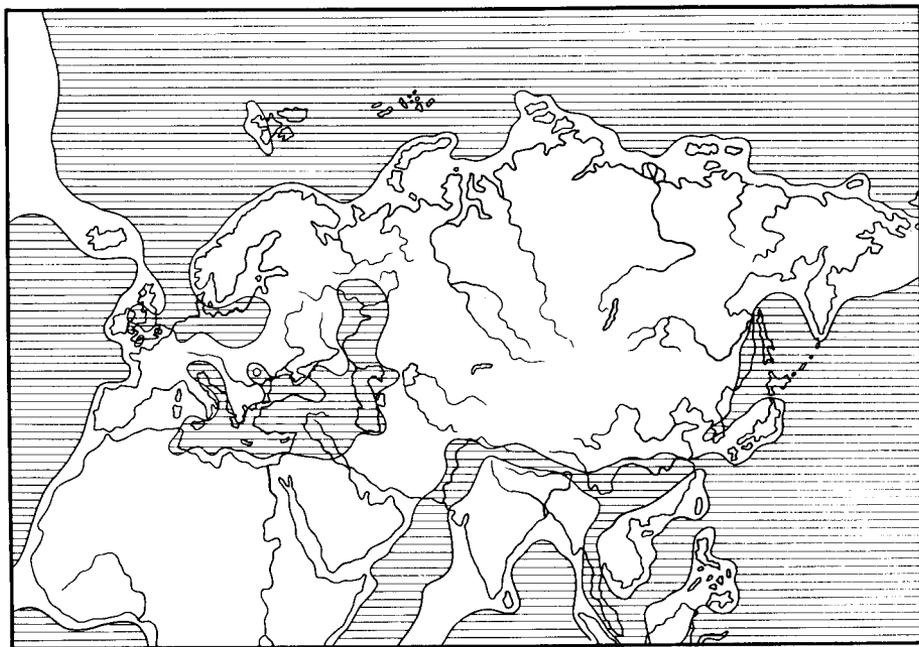


Рис. 50. Схема палеогеографии верхней перми для части восточного полушария (по Термье, 1952)

палеозоогеографического, палеоклиматического разнообразия разных стран вклад каждой страны в это общее дело, естественно, различен, и не только по своему основному исходному материалу в виде остатков животных, но нередко и по выводам на основе изучения этих документов далекого прошлого, а также местонахождений ископаемых остатков (рис. 50).

Не останавливаясь подробно на истории изучения пермских пресмыкающихся СССР, отметим лишь, что первые упоминания о находках в России относятся еще к XVIII в., изучение же наших пермских рептилий началось в первой половине XIX в. и связано с именами С. Куторги (1838, 1842, 1844), Г. Фишера (1840—1847) и Э. Эйхвальда (1861). На рубеже XIX и XX вв. (1895—1917) были начаты крупные раскопки. Итог раскопок — огромные палеонтологические сборы верхнепермских пресмыкающихся и земноводных. Эти работы впервые установили близость найденной фауны к южноафриканской из формации Карру и послужили научной и организационной основой для последующего систематического изучения палеозойских пресмыкающихся и земноводных. Это стало реальным только после Октябрьской революции, когда огромное плановое развитие всей жизни Советского Союза и его науки, в том числе естествознания, обеспечило возможность быстрого роста и палеонтологии позвоночных. Это связано с именами наших выдающихся ученых — академика П.П. Сушкина (1868—1928) и в особенности основателя и директора Палеонтологического института Академии наук СССР А.А. Борисяка (1872—1944). Непосредственным планированием и выполнением палеонтологических экспедиций для сборов ископаемых палеозойских и мезозойских пресмыкающихся и земноводных, их изучением — лично и силами сотрудников — мы обязаны прежде всего И.А. Ефремову; в его работах (1954 и др.) содержится очень интересная история исследования низших четвероногих нашей территории*. Цель настоящего очерка — краткий обзор итогов изучения некоторых верхнепермских пресмыкающихся СССР за последнее столетие: именно верхнепермские отложения СССР дали наиболее разнообразный интересный материал; изучение рептилий из наших нижнепермских отложений находится пока в начальной стадии. Обзор всего обнаруженного и описанного вышел бы далеко за пределы настоящих очерков; имеется в виду лишь краткий обзор трех фаун (или фаунистических комплексов) позднепермских пресмыкающихся**. Две из них происходят из отложений, соответствующих верхнеказанскому — нижнетатарскому подъярусам пермской системы и в общем по своему характеру и стратиграфическому положению отвечают зоне *Tarinoscephalus* серии Бофорт Южной Америки (Ефремов, 1937—1954; Татаринев, 1962)***. Третья фауна, соответствующая зоне *Cisteccephalus* Южной Африки происходит из отложений верхне-

*Замечательные исследования И.А. Ефремова, проведенные в 20—30-х годах и заложившие основу наших сегодняшних знаний о пермских и триасовых наземных позвоночных Восточной Европы, были в дальнейшем продолжены сотрудниками Палеонтологического института АН СССР, а также в Саратовском Государственном университете им. Н.Г. Чернышевского, где эти работы возглавил проф. В.Г. Очев.

**Эти три сообщества позднепермских тетрапод принято сейчас обозначать как первая и вторая дейноцефаловая и парейзавровая фауны (или фауны *Estemmenosuchus*, *Moschops* и *Scutosaurus*).

*** По современным представлениям, зоне *Tarinoscephalus* частично соответствует лишь вторая из этих фаун (Чудинов, 1983).



В. П. Амалицкий

татарского подъяруса, которые, по-видимому, отделены перерывом от осадков, содержащих фауну раннетатарского времени.

Рассмотрим вначале наиболее молодую из этих фаун — северодвинскую, добытую в конце XIX — начале XX века на правом берегу р. Малой Северной Двины вблизи г. Котласа раскопками В.П. Амалицкого; они сыграли большую роль в развитии у нас палеонтологии позвоночных и широко известны за рубежом (рис. XXXIII).

В 90-х годах прошлого века В.П. Амалицкий (1860—1917) в отложениях неопределенного возраста, считавшихся лишенными органических остатков, «немыми», обнаружил раковины двустворчатых пресноводных моллюсков (антракозид) и примитивных «глоссоптерисообразных» папортников верхнепермского возраста притом южного, «гондванского» типа*. (Гондвана — название предполагаемого древнего материка, объединявшего Индостан, Африку, Южную Америку и Австралию, данное по живущему в центре Индостана племени гондов). На этом основании Амалицкий высказал предположе-

ние о предстоящем открытии на нашей территории пермских позвоночных южноафриканского типа. Столь смелое предсказание вначале вызвало недоверие, но вскоре оно подтвердилось: Амалицкий обнаружил местонахождение пермских позвоночных, в том числе костеносные линзы на Северной Двине и Сухоне, приуроченные к речным руслам верхнепермского времени, по-видимому, в приустьевых участках.

Линзы, и костеносные, и с отпечатками растений, залегают в красноватых и пестроцветных глинах и мергелях; некоторые содержат большие скопления массивных конкреций прочного песчаника, цементированного главным образом карбонатами; внутри конкреций оказались отдельные кости, черепа и целые скелеты пресмыкающихся и земноводных, сильно минерализованные, но сохранившие даже микроскопическое строение кости. Постановка огромных раскопок, доставка сборов первоначально в Варшаву, где в то время работал Амалицкий, их препаровка и первичная монтировка скелетов, изготовление большой серии огромных витрин, эвакуация всех материалов во время первой мировой войны в глубокий тыл, реэвакуация в Петроград и другие организационные мероприятия потребовали от Амалицкого огромной и напряженной работы, сломившей его здоровье: он скончался в 1917 г. и успел написать лишь предварительные сообщения об этой фауне, частично опубликованные

* Как было установлено позднее, отпечатки растений из верхнепермских отложений на Северной Двине в действительности не имеют отношения к роду глоссоптерис (Мейен, 1971).

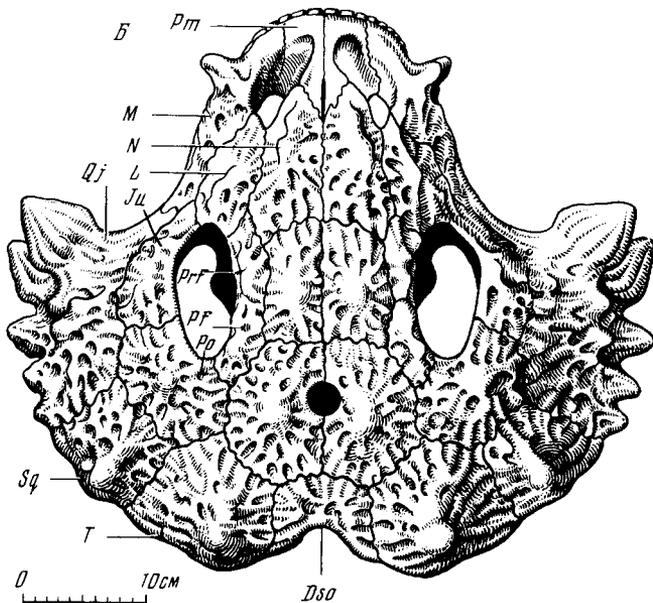
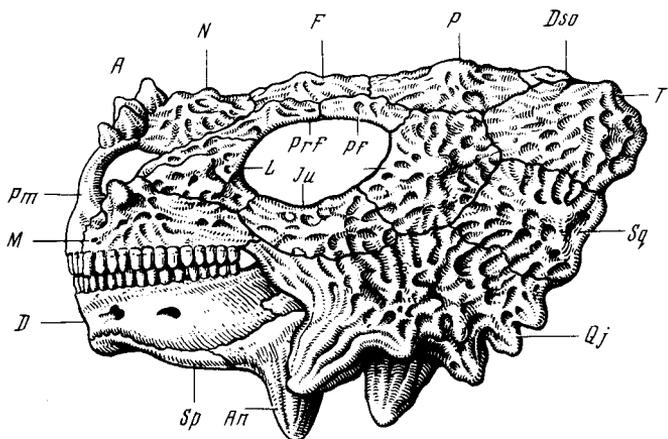


Рис. 51. Череп скутозавра (*Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky)). Вид сбоку (А) и сверху (Б) (А.П. Быстров, 1957)

уже после его смерти. Изучение завершается лишь в настоящее время, но в сущности и его пока нельзя будет считать окончательным: берега Северной Двины и ее притоков содержат, несомненно, еще много замечательных материалов, частично открытых совсем недавно, частично ожидающих своего открытия; да и две песчаные линзы, откуда добыт рассматриваемый ниже материал, раскопаны далеко не полностью.

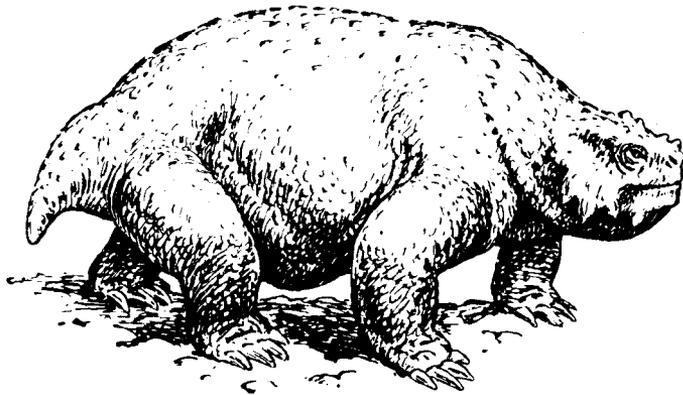


Рис. 52. Скутозавр. Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флерова

Большая часть остатков в обширной коллекции этой фауны принадлежит парейазаврам из группы анапсид (череп типичных анапсид лишен височной впадины); они явно преобладают в сборах, и поэтому вся фауна с известным правом может называться парейазавровой. Северодвинские парейазавры позднее (1934) были выделены А.П. Гартман-Вейнберг (1882—1942) в особый род, получивший название скутозавра по наличию характерных костных щитков, покрывавших их туловище (от греческого скутос — кожа, щит). Это неуклюжие крупные животные, величиной с небольшого быка, с очень широким черепом (рис. XXXVI, рис. 51, 52), частью за счет разрастания квадратноскуловых костей (отсюда название: греческое парейа — щека), мозговая коробка маленькая, с небольшим отверстием для теменного глаза; верхняя поверхность черепа сильно бугриста. Очень характерны верхние и нижние челюстные зубы — острые, лопаточковидные, зазубренные и, видимо, хорошо приспособленные для срезания и обкусывания каких-то растений, вероятно сочных, но не для жевания; большое число мелких зубов расположено на нёбных и крыловидных костях, что придает нёбу характер «терки», но неясно, могли ли они служить для измельчения пищи. В остальном скелете бросается в глаза массивность позвоночного столба с типичной для котилозавров — древних анапсидных рептилий — массивностью нейральных дуг; большие пояса конечностей и сами конечности с почти горизонтальной постановкой плеча и бедра; лапы снабжены приплюснутыми сверху вниз относительно короткими пальцами с небольшими конечными фалангами, похожими на копытца; хвост короткий. Раскопками на Северной Двине было добыто около десятка полных и почти полных скелетов, около тридцати отдельных черепов и тысячи разрозненных костей и обломков остального скелета. В настоящее время это «стадо», представляющее мировую научную ценность, украшает собою Музей Палеонтологического института Академии наук СССР, а вся «Северодвинская галерея» в целом представляет одну из главных достопримечательностей этого музея.

Северодвинские парейазавры — скутозавры — очень сходны с южноафриканскими, но в отличие от африканских парейазавров у северодвинских

Рис. 53. Скелет никтифрурета (*Nyctiphruetus acudens* Efremov). Верхнепермские отложения р. Мезени (И.А. Ефремов, 1940)

некоторые кости запястья и предплюсны слиты, сильно развиты кожные окостенения; внутри мозговой коробки наблюдается костное образование типа тендориума, отделяющих у млекопитающих большой мозг от мозжечка. В сборах с Северной Двины кроме скелетов взрослых животных найден скелет маленького молодого парейазавра; но найдены и кости огромных особей, раза в полтора больше обычных взрослых. За последние десятилетия из верхнепермских отложений того же возраста на Волге и в Приуралье описаны и другие виды и роды парейазавров.

Трудно отчетливо описать образ жизни парейазавров. В сущности растительная жизнь — единственное, что не вызывает сомнений, хотя сами растения, служившие пищей, не могут быть названы с достоверностью. Массивность и форма плечевой кости, напоминающей плечевую кость крота и некоторых других роющих животных, невольно наводили на мысль о приспособленности к рытью и о роющем образе жизни. Но об этом не говорит строение ни конечных фаланг пальцев, ни кисти. Архаическая постановка плечевой кости, унаследованная от древних предков, при тяжеловесности животного должна была вызывать огромную нагрузку на мускулатуру и скелет передней конечности; это уже само по себе могло вызвать массивность плечевой кости, и ее сходство с плечевой костью крота, вероятно, лишь внешнее, конвергентное.

Бунстра (Boonstra, 1932), посвятивший ряд работ строению скелета и реконструкции мускулатуры южноафриканских парейазавров, их эволюции и т.д., предполагает, что эти пресмыкающиеся по образу жизни напоминали бегемотов, казались в большинстве неуклюжими на суше, но, подобно бегемотам, могли быть хорошо приспособлены к водной среде.

В северодвинской фауне не обнаружено других котилозавров, хотя и нет оснований сомневаться в том, что они были в ее составе. Интересны мелкие котилозавры из более древних фаун, в частности, никтифрурет и никтеропле-

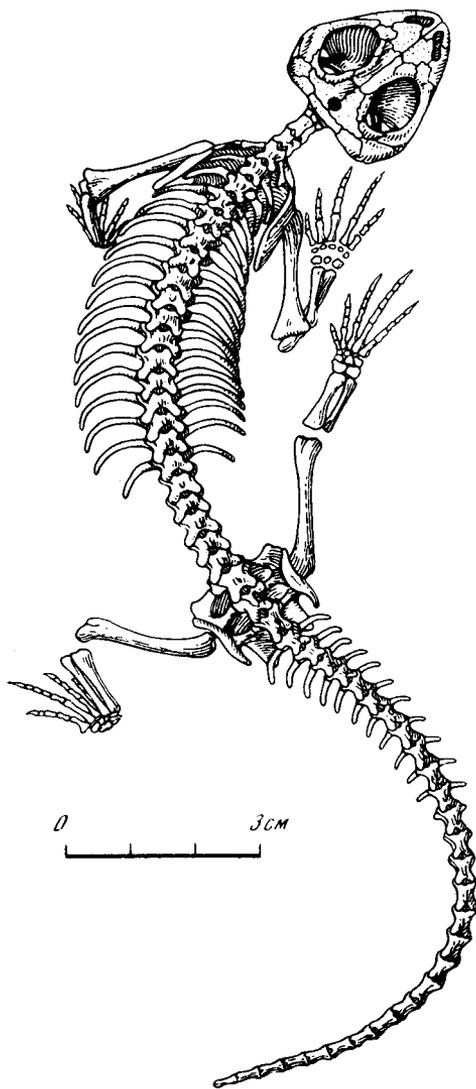




Рис. 54. Никтифрурет (*Nyctiphuretus acudens* Efremov). Реконструкция внешнего вида

Рис. А. Быстрова (И.А. Ефремов, 1940)

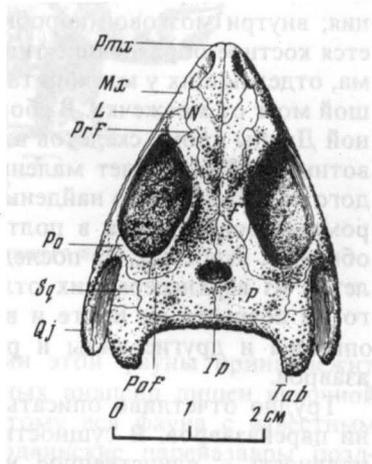


Рис. 55. Никтеролетер (*Nycteroleter inepertus* Efremov). Череп, верхнепермские отложения р. Мезени (И.А. Ефремов, 1940)

тер (рис. 53, 54, 55), описанные И.А. Ефремовым (1940) из красноцветных глин с р. Мезени. Это были подвижные ящерицеобразные рептилии длиной 30—40 см, с большим теменным отверстием в черепной крыше и огромными орбитами. Последнее наводит на мысль о сумеречном или даже ночном образе жизни животных, питавшихся, видимо, насекомыми, червяками, вообще мелкой живностью. Близкие к ним ящерицеподобные котилозавры наверняка были и в северодвинской фауне. Экологический тип небольшой ящерицы неоднократно возникал среди многих групп рептилий.

В южноафриканской парейазавровой фауне из формации Карру очень многочисленны и разнообразны дицинодонты; там из каждого найденных десяти черепов пермских рептилий обычно чуть ли не девять — дицинодонты. В северодвинской они тоже имеются, но пока установлен только один вид — дицинодонт Траутшольда (Г.А. Траутшольд — профессор Петровско-Разумовской сельскохозяйственной академии, 1817—1902); остатки дицинодонтов (рис. 56) по сравнению с парейазаврами немногочисленны, хотя имеются черепа хорошей сохранности, плечевой пояс и другие кости. Дицинодонт Траутшольда — очень типичный, снабжен только верхними клыками, крупными у самцов; морда черепахообразна, вероятно, при жизни с таким же, как у черепах, мощным

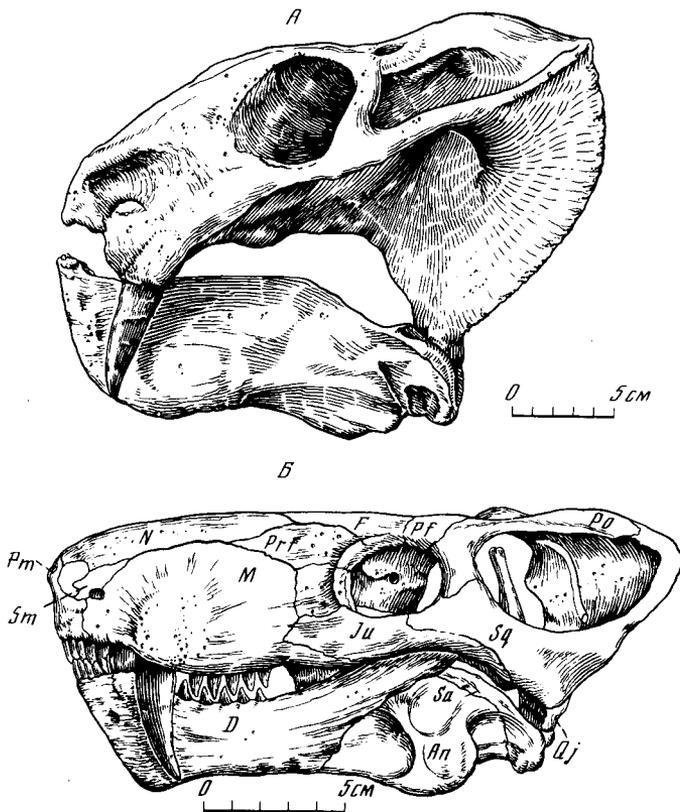


Рис. 56. Черепа верхнепермских рептилий

А — дицинодонт (*Dicynodon trautscholdi* Amalitzky). Верхнепермские отложения Северной Двины. Раскопки В.П. Амалицкого. Музей Палеонтологического института АН СССР. Б — горгонопс зауроктон (*Sauroctonus progressus* Hartmann-Weinberg). Верхнепермские отложения правого берега Волги у с. Ильинского около г. Тетюши. (А.П. Быстров, 1955)

роговым чехлом на ее конце. Необычайно широкий для размеров черепа затылок говорит об очень сильной шейной мускулатуре. На материалах по дицинодонтам, добытых раскопками В.П. Амалицкого, выполнил интересные работы П.П. Сушкин (1923, 1926); но тем не менее северодвинские дицинодонты еще не изучены полностью. Известны и разные точки зрения на их образ жизни. Очень большая поверхность затылочной стороны черепа и, очевидно, могучая шейная мускулатура навели П.П. Сушкина на мысль о приспособлении этих дицинодонтов к разрыванию на куски и поеданию трупов погибших животных, другими словами, — к «падаляядному» образу жизни. С другой стороны, полная утрата зубов (за исключением клыков, достигающих главным образом у самцов очень крупных размеров) как будто бы противоречит нашим обычным представлениям о «падаляядности»; почти несомненное наличие, как у черепах, мощного рогового чехла на конце морды разных аномодонтов наводило



С. П. Амелицкий

и на мысль о растительной дицинодонтов (О. Абель, 1927, и др.). Впрочем, мы знаем, что многие черепахи, озерные и морские, несмотря на беззубость, — очень сильные хищники, поедающие крупную рыбу, опасные для других животных и для человека.

За последние годы у нас обнаружены, правда в триасовых отложениях, другие, новые дицинодонты; из них наиболее крупные, с клыками до 1/2 м длиной, приближаются по размерам к достигшим гигантизма и беззубым шталекериям из триаса Бразилии. Но для пермских отложений наши материалы по сравнению с южноафриканскими пока как будто бы менее богаты дицинодонтами. Не исключена возможность и значительного разнообразия в образе жизни у разных дицинодонтов — растительность, всеядность и плотоядность. Для некоторых дицинодонтов предполагается полуводный образ жизни. Огромный, ростом с носорога, южноамериканский дицинодонт шталекерия (*Stahlekeria potens* Huene) сравнивается с бегемотом и т.д. Интересно, что у некоторых

дицинодонтов отверстие теменного глаза обращено при нормальном положении животного и черепа не вверх, как, казалось бы, должно быть, а вперед, например у платиподозавра (верхняя пермь Африки) или плацериаса (верхний триас Северной Америки).

Если образ жизни дицинодонтов и их пища не вполне ясны, то никаких сомнений не вызывают заведомо хищные пресмыкающиеся северодвинской фауны и прежде всего огромный горгонопс — иностранцевия (рис. XXXVII) — род, названный так В.П. Амелицким в честь своего учителя профессора Петербургского университета А.А. Иностранцева (1843—1919).

При раскопках на Северной Двине найдены два почти полных скелета иностранцевии (не сохранились лапы и конец хвоста). Из-за трудности препаровки передние и задние конечности одного из скелетов в Музее Палеонтологического института остались смещенными, вследствие чего до сих пор конечности поставлены вертикально, как это свойственно млекопитающим, что, разумеется, не соответствует их естественному прижизненному положению.

Для иностранцевии характерен мощный череп при относительно легком и стройном скелете, говорящем о подвижности и проворстве животного. Но прежде всего обращает на себя внимание череп: его расположенные совсем рядом на конце морды наружные носовые отверстия, высокая, сжатая с боков лицевая часть, высокая (особенно в симфизе) нижняя челюсть, огромные свисающие далеко вниз кинжалообразные клыки и кинжалообразные же резцы. Верхние резцы плотно смыкаются с нижними, входя в промежутки между ними (и наоборот); а нижние клыки своими вершинами входят в ямы на нёбе.

Послеклыковые щечные зубы, сравнительно слабые и немногочисленные, сохранились в верхней челюсти, но, видимо, не играли большой роли; нёбные и птеригоидные зубы совсем незначительны. Вся мощь этой страшной пасти явно сосредоточена в передней части черепа и зубов. Верхние клыки, пыльчатые по заднему краю, снабжены огромными корнями и напоминают клыки саблезубых кошек; это сходство увеличивается и наличием желобообразных углублений на внешней стороне нижних челюстей; при закрытой пасти в эти желоба, как в полуножны, ложатся длинные кинжалообразные клыки. По-видимому, размах пасти был очень велик для того, чтобы хищник мог схватить добычу и вонзить в нее свои клыки. Одновременно обращает на себя внимание относительно небольшая величина височной впадины; она лишь немного превосходит размерами орбиту; это, вероятно, говорит о меньшем развитии (и большей примитивности?) мускулатуры, закрывающей пасть, чем можно было бы ожидать для такого крупного хищника. У найденных экземпляров длина черепа достигает 0,5 м и более, а общая длина животного наверное была около 4 м, из которых, очевидно, около половины приходилось на хвост. Но в сборах Амалицкого с Северной Двины имеются большие отдельные кости особей, очевидно превосходивших в полтора, если не в два раза, скелеты, выставленные в Музее Палеонтологического института Академии наук СССР.

Остатки иностранцев или близких им горгонопсов известны из других одновозрастных местонахождений верхнепермских отложений СССР.

Б.П. Вьюшков (1954) предполагает, что в северодвинской фауне было несколько видов иностранцев. Небольшой горгонопс выделен в отдельный род и вид православлевия (в честь профессора Ленинградского университета П.А. Православлева, 1873—1941, ученика Амалицкого).

Из местонахождения этой же фауны, но в среднем течении Волги описан (Быстров, 1955) небольшой новый горгонопс — зауроктон (см. рис. 92), строением черепа он напоминает южноафриканского элурогната и сохранил не особенно удачное видовое название прогрессус из-за предполагавшейся А.П. Гартман-Вейнберг (1938) близости к цинодонтам (они более млекопитающе-щеподобны, чем горгонопсы). В более ранних верхнепермских отложениях Ефремовым (1954, 1955) установлены более примитивные небольшие горгонопсы фтинозухи; некоторые черты строения сближают этих рептилий с архаическими хищными дейноцефалами СССР, которые в свою очередь еще напоминают сфенакодонтных пеликозавров из нижнепермских отложений Северной Америки.

В составе северодвинской фауны был обнаружен небольшой, очень интересный цинодонт — двиния (рис. 57), названный так В.П. Амалицким по находению на р. Северной Двине. Первоначально двиния описана по неполной лицевой части черепа, впоследствии подробнее изучена П.П. Сушкиным по другому, почти полному черепу под названием «пермоцинодон», позднее — вновь Е.Д. Конжуковой (1949), а недавно Л.П. Татариновым (1965). Череп длиной 10 см очень напоминает череп примитивных млекопитающих своими общими пропорциями, за исключением, разумеется, мозговой коробки, совсем небольшой у двинии. Для двинии характерно отчетливо выраженное вторичное нёбо, образовавшееся за счет смыкания горизонтальных отростков нёбных и верхнечелюстных костей. Сильное развитие венечного отростка нижней челюсти, очень крупные височные ямы и широкие скуловые дуги, вероятно, говорят о сильной и, возможно, хорошо дифференцированной жевательной мускулатуре. Лицевой

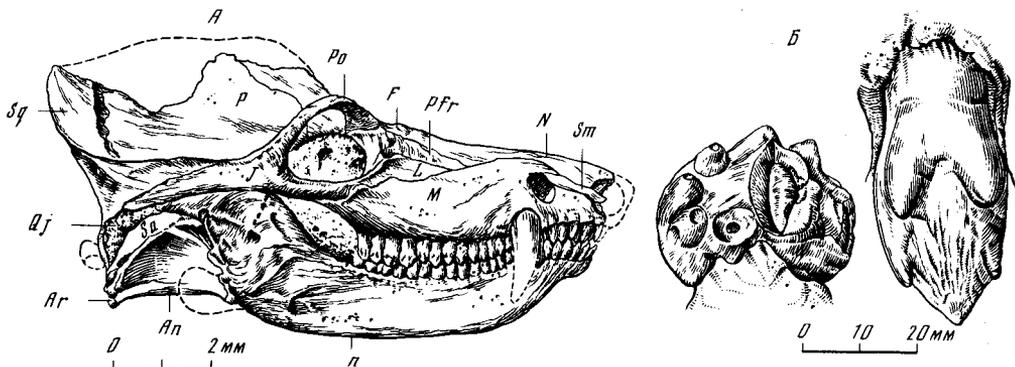


Рис. 57. Череп и зубы двиния *Dvinia prima* (Amalitzky)

А — череп, Б — задний щечный зуб (Е.Д. Конжукова, 1949). Верхнепермские отложения Северной Двины. Раскопки В.П. Амалицкого

частью черепа двиния внешне очень напоминает небольшое хищное млекопитающее, а бугорчатые передние и задние щечные зубы со сложно устроенной коронкой еще больше подчеркивают это сходство. Наблюдается увеличение числа бугорков и усложнение коронки от передних щечных зубов к задним (за исключением последнего) подобно тому, как это бывает у млекопитающих на ложнокоренных и коренных зубах. Сходство усиливается и некоторыми чертами строения остального скелета; например, большим объемом таза, направленностью подвздошной кости вперед, полушаровидной формой головки бедра, которая на две трети обращена своей сочленовой поверхностью медиально, общей формой вертлужной впадины и т.д. В последнее время Л.П. Татаринев обнаружил в черепе двинии новые черты строения, присущие черепу млекопитающих (по-видимому, неоднократно возникавшие у разных млекопитающеподобных рептилий). Тем не менее строение черепа, в частности мозговой коробки, обычный для рептилий и птиц состав нижней челюсти из нескольких костей явно говорят, что мы имеем дело с пресмыкающимся. Несмотря на всю свою «млекопитающеподобность», двиния стоит в стороне от пути развития в направлении млекопитающих; на это указывает и характер строения зубов — высокоспециализированных и не «предочных» для просто устроенных зубов первых млекопитающих.

Одной рептилии Амалицкий дал родовое название *Anna*, а видовое *petri* — в честь Анны Петровны Амалицкой, жены и верной помощницы ученого в течение всей его научной деятельности. Недавно выяснилось, что «Anna» как родовое название уже было применено ранее, и Кун заменил его на (довольно тяжеловесное) аннатерапсидус (видовое «petri» сохранено). Это один из тероцефалов (в переводе с греческого — звероголовые), многочисленных в середине пермского периода хищных рептилий, длиной, вероятно, около 2—2,5 м. Череп (рис. 58) низкий, широкомордый, с согнутыми назад остроконическими зубами и с характерными для тероцефалов узким сагиттальным гребнем и нёбными отверстиями на уровне глазниц.

Орбиты аннатерапсида имеют форму наклонно стоящих овалов и в соответствии с укороченной и уплощенной формой черепа обращены вверх, вперед

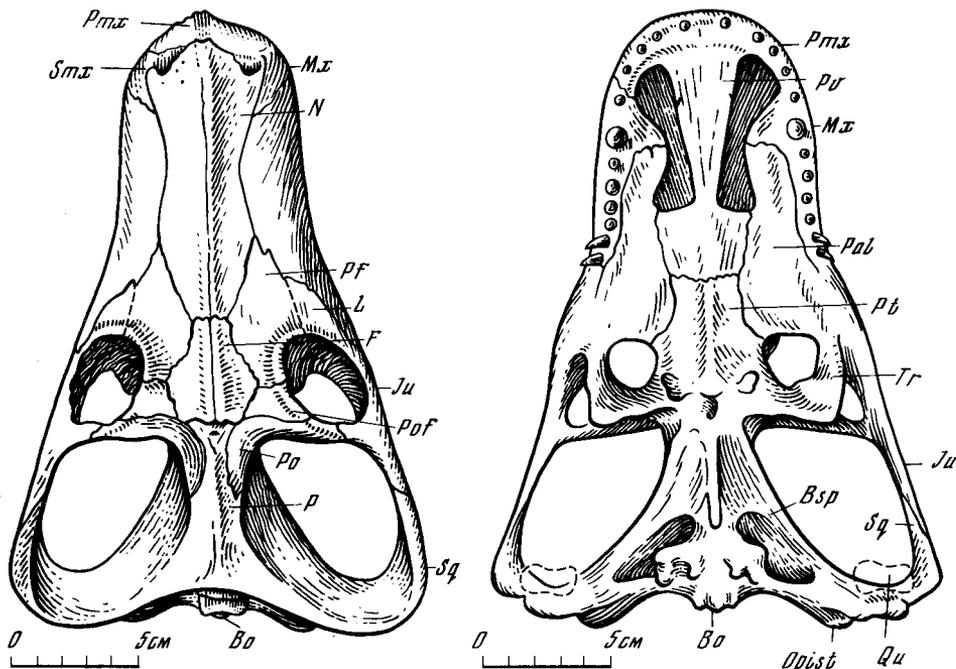


Рис. 58. Терецефал аннатерапсидус [Annatherapsidus (Anna) petri (Amalitzky)]

А — череп сверху и Б — снизу. Верхнепермские отложения Северной Двины. Раскопки В.П. Амалицкого (Б.П. Вьюшков, 1954)

и в стороны. Теменного отверстия нет, но на разломе черепа хорошо видно постепенное заполнение верхней части теменного канала костной тканью. Получается впечатление «отказа» животного с возрастом от «теменного глаза» и атрофии этого органа, во всяком случае его внешней части.

Верхнепермские отложения СССР доставили нам и других терецефалов. Упомянем хтонозавра из одновозрастных с северодвинскими отложений Приуралья (Б.П. Вьюшков, 1954). Хтонозавр отличается от аннатерапсида суженным черепом, длинной и слабой нижней челюстью; зубы поставлены на значительном протяжении, но редко; вероятно, это был охотник за мелкой и слабой добычей. Известны и другие его находки.

Очень своеобразно животное, получившее от В.П. Амалицкого (1921) название котлассия по г. Котласу. Котлассия (рис. 59) снабжена на спине защитным покровом в виде скульптурированных щитков, в несколько рядов вдоль позвоночного столба. Часть щитков несла на нижней стороне пластинчатые выросты, внедрявшиеся прочно в нижележащую кожу*. Амалицкий отнес котлассию к сеймуридам, которые тогда считались пресмыкающимися (котилозаврами). П.П. Сушкин (1925, 1927, 1928) на основе некоторых особенностей строения столбика уха (стремечка), квадратума и крыловидной кости у котласс-

* Эти щитки принадлежат хронизухидам (группа, родственная котлассии).

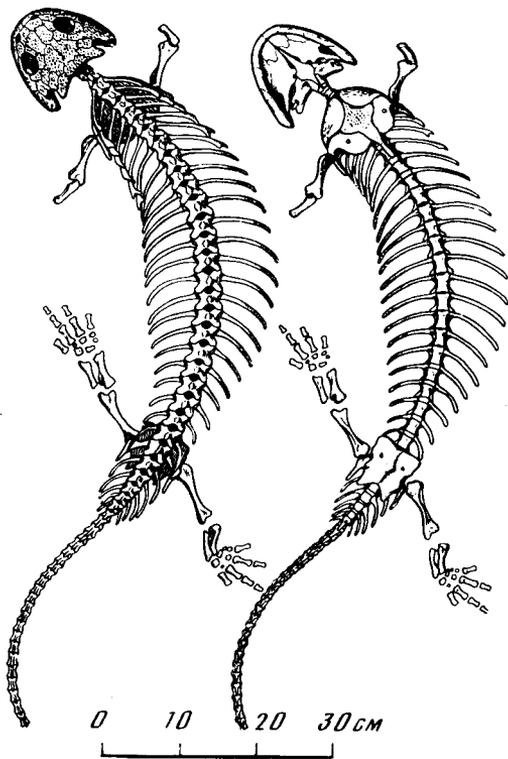
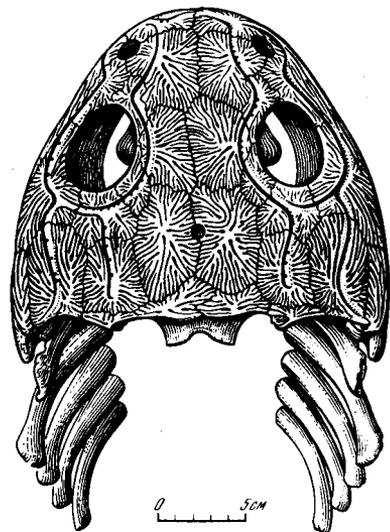


Рис. 60. Лабиринтодонт динозавр (*Dvinosaurus primus* Amalitzky). Череп со скелетом жаберных дуг, вид сверху. Верхнепермские отложения Северной Двины (А.П. Быстров, 1938)

Рис. 59. Котлассия (*Kotlassia prima* Amalitzky)

Скелет с черепом, вид сверху и снизу; Верхнепермские отложения Северной Двины (А.П. Быстров, 1944)



сии и сеймурии пришел к заключению, что котлассия и сеймурия относятся к древним земноводным — лабиринтодонтам, а не к пресмыкающимся. Уатсон (Watson, 1914), Виллистон (Williston, 1925), Броили (F. Broili, 1927) стояли на позиции «рептильности» сеймурии и котлассии. А.П. Быстров (1944) тщательно допрепарировал скелет котлассии, подробно описал его и пришел к выводу, что по строению черепа (в частности, его слуховой вырезки, столбика уха), зубов, переднего и заднего поясов конечностей, котлассия все-таки скорее земноводное, чем пресмыкающееся.

Действительно, не только череп котлассии во многом такой, как у лабиринтодонтов, но и зубы, их складчатая стенка с тем же числом складок, что и на одинаковых по размерам зубах лабиринтодонта бентозуха из низов триаса, чередование тонкостенных молодых зубов и толстостенных старых, т.е. характер смены зубов, — все это, по мнению Быстрова, черты, типичные для лабиринтодонтов. «Котилозавровый» характер позвонков котлассии говорит о реликтовом характере животного, вероятно, связанного происхождением со стегоцефалами, давшими начало котилозаврам.

Несколько позднее И.А. Ефремов (1946), изучив верхнепермского лантанозуха (см. рис. 68), происходящего из более древних отложений, чем котлассия,

и так же объединяющего в себе черты земноводных (лабиринтодонтов) и пресмыкающихся (котилозавров), предложил выделить обе эти формы вместе с сеймуриями в особый подкласс батрахозавров, промежуточный между амфибиями и рептилиями*. Материал по этим животным в СССР значительно возрос за последние годы, хотя и носит разрозненный характер. А. Ромер склонялся к тому, что лантанозух, быть может, относится к котилозаврам**. Он (А. Ромер, 1945, 1947, 1966) поместил сеймурию и котлассию вместе с некоторыми другими животными в особый отряд лабиринтодонтов под названием сеймуриаморф; А.И. Ефремов считает их частью особого подкласса батрахозавров. Необходимо иметь в виду, что все известные батрахозавры, несмотря на наличие признаков строения и земноводных, и пресмыкающихся, не могут считаться переходом от амфибий к рептилиям; уже по одному своему молодому геологическому возрасту это все лишь реликтовые формы.

Таковы пресмыкающиеся северодвинской фауны. В общих чертах это та же фауна, что и в зоне *Cistecephalus* (диг. нодонта, по которому названа зона) Южной Африки. Смелое предсказание А.П. Амалицкого о предстоящем открытии северодвинской фауны и последующее обнаружение ее в Северной полушарии было крупным событием в палеонтологии позвоночных. Естественно встал вопрос о возникновении фауны, о путях ее расселения (из Африки в Северную Европу или наоборот), о центре формирования и т.д. Подробный анализ имеющихся точек зрения занял бы много времени и увел бы нас в область пока не разрешенных вопросов истории Земли. Несомненным остается широкое в то время распространение парейазавровой фауны. В заключение уместно отметить относительную бедность северодвинской фауны земноводными. Во всяком случае в составе этой фауны мы имеем, если не считать котлассию, пока лишь одного достоверного лабиринтодонта — двинозавра (рис. 60)***.

По данным Ватсона (1926, 1951), П.П. Сушкина (1928, 1936) и А.П. Быстрова (1935, 1938, 1939—1947), двинозавр характеризуется личиночным характером строения кожных костей крыши черепа и скелета жаберных дуг и представляет собой постоянножаберную (переннибрахиатную) форму, подобно аксолотлю современной мексиканской саламандры амблистомы.

Эти данные вполне согласуются с имеющимися предположениями относительно общей аридности обстановки, в которой обитала северодвинская фауна; но многочисленность перейазавров сама по себе убедительно указывает на изобилие какой-то растительности, служившей пищей этим крупным животным.

Остановимся на фауне села Ишеева, найденной около г. Тетюши по среднему течению Волги.

Высокий правый берег Волги около г. Тетюши сложен верхнепермскими песками и глинами с прослоями известняков. Местами все они смяты в при-

* Этот подкласс сейчас обычно понимают более широко. Одни авторы включают в него всех так называемых рептилиоморфных амфибий, близких к предкам современных пресмыкающихся (Ranchen, 1970); другие объединяют в нем часть таких амфибий (сеймуриаморф) вместе с некоторыми группами рептилий-котилозавров (Ивахненко, 1987).

** Это мнение разделяется ныне и отечественными исследователями (Ивахненко, 1987).

*** Это единственный в северодвинской фауне представитель так называемых батрахоморфных ("лягушкоподобных") лабиринтодонтов; однако вместе с ним широко распространены рептилиоморфные лабиринтодонты, такие, как хронозух, бистровиана и др.

чудливые складки, привлекающие внимание пассажиров волжских пароходов, но в основном залегают горизонтально. Западнее, километрах в тридцати от г. Тетюши, верхнепермские отложения, относимые к нижнетатарскому подъярсу, выступают в глубоких оврагах, впадающих в живописную долину р. Свяги, которая течет меридионально, как и Волга, но с юга на север.

Здесь летом 1929 г. студент-геолог Носов нашел в верхнепермских песках скелет ископаемого позвоночного. Место находки — верховье Каменного Оврага, выходящего в речку Сухую Улему — пересыхающий летом правый приток Свяги, около села Ишеева. Скелет не удалось добыть — хрупкие кости рассыпались. К счастью, местный краевед Князев сфотографировал находку, и этот снимок, опубликованный позднее в журнале «Природа», позволил установить принадлежность скелета древнему хищному ящеру (Б.А. Штылько и А.Н. Рябинин, 1932). В 1930—1931 гг. здесь вел раскопки Центральный геологоразведочный институт (ныне ВСЕГЕИ, Ленинград), а в 1934, 1935 и 1939 гг. — Палеонтологический институт Академии наук СССР (рис. XLI). Эти работы обнаружили остатки интереснейших пресмыкающихся, а также земноводных и рыб. Уже первые предварительные описания И.А. Ефремова (1937—1940) были так интересны, что быстро вошли в мировую науку, а добытые здесь материалы украшают Музей Палеонтологического института Академии наук СССР в Москве и могут считаться гордостью этого учреждения.

Раскопки Палеонтологического института организовал И.А. Ефремов, руководивший ими в 1935 и 1939 гг.; в 1934 г. наблюдение велось мною. Наши работы шли у выхода оврага из красивого дубового леса с большим населением — птиц, грызунов, ежей, насекомых и т.д. Лес невольно был объектом путных наблюдений. Особенно запомнились два филиненка, доставленные нам местными ребятишками. Я.М. Эглон (главный специалист института по выемке монолитов со скелетами позвоночных) привязал филинчат за лапы к кусту на другом берегу оврага; по ночам на их писк прилетала филиниха и доставляла им корм (вдобавок к основному корму, поставлявшемуся Эглоном). Это были мелкие грызуны, какой-то хромой заяц и т.п. Филинята росли очень быстро, с большим искусством поедая и ежей, от которых оставляли лишь одну шкурку. Всех нас поразила отрыгавшаяся филинятами погадка размерами с большое куриное яйцо, временами состоявшая сплошь из ежовых игл! У одного из филинчат зоб все-таки оказался проткнут иглой, но на его здоровье и аппетит это никак не повлияло. Позднее филиниха перевела своих питомцев на птичью диету и дело приняло неожиданно неприятный для нас оборот; рабочие, нанятые нами на раскопки, опознали красивого селезня из своего колхоза и выяснили, таким образом, причину регулярного исчезновения своих уток.

Раскопки около с. Ишеева дали главным образом древних терапсид — пресмыкающихся из числа обладавших одной височной впадиной и дугой (подкласс синапсиды). Для ишеевских терапсид — титанозухий и тапиноцефалов — характерны высокая, как бы вдавленная затылочная сторона черепа, большое отверстие непарного теменного глаза на возвышении теменных костей; небо имеет древний тип строения («первичное»)*.

*Терапсидные рептилии ишеевской фауны в большинстве относятся к дейноцефалам ("странноголовым"), названным так из-за свойственного им необычного утолщения некоторых черепных костей.

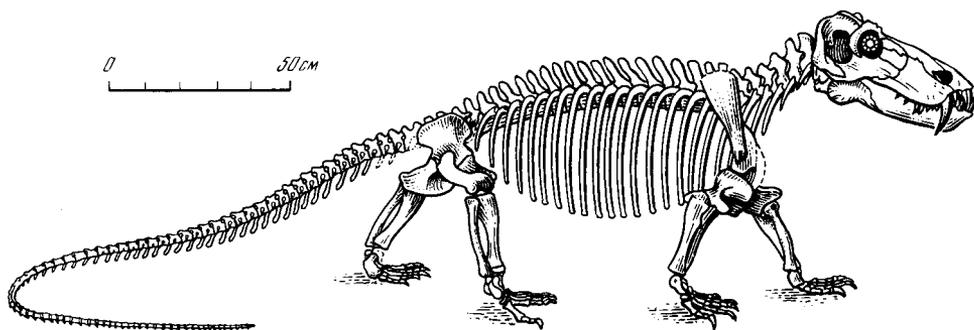


Рис. 61. Титанофонеус (*Titanophoneus potens* Efremov). Скелет. Верхняя пермь, Татарская АССР. Музей Палеонтологического института АН СССР

Для удобства изложения начнем рассмотрение фауны с титанозухий — хищных терапсид семейства бритоподид (*Brithopodidae* Efremov, 1954, рис. 101—105). Они очень напоминают южноафриканских титанозухий, но примитивнее, так как еще сохранили многие черты своих предков (сфенакодонтных паликозавров) типа известных из нижнепермских красноцветных толщ Северной Америки.

Наиболее полно изученный титанозух ишеевской фауны — титанофонеус (в переводе с греческого — «титанический убийца»). В Музее Палеонтологического института хранится почти полный скелет этого пресмыкающегося длиной в 3 м (рис. 61—64). Череп высокий, его задняя часть — очень характерна для титанозухий, с отверстием теменного глаза на заднем краю крыши черепа, на высоком бугре, образованном теменными костями; нерв теменного глаза был при этом довольно длинный. Затылочная сторона черепа высокая и широкая, что говорит о сильной шейной мускулатуре. Большой срединный вертикальный затылочный гребень указывает на сильную срединную затылочную связку, что было отчасти связано с тяжелым черепом (она облегчает своей упругостью приведение головы из опущенного положения в нормальное). Большая височная впадина и сильное развитие гребней на окружающих ее костях, например на теменных, указывают на мощность височной мускулатуры и на стремительное и сильное захлопывание пасти.

Глазные впадины титанозухий характерны для хищников — направлены косо в стороны и довольно сильно вперед. Глазное яблоко снабжено кольцом плоских, плотно сочлененных друг с другом косточек, которые увеличивали устойчивость склеры (белочной оболочки глаз). На переднем конце черепа, сжатого с боков, нижний край морды поднимается вперед и вверх, что придает черепу некоторую бульдогообразность; это унаследовано от нижнепермских пеликозавров и, вероятно, связано со способом хватания добычи. Острые резцы направлены косо вперед, особенно верхние; они очень плотно входят в промежутки между нижними. Это указывает на точность в смыкании челюстей, без которой животное при стремительном хватании добычи могло бы сломать себе зубы, и которая обеспечена строением челюстного сустава (глубокий двойной блок вверху и двойная впадина в нижней челюсти). Сильное развитие по-

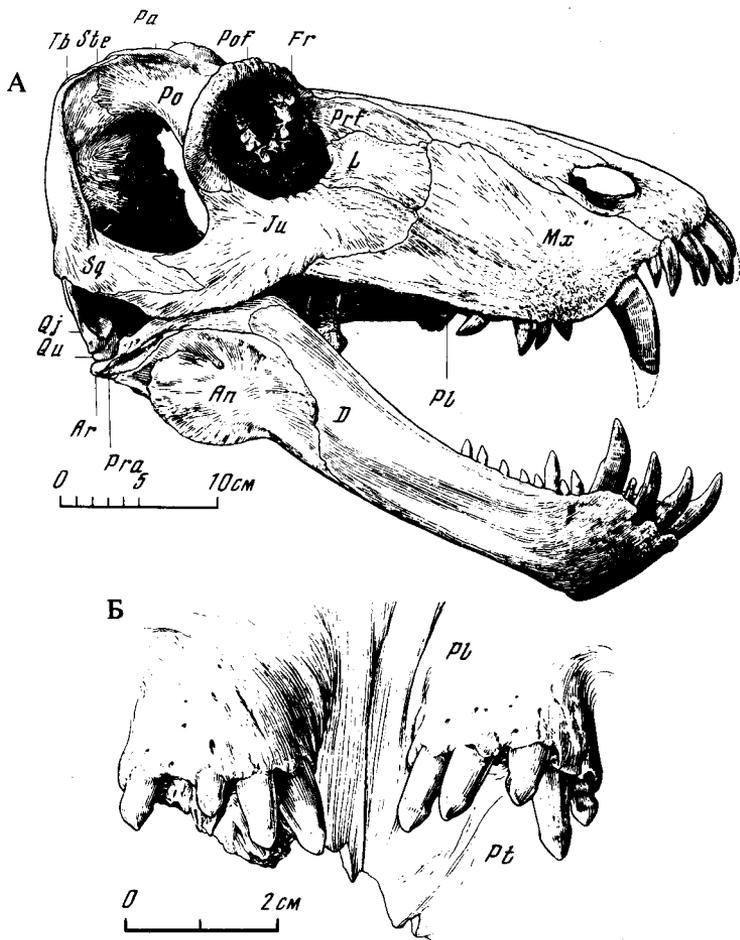


Рис. 62. Череп и зубы титанофонеуса (*Titanophoneus potens* Efremov)

А — череп с нижней челюстью, вид сбоку; Б — бугры небных костей с зубами, вид снизу и спереди. Верхняя пермь. Татарская АССР (Ю.А. Орлов, 1958)

перечных отростков крыловидных костей с упором их изнутри в нижнюю челюсть, вероятно, помогало и удержанию добычи — «мертвой хватке». Боковые движения нижней челюсти были при этом совершенно исключены. Клыки изогнуты назад и имеют большие корни, глубоко сидящие в челюстях. Задний край клыка снабжен острым режущим гребнем, который мелко зазубрен, как и гребни, отходящие от вершин всех остальных зубов к их основаниям; такая пильчатость характерна для зубов многих хищных животных, например крупных акул, многих древних пресмыкающихся, некоторых ископаемых кошек и др. Послеклыковые, щечные, зубы — режущие, но редкие, небольшие, частью отогнуты назад (см. рис. 62). В верхней челюсти имеются особые углубления для вершин нижних клыков.

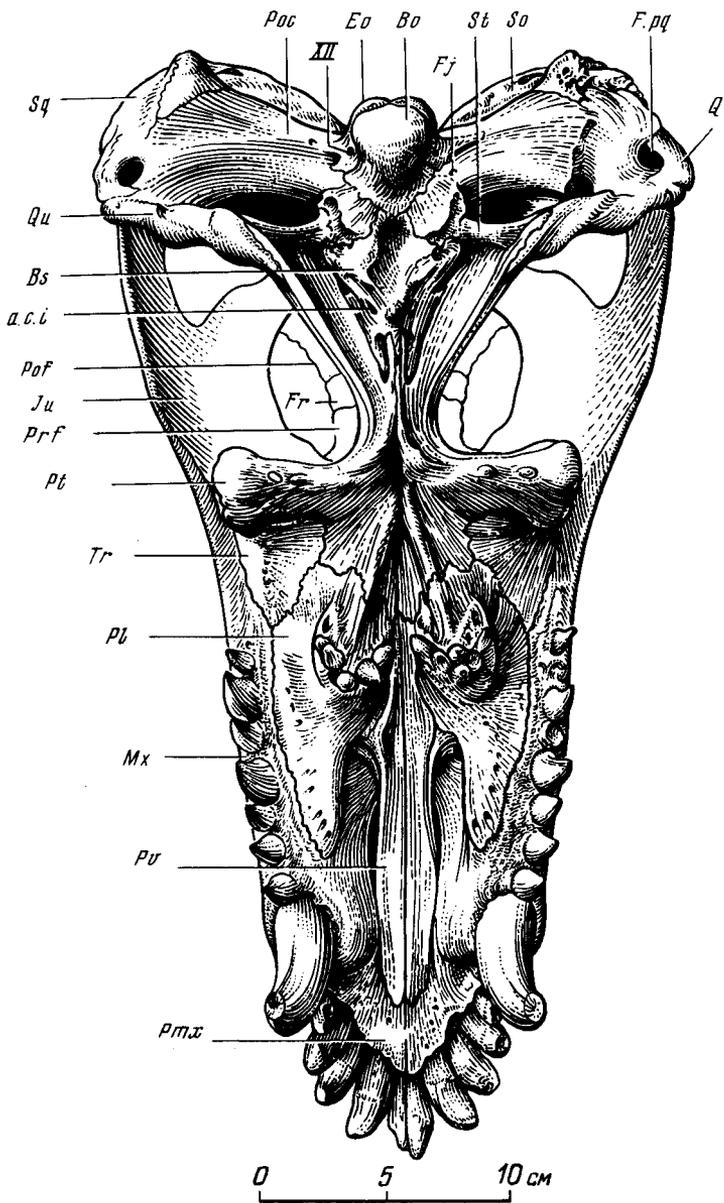


Рис. 63. Титанофонеус (*Titanophoneus rotens* Efremov). Череп, вид снизу. Верхняя пермь, Татарская АССР (Ю.А. Орлов, 1958)

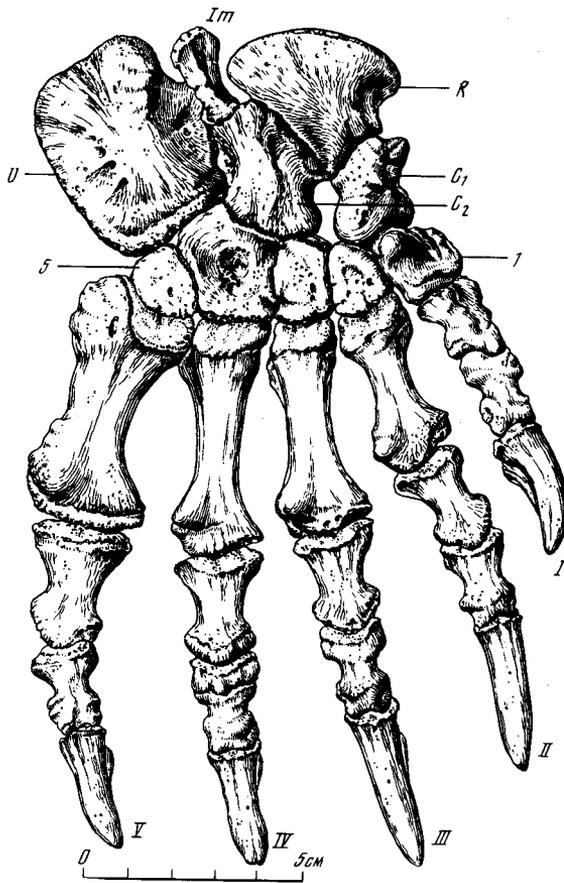


Рис. 64. Правая кисть титанофонеуса (*Titanophoneus potens* Efremov). Верхняя пермь. Татарская АССР (Ю.А. Орлов, 1958)

U — ulnare; Im — intermedium; R — radiale; C₁C₂ — carpalia centralia

Своеобразно строение нёбных костей: каждая снабжена бугром, из которого торчит вниз около десятка небольших цилиндрических зубов с вершиной в виде тупого конуса. Массивные поперечные ветви крыловидных костей, примыкающих сзади к нёбным, внешними утолщенными концами опускаются далеко вниз. На их нижней стороне у титанофонеуса также по два-три зуба, сходных с нёбными, но посаженные довольно странно — почти горизонтально, вершинами в стороны ветвей нижней челюсти.

Затылочный суставной бугор отогнут вниз: очевидно, голова была обычно наклонена довольно сильно вниз.

Не совсем ясно восприятие звука титанофонеусом. Столбик уха (*stapes*, стремечко; см. рис. 63) представляет собою небольшую распорку в основании черепа между квадратной костью и мозговой коробкой, где он широким основанием закрывает овальное окно. Это положение столбика исключает его подвижность

и, на первый взгляд, приспособленность для передачи звуковых колебаний через овальное окно во внутреннее ухо; но по местоположению относительно мозговой коробки и овального окна столбик равнозначен стремени среднего уха млекопитающих, птиц и пресмыкающихся, имеющих барабанную перепонку и воспринимающих звук. Как воспринимали звук титанофонеус и другие пресмыкающиеся с таким строением — не совсем ясно, но вряд ли они были глухие. Впрочем, даже змеи по-своему «слышат», хотя лишены барабанной перепонки и столбик уха у них прежде всего — механически конструктивная часть черепа, а не слуховая.

Позвоночный столб титанофонеуса по сравнению с черепом стройный и легкий. В нем около сотни двояковогнутых позвонков с тонким отверстием для хорды (типично для древних рептилий). Шейный позвонок, следующий за атлантом (эпистрофией), снабжен массивным остистым отростком, Это, вероятно, связано также с большим весом головы, что требовало сильной затылочной связки и мускулатуры. Тела позвонков на переднем и заднем концах — с округлыми внешними краями, что указывает на большую гибкость животного и его подвижность. Три крестцовых позвонка соединены неподвижно с тазом крестцовыми ребрами. Хвост длинный, в нем около шестидесяти позвонков (всего сто). Подвздошная кость по строению промежуточна между таковой у древнейших пресмыкающихся, где она вытянута назад, и подвздошной более поздних млекопитающеподобных рептилий, у которых верхний отдел кости вытянут вперед, как у млекопитающих.

Передние и задние конечности титанофонеуса одинаковой длины, стройные, хорошо подвижные; плечо с предплечьем, бедро и голень очень напоминают крокодилы, но лапы относительно роста животного очень широкие главным образом за счет пястных и плюсневых костей, увеличивающихся от первого пальца к пятому (см. рис. 64). Большая величина лап особенно заметна, если сравнить титанофонеуса с крокодилом, даже вдвое или втрое большим, чем титанофонеус. У него при наличии перепонки между пальцами это «почти ласты», скорее всего предназначенные для плавания, а также передвижения по влажному и вязкому илистому побережью рек и озер. Крокодилы обычно плывут вперед, работая высоким хвостом, сжатым с боков наподобие весла, а также боковыми изгибами тела. Длинным хвостом титанофонеус, вероятно, мог наносить сильные удары, как это делают крупные ящерицы и крокодилы; но никаких признаков приспособленности для плавания хвост титанофонеуса не несет; для этого, вероятно, служили его расширенные на концах передние и задние лапы, а может быть, и боковые изгибы тела. «Фаланговая формула» (число фаланг в пальцах), на первый взгляд, такая же, что и у млекопитающих и многих млекопитающеподобных пресмыкающихся, — 2 : 3 : 3 : 3 : 3 (от первого пальца к пятому). Но вторая фаланга четвертого пальца передней лапы срослась из двух: из них одна, сочлененная с первой, основной фалангой пальца, совсем короткая, а следующая, сочлененная с когтевой, сохранила длину, близкую к нормальной. Очевидно, четвертый палец близких предков титанофонеуса еще «недавно» обладал четырьмя самостоятельными фалангами.

Титанофонеус явно хищник, но вряд ли часто охотился на своих крупных сородичей, растительоядных тапиноцефалов — улемозавров (рис. 66) и вообще на крупную добычу. Верхние резцы титанофонеуса, а отчасти и нижние, направлены косо вперед; верхний клык, хотя изогнут назад, но не так велик,

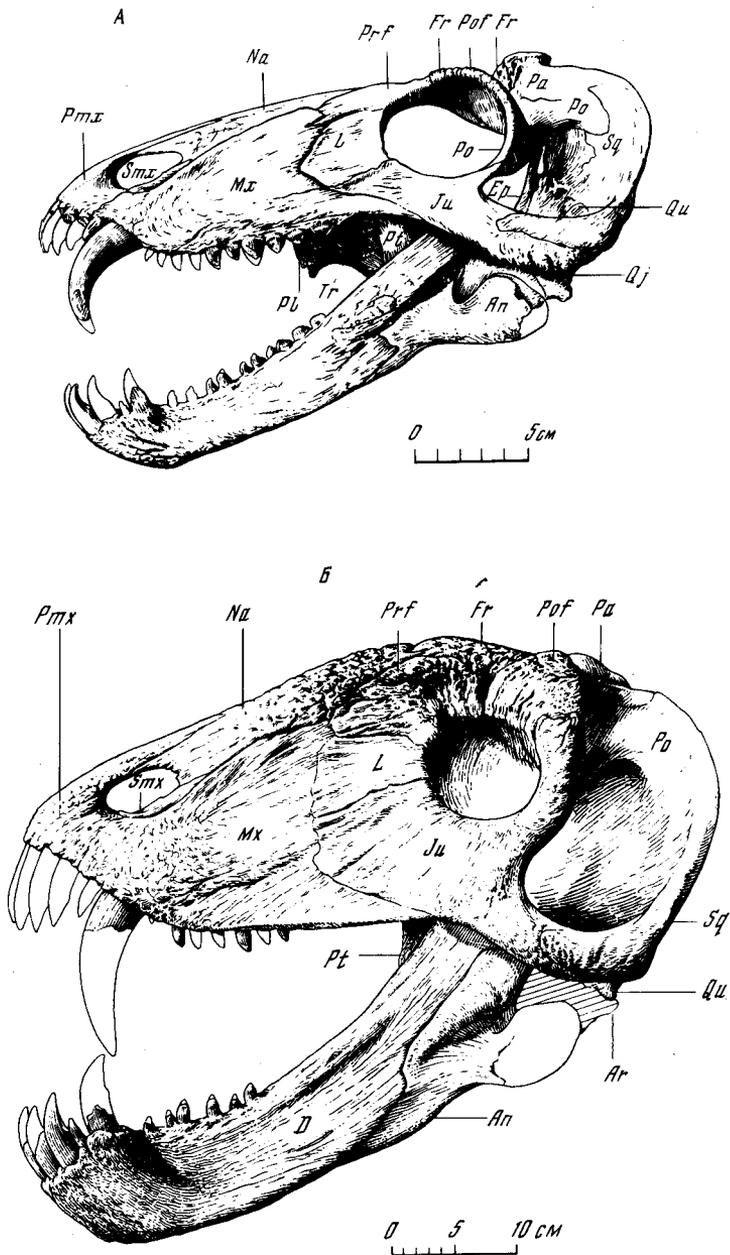


Рис. 65. Черепа титанозухий фауны Ишеева

А — сиодон (*Syodon efremoni* Orlov). Череп, вид сбоку; Б — долиозаврикус (*Doliosauriscus yanshinovi* Orlov). Вид сбоку. Верхняя пермь. Татарская АССР (Ю.А. Орлов, 1958)

чтобы мог считаться предназначенным для разрывания на части взрослых улемозавров величиной с самого титанофонеуса или крупнее его. Сравнительно слабые послеклыковые зубы, хотя и режущие, но редкие и малоудобны для измельчения мышц, связок и грубой кожи пресмыкающихся, а скорее всего приспособлены для удержания добычи. Из всех зубов наиболее мощные — клыки и предклыковые зубы, видимо, по преимуществу хватательные, хотя гребни на краях верхних резцов, заходящие за края нижних, делали резцы одновременно и режущими. Небольшой уступ на внутренней, язычной, стороне резца, в который упиралась вершина зуба противоположной челюсти — «пятка», делал резцы отчасти измельчающими пищу, однако у титанофонеуса лишь в слабой степени. Нёбные зубы торчат вершиной вниз из бугров нёбных костей и при отсутствии зубов, противопоставленным им внизу, не приспособлены для жевания. Вероятно, мы имеем дело с каким-то своеобразным, раздавливающим, а частично и удерживающим добычу приспособлением. Для раздавливания добычи могли служить и поперечные массивные отростки крыловидных костей.

Если принять во внимание, что строение плеча с предплечьем, бедра с голенью и широкие лапы титанофонеуса такие же, как у крокодилов, то можно прийти к предположению о приспособленности животного к полуводному образу жизни и питанию рыбой с плотной чешуей (остатки рыб в этом местонахождении довольно часты), моллюсками с тонкой раковинной, мелкими земноводными и пресмыкающимися, а также другой не крупной добычей. Титанофонеус мог ловить ее, высматривая с берега, что было удобно при обычно наклонном положении головы мордой вниз, и в воде, так как, вероятно, был хорошим пловцом. Разумеется, титанофонеусы, собравшись вместе, были небезопасны и для улемозавров (см. ниже), кормившихся растительностью на побережье верхнепермских озер и рек, и могли стащить в воду и разорвать зазевавшегося улемозавра, но по своему образу жизни вряд ли были врагами крупных животных.

Другой, близкий к титанофонеусу, но более грозный титанозух из раскопок в Каменном Овраге, долиозаврикус (в переводе с греческого — коварный ящер) (рис. 65), принятый вначале за большого старого самца титанофонеуса. Первоначальное родовое название долиозавр (*Doliosaurus*), данное мною в 1958 г., заменено новым — *Doliosauriscus* (Kuhn, 1963), так как оказалось, что оно было ранее присвоено одной ящерице. Известно, что многие крупные низшие позвоночные (крокодилы, черепахи и др.) очень долговечны, а главное, растут уже во взрослом, половозрелом состоянии. Поэтому разница между долиозаврикусом и титанофонеусом в размерах сначала не казалась сама по себе существенной. Позднее выяснились отличия в строении черепа, зубов и т.д., и «старый самец титанофонеуса» оказался новым крупным хищным титанозухом.

Тяжелый, высокий череп долиозаврискуса достигает в длину более полуметра. Многие кости верхней стороны черепа очень утолщены (особенно лобные, окружающие глазницу и теменные); снаружи они сильно бугристы, с бороздами кровеносных сосудов и отдаленно напоминают бугристость костей, несущих рога у млекопитающих, например у носорогов. Вероятно, у долиозаврискуса это указывает на очень сильное ороговение кожи (защитного характера). Морда, сжатая с боков, высокая; глазничные впадины, окруженные массивными костями, невелики. Резцы и особенно клыки крупные, в основном приспособленные для хватания добычи при стремительном захлопывании пасти, на которое указывают

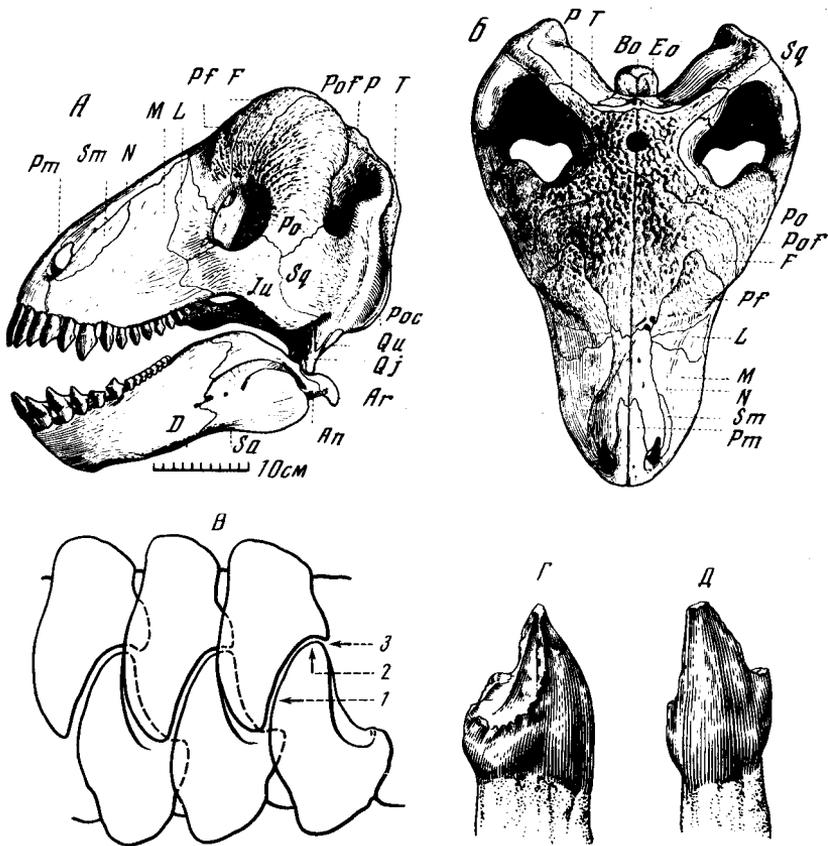


Рис. 66. Тапиноцефал улемозавр (*Ulemosaurus svijagensis* Rjabinin), очень близкий к южноафриканскому *Moschops*, возможно, тот же род

А — череп сбоку; Б — сверху; В — схема режущей, перетирающей и раздваливающей работы резцов улемозавра; Г — нижний третий правый резец улемозавра, вид сбоку; Д — спереди. Верхняя пермь. Татарская АССР (И.А. Ефремов, 1940)

большие височные впадины, вмещавшие челюстную мускулатуру. Послеклыковые зубы слегка копьевидны, малы, не образуют сомкнутого ряда, немногочисленны и скорее предназначены для удержания добычи, чем для ее измельчения. Нёбные бугры невелики, с мелкими тупоконическими зубами; позади нёбных бугров расположено по два-три таких же зуба на птеригоидах; зубы на поперечных отростках птеригоидов мелкие. Помимо впадин для нижних клыков (впереди верхних), что характерно для многих хищных титанозухов и родственных им пресмыкающихся, на нёбе долиозавра имеются ямки и для нескольких послеклыковых, щечных зубов. Их вершины должны были входить в эти нёбные ямки довольно точно, во избежание поломки; объединенность ямок в одном общем желобообразном углублении указывает, может быть, на возможность небольших передне-задних движений нижней челюсти; об этом же говорит и

несколько уплощенная форма челюстного сустава. При захлопывании пасти нижние послеклыковые зубы ложились внутрь от верхних, не соприкасаясь с ними; это подтверждает предположение о непригодности щечных зубов для измельчения добычи.

Не совсем понятна необычайная (для размеров животного) массивность лобной и теменной частей черепа. Частично это можно было бы толковать как итог приспособления к большой механической нагрузке со стороны переднего конца морды при хватании, удержании и разрывании крупной добычи. Однако это не объясняет странного бугристого строения внешней поверхности костей верхней стороны черепа. (Существует предположение, что при большой толщине кости крыши черепа служили защитой от перегрева в жаркое время, но это не считается убедительным.) Остальной скелет в общем похож на скелет титанофонеуса, но крупнее и гораздо массивнее. Долиозаврикус был явно хищником, но характер его добычи не совсем ясен. Более массивный и, видимо, менее подвижный, чем титанофонеус, он вряд ли был особенно проворным, активным охотником за рыбой и другими водными животными, которых, правда, мог и подстергать. Описываемая фауна была богата небольшими мелкими земноводными и пресмыкающимися; для них в то время долиозаврикус, вероятно, был поистине «царь зверей». Впрочем, известно, что хищные пресмыкающиеся, даже крупные, например огромные удавы и крокодилы, с их низкой переменной температурой крови и вялым по сравнению с млекопитающими обменом веществ гораздо менее прожорливы, чем это может показаться на первый взгляд.

Небольшой титанозух сиодон (см. рис. 65) с черепом всего 20 см длины, казалось бы, очень походит на титанофонеуса. Но теменной глаз у сиодона относительно крупнее; его отверстие лежит на высоком тонкостенном бугре. Верхние клыки сиодона изогнуты назад сильнее, в поперечнике округлые, без режущего заднего края, без острой колющей вершины. Послеклыковых зубов много, они низкие, тупоконические, менее сжатые с боков, стоят прямо, часто; в отличие от зубов титанофонеуса они хорошо приспособлены для измельчения пищи и несут следы стирания. Нёбные бугры с зубами, как и поперечные отростки птеригоидов, относительно сильнее, чем у титанофонеуса. Но особенно отличны все послеклыковые челюстные зубы; вдобавок задние иногда стоят в нижней челюсти не только друг за другом, но и рядом, попарно. Такая пара однобугорчатых зубов — своего рода «заменитель», хотя и не очень совершенный, одного, но бугорчатого зуба некоторых пресмыкающихся (более поздних, триасовых) и млекопитающих. По-видимому, сиодон мог быть и всеядным животным, хотя в основном, вероятно, охотился за разными мелкими животными. Большие глазницы наводят на предположение о значительной величине глаз и вероятности сумеречного или ночного образа жизни.

В Каменном Овраге добыты остатки более дюжины особей сиодона, но цельного скелета не найдено; видимо, сиодону принадлежат многочисленные кости конечностей и позвонки какого-то небольшого титанозуха, который походил на титанофонеуса, но был много меньше его (около 1,5 м в длину). Лопатка у титанофонеуса и у сиодона изогнута очень слабо; между тем ее кривизна при близком расположении к грудной клетке в известной степени отражает форму самой клетки: вполне возможно приписать титанофонеусу и сиодону сжатое с боков туловище, а не уплощенное сверху вниз, как, например, у крокодила.

Крупное растительноядное пресмыкающееся этой фауны — тапиноцефал мосхопс, — первоначально получивший название улемозавр по местонахождению на речке Улема. Наиболее полный материал был изучен А.Н. Рябиным (1938). Более подробное описание черепа с рисунками А.П. Быстрова дал И.А. Ефремов (1940). Переизучение материалов (Татаринов, 1965) привело к предположению об отсутствии оснований для выделения в особый род, отличный от южноафриканского *Moschops* (видовое *svijagensis* сохранено) (рис. XXIX).

Череп имеет очень высокую, наклоненную назад затылочную сторону; верхний край глазницы так сильно утолщен, что сбоку кажется лобным рогом; лобные и все окологлазничные кости бугристы на внешней поверхности и так массивны, что при рассмотрении черепа сверху совсем не видно глазных впадин: они прикрыты «нахмуренным» лбом и задними краями глазниц. При длине черепа около 40 см с небольшим толщина теменных костей не менее 7 см (очевидно, еще больше была длина нерва теменного глаза). Утолщение теменных, скуловой, всех окологлазничных костей и костей височной области сужает височную впадину, вмещавшую височный мускул (особенно в ее нижней части) и превращает ее в узкую щель.

Затылок относительно выше, чем у титанозухий, поперечные отростки крыловидных костей развиты слабее, не доходят до ветвей нижней челюсти и не ограничивают ее движений; челюстной сустав допускал некоторую свободу боковых движений, что обычно характерно для растительноядных позвоночных. Скуловая дуга, морда и нижняя челюсть короче, выше и массивнее, чем у хищных дейноцефалов. Небо сходно с небом титанозухий, но улемозавр лишен бугров с зубами на небных костях и зубов на крыловидных. Столбик уха, стремечко, имеет, как и у титанофонеуса, вид распорки в основании черепа между квадратной костью, сочлененной с нижней челюстью, и мозговой коробкой. Столбик закрывает своим расширенным концом овальное окно, ведущее в лабиринт внутреннего уха; он еще массивнее, чем у титанофонеуса, и, на первый взгляд, еще менее может быть принят за приспособление для проведения звуковых колебаний; в общем, восприятие звука здесь тоже не совсем ясно. У некоторых современных пресмыкающихся, по своему образу жизни «прижатых» к земле (например, змей и некоторых ящериц), звуковые колебания, по-видимому, передаются во внутреннее ухо через кости черепа; однако такой образ жизни трудно предположить для титанофонеуса, а особенно для улемозавра, голова которого, судя по строению плечевого пояса, передних ног и позвоночного столба, была обычно довольно высоко поднята над землей.

Отогнутый вниз затылочный сочленовный бугор черепа, нависший над ним затылок и форма скошенных на переднем и заднем концах шейных позвонков указывают на наклонное положение головы улемозавра (концом морды обычно вниз). Зубы улемозавра, примерно по 15 на каждой стороне вверху и внизу, необычного для пресмыкающегося вида, но типичны для растительноядных тапиноцефалов. Самые интересные — большие передние резцы. Они много крупнее остальных, в связи с этим и передние отделы предчелюстных и нижнечелюстных костей очень массивны. Далее назад зубы постепенно уменьшаются; исключение составляют снабженные режущими краями клыки, хотя они почти утратили клыкообразность. В основании коронки резцов, верхних и нижних, на их язычной стороне очень сильно развит выступ, так называемая пятка; в ее углубление входит вершина резца — антагониста противоположной челюсти.

Эмаль зубов по краям коронок острая, зубчатая. При смыкании челюстей вследствие частичного вклинивания нижних зубов в промежутки между верхними (и наоборот) резцы одновременно перерезают, раздавливают и перетирают пищу, чему и должен был соответствовать характер работы челюстной мускулатуры. Таким образом, эти зубы — резцы по местоположению — одновременно выполняют и работу коренных зубов, так как хорошо приспособлены для измельчения пищи, вероятно, каких-то мясистых и сочных растений. Послеклыковые зубы — мелкие, с острыми режущими передними и задними краями (как и у относительно слабого клыка) и скорее всего удобны для перекусывания растений.

Для растительноядных пресмыкающихся — тапиноцефалов, к которым относится улемозавр, характерны очень сильные высокие передние ноги, массивный передний пояс (лопатка, коракоиды, ключицы, межключица). Спина своеобразно поката назад, на лапах концевые фаланги в виде мелких копытцев; сильные передние конечности, возможно, служили и для добывания пищи, и, видимо, вообще выполняли работу большую, чем задние, относительно слабые. Строение конечностей, плечевого пояса и таза указывает на возможность высоко приподнятого над землей положения животного, подобно млекопитающим (как это, впрочем, наблюдается и у передвигающегося по суше крокодила). Для улемозавра такое положение было скорее всего обычно. Вряд ли были особенно проворны и улемозавр, и его ближайшие родичи, другие тапиноцефалы, более древние — дейтерозавры из верхнепермских отложений Южного Приуралья и тем более поздние и громоздкие южноафриканские: мосхопс, мормозавр и др. Тапиноцефалы были, очевидно, хорошо приспособлены к растительной пище и, вероятно, поэтому были распространены так широко. Это, видимо, первые наиболее древние известные крупные растительноядные пресмыкающиеся, вообще первые крупные растительноядные наземные позвоночные, притом копытные, которые приспосабливались к растительной пище несколько необычным путем: для измельчения растений у тапиноцефалов стали служить главным образом резцы, а не послеклыковые щечные зубы, как это общепринято (и было, в частности, у копытных динозавров позднее в мезозое). Очевидно, непосредственные предки тапиноцефалов уже обладали резцами с сильно развитой пяткой. Такие зубы оказались удобнее для измельчения пищи, чем щечные — мелкие.

Любопытно, что задние щечные зубы улемозавра сохранили режущий тип зубов своих предков, пожалуй, даже усилили его сомкнутым расположением зубов.

И.А. Ефремов (1940) показал, что резцы улемозавров могли легко развиться из зубов титанозухий, если представить себе увеличение «пятки» зуба на его язычной стороне при переходе к растительной пище. Разумеется, это не следует понимать в том смысле, что улемозавр произошел от титанофонеуса. Не только зубы, но и череп улемозавра можно «вывести» от титанофонеуса, так как улемозавр по строению скелета, в сущности говоря, является лишь видоизменением хищных титанозухий, преобразованных до неузнаваемости в результате перехода хищника к растительноядному образу жизни. Этот переход вызвал перемену нагрузок на зубы, челюсти, череп в целом и потребовал значительной его перестройки. Но улемозавр и титанофонеус — современники, связанные общим происхождением от еще более древних и архаичных по строению терапсид, предками которых были сфенакодонтные пеликозавры, разнообразные

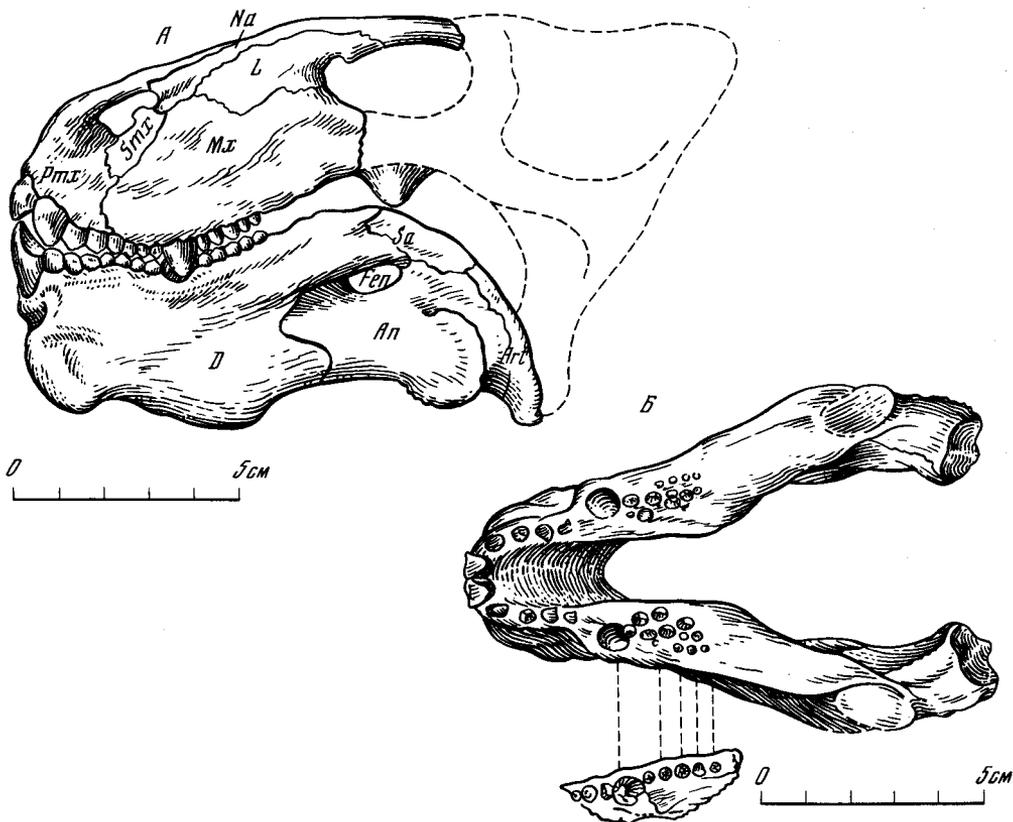


Рис. 67. Венюковия (*Venjukovia invisa* Efremov)

А — череп сбоку (И.А. Ефремов, 1940); Б — нижняя челюсть, вид сверху и кусок левой верхней челюсти (Ватсон, 1948). Задние концы правой и левой ветвей нижней челюсти должны быть раздвинуты шире, судя по другим образцам (сжаты деформацией после захоронения). Верхняя пермь. Татарская АССР

в нижнепермских отложениях Северной Америки. Кстати, некоторые уже обладали резцами с хорошо развитой пяткой.

Не менее замечательно загадочное пресмыкающееся ишеевской фауны — венюковия (рис. 67). Родовое название было дано В.П. Амалицим в честь П.Н. Венюкова (1858—1915), профессора Петроградского горного института.

Первая находка — четыре обломка нижней челюсти — происходит из верхнепермских медистых песчаников Южного Приуралья, близких по геологичес-

Лафоиомериксы. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе VI

Стегозавр. Картина К.К. Флерова. Музей ПИН АН СССР. К главе VII

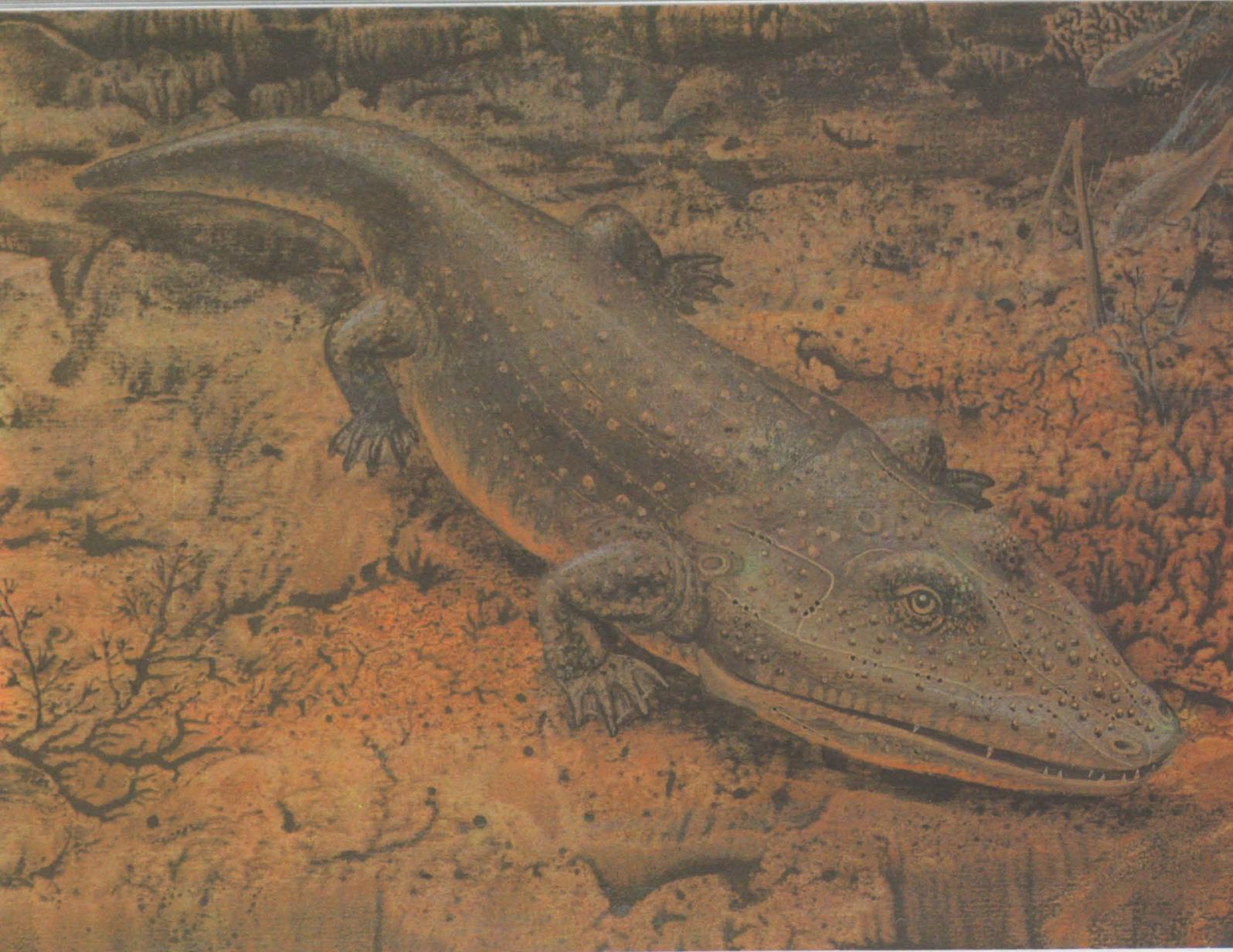
Раннемезозойская рептилия Хасматозух. Картина Л.Т. Кузнецова. Музей ПИН АН СССР.

Раннемезозойский лабиринтодонт — Мастодонзавр. Картина Н.П. Бутко. Музей ПИН АН СССР.









кому возрасту к пескам Ишеева, но, вероятно, более ранних. Эти остатки были собраны П.Н. Венюковым в отвалах старых медеплавильных рудников в районе Оренбурга и переданы в 1908 г. профессору В.П. Амалицкому.

Торчащие вперед сточенные нижние резцы венюковии очень похожи на долотообразные резцы грызунов. Это сходство, несомненно, и было причиной ошибки В.П. Амалицкого (1922), который отнес животное к млекопитающим. Истинная природа венюковии была выяснена Ефремовым лишь после раскопок около Ишеева в 1935 г., когда стали попадаться такие же обломки нижних челюстей, а затем нашелся и череп.

Венюковия из ишеевской фауны поражает массивностью конца морды, особенно нижней челюсти (рис. 67, Б). Межчелюстные кости необычайно развиты и утолщены; на нёбе они доходят до нёбных, снаружи черепа — почти до уровня глазниц.

Сильно утолщены и верхнечелюстные кости, а высота нижней челюсти та же, что самого черепа впереди глазниц. Особенно развита передняя часть нижней челюсти; ее передний край сильно утолщен, внизу справа и слева имеются массивные выступы, опускающиеся значительно ниже симфиза, спереди придающие симфизу вид раздвоенного подбородка. Пожалуй, самое замечательное у этого пресмыкающегося — его зубы, хотя сами по себе они имеют простое строение.

Самые крупные — резцы верхней челюсти, второй и третий, низкие, толстые; слегка вогнутые площадки стирания на коронке сходятся под углом на вершине зуба. Далее назад следует после нескольких мелких конических зубов крупный, низкий, тостый клык со слабостирающейся коронкой. Он входит при смыкании рта своей вершиной в особую ямку в нижней челюсти снаружи от нижних зубов. Из нескольких мелких конических зубов, следующих в верхней челюсти за клыком, самые последние стоят попарно рядом или почти рядом, а не друг за другом, как обычно. Еще отчетливее это необычное расположение наблюдается в заднем отделе нижнего зубного ряда (см. рис. 67, Б). На переднем конце нижней челюсти — два крупных долотообразных резца. И если передние зубы верхней и нижней челюстей сходны с резцами грызуна, то задние при расположении в два ряда по своему назначению соответствуют, очевидно, бугорчатым коренным зубам млекопитающего. Таким образом, венюковия своими зубами очень напоминает грызунов с их долотообразными резцами и перетирающими растительную пищу коренными. Однако это сходство с грызунами относительное.

Пока не найдено заднего отдела черепа венюковии, но, судя по уцелевшей глазничной части, задний отдел вряд ли был массивным. Во всяком случае лицевая часть по сравнению с глазничной очень мощная; особенно же непомерно массивна передняя половина нижней челюсти, а ее задняя половина и суставной отдел относительно слабые; послеклыковые зубы мелкие. Если венюковия и обладала передними грызущими зубами, то ее послеклыковые зубы не годятся для перетирания твердой растительной пищи, зерен и т.д. и животное вряд ли питалось, как грызуны. Поэтому И.А. Ефремов (1940) предположил, что само питательное вещество было мягким, но извлекалось из каких-то твердых и крупных оболочек, например раковин, которые не могли быть непосредственно раздроблены во рту, и что венюковия могла питаться крупными растениями с твердой оболочкой типа современных саговых пальм или кактусов.

У некоторых современных грызунов имеются подбородочные выступы на нижней челюсти, как у венюковии. Эти выступы и небольшой гребень на черепе впереди глазницы побудили И.А. Ефремова предположить у венюковии большую силу челюстной мускулатуры.

Мы не знаем современных или ископаемых пресмыкающихся точно с таким же строением лицевой части черепа и нижней челюсти, как у венюковии. Среди современных млекопитающих массивная лицевая часть черепа и нижняя челюсть имеются у моржа, питающегося главным образом двустворчатыми моллюсками. Простые столбообразные коренные зубы моржа относительно невелики и служат для дробления раковин моллюсков; тяжеловесная нижняя челюсть моржа дробит раковину о верхние зубы, как молот о наковальню; глотает же морж только мягкое тело моллюска. Быть может, тяжеловесность морды и нижней челюсти венюковии, непонятная при небольших, относительно слабых зубах, такое же приспособление для дробления раковин, как и у моржа?

Интересны костные ямки на нижней челюсти для вершин верхних клыков венюковии. При смыкании челюстей вершина клыка входила в соответствующую ямку противоположной челюсти, но, разумеется, не упиралась непосредственно в кость: последняя должна была быть покрыта не только надкостницей, но и десной в целом. Кроме того, зубной ряд нижней челюсти при смыкании рта ложился внутрь от верхних зубов и упирался в массивные нёбные кости, а не зубы верхней челюсти. Аналогичное явление наблюдалось и для нижних клыков титанофонеуса, долиозавра и сиодона, а также и для послеклыковых зубов долиозаврискуса: на боковой части его нёбных костей, на границе с верхнечелюстными также имеются ямки для нижнечелюстных щечных зубов (см. выше). Все это указывает на сильное ороговение покровного эпителия полости рта у названных титанозухий, а у венюковии, возможно, с образованием прочного рогового чехла. У дицинодонтов, которые произошли от венюковиеобразных предков и утратили в ходе исторического развития все зубы, кроме клыков, наверняка был роговой клюв, как у черепах; на это указывает и почти черепашья форма конца морды дицинодонтов.

Сходство черепа венюковии с черепом титанозухий побудило И.А. Ефремова считать венюковий своеобразными дейноцефалами, сходными с дицинодонтами и другими аномодонтами (в переводе с греческого — неправильно — необычнозубые). Позднее Ватсон (Watson, 1942, 1948) указал на то, что сходство с хищными титанозухиями и одновременно с аномодонтами объясняется прямым родством, промежуточным положением венюковии между теми и другими. Во всяком случае венюковия подтверждает происхождение дицинодонтов от титанозухий.

Крупные размеры и более высокое, по мнению И.А. Ефремова, стратиграфическое положение венюковии из Каменного Оврага около Ишеева по сравнению с первыми находками в Приуралье побудили его выделить этот вид в новый — *Venukovia invisа* Ефремов (Ефремов, 1940). В имеющихся сборах нет позвонков и костей конечностей, которые можно было бы с уверенностью приписать венюковии, и она остается одной из интереснейших загадок пермской эпохи.

От других пресмыкающихся ишеевской фауны пока найдено мало. Сюда относятся остатки неизвестных мелких пресмыкающихся из котилозавров — наиболее древнего отряда рептилий. Кроме того, найдены остатки тероцефалов

(в переводе с греческого — звероголовые) — хищных пресмыкающихся, относящихся к тому же подклассу синапсид. Некоторые мелкие поздние тероцефалы (триас Южной Африки) более других близки к вероятным предкам первых млекопитающих.

Лантанозух (от греческого ланта — скрытое, загадочное) — поистине загадочное животное ишеевской фауны, которое совмещает в себе некоторые черты строения древних земноводных и пресмыкающихся (рис. 68).

У лантанозуха широкий плоский череп с несколько выпуклыми глазницами, направленными вверх и слегка в стороны; глаза при жизни животного, очевидно, довольно сильно выдавались, как и у многих современных земноводных; верхняя сторона черепа покрыта скульптурой из сети перекладин, повышавших прочность плоского черепа; внешне это напоминает ямчато-бугорчатую скульптуру черепа многих крокодилов. Самое любопытное — довольно большие височные впадины позади глазниц; эти впадины свойственны прогрессивным пресмыкающимся и отсутствуют у первых пресмыкающихся (котилозавров). Вместе с тем небо лантанозуха в основном того же характера, что и у древнейших земноводных: сошниковые и крыловидные кости широкие, большие и образуют сплошную костную поверхность. Более того, все небо покрыто рядами мельчайших бугорков, напоминающих «шагрень» (кожные зубы) некоторых древних рыб; эти бугорки расположены у лантанозуха рядами, лучисто расходящимися от центров окостенения небных костей; небо животного этим напоминает небо рыб.

С другой стороны крыловидные кости имеют отчетливые поперечные отростки, направленные вниз, как у многих пресмыкающихся. Верхнечелюстные и нижнечелюстные зубы лантанозуха конические, простые, как вообще у лабиринтодонтов, но стенка зубов без характерной сложной лабиринтной складчатости, которая привела к самому названию — лабиринтодонты. Таким образом, челюстные зубы животного построены, как у пресмыкающихся.

Выше уже упоминалось, что лантанозух вместе с верхнепермской котласией с Северной Двины (см. рис. 59) и североамериканской нижнепермской сеймурией был выделен И.А. Ефремовым в особый подкласс батрахозавров*. Эта группа, одно время разнообразная по своим представителям и занимавшая промежуточное положение между земноводными и пресмыкающимися, вероятно, возникла еще в нижнекаменноугольное время при развитии из земноводных первых пресмыкающихся. Видимо, и образ жизни батрахозавров, и их размножение были разнообразны и представляли примеры перехода от характерного для земноводных откладывания икры в воду к откладыванию яиц с плотными оболочками на суше. Однако здесь мы вступаем пока в область догадок и неполноты геологической летописи, столь досадной и знакомой каждому палеонтологу.

Земноводные ишеевской фауны представлены лабиринтодонтом трифозухом — хищным животным с удлинненным рылом и многочисленными острыми, коническими большей частью мелкими зубами. По-видимому, они охотились в основном за рыбой, водными насекомыми, их личинками, червями, прибрежными наземными моллюсками и другой, по преимуществу мелкой добычей

* Как уже сказано, большинство исследователей не считает лантанозуха батрахозавром и относит его к рептилиям — котилозаврам.

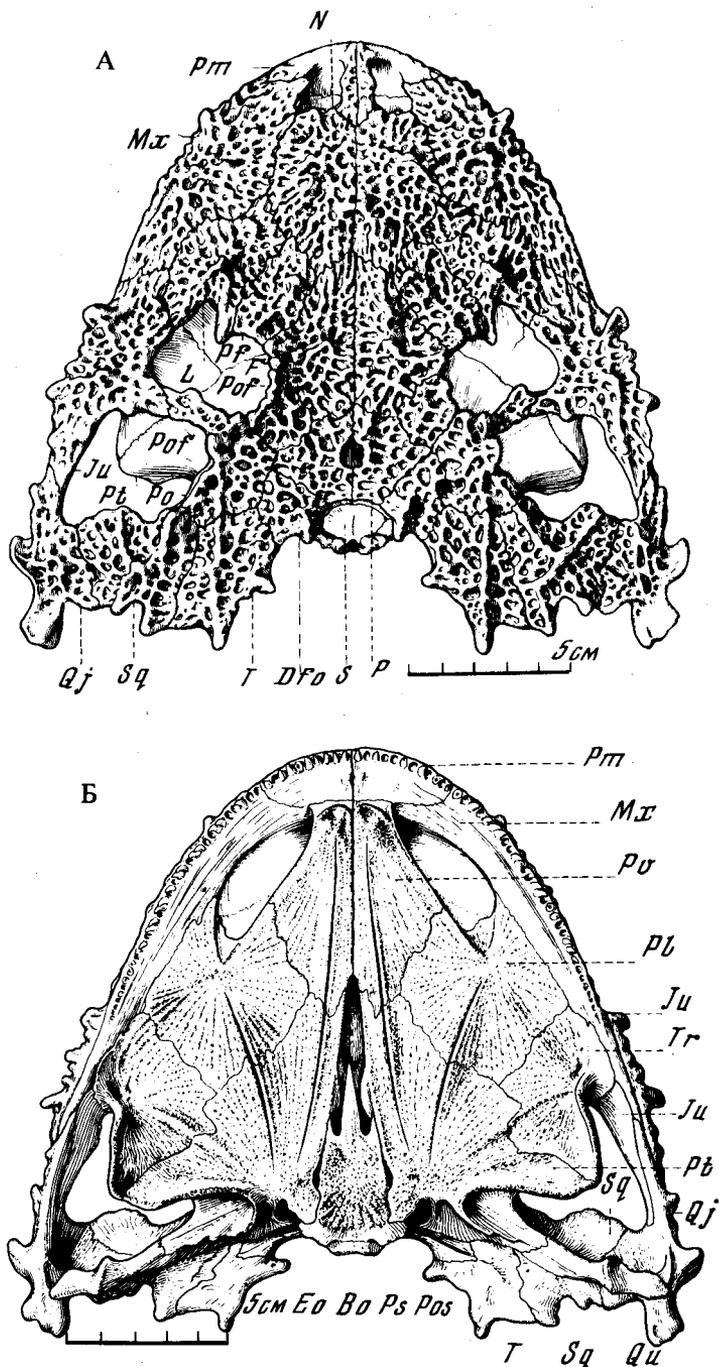


Рис. 68. Лантанозух (*Lanthanosuchus qualeni* Efremov). Череп сверху (А) и снизу (Б). Верхняя пермь. Татарская АССР (И.А. Ефремов, 1946)

верхнепермских пресных вод и побережий. Зубы лабиринтодонтов, несмотря на различия в деталях, в общем все же довольно однообразны — хватающие и пронзающие добычу; впрочем, небольшую добычу лабиринтодонты с частым расположением зубов, возможно, могли и перекусить. Добыча эта, вероятно, была лишена крепких твердых покровов, вроде панциря крупных раков, толстой раковины моллюсков или прочной чешуи некоторых рыб. Тем больше при общем однообразии зубов этих земноводных бросается в глаза различный тип строения их морды; это указывает, вероятно, на разные повадки хищника и на различный выбор добычи, быть может, на довольно разнообразный «стол» лабиринтодонтов, хотя низкий уровень развития головного мозга земноводных и не содействовал разборчивости в пище. Многочисленность земноводных и хищных пресмыкающихся, естественно, была возможна при общем избытке пищи в виде рыб, беспозвоночных, кормившего их планктона, водной и наземной растительности.

Однако о многом приходится пока лишь догадываться.

Интересны и остатки некоторых рыб, найденных в Каменном Овраге вместе с земноводными и пресмыкающимися. Прежде всего могут быть упомянуты платисомусы, видимо довольно обычные в верхнепермских пресных водах; для платисомусов характерно очень высокое тело с вертикально вытянутыми, покрытыми эмалью чешуями (рис. 69). Весьма вероятны кроме платисомусов небольшие амблиптерусы, широко распространенные в пермское время, а также другие костные рыбы. Однако многочисленные остатки костных рыб из Каменного Оврага разрознены и трудны для определения.

Интересны части обызвествленных, а поэтому сохранившихся черепов и нижних челюстей хрящевых (акуловых) рыб, их плавниковые шипы (ихтиодорулиты), а также минерализованный помет в виде копролитов с характерным для акуловых рыб отпечатком спирального клапана в кишечнике. Эти копролиты сильно известковисты от непереваренных костных остатков самых различных размеров и, несомненно, принадлежат мелким и крупным акуловым рыбам; многие содержат хорошо сохранившуюся чешую платисомусов и, вероятно, других костных рыб. Во всяком случае акуловые рыбы были здесь многочисленны и, возможно, довольно разнообразны.

Это обстоятельство, вероятно, говорит о дельтовом характере глинисто-песчанистой толщи, в которой залегают остатки пресмыкающихся, земноводных и рыб ишеевской фауны, о непосредственной близости моря и его приливной полосы.

Несмотря на все разнообразие верхнепермских позвоночных, собранных в Каменном Овраге, мы еще далеки от совершенного знания этой фауны. Лишь некоторые из найденных животных представлены достаточно полным костным материалом (черепа и скелеты); много остатков принадлежит каким-то неизвестным позвоночным. Кроме того, в этом захоронении в итоге сортирующей работы воды, отлагавшей костеносные пески, преобладают остатки сравнительно крупных животных, притом только позвоночных. Между тем здесь несомненно жили двустворчатые пресноводные моллюски, например мелкие антракозиды, широко распространенные в то время, и вообще ранообразные пресноводные или солоноватоводные беспозвоночные. Для этого времени известно множество разных насекомых, найденных приблизительно в одновозрастных отложениях территории Советского Союза А.В. Мартыновым и др. (рис. XXXIX). Наконец,

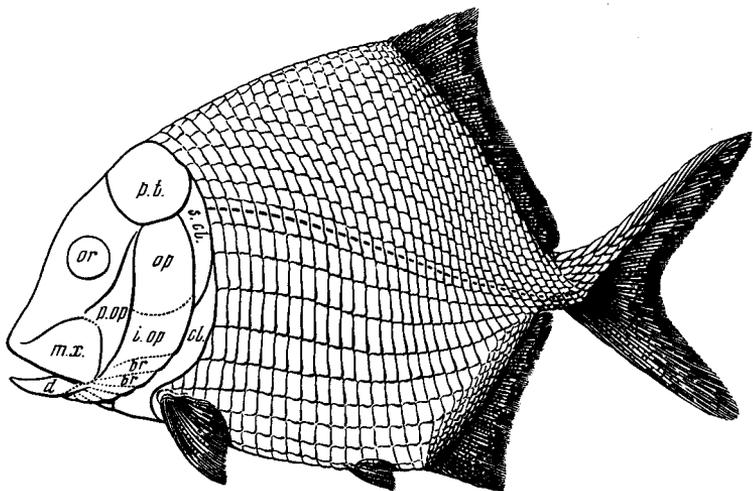


Рис. 69. Платисомус (*Platisomus striatus* Agassiz) (Traquair, 1879)

из пермских же континентальных отложений Среднего Урала известны разнообразные растения (рис. XL), к которым, по-видимому, должны были быть близки растения, служившие для ишеевской фауны пищей и убежищем от солнца и непогоды. Но условия накопления осадков в местонахождении Каменного оврага явно не могли быть благоприятны для захоронения хрупких и мелких остатков антракозид, для образования отпечатков крыльев насекомых, листьев растений и т.п. Сильная река несла целые или полуразложившиеся трупы крупных пресмыкающихся, вроде титанофонеуса или улемозавра; вода окатывала и разрушала, местами превращая почти в песок и костяную муку разрозненные кости и их обломки. В такой обстановке многое не могло уцелеть и захорониться. Изучение раскопок в Каменном Овраге, выполненное И.А. Ефремовым (1940, 1950), выяснило много интересного. Раскопки показали следующий разрез местонахождения (сверху вниз):

Лесная почва (суглинок, щебенка залегающих ниже известняков)	до 1,2 м
Известняк светло-серый, ноздреватый, сильно мергелистый	» 2,0 »
Красная сильно известковистая глина	» 2,0 »
Прослой рыхлого мергелистого песчаника	» 0,4 »
Костеносные пески, серые, красноватые с косою слоистостью	не менее 30 »

Сильный приток воды в нижних частях костеносного пласта не дал возможности пройти его вглубь и установить полную вертикальную мощность пласта. Но И.А. Ефремов сделал во время раскопок следующие наблюдения над строением костеносного слоя и распределения в нем скелетов и других органических остатков.

В верховье оврага, по его правому склону выходят косослоистые красноватые или бурые пески, наиболее богатые костными остатками. Ниже по оврагу, у его левого склона залегают преимущественно серые пески, содержащие лишь разрозненные и редкие обломки костей.

Все скелеты и все наиболее ценные остатки залежали в красноватых песках и были тем лучшей сохранности, чем дальше находились от серых песков. Полный скелет титанофонеуса сохранил естественное взаимное расположение всех костей, хотя и был поврежден двумя параллельными сбросами, измельчившими часть позвоночника и плечевого пояса. Скелет долиозаврискуса залежал в самой верхней части красных песков; он лежал позади черепа (по течению стока) наклонно вниз с беспорядочным нагромождением костей, а череп с нижней челюстью был повернут нижней стороной вверх; нижняя челюсть и громадные верхние клыки были срезаны по контакту с залегающими выше красными глинами.

Остатки улемозавров добыты экспедицией Б.А. Штылько (1930—1931) на самом краю красноватых песков на границе с серыми. Здесь от скелетов сохранились наиболее тяжелые части, при этом сильно смещенные относительно друг друга. Таким образом, все найденные скелеты, начиная с первого (и погибшего), обнаруженного Носовым, залежали в полосе красноватых песков шириной в 8—10 м, простирающейся с запада на восток. И.А. Ефремов предполагает, что скелеты животных задерживались вначале на песчаных отмелях своей самой тяжелой частью — черепом, а потом уже поворачивались или разносились течением. Следует, впрочем, иметь в виду, что туша каждого животного в целом (при захоронении трупов целиком) тяжелее головы; центр тяжести туши улемозавра, например, приходится позади плечевого пояса или на его уровне, поэтому предположения И.А. Ефремова наиболее верны применительно к захоронению скелетов (именно скелетов) крупных титанозухий с их относительно тяжелым черепом и стройным и легким остальным скелетом.

В общем на основе имеющихся данных И.А. Ефремов дал следующую картину образования Ишеевского местонахождения.

Захоронение трупов животных, их скелетов, а также разрозненных костных остатков происходило в водном потоке речного типа, вероятно в низовьях реки, может быть, в ее дельте. На это указывает отсутствие крупного осадочного материала типа галечников, хорошая отсортированность песков, их мелкозернистость. Серые пески отлагались, видимо, в более глубокой части русла с более быстрым течением, которое сносило остатки животных дальше; глубокая вода препятствовала осаждению безводной окиси железа. Это осаждение, окрасившее в красноватые и бурые тона костеносные пески, могло, наоборот, происходить с легкостью в мелких рукавах или таких заводях, где заносимые течением остатки животных задерживались при спаде воды. Обогащение органическими веществами содействовало образованию здесь песков бурых тонов. Вероятно, окончательное захоронение целых скелетов или туш происходило в межень, при быстром спаде воды; на это указывает и положение крупного скелета титанофонеуса на верхней наклонной плоскости серых песков. Около крупных костей часто встречается мелкая костяная брекчия главным образом из остатков рыб.

Кости Ишеевского месторождения минерализованы слабо, крайне хрупки и различны по своей сохранности. Большинство из них светлые, желтовато-серые, вероятно выбеленные солнцем до захоронения в пески, в которых приобрели местами красноватую или бурую окраску самих песков. Хрупкость костей потребовала их длительного и повторного пропитывания лаком после предварительной просушки. Все эти особенности местонахождения в Каменном Овраге привели И.А. Ефремова к следующим предположениям.

Прежде всего местонахождение образовалось вблизи местообитания улемозавров и титанозухов. Те и другие, по-видимому, вели «приречное» существование; улемозавры — вследствие обилия растительной пищи, титанозухи — из-за богатой добычи в воде и на суше.

Трупы улемозавров и титанозухов заносились водой в мелкие рукава и на отмели, но предварительное разложение в воде (до окончательного захоронения в пески) не могло быть длительным. На это указывает полнота некоторых скелетов. Следовательно, они не были принесены издалека. Условия захоронения дейноцефалов были, по мнению И.А. Ефремова, сходны с современными условиями захоронения крупных аллигаторов Северной Америки, гибнущих при огромных наводнениях в низовьях Миссисипи и после быстрого спада воды остающихся в мелких рукавах и протоках.

Большое число мелких, часто окатанных в почти круглую гальку фрагментов костей в красных и серых песках указывает на то, что эти пресмыкающиеся были распространены и далеко вверх по течению этой реки. Большое количество костной брекчии из остатков рыб указывает на обилие органической жизни в реке. Кости других пресмыкающихся — тероцефалов, котилозавров и венюковых — скудны. Это говорит о том, что их остатки попадали сюда редко и в небольшом количестве, вероятно вследствие обитания самих животных в более удаленных от реки местах.

Скелеты стегоцефалов, проводивших большую часть своей жизни непосредственно в воде, подвергались после гибели животных мацерации в воде и непосредственному захоронению без выветривания на воздухе. Поэтому их кости в среднем лучшей сохранности, чем пресмыкающихся. Более полные остатки стегоцефалов следует искать выше по течению этой верхнепермской реки.

Акулы в теплых странах иногда поднимаются далеко вверх по рекам; во всяком случае жили они, очевидно, где-то вблизи или здесь же, так как сохранились их хрящевые, но сильно обызвествленные черепа, челюсти и множество копролитов; значит, все это подверглось быстрому захоронению.

Возможно, местонахождение образовалось хотя и в водном потоке речного типа, но где-то в низовьях реки, может быть в ее дельте. По мнению Ефремова, об этом говорит и характер песков.

Несмотря на неполноту наших сведений об этой фауне, ее изучение внесло в науку много нового. Пожалуй, наиболее любопытная черта господствующих в ней терапсид, та, что они дали для времени, отстоящего от нас примерно на 200 миллионов лет по современной шкале геологического летоисчисления, различные экологические типы: растительноядного копытного (улемозавр), крупного хищника (долиозаврискус), почти крокодила (титанофонеус), небольшого всеядного хищника (сидон), не то грызуна, не то моллюскоеда (венюковия).

Фауна Очёра. За последнее время в Советском Союзе обнаружены интересные новые пермские рептилии. Наиболее крупная находка был сделана уральским геологом Г.И. Енцовым в 1948 г. в 10 км от г. Очёра Пермской области. При проходке шурфов около дер. Ежово в 2 м от дневной поверхности встретились массивные кости конечностей какого-то позвоночного, а невдалеке, на 5-метровой глубине, — небольшой череп и часть скелета. Выяснилось, что все это принадлежит пермским пресмыкающимся, и Палеонтологический институт АН СССР в 1953 г. начал пробные раскопки, а в 1957, 1958 и 1960 гг. — большие, общей площадью до 6000 м² (рис. XLII).

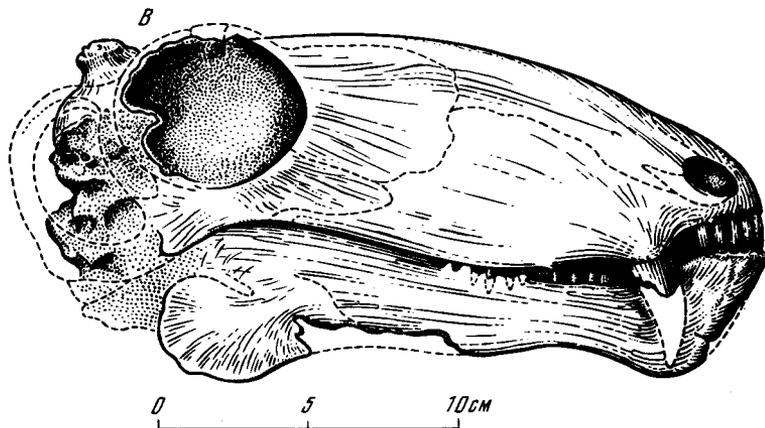
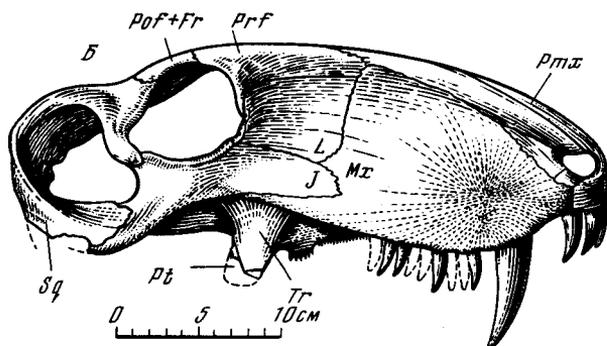
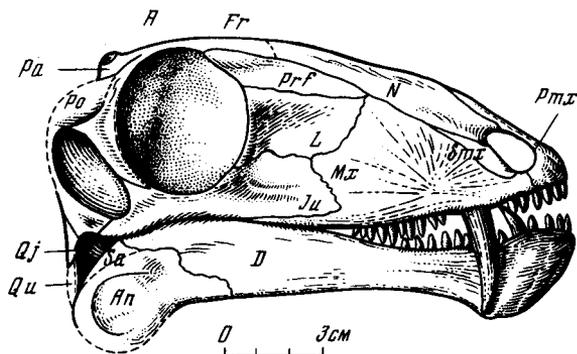
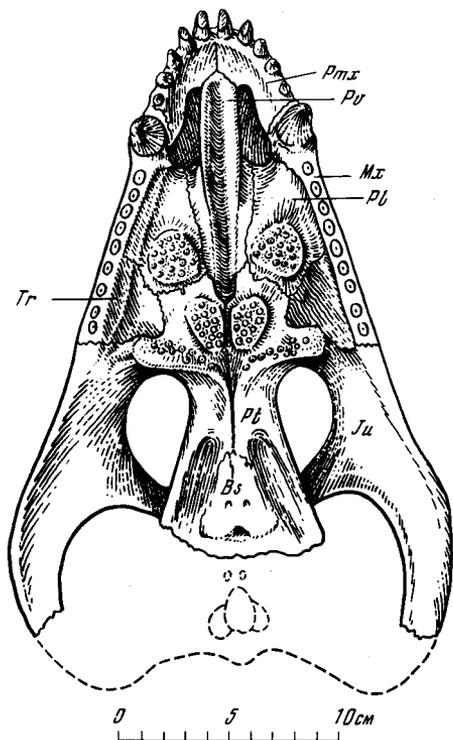


Рис. 70. Черепа терапсид фауны Очеры

А — *Viarmosaurus antecessor* Tchudinov; Б — *Eotitanosuchus olsoni* Tchudinov (П.К. Чудинов, 1960);
 В — *Viarmosuchus tener* Tchudinov. Верхняя пермь, Очёр (П.К. Чудинов, 1964)

Рис. 71. Череп археосиодона (*Arhaeosyodon praeventor* Tchudinov). Верхняя пермь, Очёр (П.К. Чудинов, 1960)



Местонахождение и его фауна были изучены П.К. Чудиновым (1960, 1964—1983). Полученные данные так интересны, что привлекли внимание палеонтологов разных стран и заслуживают хотя бы краткого изложения. Верхнепермская очерская фауна по возрасту является несколько более древней, чем ишеевская.

Остановимся на титанозухиях. Они разнообразны, принадлежат новым родам, напоминают найденных около Ишеева и в медистых песчаниках Приуралья, подробно изученных И.А. Ефремовым (1940, (1954), и несут черты сходства с пеликозаврами нижней перми, от которых происходят.*

Эотитанозух — хищник, длиной до 2 м и более, с узким клиновидным черепом, сильными клыками и многочисленными мелкими зубами на нёбных буграх. В отличие от титанофонеуса и сиодона ишеевской фауны, не говоря уже о долиозаврискусе, эотитанозух, а также два других близких рода — биармозух и биармозавр (рис. 70, А, В) — еще совсем лишены утолщений и бугристости на черепе, присущих титанозухиям Ишеева и особенно многим африканским. Эотитанозух и титанофонеус очень близки по строению черепа: вероятно оба хищника вели сходный образ жизни.

У биармозуха стройный череп с большими глазницами, симфиз нижней челюсти тонкий, сравнительно слабые зубы (за исключением клыков); скорее всего был подвижный всеядный хищник, охотник за мелкой добычей, быть может он вел сумеречный образ жизни. Третий упомянутый род напоминает биармозуха. (Биармия — легендарная страна на берегу Белого моря, открытие которой в IX в. приписывается норвежцам, якобы находившимся в торговых сношениях с Биармией до XIII в. Довольно распространенное до сих пор отождествление Биармии с Пермью — пока еще не доказано). Все эти пресмыкающиеся близки к титанозухам семейства бритоподид ишеевской фауны, хотя черты большей архаичности и побудили Чудинова выделить их в особые семейства.

К семейству бритоподид Чудиновым отнесен археосиодон (рис. 71), близкий к сиодону ишеевской фауны, вероятно, до 2,5 м длины, скорее всего тоже всеядный хищник. Эти рептилии интересны как новые члены «потока» промежу-

* Среди перечисляемых ниже рептилий П.К. Чудинов (1983) относит к титанозухиям только археосиодона и эстемменозуха, тогда как большинство остальных помещаются им в отряд эотерионтов.

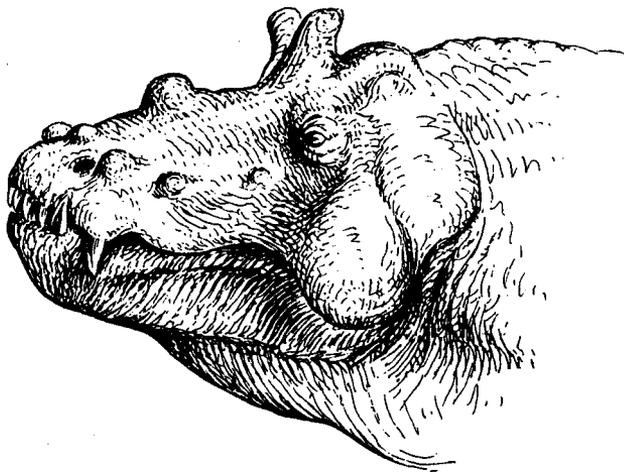
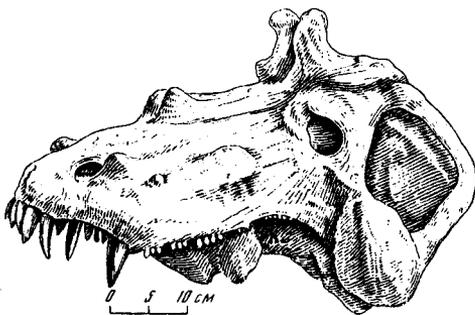


Рис. 72. Эстемменозух (*Estemmenosuchus uralensis* Tchudinov). Верхняя пермь, Очёр. Череп (А) и реконструкция головы (Б)

Рис. К.К. Флерова

точных звеньев между нижнепермскими рептилиями типа некоторых пеликозавров Северной Америки и верхнепермскими зверообразными СССР и Африки, из которых некоторые поздние, мелкие, в конечном счете дали начало прямым предкам млекопитающих. Особенно интересен своим «древним обликом» эстемменозух.

Наиболее странный, загадочный вид имеет эстемменозух (в переводе с греческого — венценосный ящер; рис. 72—74). Этот крупный титанозух до 4 м длины, поражает массивностью всего скелета и выделен Чудиновым в особое семейство *Estemmenosuchidae*. Череп длиной почти 75 см, тяжеловесный, высокий, бугристый, даже рогатый. Каждый из двух лобных рогов образован лобной костью и, вероятно, как обычно у рептилий, послеглазничной, раздвоен на передней стороне желобом и слегка нависает над лбом и височной стороной. Из бугров самый массивный — в виде «бакенбарды», на нижнем краю скуловой кости; сильно шероховатая поверхность наводит на предположение о роговом чехле. Имеется небольшой бугор на каждой носовой кости, иногда они слива-



Рис. 73. Эстемменозух. Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флерова

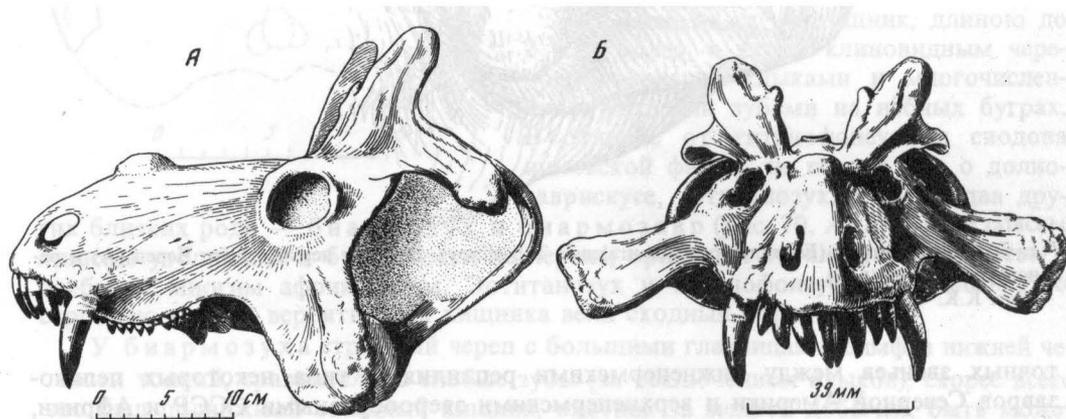


Рис. 74. Череп молодой особи эстемменозуха (*Estemmenosaurus mirabilis* Tchudinov). (П.К. Чудинов, 1983). Вид сбоку (А) и спереди (Б). Верхняя пермь, Очёр

ются; далее, бугор позади каждого носового отверстия, а кроме того, и на верхнечелюстной кости, около корня верхнего клыка. Значение всех этих образований, придающих черепу странный, почти уродливый вид, неясно. Вероятно, их можно бы отнести к вторичнополовым признакам, подобно некоторым другим загадочным образованиям (Л.Ш. Давиташвили, 1962). Этими буграми эстемменозух отдаленно напоминает современного бородавочника, у которого бугры на черепе могут иметь предохранительное значение при драках самцов. Но пока нет данных о принадлежности разных черепов эстемменозуха самцам или самкам. Затылочный сочлененный бугор на черепе сильно отогнут вниз, как у многих титанозухий и особенно у тапиноцефалов; это указывает на опущенное концом морды вниз обычное положение головы животного.

Предклыковые зубы эстемменозуха направлены в общем вперед. Зубы позади толстого круглого в основании клыка (около 20 и более на каждой стороне) небольшие, слабые для такого массивного черепа, однородные, с несколько вздутой в основании коронкой, выше сжатой с боков и зубчатой по переднему и заднему краям. В нижней челюсти позади крупных передних зубов и клыка идет почти сплошной ряд таких же, как верхние, небольших щечных зубов. Они расположены по внутреннему краю нижней челюсти, и при смыкании пасти нижние зубы помещаются с язычной стороны от верхнего зубного ряда, а он «нависает» над нижним с внешней щечной стороны. Таким образом, для нижних щечных зубов антагонистом было нёбо (его внешние, боковые части); а для верхних — внешняя полоса верхнего края нижней челюсти. Очень вероятно поэтому сильное ороговение и нёба, и верхнего края нижней челюсти. Множество мелких зубов расположено на нёбных бугорках. Сильное орудие и оружие — только крупные предклыковые зубы и клыки. Небольшие послеклыковые, относительно слабые, так напоминают лопатковидные щечные зубы парейазавров, что невольно возникает мысль о растительноядном образе жизни эстемменозуха. Массивность скелета, тяжеловесность черепа, его бугры и выросты делают эстемменозуха поразительно сходным с массивными южноафриканскими титанозухиями антеозавридами. Невольно возникает вопрос: не есть ли это близкое родство, а не конвергентное сходство (как предполагает П.К. Чудинов)? Строевые щечных зубов и массивность скелета напоминают парейазавров; автор (1960) предполагает сходный с парейазаврами образ жизни у эстемменозухов как «экологических предшественников крупных парейазавров». (Таковы, в известной степени, разнообразные пермские антеозавриды и тапиноцефалы Южной Африки.) Причины необычной массивности черепа и скелета многих африканских верхнепермских титанозухий и особенно тапиноцефалов не ясны; несомненно только то, что эта особенность, так ярко выраженная у многих, имела какое-то приспособительное значение, вследствие чего и была закреплена естественным отбором. Скелеты и серия черепов эстемменозухов — одна из достопримечательностей Музея Палеонтологического института АН СССР.

Небольшая очерия из семейства венюковых — всеядный хищник, череп легкий, лишен костных утолщений, характерных для венюковой ишсеевской фауны; с большими глазами, крупным теменным отверстием на высоком тонкостенном цилиндрическом бугре (рис. 75).

Пресмыкающиеся фауны Очёра разнообразны по своему образу жизни. Это типичные хищники (этотитанозух): или, видимо, всеядные, или охотники за мелкой добычей (биармозух, биармозавр, археосиодон); наконец, растительноядные формы: небольшая очерия и громоздкий эстемменозух. Наверняка были и другие рептилии, в том числе мелкие ящерицеподобные, не попавшие в захоронение или не сохранившиеся в нем. Но и то, что известно об этих хищниках, невольно заставляет предполагать приспособленность к несколько различной пище и тем самым различные ниши жизни.

Из земноводных в очерской фауне найдено несколько лабиринтодонтов, в том числе мелозавр (*Melosaurus*), известный в составе фауны из медистых песчаников Приуралья, а также другие формы*.

* Среди них сейчас установлен представитель крокодилоподобных архегозаврид, близкий к раннепермскому *Archegosaurus* из Центральной Европы, а также представитель диссорофид — лабиринтодонтов, типичных для раннепермской фауны Северной Америки (Ю.М. Губин, 1980, 1986).

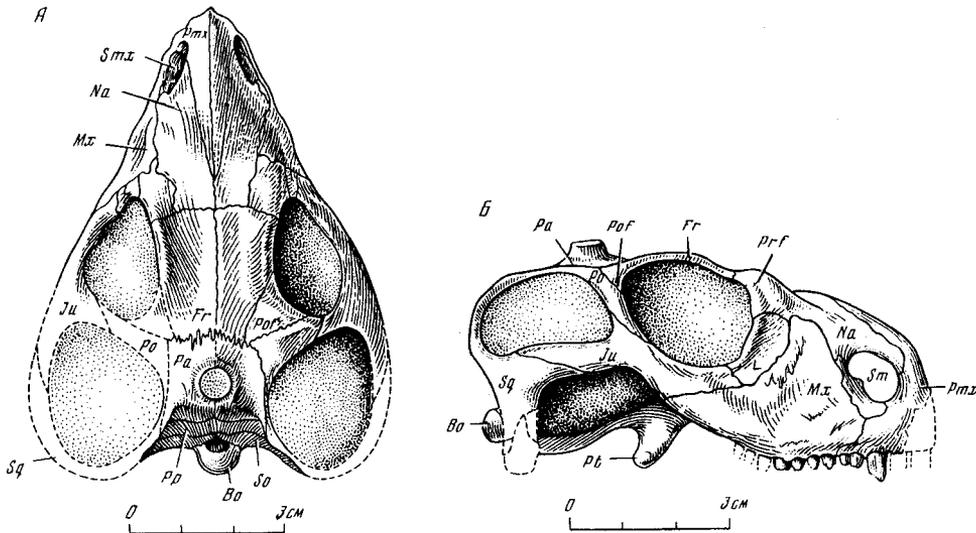


Рис. 75. Череп *Otsheria netzvetaevi* Tchudinov. Вид сверху (А) и сбоку (Б). Верхняя пермь, Очёр (П.К. Чудинов, 1960)

Как и в ишневском Каменном Овраге, в очерском местонахождении найдены чешуи ганоидных рыб и плавниковые шипы — ихтиодорулиты акулковых рыб, а также раковины антракозиид: эти небольшие двустворчатые моллюски были широко распространены в пресных водах того времени. Растительные остатки немногочисленны.

П.К. Чудинов, изучавший очерское местонахождение во время раскопок в течение ряда лет, приходит к выводу о том, что глинисто-песчанистые костеносные осадки района Очёра представляют собою выносы речных потоков.

Эта глава имела в виду лишь самый общий обзор фаун, без попытки полного освещения строения, образа жизни, палеогеографического распространения перечисленных позвоночных и т.д. Подробное рассмотрение этих вопросов вышло бы далеко за пределы намеченного очерка.

Необходимо упомянуть, что за последние десятилетия в СССР обнаружены и другие позднермские комплексы пресмыкающихся; так например, на севере Европейской части СССР сделаны интересные находки примитивных капторинидных котилозавров, а также пеликозавров типа *Cotylorhynchus**, считавшихся ранее типичными американскими формами, и др. Имеются основания предполагать, что раскопки некоторых вновь открытых местонахождений принесут нам в будущем много интересного, подчас неожиданного, новое освещение фауны континентов и многих вопросов стратиграфии, палеозоогеографии и палеогеографии этого замечательного периода в истории Жизни и Земли.

* Имеются в виду капториниды *Gecatogomphius* из бассейна р. Вятки и пеликозавр — казид *Ennatosaurus* р. Пинеги (оба позднермского возраста).

...Душа имеет свое местоположение преимущественно в маленькой железе, расположенной в центре мозга.

Р. Декарт. «О страстях души», 1649.

...Недавно еще существовал обычай взвешивать головной мозг людей, прославившихся при жизни умственной деятельностью, причем исходили из мысли, что весом мозга выражается... степень функционального развития гемисфер. Относительно попыток этого рода один исследователь не без основания заметил, что они имеют такое же значение, как если бы кто вздумал взвешивать целые города и судить по весу об их богатстве и благоустройстве.

П. Сеченов. Физиологические очерки, ч. II. СПб., 1898.

Глава десятая

ОБ ИЗУЧЕНИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА ИСКОПАЕМЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Предыдущие главы были посвящены нескольким фаунам ископаемых позвоночных СССР и Монголии разного геологического возраста.

В этой главе автор касается некоторых вопросов так называемой палеоневрологии, т.е. изучения нервной системы ископаемых, их головного мозга. Головной мозг не сохраняется в ископаемом состоянии; как и другие отделы нервной системы, он быстро подвергается разрушению после смерти животного. Правда, время от времени в литературе появлялись сообщения о находках «окаменелого мозга» не только животных, но и человека. В последнем случае они, естественно, вызывали сенсацию. Но при детальной проверке было установлено, что все, что когда-либо принималось за «окаменевший головной мозг», оказывалось чем угодно, только не мозгом. Никакой минерализации мозга никогда не наблюдалось, да ее и не могло быть вследствие состава и консистенции мозга. Тем не менее изучение объема, внешней формы и характера рельефа больших полушарий, мозжечка и других отделов головного мозга, размеров отходящих от него нервов и т.д. на отливах (слепках) черепномозговой полости часто представляет значительный интерес. Для приготовления искусственных отливов, по размерам и форме заменяющих головной мозг, применяются воск, пластилин гипс, каучук и т.д. Такой отлив довольно точно воспроизводит размеры и форму основных отделов головного мозга, а также рельеф его извилин и борозд, хотя и не всегда вполне соответствует по величине и характеру рельефа самому мозгу. Так, у рыб, земноводных и многих пресмыкающихся головной мозг часто отделен от костей крыши черепа значительными разрастаниями мозговых оболочек и сосудистых сплетений, а также большими полостями для кровеносных резервуаров (кровеносными синусами). Все они иногда занимают значительное пространство, и тогда отлив полости мозговой коробки отличается размерами и пропорциями от головного мозга и крупнее его. Наибольшее соответствие отлива самому мозгу наблюдается у птиц и особенно у млекопитающих, но и то не у всех в одинаковой степени. У китообразных и многих крупных копытных мозг плотно лежит на основании черепа, но имеется некоторое пространство между мозгом и сводом черепа. При этом рельеф верхней стороны мозга не отражен в подробностях на внутренней поверхности свода черепа; отлив почти лишен борозд и извилин и вдобавок несколько больше самого мозга (рис. 76). Наиболее точное представление о размерах и пропорциях отделов, о рельефе поверхности мозга можно получить по отливам мозговой коробки у многих насекомыхных, рукокрылых, хищников и др. В особенности отчетливое представление о головном мозге можно получить при рано наступающем зарастании некоторых швов черепа, когда оно происходит до окончания роста головного мозга, например у некоторых хищников и др. Рост мозга, продолжающийся некоторое время после сращения костей мозговой коробки, и давление, оказываемое растущим мозгом на внутреннюю поверхность костей черепа, приводят к резорбции (рассасыванию) кости, в которую мозг как бы «втискивается» своими извилинами. Вероятно, это явление имеет и некоторое приспособительное значение; таким путем достигается предохранение мозга от сотрясений при скачках, прыжках и т.п., что важно для хищников и многих копытных. В случае раннего зарастания швов костей в крыше черепа рельеф ее внутренней поверхности, обращенной к мозгу, будет точно отвечать поверхности самого мозга. Отлив мозговой полости станет отражать общую внешнюю анатомию головного мозга и в больших подробностях его

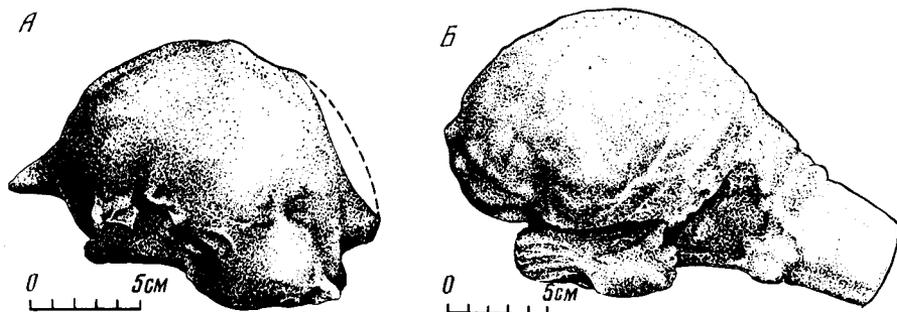


Рис. 76. Отливы головного мозга

А — цетотерия (*Cetotherium* sp.); Б — элазмотерия (*Elasmotherium sibiricum* Fischer). Вид сбоку. Музей Палеонтологического института АН СССР

извилины, борозды, крупные, а часто и мелкие сосуды на его поверхности и т.д. У некоторых животных зарастание швов крыши черепа наступает относительно рано, задолго до окончания роста головного мозга, и он довольно долго «втискивается» в кости черепа. Стенка черепа (лобные, теменные, височные кости и чешуя затылочной) истончается в результате давления изнутри, но в это же время внешняя надкостница продолжает рост кости в толщину наложением новых слоев. Когда этот процесс «наступления» головного мозга на кость и одновременно идущего наслаивания кости извне продолжителен, тогда можно даже заметить отражение некоторых извилин больших полушарий головного мозга, «червячка» мозжечка и т.д. на внешней поверхности костей черепа (у собак, куниц и др.¹).

Особенно точно воспроизводят форму и рельеф внешней поверхности головного мозга естественные отливы. Они получаются в черепах ископаемых животных при заполнении мозговой коробки мелким песком, илистыми осадками и т.д. Тонкозернистые илестые пески дают очень точные отливы, подвергающиеся иногда окремнению или прочной цементации солями кальция, окислами железа и т.д. (При недостаточной прочности естественный отлив можно пропитать каким-либо лаком.)

Наиболее верные, «гальванопластически» точные отливы получают при заполнении мозговой коробки каким-либо осадком, выпавшим из раствора, например солями кальция и др. Иногда заполнение черепномозговой полости породой происходит до разрушения твердой мозговой оболочки, и только спустя некоторое время наступает замещение этой оболочки после ее разрушения каким-либо осадком, выпадающим из водного раствора. В таком случае наряду с отливом самого головного мозга наблюдается образование обособленного отлива плотно к нему прилежавшей и его одевавшей мозговой оболочки.

Кроме изготовления слепков можно пользоваться и помощью фотографии, особенно если мы имеем дело с хрупкими ископаемыми костями. В таком случае с внутренней поверхности мозговой коробки, будет ли это искусственный распил черепа или неполный кусок мозговой коробки, найденной при

¹ Иногда в патологических случаях это наблюдается при водянке головного мозга.

раскопках, делается негатив; далее готовится прозрачный позитивный отпечаток, т.е. диапозитив, который применяется как негатив для приготовления отпечатка на фотографической бумаге. Этот «окончательный» отпечаток, естественно, будет иметь снова вид негатива: снимок, сделанный с внутренней, вогнутой стороны левой половины мозговой коробки, будет казаться выпуклым, принадлежащим правой стороне мозга, отпечатки сосудов и мозговых извилин на внутренней стороне костей черепа будут казаться выпуклым отливом сосудов и извилин правой стороны мозга; как на негативе, темное будет светлым, а светлое — темным. Рассмотрим несколько отливов полости мозговой коробки, которые иногда для краткости будем называть головным мозгом. Слепок, изображенный на рис. 76, А, дает представление о головном мозге цетотерия, ископаемого кита, остатки которого встречаются в отложениях обширного полузамкнутого верхнетретичного сарматского моря, простиравшегося от территории Румынии до района Аральского моря. На слепке в общем видны разные отделы мозга, например лобная и височная доли полушарий большого мозга. Местами имеются слепки сосудов, главным образом крупных венозных синусов, несущих кровь от мозга к внутренним яремным венам. Но сам рельеф поверхности большого мозга и мозжечка отражен на отливке очень слабо, почти незаметен; это затрудняет сравнение мозга цетотерия и его родичей — современных китов. Отлив не дает возможности судить о развитии борозд и извилин; поверхность представляется почти гладкой. Между тем для головного мозга современных китов характерно в общем именно сильное развитие извилин и борозд; у крупных китов при незначительной величине головного мозга по сравнению с животным в целом — сильная складчатость коры, как известно, позволяет «вместить» необходимое для высшей нервной деятельности число нервных элементов. Но отлив черепномозговой полости и у современного кита так же мало показателен для представления о рельефе мозга, как и у цетотерия; об извилинах и бороздах головного мозга китов, ископаемых и современных, по отливу судить трудно.

Немногим лучше обстоит дело и для некоторых наиболее крупных копытных, например носорога. На рис. 76, Б изображен отлив черепномозговой полости эласмотерия, носорога величиной с небольшого слона, жившего на территории СССР в четвертичном периоде. Этот слепок несколько выразительнее, чем у кита, но лишь в смысле общих пропорций больших полушарий, их долей и мозжечка, а подробностей строения не видно. То же мы наблюдаем и на отливке полости мозговой коробки у слонов (рис. 77). Во всех и подобных случаях неясность относится лишь к верхней и отчасти к боковым поверхностям отлива головного мозга. Его нижняя сторона плотно прилегает к основанию черепа; поэтому все черты внешнего строения нижней стороны мозга, расположение отходящих от мозга пар черепных нервов, их толщина, по которой можно догадываться о степени их развития, — все это на отливах видно достаточно отчетливо. Примером может служить отлив черепномозговой полости индийского слона (рис. 79). Здесь хорошо видны округлый гипофиз, варолиев мост, тройничный и другие нервы. Обычно по отливу всегда можно получить отчетливое представление о развитии обонятельных луковиц и пучков волокон обонятельных нервов, а следовательно, до известной степени и о развитии обоняния у ископаемого млекопитающего.

Не у всех копытных, в том числе и крупных, отлив мозга так мало вырази-

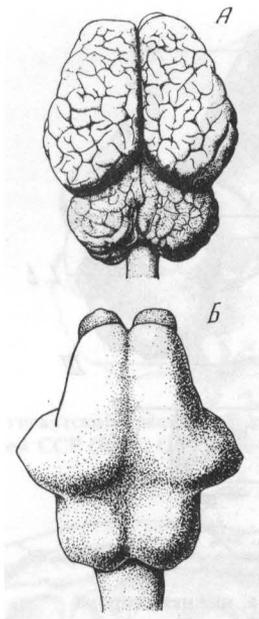


Рис. 77. Головной мозг индийского слона (*Elephas indicus* Linnaeus) — А и его отлив — Б (Т. Edinger, 1929)

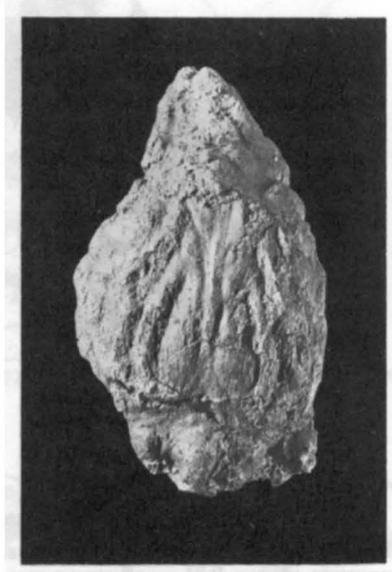


Рис. 78. Естественный отлив головного мозга ископаемой газели (*Gazella deperdita* Gaudry). Нижний плиоцен

Музей Палеонтологического института АН СССР

телен с верхней стороны, как у эламотерия или слона. В этом легко убедиться, если рассмотреть мозг гиппариона, ископаемой трехпалой лошади, неисчислимы табуны которой населяли территорию СССР, среднюю и южную Европу и Азию в верхнем миоцене и нижнем плиоцене. На отливе мозга гиппариона многие борозды и извилины достаточно отчетливы по сравнению с мозгом современной лошади (Габуня, 1959). У нее отлив также довольно ясно передает рельеф полушарий, не говоря уже о границе большого мозга и мозжечка: их разделяет у лошади, как у хищников и некоторых других животных, поперечная относительно мозга костная пластина, тенториум («костный намет»); он глубоко проникает между большим мозгом и мозжечком и поэтому на естественных отливах обычно отламывается от черепа и остается между «большим мозгом и мозжечком» отлива.

Пожалуй, еще отчетливее картина у некоторых мелких копытных. Примером может служить небольшая газель, спутник гиппариона, остатки которой довольно обычны в местонахождениях этой фауны в Казахстане, на Украине и на Кавказе. На отливе мозга хорошо видны все основные извилины и борозды (рис. 78). Небезынтересно отметить, что уже в то время, в конце миоцена и нижнем плиоцене, т.е. несколько миллионов лет назад, головной мозг лошадей и антилоп по внешнему виду и относительным размерам достиг в сущности

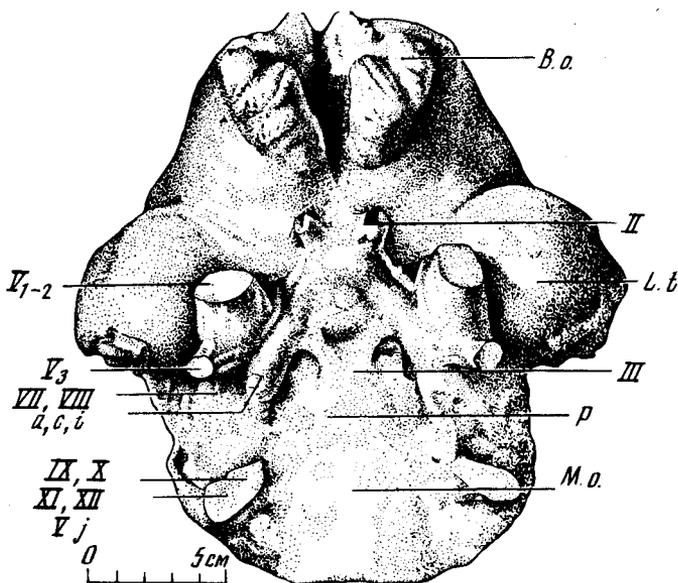


Рис. 79. Слон (*Elephas indicus* Linnaeus). Отлив головного мозга, нижняя сторона

II—XII — черепные нервы; B.o. — обонятельные луковицы; L.t. — височная доля; P — варолиев мост; M.o. — продолговатый мозг; V.j. — отлив яремного отверстия и его вены; a.c.i — внутренняя сонная артерия. Сильно уменьшено

почти современной ступени развития, поскольку об этом для ископаемых животных мы в состоянии судить лишь по внешнему облику мозга.

Еще более четки отливы мозга многих хищников. Примером может служить перуниум — гигантская ископаемая куница, значительно превосходящая размером крупных росомах. Она входила в состав той же гиппарионовой фауны, что и упомянутая газель. Для перуниума известен прекрасно сохранившийся естественный отлив полости черепа (внутреннее ядро). Мозговая коробка была вскрыта, порода (мелкий глинистый песок) пропитана для прочности лаком, после чего «головной мозг» был подвергнут сравнению с мозгом современных куниц (рис. 80, 81). На отливе ясно видны все извилины и борозды, верхний продольный (сагиттальный) венозный синус и ветви поднимающейся по боковой стороне полушария средней артерии мозговой оболочки.

Обращает на себя внимание очень сильное развитие височной доли, как у медведей; она у перуниума далеко опускается вниз к основанию мозга и уже одним этим придает ему медведеобразный облик. Сходство с мозгом медведя выражается для полушарий большого мозга и в наличии трех борозд и четырех извилин в височно-затылочном отделе вместо двух борозд и трех извилин, встречающихся у куниц, в характере строения задневерхних углов полушарий (расчленения на извилины и борозды), в значительной высоте задней половины большого мозга, в сильном развитии затылочных извилин. От всех остальных куниц мозг перуниума отличается, кроме того, очень большим развитием сагиттальной (верхней) извилины полушарий большого мозга и некоторыми дру-

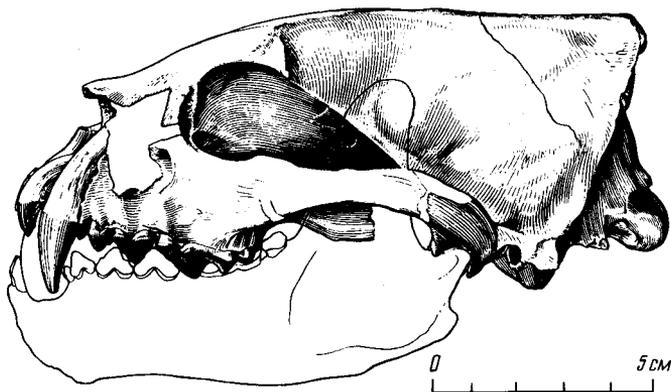


Рис. 80. Череп гигантской ископаемой куницы перуниум (*Perunium ursogulo* Orlov). Меотис, с. Гребеники Молдавской ССР (Ю.А. Орлов, 1948)

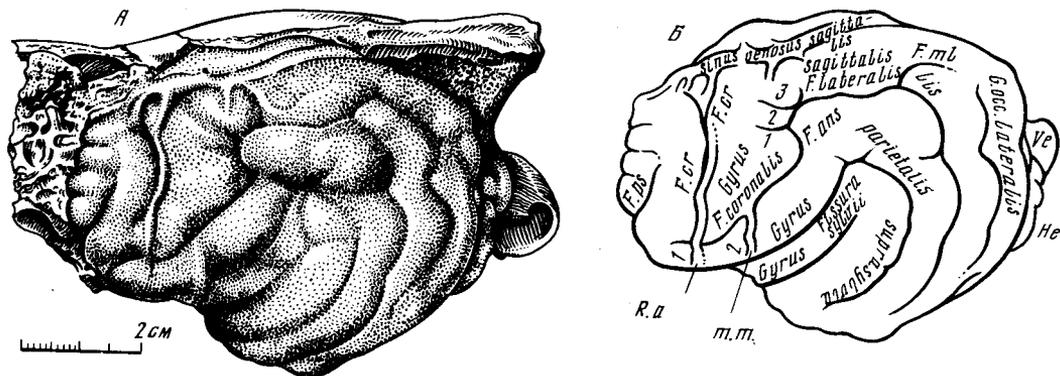


Рис. 81. Гигантская ископаемая куница перуниум (*Perunium ursogulo* Orlov). Отлив головного мозга
 А — естественный отлив черепно-мозговой полости; Б — схема отлива. Уменьшено. Меотис, с. Гребеники Молдавской ССР (Ю.А. Орлов, 1948)

гими чертами. Но общий план строения мозга все же «куний»; и если расположить по возрастающей сложности извилин и борозд мозг различных членов семейства куниц от мелких, вроде ласки, до самых крупных — росомахи, то конечным членом такого ряда будет мозг перуниума; перуниум медведеобразен не только некоторыми особенностями строения мозга, но и черепа (рис. 81, 82). Медведеобразность мозговой коробки перуниума — в значительной степени следствие сходных с медведем пропорций мозга. У млекопитающих с крупным головным мозгом, каковы все известные куницы, он, естественно, в сильной мере определяет форму мозговой коробки и черепа в целом. По строению головного мозга перуниум стоит особняком среди других куниц в еще большей степени, чем по строению черепа. Какие допустимы предположения о значении этих особенностей строения? При невозможности узнать внутреннее строение мозга перуниума и при его слабой изученности даже у современных куниц и мед-



Рис. 82. Перуниум (*Perunium ursogulo* Orlov). Реконструкция внешнего вида
Рис. К.К. Флерова (Ю.А. Орлов, 1948)

ведей (насколько известно, не представляющих собою обычного экспериментального материала физиологов) нужно обратиться к другим млекопитающим и, в частности, к ближайшим родственникам куниц и медведей — собакам, головной мозг которых и локализация функций в его коре подверглись столь полному изучению физиологов. Несмотря на различия в строении извилин и борозд мозга, с одной стороны, куниц и медведей, с другой — собак, можно сказать следующее. Прежде всего одна из особенностей большого мозга перуниума по сравнению с другими куницами — необычное развитие височной доли. Это должно было бы означать и какую-то особенность высшей нервной деятельности этой «психоакустической» области коры большого мозга; «обязанность» области слуха не только слышать звук, но и уметь дать ему должное толкование. У млекопитающих височная доля отличается замечательным разнообразием строения в смысле составляющих ее нервных элементов, что должно говорить о разнообразии специализации и дифференцировки слуха млекопитающих. Прогрессивное развитие височных долей и умение правильно толковать звук — одна из важнейших сторон связи животного с условиями его существования, со средой в самом широком смысле слова. Тем самым прогресс в трактовке звуков должен, вообще говоря, содействовать прогрессу лобных долей. Но у перуниума лобные доли развиты относительно слабо, без сколько-нибудь заметного прогресса в соответствии с развитием височных (видимо, то же наблюдается и у медведей).

Сильное развитие затылочной доли большого мозга, возможно, говорит о дифференцировке и какой-то специфике зрительной области мозга.

Для мозжечка перуниума при общем его строении по типу куниц любопытно сильное развитие полушарий. Это, вероятно, показатель ловкости и проворства животного в пользовании парными конечностями.

Пример перуниума указывает лишний раз на относительность положения о прогрессивном нарастании извилистости коры большого мозга с увеличением в ходе исторического развития размеров животного. Если бы это положение было непреложной истиной, то у перуниума, огромного животного по сравнению с барсуком или куницей, можно было бы ожидать значительно большего развития извилин и борозд, чем у них. Между тем у маленькой куницы на боковой поверхности полушарий большого мозга имеются все те же основные борозды и извилины, что и у перуниума, а лобная доля у перуниума даже отстала в развитии по сравнению с барсуком.

Категорические выводы о значении всех этих пропорций или, вернее, «диспропорций» в развитии разных отделов мозга трудны и, вероятно, были бы легче при большей изученности мозга куниц и медведей. Но, быть может, при изучении перуниума мы имеем случай, когда увеличение теменной, затылочной (зрение) и особенно височной (слух) долей, другими словами — увеличение экрана или области проекции восприятия из внешнего мира с их обработкой в психосензорных центрах коры мозга не сопровождалось почему-то «соответственно» прогрессивным развитием лобных долей; это могло бы быть при сильном изменении внешних условий — оно налицо в среднем и верхнем плиоцене — одной из причин вымирания перуниума и его близких родственников.

В настоящее время, особенно при работанности представлений о головном мозге, его работе и о размещении функций на поверхности коры изучение отливов мозга ископаемых млекопитающих представляет несомненный интерес. Но и изучение головного мозга низших ископаемых позвоночных, несмотря на меньшую точность по сравнению с млекопитающими отливов их черепно-мозговой полости в смысле соответствия самому головному мозгу, заслуживает внимания, так как позволяет проводить сопоставление с современными позвоночными и наметить некоторые черты эволюции мозга для разных групп позвоночных. К тому же головной мозг — единственный отдел «мягких частей», форма и объем которого у млекопитающих доходят до нас из далекого прошлого с поразительной яркостью и с той же точностью, что и скелет, тогда как о внутренностях, сосудах, мускулатуре мы почти всегда вынуждены строить догадки, хотя часто и вполне обоснованно. Ограниченность данных, получаемых при изучении окаменевшего внутреннего ядра (или искусственного отлива) черепно-мозговой полости по сравнению с итогами изучения самого мозга, очевидна. Но палеонтологическому материалу свойственна особая, историческая ценность документов далекого прошлого, и одно это побуждает относиться к внутренним ядрам мозговой коробки позвоночных с должным вниманием.

Это несомненно сознавал еще Кювье (G. Cuvier, 1825), давший первое описание мозга ископаемого млекопитающего по естественному отливу мозговой коробки и в нескольких словах положивший начало «палеоневрологии». Позднее Марш (O.C. Marsh, 1886) на большом материале по североамериканским архаическим копытным диноцератам дал картину исторического развития мозга этой группы. Но по справедливому замечанию Эдингер (T. Edinger, 1955), это

была эпоха «антропоцентрических» представлений, и «история» головного мозга для Марша заключалась в сущности в постепенном увеличении объема мозга.

В настоящее время — и при известной отраженности внутренней структуры головного мозга на его внешнем облике, и при наличии огромных и разнообразных сравнительных материалов по мозгу современных животных, и, наконец, при накоплении больших материалов по мозгу (т.е. отливам) ископаемых животных — палеонтология мозга достигла больших успехов. В особенности пополнились наши знания о головном мозге ископаемых млекопитающих, отлив черепномозговой полости которых более точно соответствует по размерам и форме рельефа самому мозгу, чем у низших позвоночных: у рыб, земноводных и пресмыкающихся полость мозговой коробки черепа обычно больше самого мозга, иногда значительно, за счет разрастания мозговых оболочек и крупных синусов — резервуаров крови (см. выше). В настоящее время палеонтология позвоночных, необычайно расширив наши знания об органическом мире в целом, вносит существенный вклад в сравнительную анатомию головного мозга, подтверждая предположения сравнительной анатомии и эмбриологии.

Изучение головного мозга ископаемых позвоночных в ряде случаев оказалось существенным для установления их систематического положения, систематических категорий самого разного масштаба. Достаточно упомянуть классические работы Э. Стенше (E. Stensiö, 1927, 1929) о древнейших бесчелюстных и их головном мозге или выявившееся недавно сходство головного мозга ископаемого млекопитающего десмостилуса, остававшегося загадочным долгие годы, с мозгом современных сиреновых (дюгоней и ламантинов). Введение характеристики головного мозга ископаемых позвоночных в систему их крупных таксономических категорий и систематику имеет не меньше основания, чем обычная характеристика по скелету, хотя практически это пока по разным причинам редко делается даже для современных позвоночных, не говоря уже об ископаемых.

Весьма существенно изучение головного мозга разных по геологическому возрасту представителей одной и той же группы позвоночных. Эти сведения дают дополнительное освещение эволюции группы, уточняют ее филогению и наши представления об эволюционном уровне тех или иных представителей. Так, изучение головного мозга археоптерикса показало, что ему присущи черты строения, свойственные пресмыкающимся в гораздо большей степени (12 признаков), чем характерные для типичных птиц (4 признака). С другой стороны, летучие ящеры-птерозавры выработали мозг, построенный по типу птичьего, задолго до настоящих птиц (Эдингера, 1955).

Сказанное не предполагает переоценки скромных возможностей изучения головного мозга ископаемых позвоночных по слепкам. Следует соблюдать осторожность, иметь в виду возможность ошибок при сопоставлении мозга по одним отливам. Для головного мозга современных млекопитающих известны случаи вариаций борозд и извилин не только в пределах одного и того же вида, но и одного и того же индивида для правого и левого полушарий его. Таким образом, необходимо стремиться учитывать индивидуальную изменчивость. Нужна осторожность и в гомологизации извилин и борозд у разных форм, особенно если нет достаточно данных об их родственных взаимоотношениях, например по скелету. Надо, наконец, учитывать явления конвергенции в строении, интересным примером чего может служить мозг летучих ящеров и птиц.

Однако осторожность не должна снижать актуальности изучения головного мозга ископаемых животных по следам. Палеонтология дала нам ряд интересных примеров, на первый взгляд, быть может, несколько неожиданных, когда на раннем этапе эволюции головной мозг вымершей группы достигал сравнительно высокого уровня развития, не меньшего, чем у доживших до более позднего времени родичей ископаемых животных, или у доживших до современности. И тем не менее эти, казалось бы, «счастливые» первые обладатели высокоразвитого мозга вымерли, не оставив никакого потомства. Примеры такого рода можно найти среди копытных, хищников и др. Таким образом, при всей важности роли головного мозга для животных в их эволюции, борьбе за существование и т.д. дело не только в нем одном. Это лишний раз говорит о том, что необходимо всегда стремиться к изучению всего организма, во всех его взаимосвязях с условиями существования. Но из этого же вытекает и необходимость возможно более детального изучения всех доступных частей ископаемого организма, в том числе и головного мозга, в меру возможностей, представляемых остатками органической жизни минувших эпох, и сравнительными данными для современных животных. И если до последнего времени палеонтология ископаемых млекопитающих, в частности их систематика, оставалась в значительной степени палеонтологией зубов и конечностей, то теперь время приложить усилия к введению и данных о головном мозге.

Вопросы эволюции мозга настолько существенны для понимания эволюции позвоночных вообще, что даже незначительные данные помогут многое уяснить палеонтологу; а в будущем, при более углубленном изучении мозга современных позвоночных и при усовершенствовании методов изучения мозга ископаемых, палеоневрология, без сомнения, станет играть большую роль в познании жизни прошлого и ее истории.

ВМЕСТО ЗАКЛЮЧЕНИЯ

В предисловии к настоящим «Очеркам» было отмечено, что автор не ставил целью обзор всех ископаемых позвоночных Советского Союза и Монголии и вопросов теории эволюции, которые можно рассматривать на приведенных примерах; автор ограничивал свою задачу описанием некоторых фаунистических комплексов, т.е. немногих позвоночных того или иного геологического возраста какого-либо района. Это похоже на то, как если бы при описании современного животного мира нашего Севера были упомянуты лось, олень, медведь, волк и лисица, а все остальные — белка, заяц, мыши, еж, землеройки, куницы, птицы, ящерицы, беспозвоночные (в том числе бесчисленные насекомые) — были «забыты». Этим примером из современности хотелось бы подчеркнуть всю неполноту изложенного в очерках по сравнению с тем, что уже известно, сказать, как много надо еще открыть, несмотря на неизбежную, общеизвестную неполноту геологической и палеонтологической летописи: все о жизни минувшего мы никогда не сможем узнать.

Можно привести лишь один пример того, что находится в пределах возможного и что лежит на обязанности наших палеонтологов. Мезозойские млекопитающие известны, вообще говоря, начиная с верхнего триаса. Это мелкие, во многих случаях миниатюрные животные. Они найдены на разных материках, но у нас до настоящего времени не обнаружены на всем протяжении истории мезозоя. Между тем на обширной территории Советского Союза найдены разнообразные флоры из отложений триасового, юрского и мелового периодов, и нет никаких оснований предполагать, что мезозойские млекопитающие, известные в Западной Европе, Африке, Северной и Южной Америке, Монголии, притом довольно разнообразные, не жили «специально» на огромной территории Восточной Европы и почти всей Азии (вполне достоверные находки млекопитающих из мезозойских отложений Азии очень немногочисленны).

Обнаружение на территории Советского Союза мезозойских млекопитающих представляло бы выдающийся интерес — и для познания истории самих млекопитающих, и для стратиграфии континентальных отложений нашего мезозоя, и палеозоогеографический и т.п.

Огромное развитие в Советском Союзе геологических работ, в частности детальной геологической съемки и геологического картирования, должно принести новые, подчас неожиданные палеонтологические открытия, и помочь обнаружению мезозойских млекопитающих. Но совершенно необходимо и специальное внимание самих палеонтологов к палеонтологии позвоночных, которой и была посвящена эта книга. Вся история палеонтологии показывает, что развитие этой науки не могло строиться и не строилось только на случайных или попутных находках при геологических работах.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к третьему изданию	3
Предисловие ко второму изданию	5
От автора	7
<i>Глава первая</i>	
КАК Я СТАЛ ЗАНИМАТЬСЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЕЙ	9
<i>Глава вторая</i>	
ВЕРХНЕТРЕТИЧНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПРИИШИМЬЯ	15
<i>Глава третья</i>	
В КАТАКОМБАХ ОДЕССЫ (Позднеплиоценовая фауна Причерноморья)	23
<i>Глава четвертая</i>	
СИБИРЬ И АФРИКА (Гиппарионовая фауна)	29
<i>Глава пятая</i>	
ФАУНА СТАНИЦЫ БЕЛОМЕЧЕТСКОЙ (Анхитериевая фауна)	49
<i>Глава шестая</i>	
ФАУНА ЧЕЛКАР-ТЕНИЗА (Индрикотериевая фауна)	59
<i>Глава седьмая</i>	
МОНГОЛЬСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР (1946—1949 гг.)	71
<i>Глава восьмая</i>	
ЮРСКИЕ МОРСКИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ ПОВОЛЖЬЯ	97
<i>Глава девятая</i>	
ВЕРХНЕПЕРМСКИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ ПОВОЛЖЬЯ И СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ	109
<i>Глава десятая</i>	
ОБ ИЗУЧЕНИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА ИСКОПАЕМЫХ ПОЗВО- НОЧНЫХ	151
Вместо заключения	162

О р л о в Юрий Александрович

В МИРЕ ДРЕВНИХ ЖИВОТНЫХ

Редакторы издательства

Е.В. Тихомирова, Е.Ю. Федорова

Художник *А.Д. Смеляков*

Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*

Технический редактор *Г.И. Астахова*

Корректор *В.П. Крылова*

Набор выполнен в издательстве
на электронной фотонаборной системе

ИБ № 39655

Подписано к печати 10.07.89. Т—00437

Формат 70 X 90 1/16. Бумага офсетная № 1

Гарнитура Таймс. Печать офсетная

Усл.печ.л. 15,2+0,1вкл. Усл.кр.-отт. 19,0

Уч.-изд.л. 15,9. Тираж 9600 экз. Тип. зак. 3030

Цена 3 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485,

Профсоюзная ул., д. 90

2-я типография издательства "Наука"

121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6

8.5074



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»