

Ю. А. Орлов

**Основы палеонтологии (в 15 томах) том 13.
Млекопитающие**

Палеонтология

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 030
ББК 92
Ю11

Ю11 **Ю. А. Орлов**
Основы палеонтологии (в 15 томах) том 13. Млекопитающие: Палеонтология / Ю. А. Орлов – М.: Книга по Требованию, 2024. – 423 с.

ISBN 978-5-458-31474-9

Фундаментальная работа по палеонтологии. В 15 томах данного справочника содержится описание различных групп ископаемых организмов - от простейших до млекопитающих и от водорослей до покрытосеменных растений.

ISBN 978-5-458-31474-9

© Издание на русском языке, оформление
«УОУО Media», 2024
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2024

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

- Общая часть. Простейшие. Под редакцией *Д. М. Раузер-Черноусовой* и *А. В. Фурсенко*.
- Губки, археоциаты, кишечнополостные. Приложение. Черви. Под редакцией *Б. С. Соколова*.
- Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Под редакцией *А. Г. Эберзина*.
- Моллюски — брюхоногие. Под редакцией *В. Ф. Пчелинцева, И. А. Коробкова*.
- Моллюски — головоногие, I: наутилоидеи, бактритоидеи, аммоноидеи (агониятиты, гониятиты, климении). Под редакцией *В. Е. Руженцева*.
- Моллюски — головоногие, II: аммоноидеи (цератиты, аммониты), внутреннераковинные. Приложение — кониконхии. Под редакцией *Н. П. Луппова и В. В. Друщица*.
- Мшанки, брахиоподы, форониды. Под редакцией *Т. Г. Сарычевой*.
- Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под редакцией *Н. Е. Чернышевой*.
- Членистоногие — трахейные, хелицеровые. Под редакцией *Б. Б. Родендорфа*.
- Иглокожие, гемихордовые. Под редакцией *Р. Ф. Геккера*.
- Бесчелюстные, рыбы. Под редакцией *Д. В. Обручева*.
- Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Под редакцией *А. К. Рождественского*.
- Млекопитающие. Под редакцией *В. И. Громовой*.
- Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко, А. Л. Тахтаджяна*.
- Голосеменные, покрытосеменные. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко, А. Л. Тахтаджяна*.
-

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	11
Общая часть (В. И. Громова)	13
Ископаемые фауны млекопитающих и их смена (Е. И. Беляева, И. А. Дуброва)	39
Фауны земного шара	42
Фауны СССР	51
Литература	56
Систематическая часть	61
Класс Mammalia	61
Подкласс Prototheria. Прототерии или первозвери (В. И. Громова)	61
Литература	63
Подкласс Allotheria. Аллотерии (В. И. Громова)	63
Литература	64
Формы неопределенного положения в системе	64
Подкласс Triconodonta. Триконодонты (В. И. Громова)	64
Литература	66
Подкласс Pantotheria. Пантотерии (В. И. Громова)	66
Литература	67
Подкласс Metatheria. Метатерии (В. И. Громова)	68
Литература	71
Подкласс Eutheria (Placentalia). Эутерии, настоящие звери, плацентарные (В. И. Громова)	71
Отряд Insectivora. Насекомоядные (В. И. Громова)	72
Литература	84
Отряд Dermoptera. Дермоптеры, или шерстокрылы (В. И. Громова)	85
Отряд Chiroptera. Рукокрылые, или летучие мыши (В. И. Громова)	86
Литература	90
Отряд Primates. Приматы (М. А. Гремляцкий)	90
Литература	107
Отряд Tillodontia. Тиллодонты (Б. А. Трофимов)	108
Литература	110
Отряд Taeniodonta (=Ganodontia). Тениодонты (Б. А. Трофимов)	110
Литература	111
Отряд Edentata. Неполнозубые (В. И. Громова)	111

	Стр.
Отряд Pholidota. Ящеры, или панголины (В. И. Громова)	115
Литература	117
Отряд Rodentia. Грызуны (И. М. Громов, А. А. Гуреев)	117
Литература	169
Отряд Cetacea. Китообразные (Б. А. Трофимов, В. И. Громова)	171
Литература	181
Отряд Carnivora. Хищные (В. И. Громова, И. А. Дуброво, Н. М. Яновская)	182
Литература	193
Отряд Pinnipedia. Ластоногие (Б. А. Трофимов, В. И. Громова)	230
Литература	235
Отряд Condylarthra. Кондилартры, древние копытные (В. И. Громова)	235
Литература	238
Отряд Litopterna. Литоптерны (Б. А. Трофимов)	239
Отряд Notoungulata (=Toxodontia) — Нотоунгуляты (Б. А. Трофимов)	242
Отряд Astratheria. Астратерии (Б. А. Трофимов)	244
Литература	245
Отряд Tubulidentata. Трубкаозубы (В. И. Громова)	246
Отряд Pantodonta. Пантодонты (К. К. Флёров)	248
Отряд Dinocerata. Диноцераты (К. К. Флёров)	252
Литература	256
Отряд Pyrotheria. Пиротерии (Б. А. Трофимов, В. И. Громова)	256
Литература	257
Отряд Proboscidea. Хоботные (Е. И. Беляева, И. А. Дуброво, Л. И. Алексеева)	257
Литература	275
Отряд Embrithopoda. Эмбритоподы (Б. А. Трофимов, В. И. Громова)	278
Литература	278
Отряд Hircacoidea. Даманы, или жиряки (Б. А. Трофимов, В. И. Громова)	279
Литература	280
Отряд Sirenia. Сиреновые (Б. А. Трофимов, В. И. Громова)	280
Отряд Desmostylia. Десмостилии (Б. А. Трофимов, В. И. Громова)	283
Литература	285
Отряд Perissodactyla. Непарнопалые (Е. И. Беляева, В. И. Громова, Н. М. Яновская)	286
Литература	334
Отряд Artiodactyla. Парнопалые (А. Я. Година, В. И. Громова, И. И. Соколов, Б. А. Трофимов, К. К. Флёров, Я. И. Хавесон)	337
Литература	341
Алфавитный указатель систематических названий млекопитающих (Mammalia)	411

**ГЛАВНЕЙШИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ,
ПРИНЯТЫЕ В ИЗДАНИИ „ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ“**

Схема утверждена для „Основ палеонтологии“ Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР
30 июня 1955 г.

Группы	Системы	Отделы		Ярусы (и др. подразделения)	
Кайнозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный		
		Плейстоцен	Верхнечетвертичный		
			Среднечетвертичный		
			Нижнечетвертичный		
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний	
			Миоцен	Верхний Средний Нижний	
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний	
			Эоцен	Верхний Средний Нижний	
			Палеоцен	Верхний Нижний	
Мезозойская	Меловая	Верхний	Датский		
			Селон	Верхний	Маастрихтский Кампанский
				Нижний	Сантонский Коньякский
			Туронский Сеноманский		
		Нижний	Альбский Аптский		
	Неоком		Барремский Готеривский Валанжинский		
	Юрская	Верхний, или мальм	Титон	Верхний волжский Нижний волжский	
				Кимериджский Оксфордский Лузитанский Келловейский	
		Средний, или доггер	Батский Байосский Ааленский		

Продолжение

Группы	Системы	Отделы	Ярусы (и др. подразделения)		
Мезозойская	Юрская	Нижний, или лейас	Верхний	Тоарский	
			Средний	Домерский Плиенсбахский	
			Нижний	Лотарингский Синемюрский Геттангский	
	Триасовая	Верхний	Верхний	Рэтский Норийский Карнийский	
			Средний	Ладинский Анзийский	
			Нижний, или скифский	Кампильский Сейсский	
Палеозойская	Пермская	Верхний	Татарский Казанский		
			Нижний	Кунгурский Артинский	
		Сакмарский		Сакмарский Ассельский	
	Каменноугольная	Верхний	Оренбургский	Жигулевский	Гжельский Касимовский
			Средний	Московский Башкирский, или каляльский	
		Нижний	Намюрский Визейский Турнейский		
	Девонская	Верхний	Фаменский Франский		
			Средний	Живегский Эйфельский	
		Нижний	Кобленцкий Жединский		
	Силурийская	Верхний	Лудловский		
		Нижний	Венлокский Ландоверский		
	Ордовикская	Верхний	Ашгильский Карадокский Ландейльский		
			Средний	Арендский Тремадокский	
		Нижний	Не выделены		
	Кембрийская	Верхний	Не выделены		
			Средний	Не выделены	
		Нижний	Ленский Алданский		
	Протерозойская	Верхняя подгруппа			
Нижняя подгруппа					
Архейская					

ПРЕДИСЛОВИЕ

Том «Млекопитающие», как и другие тома «Основ палеонтологии», предназначен для советских палеонтологов и геологов, поэтому в нем наиболее подробно освещаются роды, встреченные или очень вероятные в ископаемом состоянии на территории СССР. Для групп, свойственных только отдаленным от СССР странам, — Южной Америке, Австралии, Индии и т. п. — даются общие сведения об отрядах в целом. Исключение сделано лишь для соседней с СССР Монгольской Народной Республики и частично для Северного Китая. Изучение остатков монгольских и китайских ископаемых млекопитающих показало значительную их близость к одновременным формам Казахской ССР, что, естественно, вызывает к ним большой интерес советских палеонтологов. Все это заставило включить указанные ископаемые роды в число подробно описываемых.

Специфика строения млекопитающих, с их сложным скелетом, элементы которого большей частью встречаются в ископаемом состоянии разрозненно, потребовала сравнительно подробных характеристик родов, чтобы облегчить возможность предварительного определения находимых остатков. В общих очерках класса, подклассов и отрядов уделено внимание приспособительному значению строения отдельных частей скелета и зубов в связи с их функцией. Толкования такого рода нередко лишь предположительны, особенно для жи-

вотных, не имеющих аналогов в современной фауне. Однако они необходимы, так как направляют мысль на вопросы биологического порядка при восстановлении истории органического мира, в чем особенно заинтересована современная палеонтология.

Большой раздел, посвященный истории фауны млекопитающих земного шара, вызван желанием дать советскому читателю более широкую историческую перспективу; очерка подобного рода до сих пор в русской литературе не было.

Важность остатков млекопитающих для расчленения четвертичного периода и для датировки его отложений, что широко признается теперь учеными всего мира, заставила включить в подробные описания также роды, встречаемые только в четвертичном периоде.

Система млекопитающих, принятая в настоящем томе, в основном следует обстоятельной сводке Симпсона 1945 г. В случаях самостоятельной проработки тем или иным автором какой-либо группы, в ее систематику внесены изменения. Надо учитывать, что всякая система любой группы организмов неизбежно изменяется с новыми исследованиями и с изменениями взглядов на филогению отдельных ветвей, которая, по современным представлениям, должна лежать в основе систематики организмов.

Почти все характеристики систематических категорий переработаны авторами заново по

литературным данным, а частично — и по самостоятельным исследованиям. При этом особое внимание обращалось на сопоставимость характеристик соподчиненных групп, что только и может дать возможность определения. Преимущественное внимание обращено в диагнозах на скелетные элементы, соответственно задаче настоящей сводки.

В целях наглядности в текст помещены иллюстрации. В большинстве случаев даны перерисовки из других работ, реже — оригинальные рисунки (в этих случаях в подписях к рисункам не указан источник).

Большую помощь в работе над настоящим томом оказали К. К. Флёров, Е. И. Беяева, И. А. Дуброво и Б. А. Трофимов.

Над рисунками работал коллектив художников: Т. Ф. Белоцветова, В. Д. Колганов, В. И. Ляхов, К. П. Мешков и А. А. Яроцкий. Большую техническую помощь оказали Е. Л. Дмитриева и М. Б. Борисоглебская. В оформлении иллюстрационной части принимали участие М. П. Жукова и Е. М. Сосновская.

В справочнике применяются следующие сокращенные обозначения для хранилищ коллекций институтов Академии наук СССР: Палеонтологического — ПИН, Зоологического — ЗИН, Геологического — ГИН.

Литература приведена только основная и преимущественно для групп, представители которых найдены на территории СССР.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ¹

Характеристика². Млекопитающие — позвоночные, почти всегда рождающие живых детенышей и вскармливающие их молоком — продуктом выделения некоторых групп кожных трубчатых желез, находящихся в брюшной области. Кожа в большей или меньшей степени покрыта волосами (хотя бы у зародышей). Роговые покровы (кожные чешуи, роговой клюв) почти никогда не встречаются. Сердце четырехкамерное, с полностью разделенной артериальной и венозной кровью. Полушария большого мозга крупные, покрывающие средний мозг, а часто также обонятельные доли и мозжечок; на большей части поверхности полушарий имеются складки, или извилины.

Мозговая полость черепа и весь его мозговой отдел имеют значительные размеры. Число костей черепа сокращено; отсутствуют предлобные (*praefrontalia*) и залобные (*postfrontalia*) кости. Теменного отверстия и теменного глаза нет. Затылочных мыщелков два; образованы они боковыми затылочными костями (*exoccipitalia*), а иногда частично и основной затылочной костью (*basioccipitale*). Носовая и ротовая полости разделены костным нёбом, образованным пластинами-отростками верхнечелюстных и нёбных костей. Переднее носовое отверстие одно. Нижняя челюсть, кроме самых ранних форм, образована одной зубной костью (*dentale*); остальные кости, характерные для рептилий, исчезли или перемещены в барабанную полость черепа и вошли в состав

слухового аппарата среднего уха: суставная кость (*articulare*) и надсуставная (*supraarticulare*) образовали молоточек, угловая (*angulare*) — барабанную кость, с натянутой на ней барабанной перепонкой; квадратная кость низших позвоночных (*quadratum*), подвешивающая у них нижнюю челюсть к чешуйчатой кости (*squamosum*), также превратилась в слуховую косточку-наковальню.

Нижняя челюсть, кроме древних, верхнетриасовых форм, сочленяется одним суставом непосредственно с чешуйчатой костью черепа, на которой имеется соответствующая суставная впадина. Каменная кость (*petrosum*) со вмещающим ее слуховым лабиринтом лежит в основании черепа. За немногими исключениями (случаи вторичной утраты зубов) имеются зубы, верхние из которых сидят только на верхнечелюстных и межчелюстных костях (*intermaxillaria*). Зубы дифференцированы на морфологически и функционально различные типы: резцы, клыки, переднекоренные и заднекоренные; они сидят в ячейках в челюстных костях, сменяются (кроме заднекоренных), за редкими исключениями, не более одного раза; заднекоренные первично построены сложнее переднекоренных и имеют не менее двух корней.

Длинные кости конечностей и позвонки, по крайней мере, хвостовые, имеют отдельно от тела окостеневающие концы — эпифизы. Конечности почти всегда (кроме *Prototheria* и кротов из *Eutheria*) расположены под туловищем, которое более или менее высоко поднято над землей; при этом плечо и бедро расположены в сагиттальной плоскости: плечо отклонено нижним концом назад, бедро — вперед. В плечевом поясе нет *cleithrum* и почти всегда (кроме *Prototheria*) отсутствуют самостоятельные коракоидные элементы, соединяющие ло-

¹ Автор — В. И. Громова.

² Хотя для настоящего руководства имеют первенствующее значение признаки скелета и зубов, автор счел необходимым в характеристику класса и подклассов включить также некоторые основные особенности мягких частей тела, которые, естественно, для ископаемых форм только предположительны.

патку с грудиной; они заменены небольшим кораконидным отростком лопатки. В тазовом поясе подвздошная кость направлена относительно вертлужной впадины вперед; имеется

запирательное отверстие. Число фаланг пальцев всегда 2-3-3-3, хотя иногда у водных животных оно возрастает (у некоторых китообразных и сиреновых).

ПОЛОЖЕНИЕ КЛАССА МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СИСТЕМЕ И ЕГО ПРОГРЕССИВНЫЙ ХАРАКТЕР

Перечисленные признаки, как правило, отличают млекопитающих от рептилий. Однако у некоторых представителей последних из отряда Therapsida, который признается родоначальным для млекопитающих, многие из этих признаков проявляются хотя обычно не в такой резко выраженной форме, как у млекопитающих. Так, у них иногда наблюдаются удвоение затылочного мышцелка, утрата *prae-* и *postfrontalia*, костное небо между носовой и ротовой полостями, отсутствие теменного отверстия, дифференцировка зубов на резцы, клыки и коренные и однократная их смена, исчезновение в плечевом поясе *cleithrum*, перемещение конечностей под туловище, зачаток запирательного отверстия в тазовом поясе, по три фаланги на втором и третьем пальцах и т. д.¹ Но все эти черты сходства проявляются разрозненно у разных родов, не в постоянном комплексе, и, что самое главное, у Therapsida отсутствуют наиболее характерные черты класса Mammalia: образование нового сочленения нижней челюсти (*dentalesquamosum*), увеличение большого мозга и, кроме самых ранних стадий эволюции, сохранение в нижней челюсти только одной кости, с превращением некоторых других костей в элементы слухового аппарата. Таким образом, все роды, известные из отряда Therapsida, — это лишь первые, незавершенные шаги по пути к переходу позвоночных на новую, более высокую ступень. Подлинный родоначальник класса млекопитающих еще не выяснен.

Млекопитающие — наиболее прогрессивная группа среди позвоночных. Для них характерен интенсивный обмен веществ, который обеспечивается полным разделением артериальной и венозной крови и волосным покровом, помогающим поддерживать постоянную температуру тела, независимую от внешних температурных условий. Этому же в значительной степени способствует совершенство их зубной системы, благодаря чему кишечный тракт получает уже сильно размельченную пищу, а

также развитие твердого неба, обуславливающее полное разделение в переднем отделе черепа пищеварительных и дыхательных путей и допускающее непрерывность дыхания во время поглощения пищи. Интенсивный обмен веществ делает возможными большую активность и подвижность животных, которая еще облегчается положением их конечностей под туловищем, в сагиттальной плоскости тела в отличие от амфибий и рептилий с их направленными в стороны от тела конечностями. Этим создается возможность подъема тела над землей и удлинения конечностей, а следовательно, и более быстрого передвижения животного.

В интенсивности обмена веществ, подвижности и активности млекопитающие превосходят всех холоднокровных позвоночных. Птицы в этом отношении им не уступают. Бесспорно первое место во всем органическом мире занимают млекопитающие по способности приспосабливать свое поведение к изменяющейся жизненной обстановке и пользоваться прошлым индивидуальным опытом в новых условиях. Эта способность вырабатывать сложные, разнообразные и в то же время гибкие, пластичные условные рефлексы стала возможной лишь благодаря высокому развитию полушарий большого мозга как по объему, так и по сложности строения. Условием для такого развития высшей нервной деятельности было совершенствование у млекопитающих анализаторов внешних воздействий — органов чувств.

Сложность строения организма, в частности — центральной нервной системы, потребовала длительного индивидуального развития, которое стало возможным благодаря интенсивному питанию плода кровью материнского организма, осуществляемому при помощи плаценты. Плацента представляет собой тесное складчатое и ворсинчатое соединение выростов тканей плода с поверхностным слоем полости матки матери, при котором кровеносные сосуды того и другого вступают в непосредственную связь; наиболее совершенна в этом отношении так называемая аллантоид-

¹ О мягких частях тела ничего не известно.