

ДЖ. СИМПСОН



ВЕЛИКОЛЕПНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

Дж. Симпсон

Великолепная изоляция

«Историю южноамериканских млекопитающих можно рассматривать как эксперимент без лаборатории, случайно предоставленный нам природой. Этот великий эксперимент в популяционной биологии, экологии, биогеографии и других областях не только затрагивает бесприммерно большое число разнообразных популяций и событий столь же бесприммерного уровня сложности, но и охватывает периоды времени, несравненно более длительные, чем любой лабораторный эксперимент. Это тот размах и тот масштаб времени, которые на самом деле присущи эволюции. Никто не сомневается в том, что результаты лабораторных экспериментов, проводимых популяционистами, генетиками и другими биологами, изучающими эволюцию на организменном уровне, необходимо привлекать для интерпретации событий, происходящих на большой арене, однако для полного понимания всего, что из этого вытекает, необходимо привлечь и то, что нам известно об этих более крупных событиях. Полевые исследования экологов, этологов, биогеографов и других биологов, менее ограниченные в пространстве и проводимые на более высоком уровне сложности, также полезны, но они, подобно лабораторным исследованиям, ограничены во времени и их необходимо дополнить данными о процессах, протекавших на протяжении миллионов и миллиардов лет.»



МОСКВА
МИР

George Gaylord Simpson

ДЖ.СИМПСОН

Splendid Isolation

The Curious History of South American Mammals

NEW HAVEN AND LONDON,
YALE UNIVERSITY PRESS, 1980

ВЕЛИКОЛЕПНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

ИСТОРИЯ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ЮЖНОЙ
АМЕРИКИ

Перевод с английского
канд. геол.-мин. наук А. В. ШЕРА

под редакцией
акад. Л. П. ТАТАРИНОВА

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА

Симпсон Дж.

С 37 Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки: Пер. с англ., М.: Мир, 1983. — 256 с., ил.

Книга известного американского палеонтолога посвящена истории млекопитающих Южной Америки, эволюция которых на протяжении большей части кайнозоя протекала в условиях изоляции. В результате этой эволюции возникло множество совершенно своеобразных животных; многие из них вымерли, но некоторые (броеносцы, ламы, муравьеды) сохранились до наших дней. Южноамериканская фауна дала Чарльзу Дарвину важнейшие сведения, способствовавшие построению его теории происхождения видов.

Предназначена для зоологов, палеонтологов, биогеографов, а также биологов других специальностей.

200500000—419
041(01)—83 124—83, ч. 1

ББК 28.693.36
596.5

Редакция литературы по биологии

Имя Дж. Г. Симпсона, одного из создателей современной версии дарвинизма — «синтетической теории эволюции», — не нуждается в специальной рекомендации. С его трудами в значительной степени связано преодоление кризиса в эволюционной палеонтологии, перешедшей от долго господствовавших в ней ламаркистских и ортогенетических концепций к дарвинизму. Одна из книг Симпсона — «Темпы и формы эволюции» — вышла в 1948 г. в переводе на русский язык. Симпсон широко известен также своими исследованиями по эволюции и таксономии млекопитающих, и опубликованная им в 1945 г. система млекопитающих оказала сильнейшее влияние на все современные системы классификации этих животных. Большое значение имеют и его труды по теории таксономии. Теперь мы знакомимся с еще одной стороной деятельности Симпсона — его вкладом в историческую биогеографию¹.

Общезвестно, сколь большую роль сыграли биогеографические факты в формировании эволюционных взглядов Дарвина. Особенно велико было значение собственных наблюдений Дарвина над южноамериканской фауной. Однако очень скоро в эволюционных исследованиях биогеография была оттеснена на задний план сравнительной анатомией, палеонтологией и эмбриологией. С XX в. центр тяжести в изучении эволюции переместился в область генетики, а затем и популяционной биологии. Одним из следствий успехов последней было возрождение интереса к эволюционной биогеографии. Проблемы заселения островов и формирования островных сообществ стали рассматриваться в качестве удобной (хотя, на наш взгляд, и чрезвычайно упрощенной) модели эволюционного процесса. Начала развиваться так называемая викариантная биогеография, сопоставляющая процессы филогении и расселения групп организмов и утверждающая, что формирующиеся дочерние таксоны развиваются в условиях изоляции на обособливаемых частях единого прежде суперконтинента Пангеи. Все это вызвало определенный подъем

¹ Необычное заглавие книги «Великолепная изоляция» заимствовано автором из английского дипломатического лексикона, где так называли доктрину отказа от длительных союзов с другими державами.

биогеографических исследований, фиксирующих внимание в основном на ее новых областях. Книга Симпсона показывает, что возможности и традиционной исторической биогеографии отнюдь не исчерпаны.

Фауна млекопитающих Южной Америки, истории которой посвящена настоящая книга, давно стала хрестоматийным примером, на котором раскрываются особенности эволюционного процесса в условиях изоляции. В Южной Америке на протяжении большей части кайнозоя успешно развивались многочисленные группы древних копытных и сумчатых, давшие яркие примеры параллельного развития и адаптивного сходства с различными группами плацентарных других материков, связанных с ними лишь отдаленным родством. Другие группы млекопитающих Южной Америки, такие как, например, неполнозубые, дали начало совершенно особым и специфичным жизненным формам. Как и Австралия, Южная Америка обособилась от остальных материков очень давно — вероятно, в середине мелового периода, но ее изоляция не была столь полной. Территориально Южная Америка всегда оставалась относительно сближенной с Северной Америкой и Антарктидой, а в конце мела и начале палеогена — также и с Африкой. В олигоцене в Южной Америке появляются неизвестные здесь ранее группы млекопитающих — кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны, а с плиоцена начался широкий обмен между североамериканской и южноамериканской фаунами, в процессе которого последняя постепенно приобрела свой современный облик. Интересно, что этот «Великий американский обмен», как его называет Симпсон, имел катастрофические последствия далеко не для всех древних групп млекопитающих, развивавшихся ранее в условиях изоляции. Многие южноамериканские группы оказались вполне конкурентоспособными, и известны случаи успешного вселения в Северную Америку таких архаичных форм, как сумчатые и неполнозубые.

Вряд ли надо доказывать, что анализ истории помогает понять особенности современных биоценологических комплексов. Однако обычно ботаники и зоологи интересуются лишь последними этапами развития фауны и флоры в плейстоцене и голоцене. Симпсон четко показывает неразрывную связь плейстоценовых этапов развития териофауны с более древними этапами, без учета которых особенности современных комплексов понять невозможно. Он и начинает свой анализ с момента появления в Южной Америке древних млекопитающих в позднем мелу.

Нужно сказать, что происхождение древней южноамериканской фауны млекопитающих остается нерасшифрованным. Обнаруженные в Перу скудные остатки верхнемеловых млекопитающих принадлежат сумчатым дидельфидного типа и представителю «первичнокопытных» (кондилартр). Ближайшие родичи этих форм известны из Северной Америки, однако остается неясным,

указывает ли это на фаунистическую связь обоих регионов или же отражает общее сходство мало дифференцированных меловых фаун млекопитающих всех материков (за возможным исключением Австралии и Антарктиды). Из юры с территории Южной Америки известны лишь отпечатки следов каких-то млекопитающих, а в триасе здесь обитали предшественники млекопитающих из числа зверообразных рептилий примерно такого же типа, что и в Южной Африке, Антарктиде, Восточной Европе и Китае. Не исключено, что такая, казалось бы, специфически южноамериканская группа млекопитающих, как неполнозубые, в действительности формировалась на других материках. На это намекает не только находка примитивного неполнозубого *Ernanodon* в палеоцене Китая, о которой сообщает Симпсон, но и недавняя находка нового рода муравьедов в среднем эоцене Западной Европы. Уже один тот факт, что муравьед найден здесь в ассоциации с древним панголином и опоссумом (совершенно уникальное сообщество), указывает на наличие серьезных пробелов в палеонтологической летописи, восполнение которых может привести к значительному изменению наших взглядов на историческое развитие древних млекопитающих. Не исключено, в частности, что неполнозубые могут оказаться группой, ответившейся от общего ствола териовых млекопитающих раньше насекомоядных. В их строении сохраняются необычно архаичные особенности, отмечавшиеся еще в начале XX в. Р. Брумом, а некоторые данные молекулярной филогенетики указывают на сходство неполнозубых с сумчатыми и даже однопроходными. Данные молекулярной биологии, докладывавшиеся на III Международном териологическом конгрессе Дж. Гудвином (Хельсинки, август 1982 г.), свидетельствуют также об отсутствии сколько-нибудь выраженного сходства неполнозубых с самыми архаичными плацентарными — насекомоядными.

При всей дискуссионности отдельных вопросов, как правило, акцентируемой и автором, представленная в книге общая картина истории териофауны Южной Америки убедительна и достоверна. Книга рассчитана прежде всего на териологов — как палеонтологов, так и зоологов, однако ее с интересом прочитают все, интересующиеся общими вопросами эволюции и биогеографией. Она, бесспорно, восполняет определенный пробел в биологической литературе на русском языке.

Л. П. Татаринев

ПРЕДИСЛОВИЕ

После двух долгих путешествий по морю, после разного рода приключений, испытаний и борьбы на суше, в воскресенье, 28 сентября 1930 г., я впервые ступил на землю Патагонии. С детства я был очарован Южной Америкой и ее животным миром. Осваивая профессию палеонтолога и делая в ней первые шаги, я узнал, что ископаемые млекопитающие Патагонии были обнаружены Чарлзом Дарвином почти сто лет назад, и что в дальнейшем были собраны обширные коллекции их остатков. Тем не менее оставалось сделать еще многое, и я решил, что энергичный молодой палеотериолог вряд ли сможет найти более интересную задачу, чем исследование древних млекопитающих, ископаемые остатки которых сохранились в Южной Америке. После того как я прочитал все, что уже было написано об этих млекопитающих, самым верным было поехать в Патагонию, чтобы самому изучить последовательность слоев, в которых сохранились древние млекопитающие, собрать как можно больше их остатков, заново исследовать огромные коллекции, уже имеющиеся в аргентинских и некоторых других музеях. Затем можно было бы перейти к своим собственным исследованиям, продолжая следить за тем, что делают другие.

Так началась работа, которой я посвятил всю свою жизнь: изучение прежде всего древних млекопитающих Южной Америки, но также и всей истории млекопитающих на этом континенте. За пятьдесят лет, пролетевших с тех пор, как я всерьез приступил к этой работе, мне приходилось заниматься множеством других вещей, но эта тема постоянно оставалась в поле моего зрения. И вот теперь я подвожу итог тому, что известно об истории южноамериканских наземных млекопитающих, тому, что я думаю о различных, порой спорных моментах этой истории и тому, что я считаю в ней особенно интересным и важным.

Эта книга предназначена не только для моих коллег-палеонтологов, хотя они и найдут в ней кое-что интересное для себя. Я не рассчитывал на читателя, имеющего специальную научную подготовку и уже располагающего подробными сведениями по данному предмету. Иногда ему придется сосредоточиться и напрячь внимание, но я уверен, что любой грамотный человек, действительно интересующийся Южной Америкой, животным

миром или проблемой эволюции, сможет прочесть эту книгу с удовольствием и пользой.

Библиографические списки, приложенные к каждой главе, далеко не исчерпывающие. В общем, они должны помочь тому, кто захочет глубже ознакомиться с той или иной проблемой. В отдельных случаях эти списки послужат отправной точкой для поисков более подробных публикаций. Я включил в библиографию несколько специальных работ, на которые я ссылаюсь, чтобы обосновать какой-либо момент, выходящий за пределы того, что обычно излагается в общих или обзорных трудах. Источники, опубликованные на иностранных языках, я цитирую в тексте в собственном переводе.

Все рисунки сделаны специально для этой книги Джуди Спенсер. Большая их часть выполнена в весьма необычной для палеонтологических реконструкций манере, которую я нахожу интересной, привлекательной и удачной. Для создания изображений ископаемых и некоторых современных животных мы использовали всю доступную информацию из многих источников (см. приложение). Особенно помогли нам реконструкции, выполненные под руководством У. Б. Скотта в основном Брюсом Хорсфоллом, но ни в одном случае они не были просто скопированы.

Столь многие люди в Южной Америке, Северной Америке и Европе помогали мне в изучении данной проблемы и оказывали конкретное и непосредственное содействие в работе, что перечислить их всех невозможно, а назвать лишь нескольких было бы несправедливым. Ни один из них не забыт, и я надеюсь, что никто не почувствует себя обойденным, если я отдам лишь дань памяти таких ушедших друзей, как Карлос Амегино и Лукас Краглевич, которые способствовали моей работе с знаменитой коллекцией Амегино в Буэнос-Айресе и помогли мне глубже ознакомиться с ней. Такую же роль в моих исследованиях в Ла-Плате сыграл Анхел Кабрера. Обращаясь к моим ныне здравствующим друзьям, я испытываю затруднения даже в отношении самых давних и близких из них: кому воздать должное в первую очередь? Все же я уверен, что не обижу других, в большинстве своем более молодых, если назову лишь Хустино Эрнандеса, моего неумолимого экспедиционного помощника в Патагонии, Росендо Паскуаля — ведущего современного палеотериолога Аргентины, Карлоса де Паула Коуту — ведущего бразильского палеотериолога, Брайена Паттерсона — выдающегося знатока этих вопросов в Северной Америке и Роберта Хофстеттера — выдающегося французского специалиста в этой области. Сейчас этими проблемами занимается так много специалистов по млекопитающим, как древним, так и современным, что данная книга, на сегодняшний день (февраль 1979 г.) вполне соответствующая, как мне кажется, современному уровню знаний, к тому времени, когда она будет

отредактирована, снабжена указателем, напечатана и выпущена в свет, устаревает по крайней мере в отношении некоторых деталей и новых находок.

Трудная задача превращения моей черновой рукописи, изобилующей вставками и поправками, в четкий машинописный текст была выполнена в основном Рене Джонсон, а частично также моей женой, Энн Роу, и Кэрол Новотни-Янг. Моя жена, кроме того, прочитала всю работу насквозь и сделала ряд полезных замечаний, а также постоянно вдохновляла меня и помогала мне в столь многом, что перечислить все было бы невозможно.

Издательство Йельского университета как всегда отнеслось к моей рукописи весьма благосклонно и проявило оперативность, а Элен Грэхем, как и прежде, была превосходным редактором. Барбара Палмер оказала квалифицированную помощь в правке корректуры. Салли Харрис подготовила рукопись для типографии. Синтия Дж. Пластино помогла при составлении указателя.

Таксон, Аризона

8 февраля 1979 г.

Дж. Г. С.

ПОЧЕМУ, ЧТО И КАК!

Для чего кому-то понадобилось писать книгу об истории млекопитающих Южной Америки и почему вам и другим читателям нужно ее прочитать? Ответов на этот вопрос несколько.

Начать хотя бы с того, что Южная Америка сейчас населена множеством странных млекопитающих, способных привести в восхищение почти всякого. Это опоссумы и броненосцы, древесные ленивцы и муравьеды, разнообразнейшие обезьяны. Это водосвинки — самые крупные из ныне живущих грызунов, дикие морские свинки, туко-туко и многие другие необычные для нас местные грызуны. Это ягуары и весьма причудливые гривистые волки, тапиры и пекари, ламы и другие безгорбые верблюды, такие своеобразные олени, как пуду и уэмул. Мы назвали лишь немногих из обитающей здесь поистине интересной смеси созданий. Достаточно простого человеческого любопытства, чтобы захотелось понять историю этих животных и узнать в той мере, в какой это возможно, как возникла такая удивительная смесь.

Весьма существенный момент всей истории фауны Южной Америки заключается именно в том, что это фауна смешанная. Предки и родичи некоторых из входящих в ее состав животных с самого начала Века млекопитающих и затем в течение долгого времени жили только в Южной Америке, хотя кое-кто из них, например ленивцы и муравьеды, позднее расселились в тропики Центральной Америки, а опоссумы даже проникли на территорию США. Предки других — грызунов и обезьян — совершенно внезапно появляются здесь примерно в середине Века млекопитающих; в свое время мы рассмотрим, откуда и как они пришли. Некоторые животные мигрировали сюда довольно поздно из Северной Америки, причем одни из них, как, например, верблюды, сейчас в Северной Америке больше не встречаются, другие — ягуары и пекари — сохранились только на ее южной окраине, тогда как третьи, в частности некоторые кролики и лисицы, сейчас обычны на обоих континентах. Сложность всего этого переплетения — одна из интересных сторон истории, с которой нам предстоит познакомиться.

Эта история сложна и захватывающе интересна еще и по другой причине. Чем глубже мы в нее заглядываем, тем больше обнаруживаем млекопитающих, принадлежащих к группам, которые полностью вымерли и ни в каких других местах на Земле не жили. Поскольку люди никогда этих животных не видели, они не имели названий, до тех пор пока названия им не придумали уче-

ные, сделавшие это занятие своей профессией. Многие из этих названий, иногда довольно странных по своей этимологии, греческого происхождения. Так, астрапотерии («звери-молнии») были крупными и, вероятно, шумными созданиями, что вызвало у Германа Бурмейстера (Hermann Burmeister) ассоциации с громом и молнией. Пиротериев («огнезвери») окрестил так Флорентино Амегино, вероятно потому что их остатки были найдены в вулканических пеплах. Токсодонты («дугозубы»), открытые Дарвином, были названы так Ричардом Оуэном (Richard Owen) из-за того, что их верхние коренные зубы изогнуты дугой, подобно луку. *Thylacosmilus* — «саблесум» — странное словосочетание, придуманное Элмером Риггсом для животных, которые относились к сумчатым, а поэтому имели, возможно, сумки, как кенгуру; кроме того, у них были саблевидные верхние клыки. Таких примеров можно привести буквально сотни, поскольку полностью вымершие местные млекопитающие Южной Америки были даже еще более причудливы, поразительны и многочисленны, чем те, которые все еще там живут.

Но дело не только в том, что история фауны Южной Америки — подлинное чудо. Гораздо важнее, что Чарлз Дарвин, сам в известной мере способствовавший выяснению этой истории, нашел в ней некоторые ключи к пониманию происхождения видов. И сейчас эта история продолжает играть неопределимую роль не столько в демонстрации того, что эволюция действительно происходит, сколько в наших гораздо более энергичных, длительных и все еще не завершенных попытках понять, как она происходит и каковы ее причины. Некоторые закономерности и причины эволюции можно наблюдать в природе и экспериментально изучать в лабораториях, но ведь эволюция охватывает время, исчисляемое десятками, сотнями и тысячами миллионов лет. Человек не может непосредственно наблюдать ее действие в течение своей жизни или растянуть свои эксперименты на достаточно длительные сроки. Но история южноамериканских млекопитающих дает возможность проследить эволюцию в действительности на протяжении десятков миллионов лет, и вот тут-то оказывается, что природа предоставила в наше распоряжение почти идеальный естественный эксперимент.

Как будет показано в следующих главах, было выяснено, что на протяжении большей части Века млекопитающих, или, по геологической терминологии, — кайнозой, Южная Америка была островным континентом. Ее наземные млекопитающие развивались в почти полной изоляции, как в эксперименте с замкнутой популяцией. Как бы для того, чтобы сделать эксперимент еще более поучительным, изоляция не была абсолютной; при сохранении изоляции в фауну были введены две чуждые группы млекопитающих, как можно было бы сделать в лабораторном эксперименте для изучения влияния внешнего возмущения. Наконец, в качестве

последнего штриха изоляция прекращается и начинается усиленное перемешивание и взаимодействие двух прежде совершенно различных фаун, каждая со своим собственным экологическим разнообразием и равновесием. Таким образом, мы можем также надеяться проследить за действием эволюционных факторов в такой ситуации и притом в почти идеальных условиях. Возникшая в Южной Америке экологическая смесь изменялась и эволюционировала на протяжении всей своей длительной истории, к концу которой она была видоизменена или перестроена самым радикальным образом.

Вся эта история известна достаточно хорошо, чтобы можно было не только с разных сторон проследить за ее общим течением, но и выявить многие детали. Однако особая прелесть изучаемого нами предмета заключается в том, что ряд моментов в нем установлен все еще не совсем точно, а о других вообще ничего не известно. В этом великом историческом повествовании имеются загадочные главы, прочитанные еще не до конца, хотя можно ожидать, что если не во всех, то во многих случаях концовки этих глав запечатлены в породах и в находящихся в них ископаемых остатках. Один из волнующих аспектов рассматриваемой здесь проблемы именно в том и состоит, что в ней, как и во многих других проблемах, которые стремится познать человек, еще многое остается неизвестным.

Достаточно пока о том, почему написана эта книга и чему она посвящена. Теперь следует рассмотреть, как уложить в одну единственную книгу тему, подробное изложение которой могло бы заполнить (и заполняет) целые библиотеки. По истории южноамериканских млекопитающих написано несколько полезных обзоров объемом меньше книги, и сейчас все они в той или иной степени неизбежно устарели. Один из лучших и самых последних принадлежит Росендо Паскуалу и Брайену Паттерсону (Patterson, Pascual, 1972) и продолжает многолетнюю традицию сотрудничества аргентинских и североамериканских палеонтологов. Автор этих строк опубликовал несколько подобных обзоров, последний раз в 1969 г. (Simpson, 1969). В 1906 г. великий аргентинский палеонтолог Флорентино Амегино (Ameghino, 1906) выпустил на французском языке работу, в которой рассмотрел всю историю южноамериканских млекопитающих на уровне известных в то время данных и в собственной интерпретации. Эта публикация не могла служить образцом для более поздних работ на ту же тему, так как она была достаточно декларативной и по меньшей мере столь же спорной, а от многих из ее теоретических положений вскоре пришлось отказаться по причинам, которые будут изложены в следующей главе.

Ценным классическим трудом считается сейчас «История наземных млекопитающих Западного полушария» профессора Принстонского университета У. Б. Скотта, опубликованная в

1913 г., а затем в полностью переработанном и обновленном виде — в 1937 г. (Scott, 1913, 1937). Эта книга подводила итоги изучению ископаемых млекопитающих Северной Америки, которые тогда, как и сейчас, были лучше известны, чем южноамериканские, хотя в наши дни эта разница отчасти сгладилась. Все же в этой книге дана сводка и по истории южноамериканской фауны, насколько это было возможно соответственно в начале второго и в конце третьего десятилетия нашего века. Книга Скотта построена следующим образом: после нескольких вступительных глав кратко рассмотрена последовательность фаун, затем довольно детально обсуждается каждая крупная группа млекопитающих и, наконец, отдельная глава посвящена формам и причинам эволюции — вопросу, в то время довольно запутанному. Второе издание следовало тому же плану, однако в нем было уделено большее внимание геологии отложений, из которых происходили ископаемые остатки млекопитающих. Особенность подхода Скотта состояла в том, что он в обоих изданиях шел в своем изложении в «обратном порядке» времени, т. е. от сегодняшнего дня ко все более далекому прошлому.

В книге, которая лежит перед вами, предполагается затронуть те же основные темы, что и в книге Скотта, а также коротко коснуться некоторых других вопросов. В частности, в ней следует описать, с одной стороны, сменяющие друг друга фауны, рассматриваемые как целостные сообщества животных, а с другой — указать значение, особенности и конкретную историю каждой из крупных групп млекопитающих, входящих в эти фауны. Однако построение, подход и стиль здесь совершенно иные, чем у Скотта. Прежде всего мы будем придерживаться той последовательности во времени, которую большинство людей считают нормальной, т. е. от раннего к позднему, иначе говоря — от древнейших ископаемых млекопитающих, известных в Южной Америке, к млекопитающим, населяющим этот континент в настоящее время. История отдельных групп млекопитающих и история целых фаун будут до некоторой степени переплетаться, так что эти два аспекта взаимосвязаны и сбалансированы здесь сильнее, чем в работе Скотта или в большинстве других прежних исследований.

Еще одно «почему», объясняющее появление этой книги, заключается в том, что изучение истории млекопитающих Южной Америки имеет собственную интересную историю. Вся летопись открытия и познания человечеством памятников естественной истории, к которым относятся и ископаемые остатки млекопитающих, заняла бы несколько книг такого объема, как эта. Здесь мы ограничимся тем, что посвятим следующую главу некоторым сравнительно ранним шагам в изучении нашего предмета, представляющим, как мне кажется, особый интерес, поскольку они заложили широкую основу для дальнейших изысканий.

Результаты трудов более поздних исследователей, примерно с двадцатых и до конца семидесятых годов нашего века, составляют основной предмет всех остальных глав книги, начиная с гл. 3.

Для специалистов и для тех читателей, которые захотят глубже вникнуть в те или иные аспекты излагаемой истории, а иногда для того, чтобы указать источники, послужившие основой для текста, в конце глав, как это обычно принято, приведены ссылки на некоторые более ранние работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Ameghino F.* 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 14. 1—568.
- Patterson B., Pascual R.* 1972. The fossil mammal fauna of South America. In: *Evolution, mammals and southern continents*, ed. A. Keast, F. C. Erk and B. Glass, Albany, State University of New York Press, 247—309.
- Scott W. B.* 1913, 1937. A history of land mammals in the Western Hemisphere. New York, Macmillan.
- Simpson G. G.* 1969. South American mammals. In: *Biogeography and ecology in South America*, ed. E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwalbe and H. Sioli, The Hague, W. Junk, 879—909.

Библиографические справочники

Списки литературы, помещенные в конце каждой из глав этой книги, не следует рассматривать как библиографию по тому или иному вопросу. Основные библиографические справочники, полезные для более глубокого изучения предмета, перечислены ниже.

- Allison H. J., Bacskai J. A., Bradnikov B., Camp C. L., Fulton E., Green M., Gregory J. T., McGinnis H., Munthe K., Nichols R. N., Taylor D. N., Vanderhoof V. L., Welles S. P.* 1940—1973. Bibliography of fossil vertebrates. 9 vols. Geological Society of America, Special Papers 27 and 42, Memoirs 37, 57, 84, 92, 117, 134, 141.
(Состав авторов у большинства томов различен; Кэмп значится первым автором во всех томах, кроме последнего, в котором первым автором стоит Грегори. Серия в целом известна под названием «Библиография Кэмп»; она охватывает публикации с 1928 по 1972 г.)
- Charles R., Ostrom J., eds.* 1973—1974. Bibliography of vertebrate paleontology. 3 issues. London. Geosystems.
(Это была неудачная попытка продолжить библиографию Кэмп в компьютеризированной форме.)
- Romer A. S., Wright N. E., Edinger T., Van Frank R.* 1962. Bibliography of fossil vertebrates exclusive of North America, 1509—1927, 2 vols. Geological Society of America, Memoir 87.

ВЗГЛЯД В ПРОШЛОЕ: КАК ЗАКЛАДЫВАЛИСЬ ОСНОВЫ

В 1833 г. Чарлз Дарвин, деятельный и полный энтузиазма молодой человек 24 лет, плывал на британском военном гидрографическом корабле «Бигль» вдоль побережья, которое сейчас относится к Аргентине. Он совершил несколько экскурсий на берег, и многие виды живущих там птиц и млекопитающих привели его в восторг. Одна из птиц — страусоподобный нанду — была удостоена чести носить его имя; правда, данное ей вначале название *Rhea darwini* было потом, вследствие причуд научной номенклатуры, изменено, но эта птица до сих пор известна как дарвинов нанду. В нескольких местах Дарвин нашел частично окаменевшие зубы и кости доисторических млекопитающих. Он был поражен тем, что если некоторые остатки более или менее близко напоминали современных южноамериканских млекопитающих, то другие резко отличались от них. В своей великой книге, теперь известной под названием «Путешествие на "Бигле"», но впервые опубликованной в 1839 г. как «Дневник изысканий по геологии и естественной истории различных стран, посещенных кораблем ее величества «Бигль» под командой капитана королевского флота Фицроя в 1832—1836 годах», Дарвин довольно подробно излагает эти интересные наблюдения. В частности, он пишет следующее¹:

«Если мы разделим Америку не по Панамскому перешейку, а в южной части Мексики по 20-й параллели, там, где обширное плоскогорье представляет препятствие для миграции видов ... то получим две зоологические провинции, которые сильно одна от другой отличаются. Только немногим видам удалось пройти через эту преграду, и таких животных, как, например, пума, опоссум, кинкажу и пекари, следует считать переселенцами с юга. Фауна млекопитающих Южной Америки характеризуется наличием нескольких видов лам, кавий (и родственных им животных), тапиров, пекари, опоссумов, муравьедов, ленивцев и броненосцев... С другой стороны, Северная Америка отличается множеством ей одной свойственных грызунов и четырьмя родами полорогих жвачных; из последней большой группы, насколько известно, в Южной Америке не встречается ни одного вида.

¹ Дж. Симпсон цитирует «Путешествие на "Бигле"» по первому изданию (1839 г.), тогда как все русские переводы делались со второго издания (1845 г.), исправленного Ч. Дарвином. Между тем именно в приведенных здесь абзацах различия двух изданий очень заметны; поэтому мы приводим цитируемый Дж. Симпсоном отрывок в своем переводе. — Прим. перев.

Такое различие между двумя зоологическими провинциями существовало, по-видимому, не всегда. В настоящее время отряд *Edentata*, гораздо более широко развит в Южной Америке, чем в любой другой части света; судя по ископаемым остаткам, которые были обнаружены [самим Дарвином] в Байя-Бланке, так было, вероятно, и в прошлую эпоху. В Америке к северу от Мексики не найдено ни одного современного представителя этого отряда, а между тем, как хорошо известно, гигантский [вымерший] мегалоникс ... обнаружен только в этой стране.

... Что касается *Pachydermata*, то в настоящее время в Америке встречается четыре или пять видов, однако, как и в случае с *Edentata*, ни один из них не типичен для континента к северу от Мексики; только один, по-видимому, появился там как пришелец. Тем не менее всем известно сообщение о множестве костей мастодонта и слона, обнаруженных в соляных выходах в Северной Америке. ... [В окрестностях Кито] найдены [остатки] трех видов мастодонтов...

Интересно, таким образом, обнаружить эпоху, предшествующую разделению континента на две особые зоологические провинции, по крайней мере в отношении двух важных отрядов среди млекопитающих» (Darwin, 1839, с. 152—154).

Когда Дарвин писал эти строки, большинство млекопитающих, известных из Северной и Южной Америки по ископаемым остаткам, относились к сравнительно позднему отрезку истории Земли и истории фауны млекопитающих; все они, кроме нескольких, жили в плейстоцене, или ледниковом периоде, закончившемся всего около 10 тыс. лет назад. Сделанное Дарвином открытие, что плейстоценовые млекопитающие Северной и Южной Америки были в некоторых отношениях более сходны, чем млекопитающие, обитающие на этих двух континентах в настоящее время, послужило важнейшим ключом к пониманию совершенно необычайного события. Теперь спустя почти полтора столетия после открытий Дарвина это событие называют «Великим американским обменом», и оно все еще остается предметом оживленных, порой даже весьма острых дискуссий. Рассказ о нем будет кульминацией нашей книги.

Среди обнаруженных Дарвином местонахождений ископаемых остатков было одно, которое называли уже тогда и называют до сих пор Монте-Эрмосо — «красивый холм». Спустя 54 года этот холм посетил Флорентино Амегино (Florentino Ameghino), 33-летний аргентинец, который стал, на свой лад, верным последователем Дарвина. Флорентино и его младший брат Карлос, сыновья итальянских эмигрантов, выросли в Лухане, городе, расположенном в пампе недалеко от Буэнос-Айреса.

В этой местности с давних пор находили остатки доисторических млекопитающих. Эти кости так притягивали мальчиков Амегино, что они решили посвятить свою жизнь изучению подобных чудес и тайн. И вот 4 марта 1887 г. Флорентино, сидя на холме Монте-Эрмосо, писал (по-испански):

«Монте-Эрмосо! В конце концов, вся красота этого холма — в его названии. Это ряд полузакрепленных дюн высотой 30 с лишним метров, на самой высокой из них — маяк, поставленный, чтобы по возможности предотвратить кораблекрушения, столь частые у этого побережья. Пустынное и уединенное место, выжженное солнцем и выглаженное ветрами, швыряющими тебе в лицо раскаленный песок, место без воды и без пастбищ, а если кой-где и встречаются растения, то они жесткие и колючие, как мебельные гвозди...

Однако это место, находящееся вдали от всякой цивилизации, затерянное в краю, почти непригодном для жизни, для натуралиста — пусть некрасивый, но золотой холм, холм жизни, доселе неведомой, мертвой, если хотите, но оживающей на наших глазах под ударами кирки по склону.

Настанет день, когда о Монте-Эрмосо напишут монографию, но было бы эгоистичным держать до тех пор про себя итоги тех открытий, которые я здесь сделал, и те соображения, которые столь настойчиво возникают в моем мозгу при виде найденных здесь остатков животных и слоев, в которых они были погребены...

По-видимому, почти все ископаемые млекопитающие Монте-Эрмосо — это донныне неизвестные виды и часто даже роды, резко отличающиеся от найденных в пампасской формации... Они образуют настоящую переходную фауну, чей облик, при всем его своеобразии, напоминает, с одной стороны, фауны из нижнего пампasia Буэнос-Айреса и Ла-Платы, а с другой — те, которые известны из значительно более древних отложений ... Параны» (Ameghino, 1916, с. 331—333).

Хотя возраст этих фаун в тех категориях, которыми сейчас пользуются, тогда еще не был установлен, заметки Флорентино Амегино ведут нас в более древнюю и существенно иную часть этой необычайной истории по сравнению с дарвиновскими. Дарвин обратил внимание на заметные различия между современными фаунами Северной и Южной Америки и на их частичное перемешивание в предыдущую эпоху, т. е. в шлейстоцене, представленном в Аргентине пампасской формацией. Амегино же начал продвигаться дальше в глубь истории, в более древнее время, в доплейстоценовые эпохи, когда фауны северного и южного континентов различались даже еще больше, чем в наши дни.

Со времени посещения Аргентины Дарвином было также известно, что остатки ископаемых млекопитающих встречаются на юге этой страны, на унылых просторах, называемых Патагонией, но до 1887 г. их всерьез почти не исследовали. И вот в тот же год, когда Флорентино совершил путешествие на Монте-Эрмосо, его брат Карлос в одиночку отправляется в Патагонию на поиски ископаемых млекопитающих. Он работал там с поразительным успехом почти непрерывно вплоть до 1903 г. Это были 16 лет упорного тяжелого труда в одиночестве, в местности, которая была тогда одним из самых заброшенных уголков Земли.

Сам Флорентино до 1887 г. собирал фауну мало, а впоследствии не собирал почти ничего. В самые напряженные для братьев годы он упорно работал, чтобы обеспечить себя и Карлоса минимальными средствами к жизни. Большую часть этих лет он провел в городе Ла-Плата. Там он трудился дни и ночи напролет, изучая, описывая и осмысливая материалы, поступавшие в большом количестве, почти все — от Карлоса, который был опытным сборщиком еще до поездки в Патагонию.

Взгляды и работы Флорентино несли на себе отпечаток некоторой провинциальности, и кое-кто из его критиков считал его довольно наивным, слабо образованным исследователем-самоучкой — *autodidáctico*, по несколько презрительно выражению аргентинцев. Его формальное образование и в самом деле не было особенно впечатляющим, но, подобно многим ученым, действительно добившимся успеха, он никогда не переставал учиться, и его познания выходили далеко за пределы пампы. Еще не достигнув тридцати лет, но уже будучи автором нескольких научных работ, он провел три года во Франции. Там он встречался со многими выдающимися учеными и работал, в частности, с Полем Жервэ (Paul Gervais), одним из величайших палеонтологов XIX в. Он женился на француженке Леонтине Пуарье и впоследствии с ее помощью опубликовал одну из своих наиболее важных работ на хорошем французском языке, что сделало ее доступной для более многочисленных читателей. Он поддерживал переписку с большинством ведущих палеонтологов конца восьмисотых и начала девятисотых годов. В честь многих из них он дал названия ископаемым млекопитающим, как, например, *Edvardocopeia*, *Guilhelmoscottia*, *Henricosbornia* и *Othnielmarshia* — в честь североамериканских палеонтологов; *Asmithwoodwardia*, *Guilhelmofloweria*, *Oldfieldthomasia*, *Ricardolydekkeria*, *Ricardowenia* и *Thomashuxleya* — в честь некоторых палеонтологов Великобритании; *Albertogaudrya*, *Amilnedwardsia*, *Edvardotrouessartia*, *Henricofilholia* и *Paulogervaisia* — Франции; *Carolozittelia*, *Ernestokokenia* и *Maxschlosseria* — Германии.

Этот список странных и довольно трудно произносимых названий приводится здесь по нескольким причинам. Первая заключается в том, что это своего рода реестр великих

современников братьев Амегино, знакомых с их работой. Все они занимают весьма достойное место в истории науки: Коп (Cope, 1840—1897), Скотт (Scott, 1858—1947), Осборн (Osborn, 1857—1930), Марш (Marsh, 1831—1899), Смит-Вудворд (Smith-Woodward, 1864—1944), Флауэр (Flower, 1831—1899), Томас (Thomas, 1858—1929), Лайдекер (Lydekker, 1849—1915), Оуэн (Owen, 1804—1892), Гексли (Huxley, 1825—1895), Годри (Gaudry, 1827—1908), Милн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1835—1900), Труессар (Trouessart, 1842—1927), Филхол (Filhol, 1843—1902), Жерве (Gervais, 1816—1879), Циттель (Zittel, 1839—1904), Кокен (Koken, 1860—1912), Шлоссер (Schlosser, 1854—1932). Флорентино назвал также один род в честь своего брата и сотрудника: *Caroloameghinia*. Даты жизни Карлоса — 1865—1936. Год рождения самого Флорентино точно неизвестен, но скорее всего он родился в 1854 г., а умер в 1911 г.

Вторая причина состоит в том, что все животные, получившие эти названия, жили в отрезки времени, именуемые сейчас касамайорским, мастэрским и десеадским веками в истории наземных млекопитающих. Во времена братьев Амегино это были три древнейшие фауны млекопитающих, известные из Южной Америки; позднее была найдена только одна еще более древняя фауна, риочикская, о которой будет сказано в дальнейшем. (Сейчас известно несколько скудных находок еще более древнего возраста, но они пока не заслуживают названия фаун.) Первые две фауны открыл Карлос Амегино; он же первым охарактеризовал третью фауну и собрал представительную коллекцию остатков входящих в нее животных. Эти открытия помогли проследить историю южноамериканских млекопитающих во времена, на десятки миллионов лет более отдаленные от нас, чем известные ранее монтезмосская и пампаская фауны. Большая часть длительного перерыва между десеадием и монтезмосием также была заполнена трудами Карлоса в поле и Флорентино за рабочим столом.

Таким образом, оглядываясь назад, можно сказать, что во времени смерти Флорентино Амегино, последовавшей в 1911 г., был в значительной степени создан основной каркас истории млекопитающих Южной Америки. Необходимы были, однако, некоторые исправления, выяснение довольно многих деталей, а также почти полный пересмотр таксономической номенклатуры; эта работа не совсем закончена и по сей день. Но фундамент для разработки последовательности фаун был заложен прочный. Тем не менее для создания всеобъемлющей основы, на которую могли бы надежно опираться более поздние концепции по истории фаун, необходимо было внести в выводы Флорентино некоторые существенные поправки общего плана.

Одна из таких поправок касалась шкалы времени. К концу своей работы брата Амегино, за небольшими исключениями, правильно восстановили последовательность известных тогда

фаун, чего нельзя сказать о корреляции, т. е. о сравнении относительного возраста этих фаун с возрастом фаун других континентов. В каждом случае, по окончательным оценкам братьев Амегино, относительный возраст их фаун был древнее по сравнению с тем, что нам сейчас известно. Например, они считали, что первые три фауны, определенно установленные ими и называемые сейчас касамайорской, мастэрской и десеадской, имеют меловой возраст. Теперь ясно, что все они на несколько миллионов лет моложе и относятся к эоцену — олигоцену. (Значение употребляемых терминов будет рассмотрено ниже.) Действительно точное определение относительного возраста и абсолютного возраста (в годах) долгое время было трудной проблемой, работа над которой все еще продолжается; ясно, однако, что все фауны в оценке братьев Амегино оказались значительно древнее, чем они есть на самом деле.

Вторая главная поправка касается родственных взаимоотношений ископаемых млекопитающих, описанных братьями Амегино. И здесь некоторые детали еще не установлены, но уже ясно, что во многих случаях Флорентино коренным образом заблуждается относительно родства и родословных ископаемых форм, остатки которых доставлял ему Карлос. При этом Флорентино нельзя обвинить ни в глупости, ни в невежестве. Он попал в ловушку, которую, как теперь совершенно очевидно, обойти в те времена было почти невозможно. Эта ловушка — явление эволюционной конвергенции, которое по сей день служит источником беспокойства для палеонтологов и других биологов и требует от них осторожности. Когда разные линии животных развиваются независимо, но в сходных условиях среды и приспосабливаются к сходному образу жизни, они обычно становятся сходными и по структуре той функциональной части, которую затрагивает данное приспособление. Вероятность такой конвергенции особенно велика, когда эти группы населяют разные географические регионы, разделенные преградами, препятствующими экспансии или миграции. Если линии имеют разных предков и не связаны близким родством, явление конвергенции, конечно, редко приводит к полному сходству (этого, вероятно, никогда не случается), но часто сходство бывает достаточно велико, чтобы ввести в заблуждение неосторожного исследователя. У Флорентино Амегино не было оснований для особой осторожности, что весьма прискорбно, поскольку в конце концов оказалось, что сходство между различными южноамериканскими млекопитающими и млекопитающими других континентов на протяжении многих веков было обусловлено не родственными отношениями, а конвергенцией, причем примеры такой конвергенции необычайно многочисленны и она достигает в некоторых случаях удивительной степени.

В последующих главах мы встретимся со многими примерами

конвергенции, но один из них можно кратко описать сейчас, чтобы показать, сколь коварна была ловушка, в которую попал Амегино. У него было много остатков млекопитающих, которые явно были плотоядными хищниками, похожими на собак. Амегино пришел к заключению, что эти животные — близкие родичи, а некоторые из них — даже предки ныне живущих членов семейства собачьих, Canidae, и других широко распространенных ныне живущих хищников. На самом же деле эти животные, которых мы называем Borhyaenidae (по одному из названий, данных им Амегино), всего-навсего конвергировали в направлении Canidae, не являясь предками последних и даже не связаны с ними никаким особым родством. Амегино заметил также черты сходства между Borhyaenidae и американскими опоссумами и сделал вывод, что предками боргиенид были древние примитивные опоссумы. В настоящее время все, кто занимается этими проблемами, признают, что последний вывод Амегино был по существу верным. Так, в данном случае, как и во многих других, Амегино, столкнувшись с реальным сходством одной группы ископаемых с двумя другими группами млекопитающих, истолковал его как доказательство их родственных связей с обеими этими группами. Он коренным образом заблуждался в отношении родства с одной группой и был в основном прав в отношении родства с другой.

Уверенность Амегино в том, что многие из его ископаемых групп млекопитающих были предками других групп, сходство с которыми в действительности было лишь конвергентным, в сочетании с завышенной оценкой возраста ископаемых остатков привела его к ошеломляющему выводу, что практически все известные вымершие и ныне живущие группы млекопитающих (в том числе и род человеческий) возникли на территории Аргентины и их потомки впоследствии заселили остальные районы земного шара.

Перемена курса или, как вероятно, было бы более справедливым сказать, продолжение поисков курса, ведущего к созданию основы для истории южноамериканских млекопитающих, было результатом усилий многих исследователей и происходило очень постепенно. В сущности этот процесс все еще продолжается, хотя теперь уже не на уровне столь широких основополагающих проблем. Один из первых шагов в этом направлении — заслуга другого аргентинца, на этот раз швейцарского происхождения, — Сантьяго Рота (Santiago Roth). Рот тоже сильно переоценивал возраст ранних фаун млекопитающих, и большая часть его полемики с Амегино не делает чести ни той, ни другой стороне, но он сделал большой шаг вперед. В статье, опубликованной в 1903 г., когда братья Амегино еще были целиком поглощены этими вопросами, он заявил, что преобладающее большинство южноамериканских копытных млекопитающих относятся к группе, свойственной, насколько это было тогда

известно, только этому континенту, и что вопреки мнению Амегино они не были предками ни одного из копытных, встречающихся на других материках. Утверждение Рота и до сих пор считается по существу верным, и эта группа, которой будет посвящена значительная часть нашей книги, сохраняет название, данное ей Ротом: Notoungulata — «южные копытные».

Следующий крупный шаг вперед в радикальной перемене курса был связан с началом непосредственного сотрудничества между южноамериканскими и североамериканскими палеонтологами: это товарищеское содружество, в котором участвуют многие ученые обоих континентов, продолжается и по сей день. В 1890-х годах Уильям Бэрримен Скотт (William Berryman Scott), уже тогда ставший ведущим исследователем североамериканских ископаемых млекопитающих (он родился в 1858 г.), заинтересовался находками братьев Амегино. Заручившись финансовой поддержкой одного богатого жителя Нью-Йорка, он добился того, что Принстонский университет, в котором Скотт провел практически всю свою долгую жизнь, послал экспедицию для сбора ископаемых остатков в Патагонии. Экспедиция под руководством Джона Белла Хэтчера (John Bell Hatcher) — способного североамериканского сборщика ископаемых остатков — работала в полевые сезоны 1896—1899 гг. Богатые коллекции, собранные экспедицией, были описаны, изображены и обсуждены в серии прекрасно изданных работ, выходящих с 1905 по 1932 г.; ископаемые млекопитающие в этой серии были описаны Скоттом и его коллегой по Пристону Уильямом Джоном Синклером (William John Sinclair).

Сам Скотт не был в Патагонии и вообще не собирал ископаемую фауну в Южной Америке, но в 1900 г. он посетил Ла-Плату и Буэнос-Айрес, где изучал и фотографировал многие ископаемые остатки из коллекции братьев Амегино. Он сумел также завоевать и сохранить дружбу Флорентино, о котором много лет спустя писал в своей автобиографии:

«Единственным средством общения с [Флорентино] Амегино был плохой французский, на котором он говорил очень бегло, но произносил слова так, как если бы они были испанскими. Постепенно, однако, мы достигли основ взаимопонимания и свободно общались. Каждый день в половине пятого или в пять он обычно появлялся с подносом для приготовления чая [конечно, это был так называемый «парагвайский чай», yerba mate¹, а вовсе не чай]. Я не мог позволить себе разочаровать его, признавшись, сколь велико мое отвращение к этому напитку, и невозмутимо поглощал две большие чашки. Во время чаепития мы обсуждали проблемы палеонтологии, миролюбиво пререкаясь,

¹ Maté (*Ilex paraguariensis*).— Прим. перев.

поскольку не могли прийти к согласию ни по одному вопросу; и все же мы никогда не выходили из себя, и все наши споры всегда оставались в строго объективной плоскости...

Я ехал в Ла-Плату с сильным предубеждением [против Флорентино Амегино], но после недолгого знакомства это предубеждение полностью развеялось. Я не просто испытывал к нему уважение за его героическую преданность науке, но и стал ценить его работу, чего раньше не было» (Scott, 1939, с. 251).

Через год после визита Скотта Амегино назвал одно из своих любимых ископаемых млекопитающих *Guilielmoscottia*.

Большая часть ископаемых остатков млекопитающих, собранных Хэтчером и его сотрудниками, принадлежала к фауне, которую сейчас называют сантакрусской. В 1904 г. (опубликовано в 1905 г.) Скотт говорил о них на VI Международном зоологическом конгрессе следующее: «При взгляде на серию характерных сантакрусских млекопитающих нас сразу поражает своеобразие этого сообщества: ни один род этих млекопитающих не встречается нигде в северном полушарии, и, что еще более удивительно, эта фауна отличается от северных фаун не только на уровне семейств и родов, но и на уровне отрядов».

Эти слова, произнесенные другом Амегино, прозвучали похоронным звоном по его теории аргентинского происхождения многочисленных групп млекопитающих во всех остальных частях земного шара. В немногие оставшиеся ему годы жизни Амегино не отказался от своей теории: другие же палеонтологи пришли к выводу, что необычная, уникальная природа многих южноамериканских млекопитающих делает их, равно как и посвященные им исследования Амегино, еще более ценными и интересными.

Хэтчер и его сотрудники собрали также большую коллекцию беспозвоночных, главным образом раковин, из морских отложений, залегающих ниже сантакрусских слоев, из которых происходили ископаемые млекопитающие. Эта морская фауна нанесла второй сокрушительный удар по системе взглядов Амегино, так как послужила решающим доказательством того, что раньше только подозревали, а именно что возраст, который Амегино приписывал своей фауне, в действительности был сильно удревнен. Немецкий палеонтолог Арнольд Эдвард Ортман (Arnold Edward Ortman), в ту пору временно работавший в Принстоне, изучив этих морских ископаемых, установил, что они, по всей вероятности, относятся к раннему миоцену и, во всяком случае, жили на десятки миллионов лет позднее эоцена — возраста, который приписывал им Амегино. А поскольку сантакрусские млекопитающие жили позднее, чем эти морские животные, они также никак не могли относиться к эоцену.

Здесь следует объяснить, почему определение относительного возраста ископаемых фаун млекопитающих Южной Америки

представляло такую трудную задачу. Проверенный временем и все еще используемый метод датирования пород одного района или континента по отношению к породам другого основан на выяснении сходства или различия их ископаемых фаун. Например, при сравнении ископаемых млекопитающих из определенных слоев бассейна Бигхорн в Вайоминге с млекопитающими некоторых слоев лондонского и парижского бассейнов в Европе обнаруживается, что многие формы с обоих континентов близкородственны, а в некоторых случаях почти идентичны. Поскольку фауны млекопитающих на этих континентах изменялись во времени довольно быстро, очевидно, что слои, о которых идет речь, почти, а может быть, и совсем одновозрастны. Но к фаунам млекопитающих Южной Америки этот метод неприменим по причине, которую подчеркивал Скотт: многие из них практически не были связаны родством с млекопитающими других континентов. Однако, как обнаружил Ортман, этот метод все-таки оказался достаточно полезным применительно по крайней мере к одной южноамериканской морской фауне, которая была настолько сходна с фаунами других континентов, что это позволило установить ее примерный возраст. Так был приблизительно определен максимальный возраст великой сантакрусской фауны млекопитающих, а от этого опорного уровня можно было путем экстраполяции определить возраст некоторых других фаун млекопитающих, не связанных столь определенным образом с морскими слоями. Теперь разработаны другие методы датирования, которые используются в Южной Америке в сочетании с сопоставлением фаун. В дальнейшем мы еще к этому вернемся.

Так, по-видимому, были установлены самые существенные позиции, необходимые для изучения истории южноамериканских млекопитающих, за исключением одного: отсутствовало разумное объяснение несомненного своеобразия столь многих изученных фаун. Теперь такое объяснение в самой общей форме представляется очевидным. Оно уже проступало в ранних работах Скотта и нескольких других исследователей, но четко Скотт его не формулировал по крайней мере в течение некоторого времени, а позднее — лишь с осторожными оговорками и ограничениями. Честь последнего вклада в построение основного фундамента принадлежит одному великому французскому палеонтологу, который, как и Скотт, сам не собирал остатки южноамериканских млекопитающих и даже в отличие от Скотта никогда не был на этом континенте. Это (Жан) Альбер Годри (Albert Gaudry), который в поздние годы своей жизни увлекся открытиями, сделанными братьями Амегино. Он попросил своего молодого друга, Андре Турнуэра (André Tournoüer), который в то время работал в Аргентине, поехать в Патагонию и собрать там ископаемые остатки «во славу французской науки». Турнуэр ответил: «Я охотно поеду в Патагонию; Парижский музей получит

эти ископаемые остатки». И музей их получил. Турнуэр подружился с обоими братьями Амегино и начиная с 1898 г. провел пять экспедиций в Патагонию, собирая фауну на местонахождениях, указанных ему Карлосом. Кроме нескольких коротких заметок, вышедших примерно в 1902 г., Годри посвятил ископаемой фауне, собранной Турнуэром, ученые записки, пять томов которых вышли в 1904—1909 гг. Он намеревался продолжать, «если бог даст мне пожить», но бог не дал — Годри умер в 1908 г. в возрасте восьмидесяти одного года.

Следует сказать, что хотя братья Амегино враждебно реагировали на незаслуженные проявления антагонизма, они выказывали сердечность и готовность помочь каждому, кто, подобно Скотту и Турнуэру, относился к ним с дружеской учтивостью даже в тех случаях, когда не был с ними согласен. Таким образом, братья Амегино сами внесли, пусть косвенный, но реальный вклад в исправление того, что по прошествии многих лет мы рассматриваем как ошибки в некоторых из их построений.

Хотя у Годри в его серии записок по ископаемым Патагонии есть и две более поздние статьи, наиболее важная сводка была опубликована им в 1906 г. под названием «Исследование части антарктического мира» (Gaudry, 1906). Он писал тогда: «Нет ни одного животного из десеадия или сантакрусия, которое мы могли бы рассматривать как происходящее из северного полушария». Годри ввел названия «касамайор» и «десеадо» для обозначения геологических формаций: теперь мы называем касамайорией и десеадием геологические века, а фауну млекопитающих, существовавшую в Южной Америке на протяжении этих веков, — касамайорской и десеадской. Термин «сантакрусий», который используется теперь сходным образом, уже применялся братьями Амегино и был принят Годри.

Дальше в той же самой публикации Годри писал, что «в Центральной Америке происходило погружение [суши], которое продолжалось до начала плиоцена; затем [в плиоцене] Центральная Америка образвала мост между Северной и Южной Америкой, которые долгое время были [отдельными] континентами. Но в сантакрусскую эпоху этот мост не существовал».

Смысл этих высказываний достаточно отчетлив, и они действительно выражали ту основную идею, которая была разъяснена и углублена более поздними исследованиями. Трудно было ожидать, чтобы Годри или кто-либо другой в 1906 г. мог сразу осознать все те выводы, которые сейчас, задним числом, можно извлечь из утверждения Годри; э.огó и не произошло. Для своего времени это было самое четкое указание на то, что Южная Америка долгое время была островным континентом. Оно и составило последний из основных элементов, необходимых для изучения истории южноамериканских млекопитающих.

Годри полагал, что касамайорская фауна, древнейшая из

известных в то время в Южной Америке, сходна с фаунами Северной Америки, относимыми в наши дни к палеоцену, и что в то время между обоими континентами существовало какое-то сухопутное соединение. Теперь кажется очевидным, что такого соединения тогда не было. Все же в целом плацентарные млекопитающие обоих материков в те времена еще не успели сильно дивергировать от своего значительно более далекого общего предка. Таким образом, различия между млекопитающими Южной и Северной Америки и в самом деле были еще не столь очевидными и отнюдь не столь резкими, какими они стали позднее.

Годри писал также, что «некоторые признаки наводят на мысль о связи между Патагонией и Австралией, хотя мы и не знаем, в какую эпоху это было». Те конкретные «признаки», на которые ссылался Годри, по-видимому, не подтверждают его предположения, но, как будет показано на следующих страницах, история сумчатых действительно указывает на то, что в некое отдаленное время существовала какая-то ограниченная «связь» между Южной Америкой и Австралией. Далее Годри предполагал, что Южная Америка и Австралия когда-то были частями обширного антарктического континента. Доказательства в пользу этой идеи, имевшиеся в 1906 г., были недостаточными или попросту ошибочными, но современные исследования действительно показывают, что некогда и Южная Америка, и Австралия если и не были частями Антарктиды, то по крайней мере были связаны с ней более тесно.

Годри отметил, что грызуны (плацентарные) впервые появились в Южной Америке в десеади (на это указывают и современные данные), и после обсуждения различий между десеадской фауной и любой другой фауной северного полушария добавил в подстрочном примечании: «грызунов я оставляю в стороне, поскольку не знаю, откуда они пришли». Сейчас это примечание кажется и мудрым, и забавным, поскольку (как будет показано в дальнейшем) в настоящее время ряд палеонтологов полагают что они знают, откуда пришли грызуны, но страстно спорят друг с другом по поводу того, откуда именно.

Здесь снова можно сделать краткую ссылку на У. Б. Скотта. В 1932 г. он окончательно завершил большую серию исследований по сантакрусским млекопитающим и высказал некоторые общие замечания по истории фаун Южной Америки (Scott, 1932). Он подчеркнул их своеобразную природу и приписал ее, как сейчас делают все, длительной изоляции континента. По его мнению, однако, Южная Америка некогда была соединена с Африкой и Австралией, с последней — через Антарктиду, а также была связана сушей с Северной Америкой «почти наверное» в позднем мелу, а «возможно», и в палеоцене. Для последней эпохи, как он отмечал, в то время не было прямых данных по ископаемым мле-

копитающим. Как будет показано в соответствующем разделе книги, теперь ясно, что в своих окончательных выводах Скотт был по большей части прав, что эти выводы частично предвосхитили результаты более поздних открытий и исследований и что, хотя они были кое в чем ошибочными, эти ошибки не были вопиющими.

ЛИТЕРАТУРА

- Ameghino F.* 1916. Monte Hermoso. In: Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino, ed. A. J. Torcelli, 5, 329—336. La Plata: Taller de Impresiones Oficiales. (Написано в 1887 г. но, очевидно, впервые опубликовано в посмертном собрании сочинений.)
- Darwin C.* 1839 (1952). Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H. M. S. Beagle (факсимильное воспроизведение первого издания), New York and London, Hafner.
- Gaudry A.* 1906. Fossiles de Patagonie: etude sur une portion du monde antarctique. Annales de Paléontologie, 2, 101—143.
- Scott W. B.* 1932. Nature and origin of the Santa Cruz fauna. Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 7, 193—238.
- Scott W. B.* 1939. Some memories of a paleontologist. Princeton, Princeton University Press.

История — это время, а время обычно принято связывать с датами. В начале любого исторического повествования необходимо, очевидно, уделить внимание фактору времени, а в нашей конкретной истории этот фактор неоднозначен. Кроме того, для обозначения времени существует много разных терминов, которыми следует пользоваться, чтобы сделать повествование ясным и четким. Рассмотрим прежде всего те из них, без которых нам не обойтись.

Палеонтологи и другие геологи по-прежнему широко используют классический подход к геологическому времени; мы тоже уже в какой-то мере воспользовались им в первых главах этой книги. При этом подходе даты как таковые или даты в обычном смысле слова фактически отсутствуют, определяется только последовательность событий, т. е. то, какие породы, какие ископаемые остатки, какие фауны древнее, а какие моложе других, но не указывается прямо, насколько они древнее или насколько моложе. Одной из главных основ такого подхода служит порядок формирования горных пород. Этот порядок может нарушаться движениями земной коры, но, как правило, геологу нетрудно установить этот порядок к любому конкретному региону. Например, если расплавленная порода внедрилась в трещины в другой породе и затем отвердела, совершенно ясно, что этот процесс происходил позднее, чем формирование породы вокруг интрузии. Для палеонтологов более важны осадочные породы, поскольку только в них обычно встречаются ископаемые остатки, а эти породы в норме откладываются последовательно, слой за слоем. Таким образом, в любой ненарушенной последовательности чем выше залегает слой, тем он моложе.

Изучая такие последовательности слоев в разных регионах и сопоставляя их друг с другом по относительному возрасту, обычно на основании сходства ископаемых организмов, постепенно создавали последовательную шкалу геологического времени для всей Земли, которую сейчас используют повсеместно. В ней геологическое время подразделяется на эры, периоды (подразделения эр) и эпохи (подразделения периодов). Те из них, о которых пойдет здесь речь, перечислены в табл. 1. Известная нам история млекопитающих Южной Америки не затрагивает более древние эры, чем мезозойская, более древние периоды мезозоя, чем меловой, и более древние эпохи мелового периода, чем сенон. Мы не рассматриваем более древние эры, потому что настоящие млекопитающие появились только в мезозое, а более ранние периоды и эпохи — потому что хотя в это время млекопитающие

Таблица 1

Международная шкала подразделений геологического времени, затрагиваемых в этой книге

Эра	Период	Эпоха	Приблизительный возраст, млн. лет до наших дней
Кайнозойская	Четвертичный	Современная, или голоцен	0,01
		Плейстоцен	
	Третичный	Плиоцен	2
		Миоцен	5
		Олигоцен	22
		Эоцен	37
		Палеоцен	55
			65
Мезозойская	Меловой	Поздний сенон или маастрихт	

несомненно уже существовали, причем и в Южной Америке, в соответствующих отложениях их остатки до сих пор не найдены¹.

Последовательная шкала времени по-прежнему вполне пригодна для многих целей, но геологи все же хотят иметь в своем распоряжении и шкалу абсолютного возраста, выражаемого в годах. Такая шкала представляет интерес сама по себе, а кроме того, она необходима для изучения темпов геологических процессов и эволюционных изменений. В XIX в. предпринимались многочисленные попытки определения абсолютного возраста, в частности хотя бы примерного возраста Земли, но применявшиеся тогда методы были крайне неточными, и, как теперь установлено, почти все полученные с их помощью результаты оказались совершенно неверными.

В нашем столетии открыт и используется ряд других, новых методов определения абсолютного возраста. Ни один из них не обладает такой точностью, чтобы исключать ошибки в несколько процентов, но их совместное применение стало давать все более определенные результаты, и в худшем случае они позволяют установить порядок величин. Большая часть этих методов основана на радиоактивности или палеомагнетизме или на обоих этих явлениях одновременно.

¹ В 1961 г. в верхней юре Патагонии были обнаружены отпечатки следов млекопитающих. — *Прим. ред.*

Радиоактивные элементы имеют тенденцию самопроизвольно распадаться на другие элементы, причем скорость этого процесса в каждом случае постоянна и ее можно определить. Эта скорость измеряется периодом полураспада, т. е. временем, необходимым для превращения половины атомов одного радиоактивного элемента в другой элемент. Определив отношение количества данного радиоактивного элемента в данном минерале к количеству продукта его радиоактивного распада, можно по соответствующему периоду полураспада вычислить время, прошедшее с тех пор, как этот минерал образовался. Скорости радиоактивного превращения можно оценить и другими способами, в частности по следам, оставляемым в минерале радиоактивным распадом. Для датирования используют многие радиоактивные элементы и их производные, но в геологии наиболее широко используют два радиоактивных изотопа (формы одного элемента, различающиеся по массе) урана и их соответственные конечные продукты — изотопы свинца; этот метод известен под названием уран-свинцового датирования. В другом широко распространенном методе используется радиоактивный калий и его конечный продукт — аргон.

Так называемые радиоуглеродные часы приобрели широкую известность благодаря их применению в изучении истории человека, но период полураспада изотопа углерода ¹⁴C (менее 8 тыс. лет) слишком короток для решения большинства палеонтологических задач. Периоды полураспада изотопов урана — примерно до 4,5 млрд. лет — более соответствуют геологическим целям, но, как недавно было выяснено, определить в древних отложениях отношение этих изотопов удастся не так часто, как отношение калий-аргон, обозначаемое КА, К/А или К—А. За последнее время калий-аргоновым методом был определен возраст некоторых южноамериканских фаун млекопитающих, и эта работа продолжается. Примерные даты начала отдельных эпох кайнозоя, приведенные в табл. 1, установлены с помощью калий-аргонового метода, который, однако, не настолько точен, чтобы все безоговорочно принимали полученные этим методом результаты. Ведется также полемика по поводу того, где именно следует проводить границы между эпохами, установленные условно. Даты выражают в миллионах лет назад, т. е. от наших дней. По соглашению, в качестве «наших дней» зафиксирован 1950 г. н. э. — довольно нелепое усовершенствование, поскольку ни один из известных методов геологического датирования «до наших дней» не позволил бы, вероятно, различить даты «до 1950 г.» и, скажем, «до 1980 г.».

Еще более современный метод, которым сейчас активно пользуются для определения возраста ископаемых млекопитающих Южной Америки, основан на явлении, называемом палеомагнетизмом. Было обнаружено, что многие отложения, часто

включающие слои, в которых погребены остатки древних млекопитающих, содержат минералы, в той или иной степени намагниченные под влиянием магнитного поля Земли в ту эпоху, когда эти породы формировались. Как обычно, здесь существует ряд трудностей и сложностей, но с помощью соответствующих методов направление этой первичной намагниченности часто удается определить. По мере развития этих методов было обнаружено, что, как это ни странно, магнитные полюсы Земли время от времени менялись местами. Это означает, что в прошлом конец стрелки компаса, который сейчас указывает примерно на северный полюс вращения Земли, иногда указывал примерно на южный полюс. Эпохи, когда магнитные полюсы находились там же, где и сегодня, называют «эпохами нормальной полярности», а эпохи, когда они менялись местами, — «эпохами обратной полярности». Такие названия кажутся достаточно логичными, если не считать того, что в прошлом обратное положение полюсов, по-видимому, было более нормальным, т. е. более обычным, чем то положение, которое по этой системе обозначается как «нормальное».

В использовании палеомагнетизма для датирования существует большой и вполне очевидный подвох. На самом деле этот метод не измеряет время. В прошлом полярность магнитного поля Земли была или «нормальной», или «обратной», а «нормальная» полярность 50 млн. лет назад была такой же, как нормальная полярность, например, 50 лет назад. Палеомагнитные данные становятся полезными для определения возраста только в том случае, если они применяются в сочетании с каким-либо другим независимым методом датирования — либо по радиоактивности, либо по последовательности ископаемых организмов, а предпочтительно с обоими этими методами. Тогда можно наблюдать характерную последовательность изменений магнитного поля Земли, представляемую обычно в виде распределения эпох нормальной и обратной полярности. Эти эпохи можно пронумеровать и выявить на больших пространствах, а в конечном счете по всему земному шару. После определения возраста пород при помощи двух названных выше методов добавление к ним палеомагнетизма дает огромные преимущества. Смена полярности магнитного поля Земли (инверсия) несомненно происходила по всему земному шару одновременно. Таким образом, если удастся установить, что палеомагнитная инверсия, обнаруженная в слое пород Южной Америки, идентична инверсии, обнаруженной в слое пород Европы, то можно считать, что эти два слоя сформировались на обоих континентах одновременно. Это позволяет коррелировать время, породы и возраст фаун с такой точностью, которой обычно невозможно достигнуть при использовании одних только фаунистических методов, поскольку фауны двух континентов слишком различны для таких точных корреляций; иногда

такой точности нельзя достигнуть и с помощью радиоактивных методов, поскольку подходящие радиоактивные минералы могли отсутствовать в том или ином месте на протяжении длительного времени. Такого рода результаты получены пока только для поздних пород Южной Америки, содержащих остатки ископаемых млекопитающих, но успешно начатая в этом направлении работа позволяет надеяться, что в конце концов мы получим такие же результаты и для более древних отложений и фаун.

Теперь мы должны обратиться к еще одной системе датирования, разработанной специально для изучения истории млекопитающих, т. е. для случаев, подобных нашему. Она основана главным образом на последовательности фаун, но в Южной Америке сейчас проводят ее увязку с калий-аргоновыми датировками, выраженными в миллионах лет, и корреляция с палеомагнитной шкалой. Эта система складывается из ряда последовательных веков, имеющих названия и определяемых по фауне млекопитающих. Начало такой системе датирования в Южной Америке положили братья Амегино (см. гл. 2), которые обозначали длинную последовательность фаун млекопитающих названиями-

Таблица 2

Века наземных млекопитающих Южной Америки и предполагаемое сопоставление их с эпохами, принятое в данной работе

Эпоха	Век наземных млекопитающих		
0,01			
Плейстоцен	Луханий Энсенадий Укий	(луханский) (энсенадский) (укийский)	Lujanian Ensenadan Uquian
2			
Плиоцен	Чападмалалий Монтеэрмосий Уайкерий	(чападмалальский) (монтеэрмосский) (уайкерский)	Chapadmalalan Montehermosan Huayquerian
5			
Миоцен	Часикий Фриасий Сантакрусий	(часикский) (фриасский) (сантакрусский)	Chasicoan Friasian Santacrucian
22			
Олигоцен	Колуапий Лесеадий	(колуапский) (Перерыв) (десеадский)	Colhuehupian Deseadan
37			
Эоцен	Мастэрсий Касамайорий	(Перерыв) (мастэрский) (касамайорский)	Mustersan Casamayoran
55			
Палеоцен	Риочикий	(риочикский) (Перерыв)	Riochican
65			

Кайнозойская

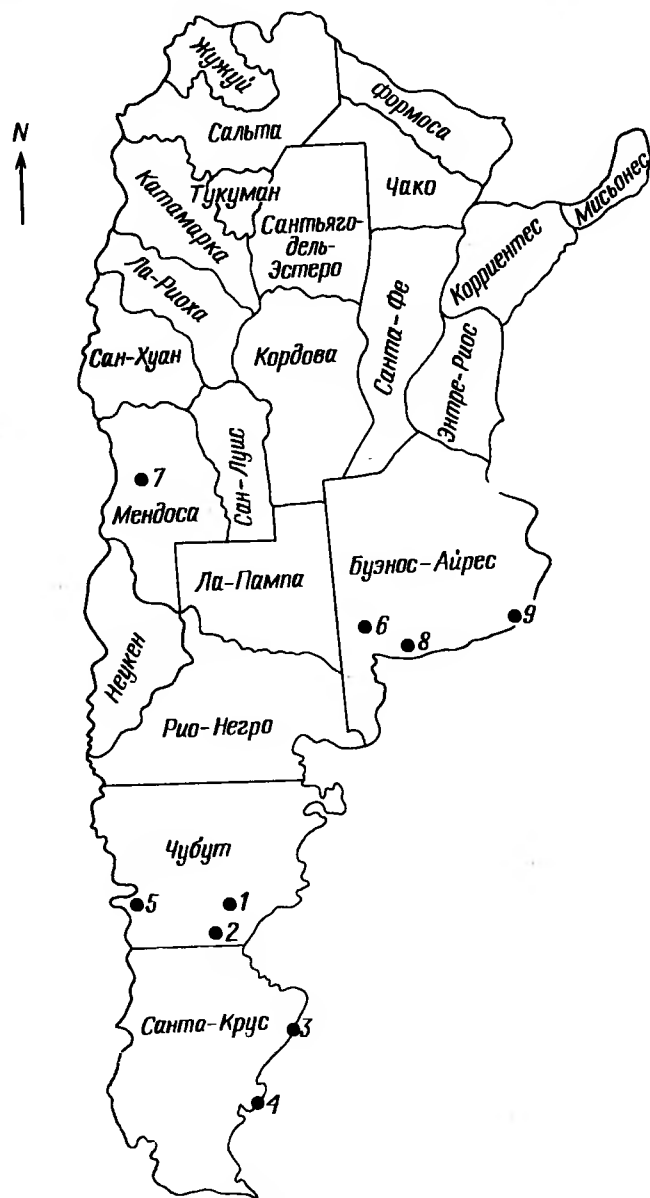


Рис. 1. Номинальные типовые местонахождения или опорные местонахождения фауны, по которым названы третичные века наземных млекопитающих Южной Америки. На карте изображена вся территория Аргентины; указаны границы провинций и их названия. «Номинальное типовое местонахождение» — это пункт или район, по которому получили название век и ярус; «опорное местонахождение фауны» — это пункт или район, откуда известны фауна

ми разного происхождения. Некоторые века, в основном более древние, были названы по родам ископаемых млекопитающих, живших в те времена. Более поздние века были обозначены по большей части прилагательными, образованными от названий местонахождения или районов, где встречаются костеносные отложения данного возраста. Модификация и уточнение системы Амегино проводились совместными усилиями северо- и южноамериканских палеонтологов на протяжении многих лет.

Региональные или провинциальные «века наземных млекопитающих» определяют по характерным фаунам млекопитающих и им присваивают географические названия. Одни и те же названия используют для фаун, по которым определяются эти века, для веков, определяемых по этим фаунам, и для пород, которые откладывались в эти века. (По геологической терминологии, породы относятся скорее к «ярусам», чем к «векам».) Существуют некоторые разногласия по поводу того, какие именно века следует включать в перечень, но в целом эта система сейчас используется всеми палеонтологами, имеющими дело с южноамериканскими ископаемыми млекопитающими. Последовательность веков, принятая в данной книге, и довольно условное сопоставление этих веков с эпохами (первоначально установленными в Европе) приведены в табл. 2.

Три указанных в таблице перерыва — это века, для которых фауна млекопитающих Южной Америки в настоящее время известна недостаточно или вообще неизвестна. Можно надеяться, что дальнейшие исследования, особенно за пределами Аргентины, заполнят эти пробелы в наших знаниях. Все географические объекты, от которых произведены названия этих веков, находятся в Аргентине (рис. 1), наиболее древних — в Патагонии, а остальных — дальше к северу. В других южноамериканских странах ископаемые остатки млекопитающих пока не изучались столь

наземных млекопитающих, на основании которой выделен век или ярус; опорное местонахождение может отличаться от номинального типового.

1 — Рио-Чико-де-Чубут — номинальное типовое местонахождение риокикия; 2 — Большой Уступ к югу от озера Жолуз-Уапи — номинальное типовое местонахождение мастэрсия и колуапия и опорное местонахождение фауны касамайория; 3 — устье реки Рио-Десеадо — номинальное типовое местонахождение десеадия; 4 — Монте-Леон (около города Санта-Крус) — номинальное типовое местонахождение сантакрусия; 5 — Рио-Фриас — номинальное типовое местонахождение фриасия (опорным для фриасия был комплекс фаун, найденных в различных местонахождениях вдоль восточных склонов Анд); — 6 — Арройо-Часико — номинальное типовое местонахождение часкикия; 7 — Уайкерияс-де-Сан-Карлос — номинальное типовое местонахождение уайкерия (фауны уайкерия лучше известны из провинции Катамарка, которую можно рассматривать как район опорных местонахождений); 8 — Монте-Эрмосо — номинальное типовое местонахождение монтеэрмосия; 9 — Арройо-Чападмалал — номинальное типовое местонахождение чападмалалая. (Все плейстоценовые века — укий, энсенадий и луханий — названы по фаунам пампасских слоев провинции Буэнос-Айрес.)

интенсивно, но судя по тому, что уже сделано, особенно в Колумбии, Боливии и Бразилии, ископаемые фауны млекопитающих всего континента вполне могут уложиться в эту же систему. Совершенно другой набор веков наземных млекопитающих принят в Северной Америке. За исключением поздних этапов истории фауны (начиная примерно с монтезмосия), почти невозможно установить соответствие между южноамериканскими и североамериканскими веками на основании одной только фауны млекопитающих. Однако теперь это постепенно удастся сделать путем определения возраста фаун каждого континента в миллионах лет при помощи радиоактивных методов и сопоставления их с пронумерованными палеомагнитными эпохами.

Каждый век в данной системе занимает значительный отрезок геологического времени. Когда будут заполнены перерывы, число веков, выделяемых в кайнозое Южной Америки под самостоятельными названиями, достигнет, вероятно, 18—20. Вместе они охватывают примерно 65 млн. лет, так что длина одного века составит, вероятно, в среднем от $3\frac{1}{4}$ до $3\frac{3}{4}$ млн. лет. Продолжительность века в такой системе устанавливается несколько условно; начало и конец его редко отмечены заметными геологическими или эволюционными событиями. Существует тенденция выделять более короткие века в более поздней части истории, где объем доступной информации обычно больше. Так, например, средняя продолжительность трех плейстоценовых веков в принятой нами шкале оценивается всего в две трети миллиона или в 1 млн. лет, тогда как средняя продолжительность двух выделяемых в настоящее время эоценовых веков составляла, возможно, около 5 млн. лет.

В пределах этих веков фауна не представляет собой нечто единое и неизменное. На протяжении каждого века существовали фауны, последовательно сменявшие друг друга. Когда коллекции ископаемых достаточно полны и в них представлены ранние и поздние фауны, относящиеся к одному определенному веку, эти фауны, как правило, заметно отличаются в деталях, несмотря на то, что между ними имеется некое общее сходство, характерное для данного века в целом. В прошлом сборщики редко имели возможность делать достаточно точные полевые записи, которые могли бы служить основой для подробного изучения изменений фауны в пределах одного века, но по мере совершенствования методов и приборов это становится все более реальным. В тех случаях, когда из удаленных друг от друга географических районов, например из Аргентины и Колумбии, известны фауны примерно одного возраста, между ними наблюдаются явные различия, точно так же как между современными фаунами разных районов Южной Америки. Несмотря на такого рода местные отличия, современная фауна континента в целом имеет уникальный общий состав. Сейчас появляется все больше данных в

пользу того, что эта черта была характерна для южноамериканских фаун на протяжении всей кайнозойской эры, или Века млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

- Общая ситуация изложена в работах Симпсона (1969) и Паттерсона и Паскуаля (1972), ссылки на которые приведены в литературе к гл. 1. Приведенные ниже более короткие и более специальные статьи дают представление о результатах, достигнутых благодаря усовершенствованию методов определения возраста фаун млекопитающих Южной Америки.
- Marshall L. G., Pascual R., Curtis G. H., Drake R. E. 1977. South American geochronology: Radiometric time scale for middle to late Tertiary mammal-bearing horizons in Patagonia, Science, 195, 1325—1328.
- Marshall L. G., Butler R. F., Drake R. E., Curtis G. H., Tedford R. H. 1979. Calibration of the Great American Interchange, Science, 204, 272—279.

Разные группы вымерших млекопитающих Южной Америки по необходимости носят придуманные названия, незнакомые никому, кроме палеотериологов. Некоторые из этих названий следует перечислить, прежде чем использовать их в нашем повествовании. Это не означает, что читатель должен немедленно прочитать весь приводимый здесь перечень; к этому перечню следует обращаться за справками и для того, чтобы представить себе, какое место в общей системе классификации занимают животные, о которых пойдет речь в дальнейшем. Подобно почти всем современным системам, приводимая здесь система следует традиционной линнеевской, которая построена по принципу иерархии или системы соподчиненных категорий, каждая из которых содержит одну или несколько, а иногда и много групп, относящихся к следующей низшей категории. Различают семь основных категорий (от высших к низшим или от крупных к мелким): царство, тип, класс, отряд, семейство, род и вид. Число их может быть увеличено введением дополнительных категорий, названия которых образуют добавлением к первоначальным названиям приставок *над-* и *под-*.

Эта книга посвящена млекопитающим, которые принадлежат к классу Mammalia, типу хордовых (Chordata), царству животных (Animalia). Для наших целей нет необходимости рассматривать категории выше подкласса; а чтобы объем справочной системы не выходил за рамки разумного, в нее не включены категории ниже ранга семейств. Семейства, которые продолжают существовать и поныне, имеют, за одним исключением, не только научные, но и тривиальные, или народные, названия; для них приводятся оба названия. Для каждого семейства указано его установленное на сегодняшний день распределение во времени, которое дается в терминах веков наземных млекопитающих. Если для какого-либо века присутствие того или иного семейства или группы более высокого ранга не указано, это может означать как действительное отсутствие данной группы в Южной Америке в то время, так и отсутствие находок. Например, достаточно хорошо установлено, что в касамайорский или мастэрский век в Южной Америке не было грызунов, и можно считать, что отсутствие находок отражает их реальное отсутствие. Наряду с этим вымершее семейство Adianthidae, также неизвестное из касамайория и мастэрсия, вероятно, существовало в то время в Южной Америке, и отсутствие находок ни о чем не говорит.

Приводимая здесь классификация довольно консервативна

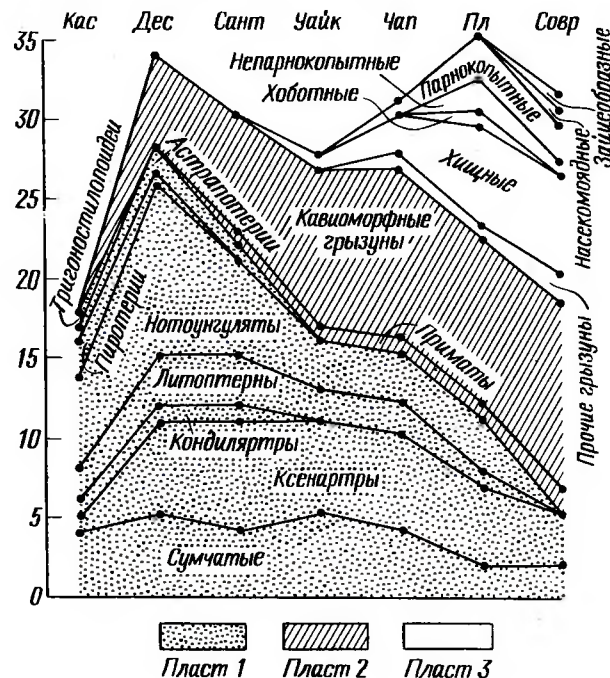


Рис. 2. Отряды наземных млекопитающих, известные в Южной Америке из некоторых последовательно сменявшихся друг друга веков, и число семейств, известных для каждого отряда.

По вертикали—число известных семейств. По горизонтали—последовательность сменявшихся друг друга веков наземных млекопитающих (без учета их продолжительности в годах): Кас — касамайорий, Дес — десеадий, Сант — сантакрусий, Уайк — уайкерий, Чап — чападмалалий, Пл — плейстоцен (от укия до лухания), Совр — современность. Показано распределение отрядов по фаунистическим пластам 1—3. Пласт 1 рассматривается в гл. 6—10, пласт 2 — в гл. 11—13, пласт 3 — в гл. 14—16.

Некоторые исследователи предпочли бы выделять большее число групп или в некоторых случаях иные группы, чем принятые нами.

Подкласс Metatheria

- Отряд Marsupialia — сумчатые (млекопитающие, обычно имеющие сумку) [Имеется веские основания для разделения ныне живущих сумчатых по крайней мере на три разных отряда, но южноамериканские сумчатые, а в особенности некоторые ископаемые, недостаточно хорошо укладываются в такую классификацию.]

- Надсемейство Didelphoidea *сумчатые*
 - Семейство Didelphidae (опоссумы) — поздний мел — ныне
 - Семейство Borhyaenidae — риокикий-монтеэрмосий *ночи собаки*
 - Семейство Thylacosmilidae — уайкерий — чападмалалий
- Надсемейство Caenolestoidea
 - Семейство Caenolestidae (не имеет настоящего общепотребительного названия) — касамайорий — ныне
 - Семейство Polydolopidae — риокикий — десеадий

- Надсемейство Groeberioidea
 - Семейство Groeberiidae — десеадий **суровый Гризун**
- Надсемейство Argyrolagoidea
 - Семейство Argyrolagidae — уайкерий—укий **Прыгунка**
- Надсемейство не установлено
 - Семейство Necrolestidae — сантакрусий **Крот**
- Подкласс Eutheria (плацентарные) **землеройки**
- Отряд Insectivora
 - Надсемейство Soricoidea
 - Семейство Soricidae (**землеройки**) — современные [в Южную Америку заходит край ареала] **Примат**
- Отряд Primates
 - Надсемейство Ceboidea
 - Семейство Cebidae (обезьяны Нового Света) — десеадий—ныне
 - Семейство Callithricidae (мармозетки и тamarины) — современные
- Отряд Xenarthra **Ксенартры**
 - Подотряд Cingulata
 - Семейство Dasypodidae (**броненосцы**) — риоцикий—ныне
 - Семейство Palaeopeltidae — (?) мастэрсий, десеадий
 - Семейство Glyptodontidae — мастэрсий—луханий
 - Подотряд Pilosa
 - Семейство Mylodontidae — десеадий—луханий
 - Семейство Megalonychidae — (?) мастэрсий, десеадий—чападмалалий
 - Семейство Megatheriidae — десеадий—луханий
 - Семейство Entelopsidae — сантакрусий
 - Семейство Bradypodidae (**древесные ленивцы**) — современные
 - Подотряд Vermilingua
 - Семейство Murgmescophagidae (**муравьеды**) — сантакрусий—ныне
- Отряд Lagomorpha
 - Семейство Leporidae (**зайцы и кролики**) — современные
- Отряд Rodentia **грызуны**
 - Подотряд Sciuromorpha
 - Семейство Sciuridae (белки) — современные
 - Подотряд Caviomorpha **Кавиоморфы**
 - Надсемейство Erethizontoidea
 - Семейство Erethizontidae (американские дикобразы) — десеадий—ныне
 - Надсемейство Cavoidea
 - Семейство Eocardiidae — десеадий—фриасий
 - Семейство Caviidae (**морские свинки, или кавии, и их многочисленные родичи**) — фриасий—ныне
 - Семейство Hydrochoeridae (водосвинки) — часикий—ныне
 - Надсемейство Chinchilloidea
 - Семейство Chinchillidae (**вискаши и шиншиллы**) — десеадий—ныне
 - Семейство Dasyproctidae (агути) — десеадий—ныне
 - Семейство Cuniculidae (паки) — современные
 - Семейство Dinomyidae (пакараны) — фриасий—ныне
 - Надсемейство Octodonttoidea
 - Семейство Octodontidae (дегу и родственные формы) — десеадий—ныне
 - Семейство Abrocomidae (**шиншилловые крысы**) — уайкерий—ныне
 - Семейство Echimyidae (**колючие шиншиллы и многие родственные формы**) — десеадий—ныне
 - Семейство Myocastoridae (**нутрии или койпу**) — монтеэромсий—ныне
- Подотряд Myomorpha
 - Надсемейство Muroidea
 - Семейство Cricetidae (**хомяки и многочисленные родственные формы**) — монтеэромсий—ныне

- Отряд Carnivora **Хищники**
 - Надсемейство Canoidae **Собаки**
 - Семейство Canidae (**собаки** и родственные формы) — укий—ныне
 - Семейство Ursidae (**медведи**) — укий—ныне
 - Семейство Procyonidae (**еноты, носухи, кинкажу**) — уайкерий—ныне
 - Семейство Mustelidae (**куницы** и родственные формы) — чападмалалий—ныне
- Надсемейство Feloidae **Кошки**
 - Семейство Felidae (**кошки** и родственные формы) — укий—ныне
- Отряд Condylarthra **Кондилартры**
 - Семейство Didolodontidae — риоцикий—фриасий
- Отряд Litopterna **Литоцерны**
 - Семейство Protheroitheriidae — риоцикий—чападмалалий
 - Семейство Macrauchenidae — риоцикий—луханий
 - Семейство Adianthidae — десеадий—сантакрусий
- Отряд Notoungulata **Нотоунгулаты (южн. копитные)**
 - Подотряд Notioprogonia **Нижние предки**
 - Семейство Henricosbornidae — риоцикий—касамайорий
 - Семейство Notostylopidae — риоцикий (?), касамайорий—мастэрсий
 - Подотряд Tyrotheria
 - Семейство Oldfieldthomasiidae — риоцикий—мастэрсий
 - Семейство Archaeopithecidae — касамайорий
 - Семейство Interatheriidae — риоцикий—часкикий
 - Семейство Mesotheriidae — фриасий—энсенадий
 - Подотряд Hegetotheria
 - Семейство Archaeohyracidae — риоцикий—десеадий
 - Семейство Hegetotheriidae — десеадий—укий
 - Подотряд Toxodonta
 - Семейство Isotemnidae — риоцикий—десеадий
 - Семейство Notohippidae — мастэрсий—сантакрусий
 - Семейство Leontiniidae — десеадий—колуапий
 - Семейство Homalodotheriidae — десеадий—часкикий
 - Семейство Toxodontidae — десеадий—энсенадий
- Отряд Pyrotheria **Пиротерии (огнезвери)**
 - Семейство Colombitheriidae — касамайорий (?) — мастэрсий (?)
 - Семейство Pyrotheriidae — касамайорий—десеадий
- Отряд Astrapotheria **Астрапотерии**
 - Семейство Astrapotheriidae — касамайорий—фриасий
- Отряд Trigonostyloidea
 - Семейство Trigonostylopidae — риоцикий—касамайорий, мастэрсий?
- Отряд Xenungulata
 - Семейство Carodniidae — риоцикий
- Отряд Proboscidea
 - Семейство Comphotheriidae — укий—луханий
- Отряд Perissodactyla **Копитные непарно**
 - Подотряд Hippomorpha
 - Семейство Equidae (**лошади** и их ближайшие родичи) — укий—луханий; в Старом Свете — современные
 - Подотряд Ceratomorpha
 - Семейство Tapiridae (**тапиры**) — укий—ныне
- Отряд Artiodactyla
 - Подотряд Suiformes
 - Семейство Tayassuidae (**пикари**) — чападмалалий—ныне
 - Подотряд Tylopoda
 - Семейство Camelidae (**верблюды**; в Южной Америке — **ламы** и другие) — укий—ныне
 - Подотряд Ruminantia
 - Семейство Cervidae (**олени**) — укий—ныне

В этот список не включены водные и летающие млекопитающие. Первые не входят в состав ассоциаций наземных млекопитающих, рассматриваемых в данной книге. Что касается вторых, к которым относятся летучие мыши, то хотя в наши дни они чрезвычайно многочисленны и разнообразны в Южной Америке и несомненно жили там начиная с раннего кайнозоя, в палеонтологической летописи Южной Америки они практически не известны.

Существует афоризм, который иногда называют «третьим законом Симпсона»: какого бы рода проблема перед нами ни стояла, нам всегда не хватает информации, чтобы решить ее окончательно. Для тех, кто изучает историю жизни на Земле, это означает, что им всегда не хватает ископаемых остатков, чтобы раз и навсегда ответить на все вопросы, которые они пытаются решить с помощью этих остатков. Это в особенности относится к тем вопросам, которые больше всего интересуют многих из нас, — к вопросам происхождения, или, как сейчас говорят, исторических корней. В данном случае первый вопрос таков: «Как возникла фауна млекопитающих Южной Америки?» Действительно полный ответ следовало бы, вероятно, начать с происхождения самой Земли, но нам не надо докапываться до таких глубоких корней, даже если бы мы и могли это сделать. Интересно было бы начать с происхождения млекопитающих как таковых, и об этом в самом деле можно многое рассказать. Но едва ли то, что нам сейчас об этом известно, поможет решить более частный вопрос о происхождении фауны млекопитающих Южной Америки, а поэтому происхождения млекопитающих в целом мы здесь касаться не будем.

Риочикская, касамайорская и мастэрская фауны — древнейшие среди известных кайнозойских фаун Южной Америки — дают хотя и неполную, но довольно хорошую информацию о составе южноамериканской фауны млекопитающих на ранних этапах кайнозоя, или Века млекопитающих. В некоторых отношениях эти фауны, как будет показано ниже, весьма своеобразны, и причины этого своеобразия все еще остаются довольно загадочными. Тем не менее мы по крайней мере лучше обеспечены информацией, чем если бы занимались Австралией, где прямые данные о раннекайнозойских фаунах вообще отсутствуют, или Африкой, где таких данных очень мало. Здесь, в Южной Америке, для докайнозойского времени мы располагаем всего лишь горсткой обломков из позднего мела. Кое-что они дают, но главные загадки остаются неразгаданными.

Именно такая скудость информации, возрастающая по мере продвижения в глубь времен, заставила Скотта, как уже упоминалось в гл. 1, писать историю фауны в обратном порядке, начиная с современных животных, которые известны лучше всего, и продвигаясь назад, ко все более и более древним, вплоть до тех времен, фауны которых либо вообще не известны, либо известны очень мало. Когда Скотт впервые приступил к описанию истории южноамериканских млекопитающих, ни бедные меловые остатки,

ни риочикская фауна еще совершенно не были известны, а касамайорская и мастэрская фауны были изучены значительно хуже, чем сейчас. Отправная точка нашего повествования будет настолько близка к истинному началу истории, насколько позволяют реально известные факты; конечно, при этом нам придется мириться с разного рода сомнениями и загадками. Некоторые неясности будут исчезать по мере развертывания нашей истории, другие не удалось устранить и до сих пор. Вспомним еще один афоризм: никто не знает всего о каком-то предмете. Это не должно омрачать удовлетворения и радости, испытываемых нами от сознания того, что о некоторых вещах нам известно очень многое.

Итак, имеющаяся на сегодня позитивная информация по истории млекопитающих Южной Америки начинается с жалкой горстки фрагментарных остатков млекопитающих из позднемеловых слоев. Они были собраны в 1965 и 1967 гг. французской экспедицией в Перу, на невероятно высоком плато в Андах, недалеко от озера Тити-кака, рядом с небольшим озерцом Лагуна Умайю. Первая находка представляла собой фрагмент нижней челюсти с задней половиной первого моляра и передней половиной второго моляра. Позднее был найден небольшой фрагмент верхнего моляра, принадлежавшего, по-видимому, тому же виду. Весьма вероятно, что это животное относилось к примитивным копытным млекопитающим, кондилляртрам, и до некоторой степени напоминало дидолодонтид — семейство кондилляртр, известное из более поздних фаун. Оно мало похоже на все то, что известно из позднего мела Северной Америки, но несколько напоминает некоторых более поздних (палеоценовых и эоценовых) североамериканских, европейских и азиатских кондилляртр. Французский палеонтолог Луи Талер (Louis Thaler) назвал его *Perutherium altiplanense*.

Остальные экземпляры в этой коллекции представляют собой фрагменты одиннадцати крошечных зубов, все в той или иной степени обломанные и неполные, и два фрагмента нижних челюстей с остатками корней, но без коронок зубов. Все эти остатки, насколько их вообще можно определить, принадлежат примитивным опоссумам, членам сем. *Didelphidae* (см. систему в гл. 4). Они настолько похожи на зубы некоторых из многочисленных опоссумов, известных из позднего мела Северной Америки, что описавший их Бернар Сигэ (Bernard Sigé) из Монпелье (Франция) отнес наиболее характерные фрагменты к роду *Alphadon*, лучше представленному в меловых отложениях Северной Америки. Другой интересный факт, связанный с этой скудной выборкой столь древней фауны, заключается в том, что, судя по этим мелким обломкам зубов, в ней был по крайней мере еще один опоссум, явно отличавшийся от первого. Таким образом, в те времена в Южной Америке уже началась дифференциация

дидельфид, позднее, да и по сей день весьма разнообразных на этом континенте и характерных для него.

В меловое время в Южной Америке несомненно уже существовали и некоторые другие млекопитающие, но в сущности на сегодня нам известны лишь следующие формы: очень примитивное копытное млекопитающее, которое могло быть предковой, или близкой к предковой, формой многочисленных и разнообразных более поздних южноамериканских копытных, и некоторые весьма примитивные опоссумы (сумчатые), которые, возможно, были предковыми, или близкими к предковым, формами многочисленных и разнообразных более поздних южноамериканских сумчатых. Судя по тому, что мы знаем о более поздних фаунах Южной Америки, следовало ожидать, что в меловой период там существовали именно такого рода млекопитающие, так что подобное подтверждение само по себе приятно.

Следующие древнейшие млекопитающие относятся к риочикскому веку, более или менее соответствующему позднему палеоцену (примерно 55—60 млн. лет назад). Первые скудные остатки риочикских млекопитающих были обнаружены много лет назад Сантьяго Ротом — палеонтологом, который выделил обширную группу *Notoungulata* и дал ей название, о чем уже упоминалось в гл. 2. В то время ни он, ни кто-либо другой не осознавали значения этой первой, насколько нам сейчас известно, находки риочикских млекопитающих. В 1930 г. два геолога-нефтяника, А. Пятницкий и Дж. Брандмайер (J. Brandmayer), работавшие по заданию аргентинского правительства, обнаружили в Патагонии несколько фрагментов риочикских млекопитающих, в местонахождении, расположенном немного южнее того места, где работал Рот. Они тоже сначала не придали должного значения своему открытию, но вслед за ними Колман Уильямс (Coleman Williams) и я, работавшие от Американского музея естественной истории, обнаружили ископаемые остатки этого возраста в нескольких местонахождениях в районе реки Рио-Чико в центральной Патагонии. Изучение этих остатков дало мне возможность описать фауну и назвать ее риочикской.

Самая богатая из открытых до сих пор риочикских фаун происходит из замечательного местонахождения Сан-Жозе-де-Итаборай в бразильском штате Рио-де-Жанейро, расположенного на берегу той же бухты, где стоит город Рио-де-Жанейро, но на другой ее стороне. Здесь имеется изолированная котловина, заполненная известковыми осадками, — вернее, имелась, поскольку известняк почти полностью выработан для производства цемента. В известняке есть (были) карстовые каналы растворения, в древности заполненные мергелем и обломочным материалом. В 1943 г. Л. И. Прайс (L. I. Price) и другие сотрудники Бразильской геологической службы (Divisão de Geologia e Mineralogia) обнаружили в породах, заполняющих эти каналы, некоторое

количество остатков млекопитающих. Впоследствии, в течение многих лет, начиная с 1945 г., здесь были собраны обширные коллекции. Остатки млекопитающих изучал бразильский палеонтолог Карлос де Паула Коуто (Carlos de Paula Couto). Вскоре он понял, что эта фауна по крайней мере приблизительно одновозрастна с риочикской фауной Аргентины, и отнес ее к тому же веку.

Древнейшие из известных нам кайнозойских фаун млекопитающих Южной Америки, относимые к риочикскому веку, замечательны, с одной стороны, большим разнообразием входящих в их состав млекопитающих, а с другой — определенной ограниченностью числа крупных групп. В них различают уже семь отрядов и четырнадцать семейств: *Marsupialia* (три семейства), *Xenarthra* (одно семейство), *Condylarthra* (одно семейство), *Litopterna* (два семейства), *Notoungulata* (пять семейств), *Trigonostylopoidea* (одно семейство) и *Xenungulata* (одно семейство). Очевидно, что у этих млекопитающих уже произошла значительная эволюционная дивергенция и экспансия. Этот процесс происходил, вероятно, главным образом в самой Южной Америке; возможно, что там он и начался, хотя последнее менее вероятно.

Однако самая своеобразная черта риочикских фаун состоит как раз в ограниченности числа основных стволов и экологических типов. Все млекопитающие, известные из этого века, принадлежат к линиям, дивергировавшим всего от трех основных стволов, и то же самое относится к следующим фаунам — касамайорской и мастэрской. Это были сумчатые, которые могли произойти (и, вероятно, произошли) от примитивных меловых опоссумов — *Didelphidae* в широком смысле. Это были *Xenarthra*, представленные в этих трех древнейших кайнозойских фаунах Южной Америки главным образом броненосцами, составляющими сем. *Dasyrodidae*; их происхождение довольно неясно и будет рассмотрено ниже. Наконец, это были относительно многочисленные травоядные — копытные в широком смысле; все они могли произойти (и, вероятно, произошли) от примитивных, относительно генерализованных копытных, объединяемых под названием *Condylarthra*.

В настоящее время коллекции по этим фаунам очень обширны, и можно с достаточной уверенностью утверждать, что в риочикское, касамайорское и мастэрское время все наземные млекопитающие Южной Америки принадлежали к названным трем группам и ни к каким другим. Такая смесь не только своеобразна — она абсолютно уникальна. Ни на одном другом континенте, современном или древнем, насколько это нам известно, никогда не было фауны, состоявшей именно из этих трех основных групп; и крайне маловероятно, чтобы такое сочетание вообще существовало когда-либо и где-либо еще. Сейчас ясно, что число основных корней, от которых происходили млекопитающие, населяв-

шие Северную Америку и Европу в раннем кайнозое, было значительно больше трех. Весьма вероятно, что менее подтверждено фактами, что то же самое относится к Азии и Африке. Для Австралии прямых данных практически нет, но если экстраполировать в прошлое все то, что нам известно о более поздних фаунах, то можно считать весьма вероятным, что кайнозойские млекопитающие этого континента происходят от еще более ограниченного числа основных стволов, чем в Южной Америке, — всего от двух. Один из них был аналогичен одному из южноамериканских стволов, который происходил от опоссумовидных сумчатых. Однако другой, представленный сохранившимися до наших дней яйцекладущими однопроходными — утконосом и несколькими ехиднами, не имел ничего общего ни с одним из южноамериканских основных стволов.

В Северной Америке, например, в эпоху, приблизительно соответствующую в Южной Америке интервалу риочикской — мастэрской, одними из основных стволов также были сумчатые и копытные. Но все эти сумчатые относились к опоссумам (сем. *Didelphidae*) и были далеко не столь обильны и разнообразны, как южноамериканские. Копытные на обоих континентах были примерно одинаково обильны и разнообразны, но если не считать доживших до того времени представителей *Condylarthra*, наиболее примитивной исходной предковой группы, копытные на обоих континентах уже эволюционировали в совершенно различных направлениях (за одним своеобразным исключением, которое потребует дальнейшего обсуждения). Самое большое различие, однако, заключается в том, что в Северной Америке было по крайней мере восемь отрядов наземных млекопитающих, по своему происхождению не связанных ни с предковыми сумчатыми, ни с предковыми копытными. Как будет видно из дальнейшего изложения, один из этих восьми отрядов, быть может, был связан каким-то родством с третьим основным южноамериканским стволом, а именно с *Xenarthra*, но остальные семь ранних североамериканских отрядов определенно не имели никаких южноамериканских родичей. Таким образом, в раннем кайнозое Северная Америка имела гораздо более разнообразную, более сбалансированную, экологически более полную фауну, чем Южная Америка. Это справедливо не только для Северной Америки, но, по-видимому, и для всех остальных континентов, за исключением Австралии и, вероятно, Антарктиды, где в настоящее время нет местных наземных млекопитающих, но где они, вполне возможно, были в раннем кайнозое. Пока, впрочем, ископаемых остатков наземных млекопитающих там не найдено¹.

¹ Недавно в миоцене Антарктиды были обнаружены ископаемые сумчатые млекопитающие. — Прим. ред.

В риокикское время Южная Америка несомненно была островным континентом, и, вероятно, это продолжалось уже в течение неопределенного, но геологически длительного времени до риокикия. Об этом свидетельствует тот факт, что каждый из трех исходных стволов уже успел приобрести резко выраженное многообразие, причем в направлениях, присущих исключительно Южной Америке и характерных для эволюции в условиях изоляции. Это не столь очевидно для риокикских Xenarthra, поскольку для этого времени надежно установлено присутствие только броненосцев. Однако из мастэрсия известны экземпляры, хотя и редкие, принадлежащие по крайней мере к двум, если не к трем другим семействам Xenarthra. Возможно, что их отсутствие в сборах из риокикия и касамайория обусловлено не поздним происхождением, а географическими и экологическими факторами или же факторами, от которых зависит вероятность захоронения остатков и их попадания в сборы.

Общая характеристика последовательно сменявших друг друга фаун и история отдельных отрядов и семейств млекопитающих будут рассмотрены в дальнейших главах. Здесь же нас интересует происхождение столь своеобразной смеси и каждого из основных стволов в древнейших известных на сегодняшний день фаунах. Следующий шаг состоит в том, чтобы рассмотреть возможные связи представителей этих основных стволов с млекопитающими, живущими в других местах земного шара.

Начнем с сумчатых. Уже отмечалось, что в меловое время чрезвычайно примитивные и очень сходные друг с другом сумчатые известны как из Южной, так и из Северной Америки. Из Австралии пока не известны ни меловые, ни раннекайнозойские млекопитающие, но на этом континенте предки сумчатых должны были присутствовать достаточно рано, почти наверняка в позднем мелу. Со времени возникновения млекопитающих эти три континента не были частями единого массива суши; поэтому нельзя предположить, что сумчатые возникли на такой суше, а впоследствии, когда она раскололась на три (или более) отдельных континента, оказались разобщенными. По всей вероятности, ранние сумчатые каким-то образом расселились по этим трем континентам уже после возникновения древнейших форм этой группы. Сумчатые в примитивной дидельфидной форме расселились также и в Европу, но это не имеет прямого отношения к нашей проблеме. Их расселение произошло, вероятно, в какой-то отрезок времени от позднего мела до раннего эоцена включительно, когда нынешние Северная Америка и Европа были частями одного и того же континента. После того как эти континенты разделились, что произошло где-то в конце раннего эоцена, эволюция сумчатых в Европе зашла в тупик, и они вымерли; на некоторое время исчезли они и в Северной Америке.

Меловые сумчатые несомненно расселились между Южной и

Северной Америкой напрямую. Имеющиеся данные не указывают, в каком направлении происходило это расселение. Некоторые авторитетные специалисты настаивают на том, что оно шло из Северной Америки в Южную, другие столь же уверены, что оно происходило в противоположном направлении, а как это было в действительности, не знает никто. Проблема расселения сумчатых в Австралию (или из нее) таит в себе еще большие трудности.

Можно считать достаточно хорошо установленным, что Австралия никогда не соединялась непосредственно ни с Южной, ни с Северной Америкой. Уже давно известно, что сумчатые независимо от того, когда они возникли, в позднем мелу были обильны в Северной Америке. С давних пор имеются также некоторые доказательства существования в прошлом контакта между фаунами Северной Америки и Азии; сейчас объем таких данных возрос. Прежде считалось, что некогда Австралия непосредственно соединялась с Азией, и даже после того, как подобная идея была отвергнута почти всеми исследователями, занимавшимися этим вопросом, казалось все же очевидным, что в течение некоторого определенного времени между Азией и Австралией существовала цепь островов и что некоторые животные переходили по этим островам с одного континента на другой, как по камешкам через ручей. До самого последнего времени на этом основывалась популярная гипотеза, что сумчатые распространились из Северной Америки в Австралию через Азию. (По-видимому, никому не приходило в голову, что расселение могло бы происходить из Австралии в Северную Америку через Азию.)

В свете более поздних исследований эта гипотеза представляется настолько невероятной, что в настоящее время ее едва ли можно поддерживать. Во-первых, стали довольно хорошо известны позднемеловые и раннекайнозойские фауны млекопитающих некоторых частей Азии; надежно определимые остатки сумчатых в них отсутствуют. Эти данные наводят на размышления, но, как это часто бывает с негативными доводами, их нельзя считать решающими. Ведь может случиться, что азиатские сумчатые пока просто не попали в коллекции или что они жили в районах, из которых ископаемые млекопитающие соответствующего возраста пока еще не известны. Недавно, однако, возникло еще одно соображение, в свете которого азиатско-австралийская гипотеза становится почти невероятной. Сумчатые попали в Австралию, по-видимому, в меловое время, и уж несомненно в самом начале кайнозоя. Если они расселились из Австралии, а не в Австралию, значит, это наверняка происходило в меловое время, поскольку мы совершенно точно знаем, что в то время они уже жили в обеих Америках. Однако сейчас уже имеются довольно обширные и общепризнанные данные, свидетельствующие о том, что Австралия находилась тогда очень далеко от Азии (рис. 3) и что

«камешков» для перехода с одного континента на другой еще не было. В то время Австралия располагалась достаточно близко к Восточной Антарктиде и, возможно, даже соединялась с ней. Затем, в раннем кайнозое, Австралия начала дрейфовать к северу и, вероятно, достигла примерно своего нынешнего местоположения и расстояния от Азии где-то в миоцене, т. е. на десятки миллионов лет позднее, чем должно было происходить первоначальное межконтинентальное расселение сумчатых.

Имеющиеся данные пока еще недостаточно полны для того, чтобы назвать эти рассуждения обоснованной теорией в строго научном смысле слова «теория», но в настоящее время в качестве наиболее вероятной гипотезы можно принять, что сумчатые расселились в ту или иную сторону между Южной Америкой и Австралией через Антарктиду. Вряд ли, однако, можно предполагать, что это происходило по какому-то непрерывному и легко-преодолимому сухопутному соединению. Расселение млекопитающих по такому соединению редко идет только в одном направлении. Если бы такой путь между этими двумя континентами существовал, то, помимо сумчатых, некоторые из многих других древних млекопитающих Южной Америки, вероятно, достигли бы Австралии. Хотя имеющиеся факты не позволяют

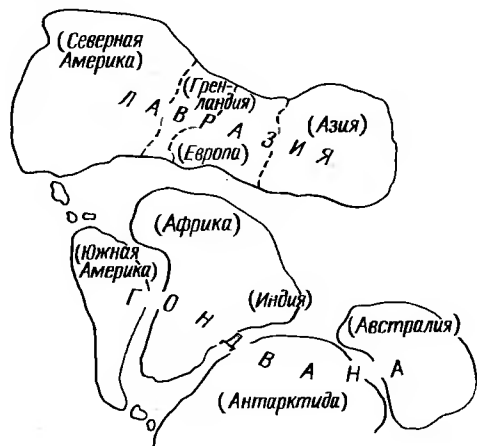


Рис. 3. Возможная конфигурация материков приблизительно в середине мелового периода.

Это схема, отражающая взаимное расположение масс суши, а не карта, показывающая их форму. Изображены две основные массы суши: Лавразия на севере и Гондвана на юге. К концу мелового периода, а возможно, задолго до этого Гондвана начала распадаться. Палеогеографическая картина усложнялась наличием на материковых массах мелких (эпиконтинентальных) морей, не показанных на этой схеме. Названия в скобках указывают, из каких масс суши произошли современные континенты, а также остров Гренландия и субконтинент Индия.

полностью исключить того, что некоторые животные дошли до Австралии, это представляется в высшей степени маловероятным. Окончательно разрешить эту загадку, как и многие другие, с которыми мы встретимся в этой истории, пока не удалось, но некоторые успехи в этом направлении достигнуты, и можно ожидать дальнейшего движения вперед.

Имеются основания предполагать, что сумчатые возникли не на гипотетической массе суши, в состав которой входили два, три или все четыре современных континента (Северная и Южная Америка, Антарктида и Австралия), а сначала, вероятно, только на одном из них. Судя по некоторым данным, область их происхождения можно считать Северную Америку, и к такому же мнению склоняются, пожалуй, все, кто связан с этими проблемами. Нет, однако, данных, говорящих о том, что область происхождения сумчатых не мог бы быть какой-то другой из этих континентов: данные за или против той или иной версии в настоящее время отсутствуют. Наиболее разумным и справедливым было бы просто сказать, что сумчатые, по всей вероятности, сначала появились в области, находящейся сейчас на одном из четырех континентов, но что мы просто не знаем, на каком именно. Разумеется, истинное направление раннего расселения сумчатых зависит от того, где они возникли.

Загадки *Xenarthra* в какой-то степени прояснились. Эта группа, к которой относятся главным образом броненосцы, глиптодонты, ленивцы (древесные и наземные) и муравьеды, приобрела, вероятно, свои отличительные особенности в Южной Америке (см. однако, дополнительные замечания на с. 53—54). Практически вся последующая сложная эволюция отряда *Xenarthra* происходила на этом континенте. Только к концу кайнозоя началось расселение его членов. Оно, несомненно, шло из Южной Америки — частично по цепочкам островов или морским путем, а частично по сухопутному соединению Южной Америки с Центральной, ставшему в конце концов сплошным. Так представители этого отряда достигли Северной Америки, а также островов в группе Больших Антильских. На этих недавно освоенных территориях ксенартры, в частности ныне вымершие наземные ленивцы, претерпели некоторую ограниченную дальнейшую эволюцию. За пределами Южной Америки ксенартры сохранились до наших дней только в Центральной Америке, и лишь один единственный вид броненосцев заходит еще дальше, в южные районы США.

Хотя эволюция *Xenarthra* несомненно происходила в основном в Южной Америке, они должны были иметь каких-то предков, которые жили либо там, либо где-то в другом месте. Такие доксенартровые формы даже после того, как они приобрели отличия от предков большинства остальных млекопитающих, могли дать начало родичам *Xenarthra* на других материках.

В этом и заключается загадка Xenarthra, на которую до сих пор не найдено удовлетворительного ответа. В палеоцене, эоцене и олигоцене Северной Америки существовала группа млекопитающих, сейчас достаточно хорошо изученная, которую великий североамериканский палеонтолог У. Д. Мэтью (W. D. Matthew, 1871—1930) назвал палеанодонтами (Palaeanodonta). Некоторые из этих животных походили на броненосцев, хотя в их коже не было костных пластин, имеющих у всех Dasypodidae. Они напоминали также ящеров (панголинов), живущих сейчас в Африке и Южной Азии. Панголинов часто называют чешуйчатыми муравьедами, хотя они совсем не похожи на южноамериканских муравьедов, относящихся к ксенартрам; теперь, чтобы отделить панголинов от Xenarthra, их обычно именуют Pholidota. Еще в XVIII в. группы, которые сейчас называют Pholidota и Xenarthra, были объединены в более крупную систематическую категорию Edentata («беззубые»). (У большинства эдентат в этом широком смысле на самом деле зубы есть, но у южноамериканских муравьедов и панголинов их нет.)

Мэтью полагал, что его палеанодонты также относятся к Edentata в старом широком понимании и что они представляют собой третью ветвь, отошедшую от общего корня эдентат, отличающуюся как от Xenarthra, так и от Pholidota. Таким образом, и сумчатые, и ксенартры, по-видимому, в далеком прошлом были как-то связаны с ранними предковыми группами, вероятно меловыми, которые также достигли Северной Америки или возникли в ней. Такой взгляд был распространен среди специалистов по млекопитающим до 1970 г., когда Р. Дж. Эмри (R. J. Emry) заявил, что одно семейство палеанодонт (Metacheiromyidae прежних авторов) не только сходно с панголинами, но и принадлежит в действительности к тому же самому семейству (Manidae) и не имеет никакого отношения к Xenarthra. Эмри не учитывал того, что другая ветвь Palaeanodonta (сем. Epiacotheriidae) не похожа на панголинов. Позднее (в 1972 г.) два ведущих исследователя ископаемых млекопитающих, главным образом южноамериканских, Р. Паскуаль (R. Pascual) и Б. Паттерсон (B. Patterson), высказали мнение, что Palaeanodonta произошла от тех же предковых форм, что и Xenarthra, и что сходство некоторых из них с панголинами является конвергентным.

Совсем недавно, в конце 1978 г., появилось сообщение о находке в среднем эоцене Германии несомненных остатков панголина (Manidae). Хотя эта форма еще полностью не описана¹, она, несомненно, более прогрессивна, чем среднеэоценовый

палеанодонт *Metacheiromys* Северной Америки, и у него больше общих с современными панголинами специализированных или производных признаков. Эта находка заставляет сильно усомниться в том, что Эмри был прав, рассматривая *Metacheiromys* в качестве прямого предка ныне живущего *Manis*. и делает менее убедительной, хотя сама по себе и не опровергает, точку зрения Эмри, что палеанодонты были манидами, а не просто конвергировали в их сторону.

После того как эта глава была написана и отослана издателю, проблема происхождения и родственных связей Xenarthra еще более усложнилась в связи с публикацией заметки об одном открытии, сделанном в Китайской Народной Республике. Я признателен Чжоу Миньчэню и Динь Суину из Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской Академии наук (Пекин) за полученные от них недавно (в мае 1979 г.) предварительное сообщение, заметки и фотографии. Экземпляр, о котором идет речь, представляет собой почти полный скелет из позднепалеоценовой формации ноньшань в Наньшуне, Гуандун, Южный Китай. Динь назвал его *Ernanodon antelios* и рассматривает его как «примитивную форму ксенартра».

Если *Ernanodon* действительно относится к ксенартрам, то это древнейшая находка представителя этой группы, известная за пределами Южной Америки. Она ставит трудные вопросы относительно того, где возникли Xenarthra и как они оказались распространёнными в Южной Америке и в Южном Китае — районах, крайне удаленных друг от друга, между которыми не было непосредственной связи, несомненно задолго до возникновения Xenarthra, а быть может, и никогда. К возможности того, что *Ernanodon* является ксенартром, следует отнестись серьезно, принимая во внимание авторитетное мнение Диня, а также Чжоу, который в личном сообщении поддерживает точку зрения Диня, хотя ее еще нельзя считать полностью обоснованной. *Ernanodon* обладал некоторыми примитивными признаками, не имеющими явного сходства с признаками ксенартр, и, по-видимому, он не может существенно помочь выяснению родственных связей между группами. В это же самое время в Южной Америке обитали несомненные и уже давно не столь примитивные ксенартры, так что *Ernanodon* не мог быть одним из их предков. Лишь о немногих из его производных или специализированных признаков авторы уверенно говорят как о ксенартровых. Среди них заслуживают внимания «зачатки сочленения ксенартрового типа на последних грудных позвонках» и наличие двух гребней на лопатке. В Южной Америке такой тип сочленения позвонков находился в это время не на зачаточной стадии, а уже достиг полного развития. Лопатка с двумя гребнями, хотя и заставляет задуматься, не может быть убедительным доказательством. Не у всех Xenarthra имеются два четко выраженных гребня, тогда как такие гребни присутствуют у

¹ Теперь опубликовано полное описание европейского панголина *Eomanis waldi* (Storch G. 1978. *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Pholidota). Senckenbergiana lethaea, 59, 4—6, 503—529). — Прим. ред.

представителей других групп, в том числе и у некоторых насекомоядных.

Ernanodon обладает также производными, специализированными или прогрессивными признаками (например, на плечевой кости), которые, по-видимому, адаптивно конвергентны соответствующим признакам эдентат в широком смысле. Детали строения скелета эрнанодона не так уж близки к аналогичным признакам Xenarthra или, скажем, других Xenarthra. По некоторым производным признакам эрнанодон еще более резко отличается от любого из южноамериканских Xenarthra, а также от обоих семейств североамериканских палеанодонт — *Metacheiromyidae* и *Epoicotheriidae*. Таким образом, пока не будут проведены дальнейшие исследования, помимо возможности принадлежности эрнанодона к Xenarthra, нельзя, вероятно, полностью исключить еще две гипотезы, а именно: 1) что *Ernanodon* относится к особой ветви, отходящей от общего ствола эдентат или от еще более раннего ствола или 2) что он имеет совершенно иных предков и черты его сходства с Xenarthra, Palaeanodontia и Pholidota объясняются лишь конвергенцией.

Что касается биогеографической проблемы, то Динг высказывает несколько альтернативных предположений: что эдентаты вообще (и вероятно, ксенартры) возникли в Гондване; что они возникли на северных континентах, причем доказательством этого служит находка *Ernanodon* в Китае; и наконец, что «нельзя, видимо, полностью исключить вероятность того, что *Ernanodon* является реликтом более ранних мигрантов с юга (или к югу), шедших либо не по тому пути, по какому они могли идти с севера, либо по каким-то совсем иным путям» (Ding, 1979, с. 63—64). Здесь некоторым образом подразумевается участие дрейфа континентов. Подобные вопросы потребуют дальнейшего обсуждения, когда особенности и родственные связи *Ernanodon* будут изучены более полно.

В настоящее время представляется необходимым (или по крайней мере благоразумным) признать, что мы не знаем ни того, где возникли Xenarthra, ни от кого они происходят. Нам известно лишь, что ксенартры жили в Южной Америке в позднем палеоцене или раньше и что почти вся их последующая эволюция протекала на этом континенте.

Что касается копытных, то, как мы уже отмечали, все они, вероятно, происходят от представителей относительно примитивного отряда, называемого Condylarthra. Кондилартры известны из позднемиоценовых отложений как Южной, так и Северной Америки; они встречаются также и в раннем кайнозое Южной

и Северной Америки, Европы и Азии. Некоторые южноамериканские представители этой группы настолько сходны с отдельными формами северных материков, что отнесение их к разным семействам, возможно, не оправдано существующими между ними небольшими различиями. Достоверные находки Condylarthra из Африки в настоящее время отсутствуют, но при этом следует иметь в виду, что палеоценовые и раннеэоценовые млекопитающие этого континента вообще практически не известны. Сложный состав несколько более поздней местной фауны африканских копытных позволяет думать, что там существовали ранние кондилартры и что они претерпели на этом континенте прогрессивную радиацию. Совершенно невероятно, однако, чтобы кондилартры или какие-нибудь другие плацентарные копытные когда-либо обитали в Австралии.

Основываясь на этих фактах и разумных выводах из них, легко построить такую гипотезу. Возможно, кондилартры возникли на континенте (хотя существование его само в какой-то мере гипотетично), называемом Лавразией (рис. 3), который в докайнозойское время охватывал всю сушу, теперь разделенную на Северную Америку, Европу и Азию. Быть может, первые копытные расселились в Южную Америку или переместились туда по островам из западной Лавразии, теперь (но не тогда) выделившейся в материк Северной Америки, а также расселились в Африку, из центральной Лавразии, которая соответствует современной Европе и которая в течение части кайнозоя (но не прежде и не в настоящее время) была отделена морем от нынешней Азии. Впоследствии в каждом из регионов, которые сейчас соответствуют Северной Америке, Европе, Азии и Африке, время от времени независимо возникали многие другие семейства и отряды копытных; при этом между ними существовало некоторое взаимодействие вследствие фаунистического обмена, периодически возникавшего между Северной Америкой и Евразией и между Евразией и Африкой. В отличие от этого в Южной Америке эволюция копытных на протяжении большей части кайнозоя происходила в полной изоляции.

Чем дальше разворачивается эта гипотеза, тем менее гипотетичной она становится, но ее первую половину можно было бы почти с равным успехом назвать воображаемой историей. Это допустимая, но не единственная возможность. Не исключено даже, что Амегино, исходивший из ошибочных предположений, в данном случае был прав и что копытные действительно впервые возникли в Южной Америке. В связи с этим вопросом, равно как и с некоторыми другими, возникавшими по ходу нашей истории, вполне уместно замечание, которое часто повторял У. Б. Скотт (см. гл. 2). Скотт заимствовал эту цитату у Джека Робинсона, старого переселенца, которого он встретил в 1877 г. в Форт-Бриджере, в Вайоминге. Когда кто-нибудь что-

Недавно представитель Xenarthra — мирмекофагид *Eurotamandus* — описан из эоцена Западной Европы (Storch G. 1981. Senckenbergiana lethaea. Bd. 61, № 3, 6, 247—289) — Прим. ред.

нибудь рассказывал «дяде Джеку», он обычно говорил: «Может, оно и так, но я этому не верю».

Здесь уместно сказать об одном чрезвычайно странном обстоятельстве. В течение преобладающей части кайнозоя подавляющее большинство южноамериканских копытных принадлежало к отряду *Notoungulata*. Эта группа животных представляется нам самой типичной для Южной Америки, и ее возникновение на этом континенте не вызывает сомнений. Однако несколько экземпляров вероятных нотоунгулятов было найдено в США, Монголии и Китае. Отложения, в которых они встречаются в Северной Америке и в Азии, примерно одного возраста, и их можно относить к самому концу палеоцена или к самому началу эоцена в зависимости от того, где именно проводится искусственная граница между этими двумя эпохами. Быть может, называть эти ископаемые формы «вероятными нотоунгулятами» — чрезмерная предосторожность, поскольку их зубы действительно имеют характерные признаки, известные только у ранних и все еще относительно примитивных или неспециализированных южноамериканских нотоунгулятов. Все же минимальная осторожность здесь необходима, поскольку эти зубы достаточно своеобразны, чтобы оправдать отнесение их к семейству, не известному в Южной Америке и названному уже упоминавшимся У. Д. Мэтью *Arctostylopidae*, а также поскольку строение ушной области у этих животных пока не известно. Строение ушной области южноамериканских нотоунгулятов хорошо изучено; оно в высшей степени сложно и отличается от ее строения у любого неюжноамериканского млекопитающего.

Если, что в общем-то достаточно вероятно, *Arctostylopidae* действительно относятся к нотоунгулятам, то этому, по видимому, имеются только два возможных объяснения. Либо эволюция *Notoungulata* началась за пределами Южной Америки, например в южных районах Северной Америки, и арктостилопиды являются уцелевшими остатками этого исходного ствола, либо некая все еще примитивная группа южноамериканских нотоунгулятов покинула островной континент Южной Америки и достигла Северной Америки, преодолев морскую преграду путем дрейфа на плавнике или расселения по цепи островов, и в скором, по геологическим понятиям, времени проникла также из Северной Америки в Азию. Авторитетные специалисты Паскуаль и Паттерсон, на которых мы уже ссылались по другому поводу, склоняются к первому объяснению, но я нахожу несколько более вероятным второе. Обнаружение в Центральной Америке древних млекопитающих, предпочтительно меловых или самое позднее — палеоценовых, позволит, возможно, окончательно решить этот вопрос. Так или иначе, весьма вероятно, что большинство известных семейств южноамериканских копытных или даже все они возникли на этом континенте.

Все, что до сих пор обсуждалось в этой главе, не помогает разгадать, почему кайнозойская фауна млекопитающих Южной Америки берет начало только от трех основных стволов: сумчатых, ксенартр и копытных, но завеса над этой тайной начинает приподниматься. Если говорить в общих чертах, ограниченность числа основных стволов и их несбалансированность обусловлены, по всей вероятности, тем, что Южная Америка стала островным континентом вскоре после того, как произошла дифференциация млекопитающих на сумчатых и плацентарных, и начинался процесс радиации плацентарных на многочисленные группы, ставшие затем, по таксономической терминологии, отрядами. А в Южную Америку, преодолевая морскую преграду, попадали только жалкие крохи от того разнообразия млекопитающих, какое развивалось на огромных массивах суши, периодически соединявшихся и разъединявшихся и соответствующих нынешним Северной Америке, Евразии и Африке.

ЛИТЕРАТУРА

- Simpson G. G.* 1978. Early mammals in South America: Fact, controversy and mystery. *Proceeding of the American Philosophical Society*, 122, 318—328. После публикации приведенной выше статьи были получены следующие работы:
- Chow Minchen.* (Английское резюме статьи, находившейся в печати, 1979.) A new edentate from the Paleocene of Guangdong.
- Ding Su-yin.* 1979. A new edentate from the Paleocene of Guangdong. *Vertebrata Palasiatica*, 17, 57—64. (Текст на китайском языке с более коротким изложением на английском.)
- South China "Redbeds" Research Group (авторы не названы). 1977. Paleocene vertebrate horizons and mammalian faunas of South China. *Scientia Sinica*, 20, 665—678.
- Storch G.* 1978. Ein Schuppentier aus der Grube Messel — zur Paläobiologie eines mitteleozänen Maniden. *Natur und Museum*, 108, 301—307.

ПЕРВАЯ ФАЗА: ОДНИ СТАРОЖИЛЫ

На протяжении всего палеоцена и значительной части, хотя, вероятно, не всего, эоцена известные нам фауны млекопитающих Южной Америки состояли, как уже говорилось, только из трех крупных групп: сумчатых, ксенартр и копытных (рис. 4 и 5). В процессе эволюции на совершенно изолированном континенте каждая группа уже достигла разнообразия и некоторой степени специализации. Эти группы — настоящие старожилы, древнейший фаунистический пласт Века млекопитающих на этом континенте. Теперь мы рассмотрим сообщества, условия обитания и — в общих чертах — экологию этих групп в то время, когда они одни пользовались благами этой великолепной изоляции. Таковы темы данной главы, в которой рассматриваются три века наземных млекопитающих: риочикский, касамайорский и мастерский. О том, что в конечном итоге произошло с этими старожилками, будет рассказано в последующих главах.

Необходимо все время помнить, что фактический материал палеонтолога, особенно на ранних этапах исследования, происходит обычно из небольших районов большого материка. Исходя из этого материала, мы делаем обобщения, которые, возможно, справедливы для континента в целом, однако детали, скорее всего, будут носить локальный характер. В конкретных местонахождениях и районах слагались самые различные ситуации и происходили события, о которых у нас может не быть прямой информации. Смысл этого замечания сразу станет ясен из следующего примера: риочикские фауны Аргентины (несколько местонахождений в Патагонии) и Бразилии (только Итабораи), хотя и имеют сходные черты, указывающие на их примерную одновременность, в некоторых отношениях резко различаются. Несомненно условия среды и общая экология аргентинской и бразильской фаун в чем-то были не сходны.

Риочикские осадки в Патагонии — это в основном пески водного происхождения, отлагавшиеся на низкой аллювиальной равнине водотоками, начинавшимися в холмах где-то на западе. Тут росли деревья, в виде отдельных групп или сплошных лесов, а также несомненно было много низкорослых кустарников. В водотоках жили аллигатороподобные крокодилы, а также, конечно, рыбы, хотя остатки последних в отложениях данного возраста не известны. Климат был по крайней мере умеренно теплым, а возможно, и субтропическим, но, во всяком случае, весьма отличался от теперешнего холодного климата ныне безлесных равнин и плоскогорий Патагонии.

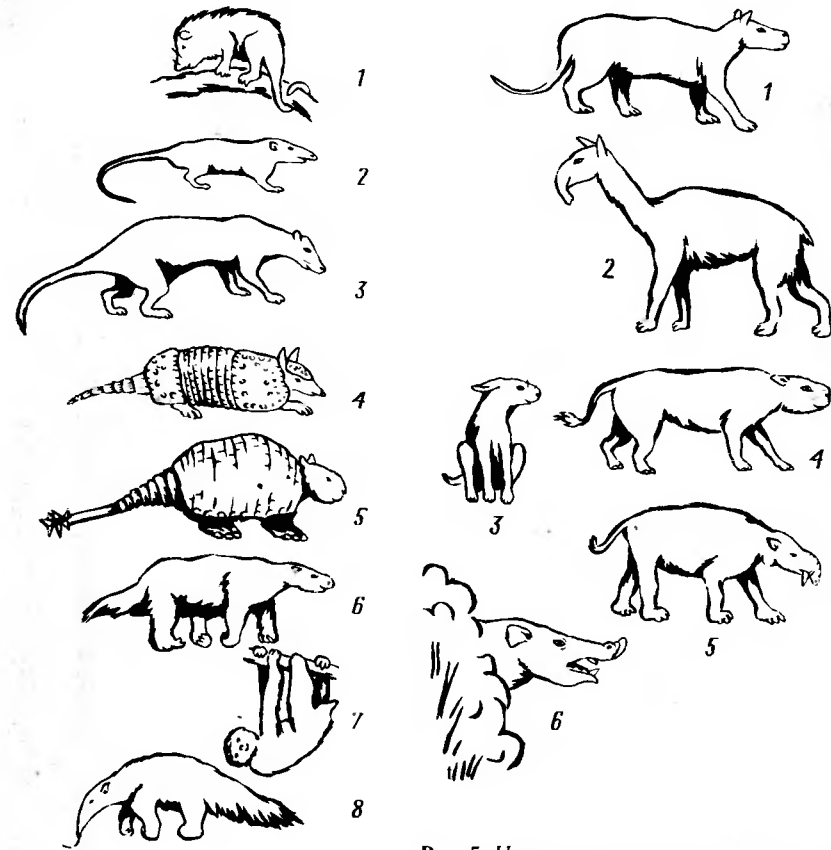


Рис. 4. Некоторые сумчатые (три верхних рисунка) и ксенартры (остальные рисунки) — потомки старожилы первого фаунистического пласта. Изображенные здесь представители дидельфоидов (опоссум) (1), ценолестонидов (2), броненосцев (4), древесных ленивцев (7) и муравьедов (8) дожили до наших дней. Остальные рисунки — реконструкции кайнозойских представителей различных групп: боргиеноидов (3), глиптодонтов (5) и наземных ленивцев (6).

Рис. 5. Некоторые копытные — потомки старожилы первого фаунистического пласта. Реконструкция представителя кондилартр (1) основана на североамериканском экземпляре, поскольку ни одного скелета южноамериканских кондилартр неизвестно, однако наиболее примитивные формы обоих континентов, вероятно, были очень похожи друг на друга. Изображены здесь представитель литоптерн — плейстоценовая *Macrauchenia* (2). Весьма разнообразны нотоунгуляты представлены хетотерием (3) и довольно генерализованной древней формой из сем. *Isotemnidae* (4). Аstrapotherium (5) и пиротерии (6) представлены своими типовыми родами. О строении туловища *Pyrotherium* данных недостаточно, а поэтому реконструкция ограничена головой.

В риочикской фауне Патагонии преобладают копытные; все они, за единственным исключением, — мелкие примитивные листоядные животные. Здесь обнаружены четыре вида литоптерн, принадлежавших к двум семействам — *Macraucheniiidae* и *Proterotheriidae*; эти семейства в то время еще не так явно отличались друг от друга и были значительно менее специализированными, чем их более поздние потомки. Наиболее обильны и наиболее разнообразны были нотоунгуляты, что обычно для ранних южноамериканских фаун. Десять известных отсюда видов относятся к четырем или пяти семействам, в то время пока еще не очень отличавшимся друг от друга: *Henricosborniidae*,? *Notostylopidae*, *Oldfieldthomasiidae*, *Interatheriidae* и *Isotemnidae*. Одно крупное копытное — ксенунгулят *Carodnia* — уже имело специализированные зубы с острыми гребнями, также, очевидно, приспособленные к питанию листьями с небольших деревьев или более высоких кустарников, чем те, которыми питались значительно более многочисленные мелкие листоядные. Известны две формы самых примитивных копытных — кондилартр; вероятно, эти формы были всеядными. Встречались броненосцы, но очень редко; другие ксенартры, кроме них, здесь не известны. Единственные сумчатые, присутствие которых достоверно установлено, — это четыре вида своеобразного семейства *Polydolopidae*. У этих животных были увеличенные нижние резцы, вонзавшиеся в пищу или щиплющие, за которыми у большинства родов следовал режущий зуб с гребнями, а затем дробящие и перетирающие моляры. Экология полидолопид неясна. Когда будет рассматриваться история сумчатых, будет более детально показано, что они, возможно, питались семенами и мелкими плодами, но, вероятно, потребляли и некоторую животную пищу.

Поскольку в Итабораи ископаемые остатки встречаются в расщелинах и пещерах, по вмещающим породам нельзя сказать ничего определенного об условиях обитания фауны. Животные, кости которых там найдены, не жили, конечно, в расщелинах или пещерах. Характер ископаемых указывает, что это был хорошо обводненный район с теплым климатом, как и в Патагонии, однако его фауна была иной, причем интерпретировать эти отличия с точки зрения экологии нелегко.

Из Итабораи описаны только два вида нотоунгулят, но один из них был там довольно обилён. Найдены также многочисленные остатки одного тригоностилопиды — представителя группы листоядных копытных, неизвестной из риочикии Патагонии, но обычной там в следующем веке — касамайории. *Carodnia*, впервые обнаруженный в Патагонии, в Итабораи обычен. Присутствуют здесь некоторые кондилартры и литоптерны, но очень отличающиеся от известных из Патагонии, а также относительно примитивный полидолопид. Наиболее замеча-

тельной особенностью риочикской фауны Бразилии является обилие и разнообразие опоссумов — *Didelphidae* в широком смысле; отсюда описано 13 различных родов. В Патагонии из риочикии и мастэрсии это семейство вообще неизвестно, а в разделяющем их касамайории встречается очень редко.

Такое число столь разнообразных родов опоссумов не найдено ни в каком другом местонахождении и ни в какое другое время, вплоть до настоящего. Я не могу высказать никаких предположений о той особой причине, вероятно экологической, по которой все они находились именно здесь и именно в это время. Эта находка подтверждает общий вывод, что в раннем кайнозое сем. *Didelphidae* претерпело в Южной Америке значительную радиацию, а впоследствии большинство эволюционных линий этого семейства вымерло.

Из Итабораи известны три мелких плотоядных сумчатых хищника, относящихся к боргиенидам. Ни один из них не встречается в риочикии Патагонии, хотя один примитивный род, *Patene*, встречается как в итаборайском риочикии, так и в патагонском касамайории. Для известных риочикских фаун была характерна, по-видимому, несбалансированность соотношения между плотоядными и травоядными млекопитающими. В тех фаунах, которые можно считать хорошо сбалансированными (существовавшими в других местах или в более поздние времена в той же Южной Америке), хищных млекопитающих меньше, чем травоядных, но тем не менее они составляют существенную часть сообщества млекопитающих и достаточно разнообразны.

Очевидную несбалансированность между хищными и травоядными в риочикии, а также в касамайории и мастэрсии можно объяснить, по крайней мере частично, тем, что не все хищники принадлежат к млекопитающим и что в эти века существовали и хищные рептилии. Это были разнообразные крокодиловоподобные: собственно крокодилы и аллигатороподобные крокодилы. Были там и грозные хищники, как, например, род *Sebecus*, найденный и в риочикии, и в касамайории, — с высокой узкой мордой и большими кинжаловидными зубами. По крайней мере в касамайорской, а возможно, и в остальных фаунах, о которых здесь идет речь, встречаются также крупные хищные змеи, похожие на удавов или питонов. Таким образом, при высокой численности травоядных млекопитающих не было недостатка и в хищниках.

Породы касамайорского возраста, залегающие в некоторых местонахождениях в Патагонии непосредственно на риочикских породах, чрезвычайно резко отличаются от последних. Они почти целиком вулканического происхождения и состоят главным образом из вулканического лепла, частично переотложенного водными потоками после того, как он выпал. Значительная часть

этого пепла была изменена также под действием грунтовых вод или в результате выветривания и превратилась в своеобразную горную породу, которая при увлажнении сильно насыщается водой и разбухает. Это бентонит, получивший свое название по форту Бентон в Монтане; его основным компонентом является глинистый минерал монтмориллонит, названный так по местонахождению этого минерала во Франции. В течение касамайорского времени и, как будет показано дальше, на протяжении миллионов лет после него происходил ряд мощных вулканических извержений, в результате которых многие тысячи квадратных километров покрылись толстым слоем пепла.

Несмотря на эту поразительную вулканическую активность, область, называемая теперь Патагонией, была пригодна для жизни и в ней обитало множество млекопитающих и других животных. Имеются некоторые, хотя и скудные, данные о наличии в этой области древесной растительности, но, судя по населявшим ее огромным стадам многих видов травоядных, растительность там, должно быть, была обильной. Пепел, содержащий остатки этих животных, накапливался на обширной равнине, расположенной невысоко над уровнем моря, на которой были кой-какие ручьи и небольшие озера; в них жили рыбы, лягушки и крокодилы, в том числе и грозный *Sebecus*, который, как уже говорилось, присутствовал еще в риочикское время. Климат в этой части южной области Южной Америки был, вероятно, влажным и теплым, возможно еще более влажным и теплым, чем в риочикское время.

Фауна, известная из касамайория (рис. 6), содержит те же самые отряды млекопитающих, что и риочикская, за исключением Xenungulata, известных только из риочикия; кроме того, в ней представлены Astrapotheria и Pyrotheria, известные начиная с касамайория и позже и не найденные пока в риочикии, хотя в то время они, вероятно, уже существовали. Состав семейств также в основном одинаков. Если не считать новых отрядов, в касамайорское время в летописи впервые появляются два семейства нотоунгулят — Archaeopithecidae и Archaeohygacidae. Археопитециды были все еще примитивными нотоунгулятами и мало отличались от некоторых риочикских форм; тем не менее эти последние кажутся более близкими к предковым формам группы, которая в конце концов развилась в совершенно особое семейство (Interatheriidae). Однако археогирациды были более прогрессивны, чем любые другие из риочикских нотоунгулят. Коронки их коренных зубов начинали становиться выше, чем у более ранних форм или чем у других современных им нотоунгулят. Это отражает начало смены пищи у растительноядных: от листьев, т. е. относительно мягкого растительного корма, они перешли к питанию травами или другой жесткой растительностью.

Все плотоядные хищники по-прежнему относились к сумчатым (что продолжалось на протяжении большей части кайнозоя), и отношение хищных к травоядным среди млекопитающих было по-прежнему низким, хотя и не настолько низким, как в известных нам риочикских фаунах. В касамайории существовал также один крупный, уже довольно специализированный сумчатый хищник, боргиенид, обладавший конвергентным сходством с плацентарными хищниками из собакых. Это несомненно свирепое

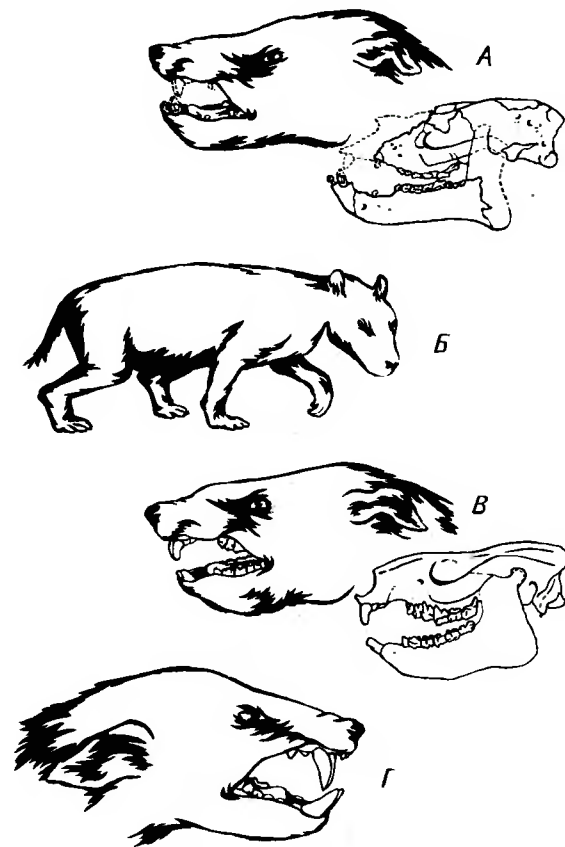


Рис. 6. Некоторые раннеэоценовые (касамайорские) млекопитающие из Патагонии.
 А. Череп и реконструкция головы тригоностилопида (*Trigonostylops*). Б. Реконструкция примитивного нотоунгулята — изотемниды (*Thomashuxleya*).
 В. Череп и реконструкция головы слабо специализированного нотоунгулята — нотостилопида (*Notostylops*). Г. Реконструкция головы *Arminiheringia* — крупного сумчатого хищника из боргиенид.

создание, *Arminiheringia auceta* Ameghino было по крайней мере такого же размера, как крупный экземпляр современного волка. Конвергентная эволюция уже выровнила несбалансированность, возникшую из-за отсутствия в древней Южной Америке плацентарных хищников. Что касается других сумчатых, то в патагонском касамайории изредка встречаются опосумы, хотя значительное число их, вероятно, все еще обитало в других районах Южной Америки. Достигли своего расцвета странные полидолопиды. Они едва дожили до десеадия, а затем вымерли.

Как показывают имеющиеся находки, кондиляртры также находились в фазе своего расцвета. Они сохранялись здесь до фриасия (средний миоцен), тогда как во всех остальных районах земного шара к этому времени они уже вымерли. Затем собственно кондиляртры вымерли и в Южной Америке, хотя различные ранние ветви их ствола — другие копытные, а также причудливый африканский трубказуб — дожили до наших дней. Литоптерны были многочисленны, но все еще весьма примитивны. Преобладали в фауне нотоунгуляты; к 1967 г. из касамайории было описано 7 семейств и 23 рода этого отряда. Возможно, что в собранных, но еще не описанных в печати коллекциях имеются и другие представители нотоунгулят. В касамайории все они были относительно примитивны и еще не претерпели характерной специализации в разных направлениях, выявляющейся в более поздних фаунах. Как мы уже отмечали, частичное исключение из этой общей закономерности представляют собой касамайорские *Archaeohyracidae*.

Из *Xenarthra* в касамайории, по-видимому, были обильны броненосцы. От них обычно находят отдельные костные щитки; таких щитков на одном животном очень много, и это несомненно создает преувеличенное представление относительно обилия животных в данной фауне. Найдена значительная часть скелета одного броненосца, и среди прочих интересных вещей оказалось, что зубы этого броненосца были покрыты эмалью. Зубы всех известных более поздних броненосцев совершенно лишены эмали.

Вулканическая деятельность, подобная касамайорской, продолжалась и на протяжении мастэрского века, однако некоторое поднятие равнин Патагонии привело к посткасамайорской эрозии. В результате этого отложения с мастэрской фауной в Патагонии более локальны, чем с касамайорской. Мастэрская фауна известна несколько хуже, чем касамайорская, однако некоторые недавние сборы еще не описаны. Отсутствие в описанных коллекциях таких теплолюбивых животных, как крокодиловые и змеи типа питонов, а также относительная скудость сумчатых считаются свидетельством того, что климат на широте центральной Патагонии стал несколько прохладней, однако это может быть случайным эффектом небольшого объема коллекций.

Все то, что нам доподлинно известно о мастэрсии, говорит о

том, что это была фауна млекопитающих переходного типа. В ее состав входит сумчатое из полидолопид, которое здесь уже можно считать архаичным элементом. Присутствуют хищные боргиениды, но они редки, возможно вследствие случайности выборки. Кондилляртры не известны в Аргентине ни в мастэрсии, ни после него, но мы знаем, что в тропической Южной Америке они дожили до миоцена включительно.

Среди по-прежнему доминировавших нотоунгулят примитивные *Henricosborniidae* и *Archaeopithecidae* после касамайории уже не встречались, а *Notostylopidae*, *Oldfieldthomasiidae* и *Isotemnidae*, также довольно примитивные, в мастэрсии становятся менее обычными. Из последних трех семейств в постмастэрских фаунах указываются только *Isotemnidae*, и то с некоторой долей сомнения. Наиболее значительное изменение в отряде нотоунгулят состоит в том, что в двух семействах, *Archaeohyracidae* и *Notohippidae*, коренные зубы стали высококоронковыми. Отмечается четкая тенденция к развитию зубов более травоядного типа — тенденция, которая позднее независимо возникает и у некоторых других нотоунгулят. Возможно, что примерно в это время в Южной Америке происходила экспансия травянистых растений и расширение занимаемых ими пространств, но это только гипотеза. Несомненно, однако, что некоторые из древних местных копытных приспособлялись к более грубой пище, от которой быстрее снашивались их жевательные зубы.

Из отряда *Xenarthra* в мастэрсии впервые отмечаются ленивцы и глиптондонты. В то время они уже обладали своими характерными особенностями, так что их эволюция, очевидно, уже происходила в течение некоторого времени. Наиболее вероятное объяснение их видимого отсутствия в риоикии и касамайории и редкой встречаемости в мастэрсии заключается в том, что они были распространены или же были более обычны лишь в тропических районах континента, из которых ископаемых остатков животных этих веков у нас пока очень мало или нет вовсе. Со временем они стали многочисленными и в Патагонии.

Здесь мы на некоторое время отвлечемся от последовательности фаун. В следующих нескольких главах мы займемся историей южноамериканских старожилых, тех, чьи предки образовали первый фаунистический пласт. Затем, в гл. 11, мы снова вернемся к истории фаун, начиная с появления представителей второго фаунистического пласта.

Дополнение. После того как эта глава была написана, но до того, как ее напечатали, появилось сообщение об открытии богатых позднепалеоценовых и раннеэоценовых фаун млекопитающих в провинциях Жужуй и Сальта на севере Аргентины. Описания этих фаун еще не были опубликованы, когда эта книга пошла в печать.

ЛИТЕРАТУРА

Замечания относительно слоев, содержащих остатки млекопитающих, основаны главным образом на моих неопубликованных полевых наблюдениях и заметках. Большая часть того, что известно о рассматриваемых в этой главе трех фаунах, изложено в указанной ниже двухтомной монографии. В ней приведены также ссылки на многочисленные короткие статьи Паула Коуту по риоцикию Итаборан.

Simpson G. G. 1948, 1967. The beginning of the Age of Mammals in South America. Bulletin of the American Museum of Natural History, 91, 1—232 and 137, 1—260

СУМЧАТЫЕ

Австралия с давних пор известна как страна сумчатых, но и Южная Америка тоже была страной сумчатых. Сумчатые стали особенно многочисленны и разнообразны именно на этих двух континентах по одной и той же причине. В Австралии в раннем кайнозое, по всей вероятности, не было плацентарных млекопитающих. Сумчатые претерпели здесь адаптивную радиацию, позволившую им освоить многие из тех экологических ниш, которые на большинстве других континентов были заняты плацентарными. На значительно более поздних этапах кайнозоя в Австралию проникли плацентарные грызуны сем. мышинных (Muridae). Возможно, что они сдерживали эволюцию австралийских сумчатых в направлениях, конвергентных эволюции грызунов; только вомбаты, в сущности мало похожие на мышей, приобрели адаптивное сходство с некоторыми крупными грызунами, обитающими в других областях земного шара. Единственное, кроме мышинных, местное наземное плацентарное Австралии — это динго; но это почти наверно одичавшая форма полуодомашненных собак, завезенных аборигенами. Конечно, нельзя считать простым совпадением, что после того, как динго широко распространились на австралийском континенте, там вымер так называемый тасманийский волк, или точнее тилацин — сумчатое, наиболее сходное с собаками по внешнему виду и образу жизни. Несколько тилацинов уцелели на острове Тасмания; возможно, что они живут там еще и до сих пор, хотя в последнее время их никто не встречал.

В Южной Америке, как уже отмечалось, ранние сумчатые жили бок о бок с плацентарными, но последние были представлены там лишь причудливыми ксенартрами и многочисленными копытными. Особенно заметно отсутствие здесь плацентарных насекомоядных, грызунов и хищников, которых в Северной Америке, Евразии и Африке было очень много. Таким образом, и в Южной Америке сумчатые претерпели адаптивную радиацию, что позволило им занять — в отношении образа жизни — те места, которые на северных континентах и в Африке занимали плацентарные млекопитающие. Как станет ясно из дальнейшего, плацентарные грызуны достигли Южной Америки и притом довольно рано. Вероятно, именно по этой причине начинавшаяся эволюция сумчатых, действительно похожих на грызунов, была ограничена.

По консервативной системе, используемой в этой книге (см. гл. 4), известные южноамериканские сумчатые делятся на 8 семейств, условно объединяемых в 4 надсемейства. Одно се-

мейство, *Necrolestidae*, не отнесено здесь ни к одному из надсемейств. Единственный известный в нем род, *Necrolestes*, можно было бы выделить в самостоятельное надсемейство, но в настоящее время это сомнительно. Некоторые исследователи выделяют сверх этих восьми еще несколько семейств южноамериканских сумчатых. Наше отношение к такому распределению и причины, по которым оно здесь не было принято, излагаются в соответствующем месте книги.

История сумчатых Южной Америки начинается, как и следовало ожидать, с сем. *Didelphidae* — опоссумов в широком смысле слова. Это древнейшие сумчатые, известные в Южной Америке и вообще на Земле; наиболее примитивные члены этого семейства близки к предкам или даже являются предками всех остальных южноамериканских, а, возможно, также и австралийских сумчатых. По своему обилию в Южной Америке в наши дни дидельфиды не идут ни в какое сравнение с другими сумчатыми, из которых там сохранилось еще только одно семейство, *Caenolestidae*, содержащее по наиболее дробной классификации всего три рода. Ведущий исследователь дидельфид Освальдо Рейг (*Oswaldo Reig*) различает в современной фауне 14 родов и 71 вид. Другим исследователям такая система кажется непомерно раздутой, но никто не сомневается в том, что ныне живущие дидельфиды весьма многочисленны и в высшей степени разнообразны. Они населяют огромную область с весьма разнообразными условиями обитания: почти всю Южную Америку и значительную часть юга Северной Америки. Виды и роды имеют ограниченные ареалы, к которым они специфически приспособлены; их число в каждой отдельной местности, конечно, гораздо ниже, чем приводимое для области в целом.

Примитивные дидельфиды были преимущественно всеядными, как и большинство ныне живущих форм, которые могут питаться насекомыми, червями, улитками, ракообразными, яйцами, амфибиями, рептилиями, птицами, млекопитающими, падалью, а также плодами и другой сочной растительной пищей, причем столь интенсивно, что в некоторых районах они даже наносят серьезный вред урожаю. Одни виды потребляют больше животной, а другие больше растительной пищи; у некоторых вымерших родов специализация достигала крайней степени. Из ныне живущих дидельфид экологически наиболее своеобразен водяной опоссум, или плаун (*Chironectes minimus*) — хищник, живущий в воде и питающийся в основном раками и рыбой. *Chironectes* означает по-гречески «рукоплав», хотя животное использует при плавании главным образом свои задние лапы, снабженные перепонками. Когда этот вид впервые был обнаружен, его по ошибке приняли за выдру.

В гл. 6 уже говорилось о необычайном разнообразии дидельфид в риочикской фауне Итаборай в Бразилии. Создается

впечатление, будто эти животные, изолированные на континенте, где не было им подобных, как бы пытались экспериментировать с зачатками самых разнообразных экологических специализаций. Менее антропоморфное объяснение состоит в том, что они подверглись дизруптивному естественному отбору, действовавшему вначале на многочисленные мелкие разобщенные и периферические популяции; а затем те популяции, которые преуспели, расселились так широко, что многие из них стали занимать перекрывающиеся территории (по научной терминологии — становились симпатрическими), как в Итаборай в риочикское время.

В касамайории кроме по крайней мере одного вполне обычного дидельфида существовал еще один, более своеобразный, которого Флорентино Амегино назвал *Caroloameghinia* в честь своего брата — сборщика ископаемых. Основанием для этой дани одного брата другому были две неполные нижние челюсти с несколькими зубами и одна неполная верхняя челюсть, также с небольшим числом зубов. (Впоследствии я восстановил справедливость, назвав другое ископаемое того же возраста из Патагонии *Florentinoameghinia*.) Интерпретация, которую дал этой находке дон Флорентино, была, как и обычно, и верной, и неверной: он правильно установил происхождение рода от *Didelphidae*, но совершенно неверно истолковал его сходство с плацентарными копытными, которых он считал потомками *Caroloameghinia*. По таким признакам, как отсутствие режущих гребней на зубах и несколько большее развитие основных бугорков примитивных сумчатых, это животное действительно сходно с наиболее примитивными копытными, какими-то кондиляртрами, но это лишь адаптивное и конвергентное сходство. *Caroloameghinia* был, конечно, сумчатым, пусть менее плотоядным, чем большинство дидельфид, но настолько близкородственным последним, что теперь его с общего согласия выделяют не в особое семейство, как это делал Амегино и другие долгое время после него, а лишь в подсемейство *Caroloameghiniinae* сем. *Didelphidae*.

Следующая фауна, из которой хорошо известны дидельфиды, — сантакруская (ранний миоцен), хотя они встречаются и в промежуточных фаунах. Довольно обычен в сантакрусии один из дидельфид, которого Амегино назвал *Microbiotherium*. Это название означает «коротко живущее млекопитающее». Нет данных, позволяющих считать, что продолжительность жизни у этого животного была короче, чем у других млекопитающих таких же размеров, но нет и правила, которое бы требовало, чтобы научные названия животных имели определенный смысл; достаточно, чтобы названия отличались друг от друга и чтобы было ясно, к чему именно они относятся. Амегино понял, что *Microbiotherium* родствен дидельфидам, но выделил его в самостоятельное семейство. Наиболее явное его отличие состоит в том, что маленькие внешние (щечные) бугорки верхних моляров

развиты у него слабее, чем у дидельфид. В 1906 г. Синклер (Sinclair) — первый исследователь, занявшийся этим родом после Амегино, — решил, что он относится к сем. Didelphidae; так же думали и большинство более поздних исследователей, сохраняя в то же время подсемейство Microbiotheriinae. Это подсемейство долгое время считали вымершим, но еще в 1955 г. Рейг указал, что ныне живущий род *Dromiciops* очень сходен с *Microbiotherium* и, возможно, даже идентичен ему. С тех пор он рассматривает Microbiotheriidae как семейство, отличное от Didelphidae и представленное в наши дни родом *Dromiciops*=*Microbiotherium*(?), а возможно, и некоторыми другими родами.

Вопрос этот может показаться несущественным, чем-то вроде бури в таксономическом стакане воды. В какой-то мере так оно и есть, но тем не менее этот вопрос имеет отношение к некоторым более общим проблемам. Не так уж удивительно, что род млекопитающих, впервые описанный и названный по ископаемым остаткам и считавшийся вымершим, вероятно, 10 тыс., а может, и миллион лет назад, на самом деле существует и поныне. Знаменитый среди зоологов пример — один из родов мелких австралийских сумчатых, который полагали вымершим по крайней мере 10 тыс. лет назад. Роберт Брум (Robert Broom) назвал его *Burramys* на основании ископаемых костей, обнаруженных им в пещере в 1894 г. В 1966 г. один из этих зверьков был найден в хижине для лыжников в так называемых (явное преувеличение) «австралийских Альпах» и, как пишут, оказался настроенным весьма дружелюбно. *Dromiciops* был открыт и получил название в 1894 г., спустя всего семь лет после *Microbiotherium*, поэтому сделанное в 1955 г. замечание, что *Dromiciops* — это возможно доживший до наших дней микробиотерий, не столь сенсационно, как история буррамиса. Однако в одном отношении наш случай, возможно, еще более примечателен: если признать, что род *Dromiciops* идентичен роду *Microbiotherium*, то, следовательно, данный род как таковой существовал на протяжении примерно 20 млн. лет. Это может быть мировой рекорд для рода млекопитающих.

Наш пример затрагивает еще одну проблему, имеющую более широкое значение. Дело в том, что некоторые специалисты относят род *Microbiotherium* (вместе с *Dromiciops* или без него) к подсемейству Didelphinae, другие (таких, вероятно, в настоящее время большинство) выделяют его в отдельное подсемейство Microbiotheriinae сем. Didelphidae, а третьи — в самостоятельное сем. Microbiotheriidae. Когда какая-либо группа организмов получает таксономическое название и становится тем, что на научном языке называют таксоном, то суждение о том, является ли эта группа родом, подсемейством, семейством или таксономом какого-нибудь другого ранга, нельзя рассматривать как «верное» или «неверное». Хотя для определения ранга таксонов предложены довольно конкретные критерии, ни один из них нельзя использо-

вать как незыблемое правило. Обычно на решение этого вопроса влияют установившаяся практика или традиции, но в каждом отдельном случае оно зависит в общем от личного мнения, вкуса и суждения автора о том, насколько это удобно, гармонично и ясно.

Что касается данного примера, то я временно поместил *Microbiotherium* в подсемейство Didelphinae. Это мое суждение основывается на приводимом Рейгом перечне и анализе многих признаков современных и ископаемых опоссумов и их родичей, хотя сам Рейг выделяет данную группу в отдельное семейство. Ни у *Microbiotherium*, ни у *Dromiciops* нет ни одного известного нам признака, который не встречался бы также у родов, относимых самим Рейгом к подсемейству Didelphinae. Но у этих двух родов имеются сочетания признаков, не идентичные сочетаниям, встречающимся у других родов Didelphidae. Именно так определяются роды и родовой ранг: для каждого рода характерно свое особое сочетание признаков, которые встречаются независимо в разных сочетаниях то там, то тут в пределах семейства. По моему мнению в данном случае ранг подсемейства или более высокий не оправдан: такие соображения приложимы и к другим случаям установления ранга в систематике.

Один исследователь подобных проблем однажды цинично заметил, что некоторые систематики, по-видимому, думают, что если вы можете отличить двух животных друг от друга, то значит, они относятся к разным родам, а если нет — то к разным видам.

Помимо продолжения линии Didelphinae, приведшей к их современным процветающим популяциям, в позднем кайнозое известна другая группа родичей опоссумов, которая бесспорно заслуживает выделения по крайней мере в особое подсемейство, хотя не удивительно, что иногда эту группу выделяют в самостоятельное семейство. Здесь она рассматривается как подсемейство дидельфид, названное Sparassocyninae по его единственному в настоящее время четко очерченному роду *Sparassocynus*. Представители этого подсемейства встречаются в интервале времени от уайкерия до укия, или, другими словами, приблизительно от раннего плиоцена до раннего плейстоцена, но лучше всего оно известно по великолепно сохранившимся черепам и нижним челюстям чападмалальского возраста, найденным в обрывах на берегу моря около города Мар-дель-Плата в Аргентине. Коренные зубы у его представителей были более «хищническими», чем у других дидельфид, что выразилось в развитии мощных режущих гребней и редукции более обычной для дидельфид комбинации гребней с дробящими и перетирающими участками. Еще более своеобразна ушная область: среднее ухо разделено на две большие полости — нижнюю и верхнюю (нижнебарабанную и верхнебарабанную), окруженные костными стенками. Эти животные были мелкими, в высшей степени хищными плотоядными и занимали экологическую нишу, свободную в то время от других южноамериканских млекопитающих.

Другую группу плотоядных млекопитающих, существовавших в Южной Америке начиная по крайней мере с риохикиа и вымерших примерно в конце плиоцена, относят к сем. *Borhyaenidae* (рис. 7). Боргиениды, очевидно, произошли от ранней ветви дидельфид, которая перешла к менее всеядному и более хищному типу питания; предполагается, что они по большей части охотились на исключительно многочисленных местных копытных. Их типичные представители относились к догоняющим хищникам, но в процессе дивергенции среди них возникло много форм, различающихся по величине, весу и морфологическим признакам. Амегино сгруппировал боргиенид в семь разных семейств, но теперь все согласны с тем, что их следует объединить в одно семейство. Однако они и в самом деле достигли такого разнообразия, что последний исследователь боргиенид, Л. Г. Маршалл (L. G. Marshall), разделяет их на четыре подсемейства, которые хорошо различимы и по которым таксоны распределены обоснованным образом.

Члены подсемейства *Nathylacyninae* сохраняли размеры от мелких до средних и, очевидно, были менее плотоядными и хищными, чем большинство их более крупных родичей. Маршалл полагает, что некоторые из них вели полудревесный образ жизни. Все *Proborhyaeninae* и *Borhyaeninae* были крупными наземными хищниками, отличаясь друг от друга по некоторым анатомическим признакам. *Prothylacininae* также были крупными животными, одни, очевидно, полностью плотоядными, другие, вероятно, почти всеядными; возможно, что это был вторичный переход ко всеядности у форм, происходивших от плотоядных предков, подобно тому, как это (в еще большей степени) произошло с медведями, если говорить о плацентарных хищниках.

По общему облику и несомненно по образу жизни многих видов эти животные несколько походили на собак. В меньшей степени они обладали внешним сходством с кошками, однако, по всей вероятности, они несли при этом некоторые из экологических

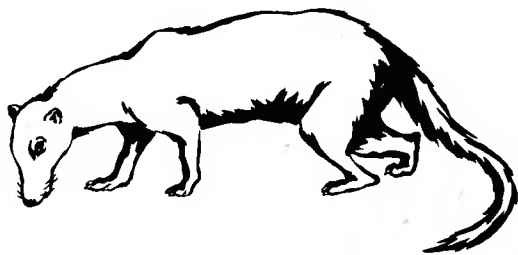


Рис. 7. Реконструкция *Prothylacinus* — раинемиоценового (сантакрусского) сумчатого хищника из сем. *Borhyaenidae*.

функций, выполнявшихся на других континентах кошками. Эта группа стала классическим примером эволюционной конвергенции, классическим еще и потому, что, несмотря на поразительное адаптивное сходство, ни один квалифицированный морфолог не смог бы принять какого-либо из этих сумчатых хищников за плацентарного хищника. Амегино признал их своеобразие и поместил их в отдельный отряд (назвав его *Sparassodonta*); он полагал, что этот отряд происходит от примитивных опоссумов, что по современным представлениям верно, но опять-таки ошибся в отношении их потомков: он считал их предками плацентарных хищников.

Сходство боргиенид с тасманийским волком, или тилацином, Австралийской области, больше, чем с любым из плацентарных хищников. Это сходство столь велико, что даже хороший морфолог мог бы принять его за указание на особо тесное родство между ними, более тесное, чем могла бы обусловить принадлежность всех этих животных к очень обширной группе *Marsupialia*. Синклер, который был способным морфологом, отнес всех животных, включенных по нашей системе в сем. *Borhyaenidae*, к австралийскому сем. *Thylacinidae*. В течение ряда лет это принималось за доказательство особой и тесной связи между Южной Америкой и Австралией. Несмотря на некоторые разногласия и остатки сомнений на этот счет, представляется в высшей степени вероятным, что боргиениды и тилациниды развивались независимо, каждая на своем континенте. То обстоятельство, что сходство между ними больше, чем во многих других несомненных примерах конвергенции, объясняется происхождением и той, и другой группы от примитивных дидельфидных или дидельфидоподобных предков. Таким образом, здесь налицо не только конвергенция, но и элемент параллельной эволюции.

Южноамериканские сумчатые сем. *Thylacosmilidae* дают еще один классический, очевидный и даже еще более поразительный пример конвергенции. У *Thylacosmilus* (рис. 8) из уайкерия северной Аргентины были большие саблевидные клыки; по всему облику черепа, челюстей и зубов он поразительно напоминает знаменитых плацентарных «саблезубых тигров», которые были кошками в широком смысле, но не были собственно тиграми. Допустимо предположить, что *Thylacosmilus* развился от какой-то ранней ветви *Borhyaenidae*, но появляется он в палеонтологической летописи внезапно, и его предки пока не известны или еще не распознаны.

Второе ныне живущее семейство южноамериканских сумчатых теперь почти всегда называют *Caenolestidae*. Относительно номенклатуры этого семейства и его подсемейств существуют некоторые сомнения, но в данном контексте это не имеет значения, и мы будем придерживаться общепринятых названий. Первая

заметка о представителе этого семейства была опубликована в Англии в 1860 г., позднее с некоторыми интервалами было поймано еще несколько экземпляров. Их считали большой редкостью, и едва ли кто-нибудь видел их в природе, кроме неграмотных туземцев, пока в конце 1960-х годов Дж. А. Кирш (J. A. W. Kirsch), исследователь австралийских и американских сумчатых, не провел более тщательные поиски и не обнаружил, что некоторые из этих животных довольно обычны в отдаленных главных образом горных районах — местах, где они водятся. Сейчас принято объединять ныне живущих представителей этого семейства в три рода, в одном из которых пять видов, а в двух других — по одному. Они не имеют настоящих народных названий. По-английски их обычно называют *fat opossums* («крысы-опоссумы»), но это выдуманное книжное имя, и к тому же бессмысленное, поскольку они и не крысы, и не опоссумы и не обладают близким сходством ни с теми, ни с другими. По-испански их иногда называют *gatones runchos*, т. е. «мышь-опоссумы», в равной степени нелепое название. *Runcho* — название опоссума на колумбийском диалекте, которое не понимают в других испаноязычных странах.

Моляры этих животных отличаются от примитивного для сумчатых типа более четырехугольной формой, но самая примечательная черта зубной системы — наличие двух очень крупных нижних резцов, направленных почти прямо вперед. Сходные увеличенные и направленные вперед нижние резцы имеют многие австралийские сумчатые. По этому признаку большую группу австралийских форм, в том числе кенгуру и родственных им животных, часто называют *Diprotodonta* — «имеющие два первых (или передних) зуба». На

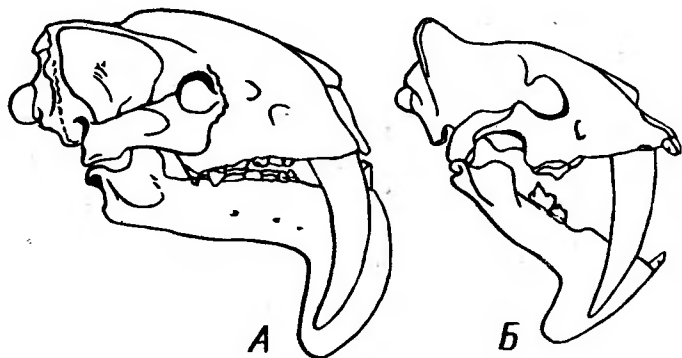


Рис. 8. А. *Thylacosmilus* — раннеплиоценовый (уайкерский) сумчатый саблезуб (сем. *Thylacosmilidae*). Б. *Smilodon* — плейстоценовый плацентарный саблезуб (сем. *Felidae*, подсемейство *Machairodontinae*).

протяжении ряда лет исследователи этих животных полагали, что ценолестиды и австралийские дипротодонты находятся в особом близком родстве; это была еще одна предпологаемая связь между двумя континентами. Теперь, однако, все согласны с тем, что это еще один пример эволюционной конвергенции, такой же, как и между *Borhyaenidae* и *Thylacinidae*, т. е. конвергенции между двумя группами, которые обе относятся к сумчатым, но имеют разное происхождение. По образу жизни и питанию ценолестиды обладают еще большим конвергентным сходством с плацентарными насекомоядными. Подобно последним, ценолестиды питаются не только насекомыми, но и червями, и другими беспозвоночными, а возможно, и мелкими позвоночными, если их удастся добыть. Кирш обнаружил, что эти зверьки с удовольствием едят мясо, а когда им приносят новорожденных грызунов, убивают и поедают их. Он предполагает, что адаптивный отбор в сторону увеличения нижних резцов был связан не только и не столько с захватыванием пищи, сколько с закалыванием жертвы.

Еще в 1897 г. Амегино правильно указал, что ныне живущие ценолестиды явно родственны некоторым ископаемым формам, которых он делил на несколько семейств под другими названиями и помещал в отдельный отряд *Paucituberculata*; это название используют также некоторые современные авторы, делящие сумчатых на несколько отрядов. Синклер относил всех их к сем. *Caenolestidae*, разделяя его на три подсемейства. Ныне живущее подсемейство, *Caenolestinae*, существовавшее, вероятно, на протяжении всего кайнозоя, имеет наименее специализированную зубную систему. Теперь эти животные обитают в районах Южной Америки с относительно прохладным климатом, довольно высоко в Андах и на острове Чилоэ; возможно, что своим выживанием они обязаны этой устойчивости к холодному климату. Однако в раннем кайнозое представители того же подсемейства жили, очевидно, в теплом, даже тропическом климате. Члены подсемейства *Palaeothentinae*, известные от десеадия до сантакрусия, имели увеличенный передний нижний моляр с низким, но хорошо развитым режущим гребнем. В третьем подсемействе, *Abderitinae*, передняя часть этого моляра превратилась в высокое зазубренное лезвие. Сем. ценолестид дает интересный пример вымирания ветвей, в некоторых отношениях отчетливо более продвинутых или специализированных, при выживании наименее специализированных представителей данного семейства. Пример этот не единственный, и некоторые эволюционисты даже говорили о законе выживания менее специализированных форм, но этот «закон» имеет много исключений.

В сем. *Polydolopidae* также имеются два увеличенных и направленных вперед нижних резца, а у наиболее примитивных форм таких зубов несколько. Полидоллопиды также имеют зуб с сильно развитым режущим лезвием, что прежде рассматривали как

специализацию первого моляра, зашедшую дальше, чем у *Abderitinae*. Однако один из самых ранних и примитивных представителей семейства — *Epidolops* из риокикия Итабораи — явно свидетельствует в пользу того, что у ценолестид и полидолопид режущими стали не одни и те же, т. е. не гомологичные, зубы. Некоторые исследователи впали в крайность, высказав предположение, что эти два семейства возникли независимо от разных дидельфид. Однако в других отношениях *Epidolops* вполне сходен с ценолестидами, причем в большей степени, чем более поздние, касамайорские, полидолопиды. Это означает, что эти два семейства действительно имели общего предка, происходящего от дидельфид, и что их объединение в одно надсемейство филогенетически вполне оправдано. Можно даже допустить, что режущие зубы у обоих семейств все же гомологичны, хотя это довольно смелое предположение. В любом случае из этих двух семейств полидолопиды явно более специализированы, и они вымерли значительно раньше. Полидолопиды довольно обычно в касамайории, редки в мастэрсии и десеадии, а позже не известны.

Большинство разнообразных полидолопид в адаптивном отношении были вполне сходны с ценолестидами из подсемейства *Abderitinae*. Интересно, что эти две потенциально конкурентные группы в десеадии встречаются совместно, но полидолопиды после этого времени не известны. Возможно, что они сосуществовали и в додесеадские времена, но, вероятно, в разных районах; этим, возможно, объясняется также и то, что нам пока не известны додесеадские абдеритины. Обе эти группы в какой-то степени сходны с некоторыми из самых мелких австралийских кенгуру, например с беттонгиями. Последние относятся к дипротодонтам, и у них в нижней челюсти также имеется один зазубренный лезвиевидный зуб. В целом семейство кенгуру — это в основном растительноядные животные, но есть сообщения, что беттонгии частично плотоядны и с жадностью поедают мясо, по крайней мере в неволе. Нет никакого способа выяснить, имели ли вкус к мясу и эти вымершие южноамериканские сумчатые, несколько похожие на кенгуру. Едва ли они могли конкурировать с более крупными боргиенидами, но, возможно, конкурировали с всеядными и частично плотоядными опоссумами, хотя в конечном счете безуспешно.

Следующее семейство сумчатых, которое нам предстоит рассмотреть, — одно из наиболее странных, даже для этих фаун, в которых сегодня нам почти все кажется странным. Кроме того, в настоящее время это одно из наиболее редких семейств млекопитающих в коллекциях, известное только по двум экземплярам. Семейство носит название *Groeberiidae*, а оба известных экземпляра относятся к роду *Groeberia*, названному Брайеном Паттерсоном в честь Пабло Гробера (*Pablo Groeber*) — аргентинца немецкого происхождения, посвятившего большую часть своей

жизни изучению геологии Аргентины, хотя он и не имел прямого отношения к открытию ископаемых, названных его именем. Оба экземпляра происходят из одной и той же геологической формации — слоев дивисадеро-ларго, выходящих в предместье города Мендоса в Аргентине, но неизвестно, имеют ли они совершенно одинаковый геологический возраст; разница в размерах взрослых экземпляров столь велика, что их рассматривают как два разных вида. Оба экземпляра, несмотря на плохую сохранность, имеют вполне определяемые признаки, радикально отличающие их от любых других известных сумчатых и в сущности вообще от всех известных млекопитающих.

В нижней челюсти у них имеется одна пара (по одному зубу на каждой стороне), а в верхней — две пары увеличенных, изогнутых, постоянно растущих резцов, покрытых эмалью на передней (губной) поверхности. Это бесспорно мощные грызущие зубы, функционально сходные с резцами грызунов, однако ни одного грызуна с подобным набором грызущих зубов не существует. Позади этих резцов имеется диастема, а затем короткий ряд коренных зубов с низкими коронками и замкнутыми корнями, с мелкими бугорками, расположенными иначе, чем у примитивных сумчатых. Лицевая часть черепа этих животных была очень короткой и высокой.

Эти сильно специализированные животные появляются в палеонтологической летописи без всяких предшественников, после чего мгновенно (в геологическом смысле) исчезают навсегда. Возможная гипотеза, а вернее более или менее обоснованная догадка заключается в том, что их эволюция протекала в течение некоторого времени либо в палеонтологически не изученном районе, либо при каких-то особых обстоятельствах. Некоторое правдоподобие этой догадке придает тот факт, что вся фауна, в которой они были обнаружены, обладает рядом своеобразных особенностей, непохожа ни на какие другие и, очевидно, представляет собой некое особое экологическое сообщество. По возрасту она относится приблизительно к десеадию, возможно к его началу, или, вероятно, даже несколько предшествует ему. Это было, очевидно, как раз перед тем, как в Южную Америку проникли плацентарные грызуны, а возможно, сразу после этого, что порождает еще одну или даже две догадки. Возникновение этих сумчатых грызунов, вероятно, стало возможным благодаря тому, что до этого не существовало плацентарных грызунов, которые могли бы с ними конкурировать, а их вымирание могло быть обусловлено конкуренцией с более эффективными плацентарными грызунами после появления последних.

До тех пор пока *Groeberia* была представлена только одним плохо сохранившимся обломком нижней челюсти, предполагали, что этот род происходит от ранних ценолестоидов. Но после дальнейшего изучения и дополнительной информации, полученной

по лучше сохранившемуся второму экземпляру, это предположение стало казаться невероятным. И ценолестиды, и полидолопиды очень сильно отличались от *Groeberia* почти по всем своим признакам, не носившим характера примитивных; их эволюция шла не в том направлении, которое могло бы привести к *Groeberia*, а в противоположную сторону. Более вероятно, что гроберииды представляли собой ветвь, которая рано дивергировала от древнего ствола сумчатых, а затем специализировалась, но окончательно решить этот вопрос удастся только если будут обнаружены более древние гроберииды или прегроберииды.

Сем. *Argyrolagidae*, известное гораздо лучше, чем *Groeberiiidae*, представляется столь же странным, хотя и совсем в другом плане. Первые экземпляры аргиролагид были найдены братьями Амегино в Мойте-Эрмосо, но это были столь разобщенные и загадочные фрагменты, что способность Флорентино устанавливать родственные связи ископаемых форм с их предками (но не с потомками) в данном случае не сработала. Он сильно ошибся и в отношении предков, и в отношении потомков. Сейчас об этом легко говорить, но это не означает, что мы умнее братьев Амегино. Дело просто в том, что мы располагаем великолепной серией ископаемых остатков, которые не были известны братьям Амегино; они найдены главным образом в обнажениях на берегу моря вблизи Мар-дель-Плата, столь изобилующих ископаемыми остатками, и среди них есть даже значительная часть одного скелета аргиролагиды в сочленении.

Судя по скелету, эти животные передвигались прыжками на двух больших мощных двупалых задних конечностях, а их длинный тяжелый хвост играл роль балансира. Для тех, кто привык иметь дело с черепами различных млекопитающих, череп аргиролагиды представляется совершенно диковинным; его огромные глазницы сдвинуты так далеко назад, что позади глаз, где у других млекопитающих, в том числе и у человека, находится часть челюстных мышц, для этих мышц практически нет места. Странный облик черепа усугубляется тем, что нос продолжается костной трубкой, выступающей вперед значительно дальше ротового отверстия. Свообразны и зубы аргиролагид: у них в каждой челюсти по две пары крупных резцов, причем в верхней челюсти медиальные резцы несколько мельче и загнуты вниз и назад, а в нижней челюсти они явно крупнее и загнуты вперед и вверх. Позади резцов имеется диастема, а дальше как в верхней, так и в нижней челюсти — ряд из пяти столбчатых зубов, сидящих вплотную друг к другу. Очертания поперечного сечения зубов несколько варьируют у разных известных видов и родов. Все зубы постоянно растут по мере стирания, никогда не образуя замкнутых корней.

В Аргентине аргиролагиды известны от уайкерия до укия, т. е. приблизительно от раннего плиоцена до раннего плейстоцена.

Единственный экземпляр, явно относящийся к тому же семейству, был найден также в Боливии, в слоях монтеэрмосского или чападмалальского возраста. Аргиролагиды имеют отчетливо грызуний облик (рис. 9), причем в тех же самых фаунах обнаружено много плацентарных грызунов. Ни один из них,



Рис. 9. Реконструкция *Argyrolagus* — сумчатого из сем. *Argyrolagidae*, жившего в конце плиоцена — начале плейстоцена и передвигавшегося на задних лапах прыжками.

однако, не имеет большого сходства с аргиролагидами, которые, очевидно, адаптировались к своеобразной и новой для Южной Америки экологической нише. Хотя аргиролагид легко распознать по морфологическим признакам и их принадлежность к сумчатым не вызывает сомнений, они обладают замечательным конвергентным сходством с некоторыми плацентарными грызунами других континентов: передвижение на двух задних лапах, длинными прыжками (сальтаторная или рикошетная система локомоции), часто в сочетании с другими особыми признаками, например сильно развитыми слуховыми барабанами в среднем ухе (они имеются и у аргиролагид). Такая система передвижения возникала неоднократно и независимо в разных группах. В частности, она характерна для «кенгуровых крыс и мышей», которые не кенгуру, не крысы и не мыши, а грызуны сем. *Heteromyidae*¹, живущие в Северной Америке, и для *Dipodidae* — тушканчиков Африки и Азии. Интересно, что в Австралии такой локомоторной системой обладает не сумчатое, а местный представитель мышиных (*Muridae*), относящийся к роду *Notomys*. Все это —

¹ В русской литературе их принято называть мешотчатыми прыгунами. — Прим. ред.

плацентарные грызуны, но они происходят от разных предков и относятся к нескольким разным семействам. Большинство их особенно хорошо чувствует себя в степях и более или менее аридных районах; аргиролагиды тоже, вероятно, обитали в степи или пампе. В Южной Америке все еще имеются обширные районы, причем именно в тех областях, где найдены ископаемые остатки аргиролагид, которые, казалось бы, предоставляют превосходные условия для их существования. Любопытно, что на этом континенте аргиролагиды вымерли, тогда как их близкие аналоги из грызунов выжили на других крупных массивах суши. Теперь в Южной Америке этот адаптивный тип отсутствует. Там живут несколько гетеромид, но это — поздние пришельцы, ограниченные самыми северными районами континента; вероятно, они никогда не соприкасались с аргиролагидами и не замешали их.

Подобно *Groeberia* и некоторым другим, аргиролагиды появляются в ископаемой летописи опять-таки неожиданно, не имея известных нам предшественников, и после геологически короткого промежутка времени исчезают без видимой причины.

Последнее семейство сумчатых, которое будет рассмотрено в рамках принятой здесь системы этого отряда, — снова высокоспециализированная, чрезвычайно своеобразная группа; она появляется в палеонтологической летописи внезапно, без предшественников, и спустя некоторое время, по геологическим масштабам исключительно короткое, загадочно исчезает. Это сем. *Necrolestidae*, известное по единственному роду и виду, ограниченному сантакрусием, т. е. примерно ранним миоценом. Первые экземпляры были найдены Карлосом Амегино и описаны Флорентино в 1891 г. под названием *Necrolestes patagonensis*. Амегино относил этот вид к насекомоядным, но полагал, что он произошел от предков, которых мы называем сумчатыми (сам он их так не называл), а затем дал начало всем остальным *Insectivora*. Хэтчер нашел несколько черепов, челюстей и других частей скелета этих мелких животных (длина их черепа достигала всего 3,5 см), а в 1905 г. Скотт опубликовал их описание. Он согласился с ошибочной частью обычной для Амегино двойкой интерпретации, решив, что *Necrolestes* не имел ничего общего с сумчатыми, а был плацентарным насекомоядным, родственным златокротам Южной Африки, как когда-то заявил Амегино. Скотт согласился с Амегино также в том, что это указывает на непосредственную связь между Африкой и Южной Америкой. Хотя высказывались и другие предположения, авторитет Скотта оказал должное влияние. Никто не предпринял дальнейшего изучения самих ископаемых остатков до 1958 г., когда Паттерсон провел дополнительную препаровку принстонских экземпляров и изучил их заново, используя инструменты, которыми Скотт, работавший более полувек назад, не располагал. Он представил доказатель-

ства того, что *Necrolestes* был сумчатым, и с этим согласились очень многие. В таком положении этот вопрос и остается, во всяком случае в настоящее время. Паттерсон поместил *Necrolestidae* в надсемейство *Borhyaenoidea*, но признал, что это весьма условно, так как основано лишь на нескольких действительно специфичных (производных) боргиенидных признаках, если таковые вообще имеются. Раньше подобное предположение высказал эксцентричный датский гений Херлуф Винге (*Herluf Winge*), но это был всего лишь домысел. Винге никогда не видел ни одного остатка этого животного, а его так называемые доказательства были далеко не убедительными.

Как же выглядело это таинственное животное? У него был вздернутый нос, многочисленные резцы (пять сверху и четыре снизу), острые клыки и моляры с треугольными коронками. Кости передней конечности ясно указывают, что это было роющее животное, которое вело настоящий подземный образ жизни и было очень похоже на крота. Этот необычайно яркий пример эволюционной конвергенции в направлении златокротов Южной Африки (*Chrysochloridae*) и так называемых сумчатых кротов Австралии (*Notoryctidae*) снова ввел в заблуждение квалифицированных морфологов. В последнем случае, так же как в примере с боргиенидами и тилацинидами, сходство было особенно велико, поскольку эффект конвергенции усиливался параллельной эволюцией от далекого общего предка, которого следует искать среди наиболее примитивных сумчатых. Сходство между этими тремя независимо развивавшимися группами кротовидных животных зашло настолько далеко, что привело даже к странному вторичному развитию треугольных моляров.

ЛИТЕРАТУРА

- Simpson G. G.* 1971. The evolution of marsupials in South America. *Anales Acad. Brasileira Ciências*, 43 (supplement), 103—118.
Stonehouse B., Gilmore D. 1977. The biology of marsupials. Baltimore, London, Tokyo, University Park Press.

Название *Xenarthra* происходит от греческих слов, означающих «странные сочленения». Такое название было придумано для этой группы млекопитающих, поскольку в их позвоночнике между некоторыми позвонками имеются дополнительные сочленения, которых нет у других млекопитающих: они сочленены странным образом.

Среди современных животных броненосцы, муравьеды и ленивцы столь не похожи друг на друга, их образ жизни и поведение настолько различны, что едва ли кому-нибудь пришло бы в голову без дополнительного морфологического изучения объединить их в одну группу. При изучении же морфологии оказывается, что их объединяют не только странные сочленения, но и другие особенности, которые несомненно указывают на общее происхождение, хотя и в далеком прошлом. У всех этих животных резцов мало или нет совсем, а некоторые (муравьеды) вообще лишены зубов. Но при этом у некоторых броненосцев зубов больше, чем у их примитивных плацентарных предков. Только у самых ранних форм были остатки эмали; у более поздних все зубы состояли из одного только дентина, а у некоторых — из двух видов дентина различной твердости. Даже древнейшие из известных ксенартр уже утратили бугорчатое строение моляров, примитивное для всех плацентарных млекопитающих; в тех случаях, когда моляры сохраняются, они превращаются в постоянно растущие столбчатые зубы. У всех ксенартр мощные конечности с хорошо развитыми когтями, причем коготь на третьем пальце передней конечности часто бывает очень большим. У ксенартр есть еще одна своеобразная черта: в то время как у остальных плацентарных млекопитающих, как правило, только одна из трех частей, образующих таз, а именно подвздошная кость соединяется с позвоночником в области крестца, у ксенартр и второй элемент таза — седалищная кость — также соединен с крестцом.

Сейчас никто серьезно не сомневается в том, что *Xenarthra*, несмотря на их значительное разнообразие, действительно образуют естественную группу и имеют единое происхождение. Вопрос о том, кто именно был их предком и когда и где он существовал, связан с большими сомнениями и еще не разгаданными загадками, как это было показано в гл. 5. Здесь мы частично обходим эти проблемы, рассматривая *Xenarthra* как самостоятельную единицу, а не как часть спорной и по-разному определяемой группы, называемой *Edentata* (неполнозубые).

Таким образом, *Xenarthra* — это отряд млекопитающих, в

высшей степени характерный для всех южноамериканских кайнозойских фаун и в течение длительного времени распространенный только на этом континенте¹. Лишь к концу кайнозоя они расселяются из Южной Америки в Центральную; меньшее число форм проникает далее в Северную Америку и на некоторые из островов Вест-Индии. Ксенартры очень рано разделились на три разные ствола, которые можно возвести в ранг подотрядов, если рассматривать *Xenarthra* как отряд. Каждый подотряд в процессе собственной адаптивной радиации приобрел широкое разнообразие. Мы придерживаемся здесь общепринятых названий этих подотрядов: *Cingulata*, *Pilosa* и *Vermilingua*. Название *Cingulata* означает «подпоясанный» или «опоясанный» и связано с тем, что у членов этой группы большая часть тела покрыта костным панцирем. *Pilosa* по-латыни означает «волосатый»; это название было предложено для разнообразных и многочисленных ленивцев в несколько негативном смысле, просто потому что они не покрыты панцирем. На самом деле *Vermilingua* столь же волосаты, как и *Pilosa*, а все *Cingulata* имеют и всегда имели волосы, которые даже торчат у них из панциря. *Vermilingua* — название, составленное зоологами из латинских корней, означающих «червь» и «язык», т. е. «червеязычный», что связано с необычайно длинным и клейким языком муравьедов. Все три подотряда в большем или меньшем обилии сохранились до сих пор.

Большинство *Cingulata* принадлежит к двум хорошо различимым семействам: броненосцев (*Dasypodidae*) и глиптодонтов (*Glyptodontidae*). Как уже упоминалось, броненосцы, насколько это сейчас известно, — первые ксенартры, появляющиеся в ископаемой летописи начиная с риокикия. Возможно, тем не менее, что к тому времени уже возникли глиптодонты, что уже существовали предковые формы муравьедов и практически наверное — предковые формы ленивцев. Очевидно, они просто были редки или отсутствовали в тех небольших областях и ограниченном наборе биотопов, из которых на сегодняшний день имеются более или менее полные коллекции ископаемых млекопитающих. Ясно, что из ныне живущих ксенартр броненосцы обладают наибольшей приспособляемостью или, другими словами, менее разборчивы в отношении местообитаний и условий жизни. В настоящее время

¹ Находки примитивного представителя ксенартр *Ernanodon antelios* в верхнем палеоцене Китая и примитивного муравьеда *Eurotamandua joresi* в среднем эоцене Западной Германии поставили под сомнение предположение о южноамериканском происхождении этого отряда млекопитающих. Интересно, что европейский муравьед найден в одном местонахождении (мессель) с европейским панголином (Storch G. 1978. *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Plioliodota), Senckenbergiana lethaea, 59, 4—6, 503—529; Storch G. 1981. *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagidae aus dem Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra), Senckenbergiana lethaea, 61, 3—6, 247—289). — Прим. ред.

их ареал простирается дальше, чем у любых других ксенартр, — и к югу, в Патагонию, и к северу, где он заходит в США. Несмотря на то что их зубная система представляется нам несколько неполноценной, они едят практически все, что попадает. Большинство броненосцев предпочитают муравьев, но не отказываются и от других насекомых, яиц, падали; некоторые даже убивают и едят небольших змей, птенцов и мелких грызунов. Такая смешанная пища очень напоминает пищу некоторых opossumов. Некоторые виды броненосцев стали в большей степени плотоядными, а другие, хотя это наблюдается реже, в какой-то мере растительноядными. Как известно, у броненосцев голова покрыта костным щитом, тело — панцирем, который частью фиксирован, а частью состоит из подвижно сочлененных колец, а хвост заключен в гибкую костную трубку. На костных щитках, которые соединяются в панцирь наподобие черепицы различной формы, лежат тонкие роговые чешуйки, покрывающие те же части, что и костный панцирь, но образующие другой рисунок. Многие думают, что броненосцы в случае опасности сворачиваются в шар, однако такое поведение наблюдается только у одной из современных форм, но не у огромного большинства других броненосцев, древних и современных. Броненосцы не лазают по деревьям, однако в остальном встречаются почти повсеместно и являются исключительно активными землероями. Броненосец успевает зарыться в землю прежде, чем его удастся схватить: крошечные плащеносные броненосцы северной Аргентины ведут почти такой же подземный образ жизни, как кроты. Кроме того, в задней части панциря у них есть пластина, которой они затыкают свои ходы.

В касамайорское время броненосцы были уже довольно разнообразны, но из отложений этого возраста они известны, за единственным исключением, лишь по отдельным щиткам и не могут быть хорошо охарактеризованы. Более удовлетворительная информация начинается с сантакрусия. В типовой фауне сантакрусия Патагонии имеются пять довольно хорошо изученных родов, столь различных, что их обычно относят к трем разным подсемействам. Одно из этих подсемейств (Euphractinae) сохранилось до наших дней; к нему относится обычный патагонский броненосец *Zaedyus*, или «пичи». На языке арауканских индейцев «пичи» означает «маленький», и хотя пичи гораздо крупнее плащеносных броненосцев, размеры его меньше средних для этого семейства. Довольно странно, что другая ветвь того же семейства в позднем кайнозое (в уайкерии и монтеэрмосии, т. е. в плиоцене) дала гигантских броненосцев с длиной черепа около 27 см.

Остатки другого подсемейства, с некоторым сомнением определяемые из десеадия, безусловно присутствуют в колуалии. Выделение этого подсемейства основывается главным образом на

сантакрусском роде *Stegotherium* (рис. 10), у которого была длинная беззубая морда и только до пяти крошечных рудиментарных штифтовидных зубов на каждой стороне верхней и нижней челюстей. Он, очевидно, адаптировался к питанию одними лишь муравьями и термитами. Поскольку в это время уже существовали настоящие муравьеды, еще лучше приспособленные к жизни за счет этого обильного источника пищи, не удивительно, что *Stegotherium* не выдержали конкуренции и после сантакрусия уже не известны.

Самый своеобразный из сантакрусских броненосцев — это единственный известный нам рогатый представитель ксенартр *Peltephilus*, у которого на носу было два рога. Его своеобразие заключается также в том, что передние зубы, занимающие положение медиальных резцов, вероятно, не гомологичны настоящим резцам. Была высказана догадка, что члены этого подсемейства (*Peltephilinae*), которое часто возводится в ранг семейства, были плотоядными или питались падалью. Это подсемейство известно начиная с десеадия и вплоть до часикия (присутствие в последнем веке несколько сомнительно), т. е. примерно с раннего олигоцена до позднего миоцена.

Stegotherium и *Peltephilus* служат одним из многих примеров того, как отдельные моменты истории южноамериканских млекопитающих проливают свет на гораздо более общие принципы и процессы эволюции. Эти два рода довольно близко родственны: их обычно относят к одному и тому же семейству и всегда — к одному и тому же подотряду. Тем не менее между ними имеются коренные различия в отношении разных адаптивных признаков, особенно связанных с защитой и питанием

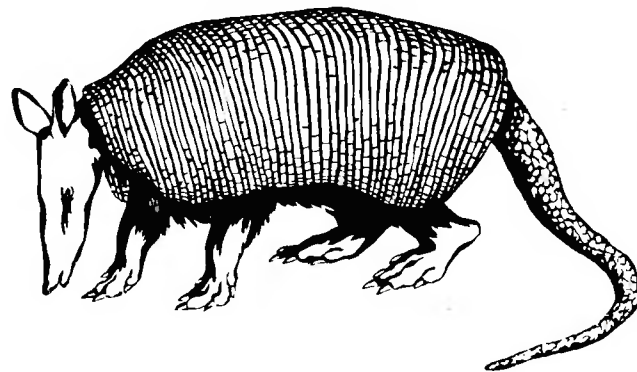


Рис. 10. Реконструкция *Stegotherium* — раптемиоценового (сантакрусского) броненосца, питавшегося муравьями.

(рис. 11). Их общий предок был почти наверное в основном всеядным, а эти потомки специализировались к совершенно разным составным частям его более разнообразной пищи. Вместе с тем *Stegotherium* и такой муравьед, как ныне живущий *Myrmecophaga*, весьма сходны в отношении формы черепа и редукции зубов, далеко зашедшей у *Stegotherium* и полной у *Myrmecophaga*; тем не менее они принадлежат к разным подотрядам и далеко не столь близко родственны, как *Stegotherium* и *Peltephilus*.

Здесь необходимо коснуться нескольких общих вопросов относительно моделей эволюционного развития. Во-первых, сходные адаптивные признаки могут возникать совершенно независимо в разных эволюционных линиях. Пытаясь установить степень генетического родства, не следует опираться на такие

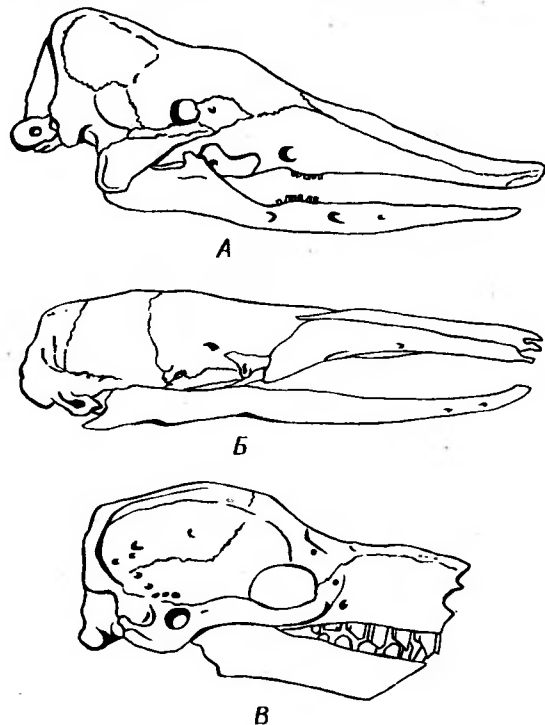


Рис. 11. Дивергенция двух раннемиоценовых броненосцев (А и В) по строению черепа и зубной системы и конвергенция одного из них в направлении ныне живущего муравьеда (Б).

А — *Stegotherium* — раннемиоценовый броненосец, питавшийся муравьями
 Б. *Myrmecophaga* — ныне живущий муравьед. В. *Peltephilus* — раннемиоценовый броненосец, по-видимому, хищный или питавшийся падалью. (Здесь не показаны костные щитки, покрывавшие черепа броненосцев, на которых у *Peltephilus* были роговидные выросты.)

признаки и остерегаться от включения их в набор признаков, используемых для оценки сходства при определении положения в системе различных животных, т. е. при процедуре, на проведении которой все же настаивают крайние сторонники одной школы систематиков. Одновременно этот пример показывает, что у животных, несомненно весьма близких генетически, могут развиваться резко различные признаки и структуры, которые в свою очередь могут вводить в заблуждение, если включать их в общий набор сходств и отличий, используемых для оценки родства. Таким образом, внимательный исследователь эволюционной истории сталкивается с ограничениями с двух разных, по существу противоположных, сторон и должен их соответствующим образом учитывать.

Во-вторых, пример *Stegotherium* и *Myrmecophaga* до некоторой степени проясняет вопрос о трудно выявляемом и во многих случаях неопределенном различии между конвергенцией и параллелизмом. Эти роды родственны, оба относятся к ксенартрам и несомненно имели общих предков. Все это — необходимые условия параллелизма, когда он действительно имеет место. Но в данном случае общие предки этих родов те же, что и у всех остальных Xenarthra, и среди других потомков этих предков есть множество животных, отнюдь не обладавших теми особыми признаками, которые имеются и у *Stegotherium*, и у *Myrmecophaga*. Таким образом, вполне обоснованным представляется вывод о том, что их сходство в той мере, в какой оно выражено, целиком обусловлено конвергенцией и вовсе не зависит от их (довольно далеких) общих предков. Что же касается сумчатых и, в частности, случая с боргиенидами и тилацинидами, которые гораздо больше похожи друг на друга, чем стеготерии и муравьеды, то есть основания считать, что их сходство до некоторой степени определяется общим происхождением, т. е. имеет генетическую основу. Таким образом, наряду с конвергенцией здесь, вероятно, имело также место явление параллелизма, а по мнению некоторых исследователей, параллелизм был преобладающим или даже единственным фактором.

Следует также упомянуть о нескольких подсемействах, которые появляются в известной нам палеонтологической летописи значительно позже. *Dasypodinae* известны только начиная с монтеэрмосия. Они представляют особый интерес для североамериканцев, поскольку к ним относится девятипоясный броненосец (*Dasypus novemcinctus*) — южноамериканский вид, расширивший свой ареал, который захватывает теперь значительную часть США, где в настоящее время это единственный местный броненосец. Родственный ему, но более крупный вид — ныне вымерший *Dasypus bellus* — в течение плейстоцена был широко распространен в районах, соответствующих нынешним южным штатам, вплоть до места, где сейчас стоит город Сент-Луис; это

самая северная находка броненосца в естественном местонахождении. Вымершие *Pampatheriinae* известны в Южной Америке с мастэрсия (приблизительно средний эоцен) вплоть до плейстоцена. В плейстоцене они достигали территории современных США, и род *Holmesina* был распространен по всему югу — от Техаса до Флориды. К нему относились некоторые из самых крупных броненосцев, длина черепа которых достигала 30 см. Зубы пампатериев разделены на три лопасти; в этом и в некоторых других отношениях они больше, чем какие-либо другие броненосцы, напоминают глиптодонтов. Было высказано предположение, что глиптодонты, возможно, возникли от ранних пампатериев (самое позднее в палеоцене), но это чисто умозрительное заключение, и нам оно представляется маловероятным.

Самые крупные из ныне живущих броненосцев относятся к роду *Priodontes*, распространение которого ограничено тропической частью Южной Америки. Обычно этот род выделяют в самостоятельную трибу или подсемейство, к которому с известными сомнениями относят несколько средне-позднекайнозойских ископаемых форм. Упомянувшиеся выше плащеносные броненосцы образуют подсемейство *Chlamyphorinae*, неизвестное в ископаемом состоянии.

Несколько экземпляров из мастэрсия и десеадия и один — неизвестного возраста, но лучшей сохранности, чем большинство других, — обычно относят к сем. *Palaeopeltidae*. Членов этого гипотетического семейства относили то к броненосцам, то к глиптодонтам, а то ни к тем, ни к другим. Они вызывают столько сомнений и бесплодных дискуссий, что едва ли имеет смысл рассматривать их здесь более подробно.

Среди ископаемых остатков млекопитающих, собранных в Аргентине Дарвином в 1833 г., был фрагмент глиптодонта; в 1838 г. Ричард Оуэн (Richard Owen), в ту пору друг Дарвина, но позднее его ожесточенный оппонент, ввел родовое название *Glyptodon*, давшее имя всей группе животных, рассматриваемой теперь как сем. *Glyptodontidae*. Это название составлено из древнегреческих корней, означающих «резные зубы». Зубы действительно уникальные, и даже один отдельный зуб можно безошибочно узнать. У всех глиптодонтов отсутствуют передние зубы, резцы или клыки, но имеется ряд близко посаженных перетирающих зубов, которых обычно восемь. Они столбчатые, растут на протяжении всей жизни и состоят из трех лопастей каждый. У древнейших форм боковые стороны этих лопастей округлые, но у относительно поздних они более угловатые. Зубы лишены эмали, но у всех форм, кроме самых древних, на зубах развиты полоски из более прочного дентина: продольная, проходящая посередине, а поперек нее в каждой из трех лопастей — поперечная. При изнашивании зубов эти полоски

возвышаются над остальным дентином в виде небольших гребней. Зубы в самом деле выглядят как резные.

Наиболее замечательная особенность глиптодонтов — не их зубы, но их броня; это были самые тяжело бронированные млекопитающие, когда-либо жившие на свете, поистине ходячие танки (рис. 12). Голова их была увенчана костным шлемом, а тело сверху и с боков полностью покрыто костной мозаикой; в сантакрусское время в ней еще были участки, обладавшие умеренной подвижностью, но позднее она стала совершенно неподвижной. Хвост был целиком покрыт панцирем, состоявшим у некоторых видов в основном из подвижно соединенных колец, что придавало ему ограниченную гибкость, тогда как у других подвижными были только несколько проксимальных или передних колец, а за ними следовал совершенно сплошной конец, похожий на булаву, иногда, по-видимому, с роговыми шипами, хотя последние и не сохранились. У всех глиптодонтов хвост явно служил грозным оружием защиты. Казалось бы, благодаря такому оружию и броне они были надежно защищены от нападения, и тем не менее по неизвестным причинам все они вымерли.

Несмотря на то что глиптодонты известны уже почти полтора столетия, что они присутствуют и обычно обильны во всех южноамериканских фаунах начиная с мастэрсия и почти до современности, что им посвящена поистине обширная литература, как научная, так и популярная, их систематика не может нас полностью удовлетворить. Амегино разбил их на четыре семейства, и хотя сейчас их объединяют в одно-единственное сем. *Glyptodontidae*, те же самые четыре группы нередко все еще рассматривают как подсемейства. В пределах семейства разными авторами выделено более пятидесяти родов, хотя валидность некоторых из них сомнительна. Кажется, что форма хвоста варьирует почти бесконечно, но другие различия касаются лишь мелких деталей, а общая морфология почти полностью стереотипна, по крайней мере у поздних форм. К уже упомянутым признакам

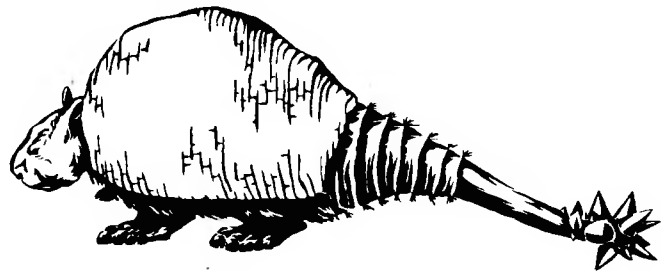


Рис. 12. Реконструкция *Doedicurus* — плейстоценового глиптодонта (по рисунку Хорсфолла для книги Скотта, с изменениями).

можно добавить одинаковый у всех высокий и короткий череп и нижнюю челюсть; наличие на скуловой кости, под глазницей, направленного вниз шиповидного отростка; сильные с мощными мышцами конечности, задние длиннее передних; толстые, тупые, почти копытовидные когти. Все глиптодонты были травоядными и, по-видимому, питались жесткими растениями, быстро стирающими зубы, такими, как богатые кремнием травы пампы.

Как уже говорилось, первые глиптодонты известны из мастэрсы и десеадия, и их зубы несколько отличаются от зубов более поздних глиптодонтов. В отложениях этого возраста найдены лишь фрагменты панциря; самые ранние действительно удовлетворительные экземпляры происходят опять-таки из сантакрусия. Сантакрусские глиптодонты известны под общим названием *Propalaeohoplophorinae*. Это слово из 22 букв и девяти слогов кажется почти комически длинным даже для тех, кому по своей профессии приходится иметь дело с подобными названиями. Однако возникло это название в результате неразумного, хотя, по-видимому, неизбежного наращивания. Некто — им оказался Петер Вильгельм Лунд (Peter Wilhelm Lund) — в 1838 г. первым назвал позднплейстоценового глиптодонта *Hoplophorus* — «носитель панциря» — просто, благозвучно и вполне уместно. Некто другой — не удивительно, что это был Амегино, — в 1887 г. назвал более древнего, по-видимому предкового, глиптодонта из миоцена *Palaeohoplophorus* — «древний носитель панциря». Кроме того, у Амегино в том же 1887 г. была еще более древняя форма из сантакрусия, которую он считал предком *Palaeohoplophorus*; поэтому он назвал ее *Propalaeohoplophorus* — «предшественник древнего носителя панциря». Если же заменить окончание *-is* двусложным окончанием *-inae*, положенным подсемейству, то и получится это чудовище — *Propalaeohoplophorinae*. В это подсемейство, по-видимому, объединили животных просто потому, что они находились примерно на одной и той же эволюционной стадии, а не по какому-либо другому критерию. На этой стадии части покрывавшего тело панциря все еще обладали некоторой подвижностью. Виды были также существенно мельче более поздних глиптодонтов, но по общей морфологии они уже как бы представляли собой миниатюрные облегченные модели, характерные для семейства в целом. Крупнейший из плейстоценовых глиптодонтов достигал в длину около $3\frac{2}{3}$ м.

В плейстоцене глиптодонты тоже расселились в Северную Америку, проникнув в районы, которые сейчас относятся к США, и стали довольно обычными в некоторых частях нынешних южных штатов, от Аризоны до Флориды. Один род был близко родственен или даже идентичен роду, известному из Урагвая, но три другие, отличавшиеся более значительно, были, насколько это известно, распространены только в области, относящейся сейчас к США и Мексике.

Все ксенартры — необычные и интересные животные, но ленивцы представляют собой во многих отношениях самую необычную и интересную группу. Они прошли в Южной Америке длительную историю и в конце концов расселились по всему континенту — от северного конца до южного и от западного края до восточного. Они были первыми ксенартами, а фактически первыми из коренных южноамериканских млекопитающих, которые достигли Северной Америки, где они также расплодились и широко расселились. Они играют заметную роль в истории науки, а также в современном изучении таких интересных вопросов, как время появления человека в Западной полушарии или причины вымирания животных.

Гигантский ленивец был первым ископаемым млекопитающим, полный скелет которого был собран и выставлен для обозрения. Этот скелет был найден около Лухана в Аргентине, что само по себе примечательно, поскольку едва ли можно считать простым совпадением, что мальчики Амегино, впоследствии прославившиеся сборами и описаниями ископаемых млекопитающих, выросли в Лухане. Несомненно, к этому занятию их притягивали местные находки, начавшиеся почти за сто лет до их рождения. Тот скелет, о котором шла речь, был отослан в 1789 г. в Мадрид, где он находится и по сей день. Он был описан и изображен в большом труде Жоржа Кювье, который был первой вехой в истории палеонтологии позвоночных и назывался «Исследования ископаемых костей четвероногих, в которых воссоздаются особенности нескольких видов животных, по-видимому, уничтоженных происходившими на земном шаре революциями». Описание скелета приводилось в главе, названной «О мегатерии, другом животном из семейства ленивцев, но размером с носорога, почти полный ископаемый скелет которого хранится в королевском кабинете естественной истории в Мадриде». Труд этот вышел в свет в 1812 г.

В Северной Америке изучение ископаемых ленивцев начал Томас Джефферсон (Thomas Jefferson), посвятив им доклад, прочитанный в Американском философском обществе в 1797 г. и опубликованный в 1799 г. Среди имевшихся у него ископаемых остатков был большой коготь, а точнее кость, которая находилась внутри несохранившегося рогового когтя (концевая, или копытная, фаланга), и Джефферсон назвал ее обладателя мегалоникс, или «большой коготь». Он полагал, что эта кость принадлежит дикой кошке размером примерно втрое крупнее льва. Джефферсон обладал блестящим умом и огромной эрудицией, но был слабым натуралистом и еще более слабым морфологом. Одной из его странностей как натуралиста была твердая вера в то, что господь бог не допустил бы, чтобы какое-нибудь животное вымерло; поэтому «большой коготь» должен по-прежнему обитать где-нибудь в диком состоянии. Друг и соратник

Джефферсона, Каспар Уистар (Caspar Wistar), несравненно более умудренный в подобных делах, опубликовал в 1799 г. заметку, в которой показал, что *Megalonyx* (название, теперь уже закрепленное в номенклатуре) был ленивцем. Оттуда Кювье и позаимствовал это название.

После такого раннего и славного начала и постоянно нарастающей интенсивности последующих исследований хотелось бы сказать, что теперь мы располагаем всем, что мы желали бы знать об истории ленивцев, но это, конечно, далеко не так. Исследования продолжаются. В наших знаниях все еще остается немало неясностей и пробелов. Удовлетворительной системы все еще нет. Обычно используемая система, вынужденная довольствоваться имеющимися сведениями, делит вымерших наземных ленивцев, некогда самой разнообразной и широко распространенной группы из всех ксенартр, на три семейства. Их называют наземными ленивцами, поскольку они вели, очевидно, наземный, а не древесный образ жизни, в отличие от ленивцев, сохранившихся до наших дней и помещаемых (возможно, ошибочно, как будет показано дальше) в одно, четвертое, семейство. Есть еще и пятое семейство, плохо изученное и спорное, которое, как родственное ленивцам, мы относим к *Pilosa*, но оно, вероятно, отличается от них столь сильно, что, называя его представителей ленивцами, мы, возможно, лишь создаем путаницу.

Большая часть наших знаний об истории ленивцев касается трех семейств, называемых *Mylodontidae*, *Megalonychidae* и *Megatheriidae*. Амегино отметил находку двух экземпляров наземных ленивцев в касамайори. Позднее эти экземпляры были затеряны, а о самой находке упоминалось в нескольких более поздних обзорах. Но в 60-х годах образцы Амегино нашлись, и повторное изучение показало, что они, по-видимому, вообще не относятся к ксенартам. Возможно, что из мастэрсия происходит таранная кость (астрагал) наземного ленивца, найденная Амегино, но с равной вероятностью она может происходить из залегающих выше по разрезу десеадских отложений. Из мастэрсия известен также коготь (когтевая фаланга), вероятно, но не наверняка принадлежащий наземному ленивцу.

Первые известные наземные ленивцы, положение в системе и возраст которых твердо установлены, происходят из десеадия. Найденные экземпляры неполны, но они указывают на то, что основное разделение на *Mylodontidae* и *Megalonychidae* к тому времени уже произошло. В сантакрусии присутствовали все три семейства наземных ленивцев, но *Megalonychidae* гораздо более обычны в коллекциях и сохранность их лучше. Тогда это были довольно мелкие и, возможно, полудревесные животные, хотя разговорное название «наземные ленивцы» распространяется и на них. Их более поздние потомки были крупнее, однако не были настоящими гигантами. Их передние зубы, до некоторой степени

похожие на клыки, не происходили из клыков примитивных плацентарных млекопитающих. На это указывает то обстоятельство, что при смыкании челюстей нижний зуб оказывался позади верхнего, тогда как настоящие нижние клыки выступают вперед по сравнению с верхними, что характерно и для правильного прикуса у человека. Немногочисленные задние, или коренные, зубы мегалонирид были округлыми или овальными в поперечном сечении. Сам *Megalonyx* известен главным образом из плейстоцена Северной Америки; ареал этого животного на севере доходил до Аляски, но его остатки найдены и в бассейне Амазонки. Вопреки убеждению Джефферсона он полностью вымер примерно в конце плейстоцена, т. е. около 10 тыс. лет назад, как и почти все наземные ленивцы. Другой мегалонирид, *Nothrotherium*, в плейстоцене был обилен как в Северной, так и в Южной Америке. Именно мегалонириды достигли Северной Америки еще до возникновения Панамского моста суши и, таким образом, стали первыми коренными южноамериканцами, которым это удалось сделать. Мы знаем, когда именно, но, вероятно, примерно у это же время некоторые мегалонириды достигли и Больших Антильских островов, бывших и тогда островами. Они попали туда путем дрейфа на плавнике и образовали там несколько видов размерами от мелких до средних. Не исключена возможность, что эти виды дожили до современности в геологическом смысле и были последними на нашей планете наземными ленивцами, но все они вымерли до того, как на эти острова пришли европейцы.

Уже в сантакрусии *Megatheriidae* были крупнее, чем *Megalonychidae*, а в плейстоцене они стали настоящими гигантами, действительно достигая размеров носорога, как писал Кювье, но других признаков сходства с носорогами у них не было (рис. 13). Два самых крупных вида, обычных для плейстоцена обоих континентов, теперь часто помещают в два рода — *Megatherium* («большой зверь») и *Eremotherium* («пустынный зверь», хотя он жил не только в пустынях и, вероятно, не был для них типичен). Эти два вида столь похожи друг на друга, что, по-видимому, могут служить иллюстрацией к приведенному выше суждению, что если двух животных можно отличить друг от друга, то они принадлежат к разным родам. Коренные зубы мегатеририд были почти квадратными в поперечном сечении, и у более поздних форм на них при стирании образовывалось по два поперечных гребня. При таких крупных размерах эти животные несомненно не могли вести даже полудревесный образ жизни. Возможно, что, имея очень крепкие, но относительно короткие задние ноги, они иногда, а может быть и постоянно, ходили на двух ногах.

Коренные зубы *Mylodontidae*, которых обычно бывает три или четыре, с очень причудливым поперечным сечением, несколько напоминающим то, что дизайнеры называют свободными формами, не похожи на зубы представителей других семейств.

Милодонтиды рано дифференцировались на две группы, иногда трактуемые как подсемейства. Распространение одного из них, для представителей которого характерна относительно длинная и узкая морда, ограничивалось Южной Америкой; представители другого, с короткой и широкой мордой, были многочисленны в плейстоцене обеих Америк. Один из последних хорошо известен многим североамериканцам благодаря находке огромного количества его остатков в Ранчо-ла-Бреа, в Голливуде, Калифорния. Номенклатура этих животных оказалась довольно запутанной, поскольку остается неясным, какому из двух родственных видов принадлежит название *Glossotherium*, а какому — название *Mylodon*; оба эти родовых названия были предложены в одно и то же время (в 1840 г.) Ричардом Оуэном, частично на основании экземпляров, собранных Дарвином. Вид из Ранчо-ла-Бреа долгое время был известен как *Mylodon*; в последнее время его обычно называют *Paramylodon*, но иногда его трактуют как вид или самое большее подрод рода *Glossotherium*. Эта проблема не представляет интереса ни для кого, кроме специалистов, у которых она навязла



Рис. 13. Реконструкция *Megatherium* — самого крупного наземного ленивца. Это животное несомненно могло стоять, а возможно, и ходить как выпрямившись на задних лапах, так и на всех четырех конечностях. В последнем случае пальцы его передних лап загибались внутрь, так что лапы опирались на межфаланговые суставы.

в зубах. Как бы их ни называли, все это — члены одной группы близкородственных животных.

Все наземные ленивцы были растительноядными животными; они питались листьями и побегами. В плейстоцене многие из них и на том, и на другом континенте часто посещали пещеры; в некоторых они оставили мощные залежи экскрементов. Последние позволили подробно изучить обычную пищу этих животных. Например, экскременты *Nothrotherium*, жившего в районах, относящихся сейчас к юго-западу США, содержат остатки таких пустынных кустарников, как древовидная юкка, эфедра и крезотовый куст (*Larrea*, род, произрастающий также в районах Южной Америки с сухим климатом).

Ныне живущие ленивцы относятся к двум родам: *Bradypus* с несколькими видами, которые в просторечии называют ай, или трехпальчатыми ленивцами, и *Choloepus* с двумя видами, известными в просторечии как унау, или двупальчатые ленивцы (имеется в виду число пальцев на передних конечностях; на задних у обоих родов по три пальца). Все виды ведут строго древесный образ жизни и обычно висят спиной вниз под ветвями, уцепившись за них огромными, сильно загнутыми когтями. Если этих животных не беспокоят, они передвигаются очень медленно, за что и получили название ленивцев, перенесенное затем на всех их вымерших родичей, причем, по-видимому, незаслуженно, поскольку наземные ленивцы, вероятно, были не столь уж ленивыми. На самом деле, защищаясь от нападения, древесные ленивцы способны передвигаться очень быстро, а их беспощадные когти придают им устрашающий вид. Несомненные предки древесных ленивцев или весьма близкородственные им ископаемые формы не известны; древесные животные, жившие в тропических лесах, вообще плохо представлены в палеонтологической летописи. Два ныне живущих рода помешают в одно и то же сем. *Bradypodidae*; но некоторые детали, понятные лишь специалистам, позволяют предположить, что *Choloepus*, возможно, произошел от какого-то примитивного представителя сем. *Megalonychidae*, а *Bradypus* — от одного из ранних мегатериид, близкого к нотротериям. Если бы нашлись факты, подтверждающие такое предположение, эти роды следовало бы поместить в разные семейства, однако, если они действительно возникли от столь разных корней, то для возникновения существующего между ними очень близкого сходства потребовалась бы очень сильная конвергенция.

Группа, называемая здесь сем. *Entelopsidae*, окутана туманом незнания и разногласий. Описание ее основано главным образом на двух фрагментарных нижних челюстях, происходящих, вероятно, из типового разреза санжакурсия. По-видимому, они принадлежали животному, похожему на наземного ленивца, но их своеобразие состоит в том, что у них имеется ряд плотно примыкающих друг к другу передних (или медиальных) зубов, а задние (или дис-

тальные) зубы — двулопастные. До сих пор все более или менее понятно: это животное, чрезвычайно плохо известное, вероятно, достаточно своеобразно и заслуживает выделения в собственное семейство. Но в десеадии найдено несколько двулопастных зубов, описанных под названием *Orophodon*, которые весьма схожи с задними зубами *Entelops* — единственного рода, уверенно относимого к Entelopsidae. Так почему же не поместить *Orophodon* в сем. Entelopsidae и перестать ломать себе голову? А потому, что, по мнению двух авторитетов, лучше всех знакомых с этими ископаемыми остатками, Паскуалья и Роберта Хоффстеттера, *Entelops* и *Orophodon* принадлежат не только к разным семействам, но и к разным надсемействам. Путаница, однако, еще больше возрастает ввиду наличия некоторых (хотя совершенно неубедительных) данных о том, что своеобразные костные щитки, описанные как *Palaeopeltis*, возможно, принадлежат орофодону или какому-то близкому к нему роду, известному по зубам. Это предположение, впервые сделанное Турнуэром и Годри, в 1956 г. было поддержано Хоффстеттером, назвавшим орофодона и близкие к нему формы панцирными наземными ленивцами (как он писал, «gravigrades cuirassés»). Однако позже Хоффстеттер по существу отказался от этой точки зрения и рассматривал *Palaeopeltis* как представителя ксенартр, положение которого в системе остается неясным, а не как члена выделенного им сем. Orophodontidae.

Эта путаная история, изложенная здесь в весьма сокращенном виде, служит примером того, к чему может привести неполнота наших знаний, а в сущности примером путаницы, возникающей в результате полного отсутствия знаний. Она предостерегает также от рассмотрения принятой здесь системы, по которой Palaeopeltidae отнесены к Cingulata, а Entelopsidae — к Pilosa, в качестве окончательной или просто хорошо обоснованной. Эта система всего лишь следует некоторым авторитетам, а именно Паттерсону и Паскуаю.

К третьему подотряду Vermilingua относится только одно известное семейство, Myrmecophagidae, первоначально основанное на современном роде *Myrmecophaga* — гигантских, или трехпалых, муравьедов. Это название буквально означает «пожиратель муравьев» и кажется вполне уместным, если не считать того, что основной пищей этих животных служат термиты, которые, хотя их часто и называют белыми муравьями, на самом деле вовсе не муравьи. Существуют еще два современных муравьеда: четырехпалый муравьед *Tamandua* и карликовый, или двухпалый, муравьед *Cyclopes*. Гигантский муравьед ведет наземный образ жизни; его украшенный пышными длинными волосами хвост не приспособлен к цеплянию за ветви. Четырехпалый муравьед ведет частично, а карликовый — почти полностью древесный образ жизни, и оба имеют хватательные хвосты.

Ископаемые данные по муравьедам крайне неполны. Эти животные известны начиная с сантакрусия, но, должно быть, возникли гораздо раньше. Известные ископаемые формы уже не имели зубов, были меньших размеров, чем *Myrmecophaga*, и морда у них была короче, но все же удлинненная. Происхождение их от очень примитивного броненосца, лишённого щитков или сбрасывающего щитки, допустимо, но недоказуемо. Общее происхождение с ленивцами, независимое от броненосцев, едва ли допустимо.

ЛИТЕРАТУРА

- Hoffstetter R. 1958. Xenarthra. In: *Traité de paléontologie*, ed. J. Piveteau, tome 6, 2, 535—636, Paris, Masson. (Эта большая статья содержит обширную библиографию.)
- Patterson B. 1967. Xenarthra. In: *The fossil record*, ed. L. B. H. Tarlo, London, Geological Society of London, 771—772.
- Scott W. B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz beds, P. I., Edentata. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia*, 5, 1—227.
- См. также ссылку на работу Patterson, Pascual, 1972 в литературе к гл. 1.

НЕКОТОРЫЕ СТАРОЖИЛЫ ИЗ КОПЫТНЫХ

Нотоунгуляты столь многочисленны и по числу форм, и по числу особей и столь заметно преобладают в большинстве ископаемых фаун Южной Америки, что им следует посвящать отдельную главу. В данной же главе рассматриваются еще более разнообразные, но значительно менее многочисленные копытные млекопитающие, которые рано появляются в палеонтологической летописи Южной Америки и не относятся к нотоунгулятам (или, во всяком случае, не относятся к ним наверное). Здесь мы их делим на шесть отрядов, хотя, как будет показано дальше, относительно ранга некоторых из них возникают сомнения. Эти отряды — *Condylarthra*, *Litopterna*, *Pyrotheria*, *Astrapotheria*, *Trigonostylopoidea* и *Xenungulata*. За исключением кондилартр, которые, как указывалось в гл. 5, вероятно, возникли не в Южной Америке, распространение этих номинальных отрядов было ограничено, насколько известно, Южной Америкой; почти наверное там они и возникли.

В древнейших фаунах кондилартры не отличаются обилием, но довольно разнообразны. В риочикии встречаются три по нынешним представлениям валидных рода. Два из них известны также из касамайория, где к ним прибавляется еще пять других родов. Большинство их известно по отдельным зубам и небольшим неполным челюстям, за одним приметным исключением: раздавленный, но почти полный череп с нижней челюстью, найденный в риочикской фауне Итаборай. Все эти ранние южноамериканские кондилартры очень сходны с североамериканскими палеоценовыми и раннеэоценовыми кондилартрами, хотя и отличаются от них на родовом уровне, и едва ли можно сомневаться в том, что эти животные на обоих континентах имели общих предков. Большинство южноамериканских родов особенно сходно с североамериканскими *Phenacodontidae*, и выделение южноамериканцев в отдельное семейство, *Didolodontidae*, свидетельствует, возможно, о переоценке степени различия между ними. Паула Коуте относил наиболее изученный род *Asmithwoodwardia* к сем. *Hyopsodontidae*, в остальном известному исключительно из Северной Америки и Евразии, явно подразумевая, что в фаунистическом обмене между Южной Америкой и северными континентами участвовали две разные ветви кондилартр. Хотя зубы *Asmithwoodwardia* действительно очень сходны с зубами североамериканского *Hyopsodus*, они весьма напоминают также зубы другого южноамериканского рода, *Ernestokokenia*, который сам Паула Коуте относит к сем. *Didolodontidae*. Существует обоснованная гипотеза, что известные южноамер-

канские кондилартры представляли собой первоначально единую ветвь; в процессе дивергенции эта ветвь дала род, который в результате параллельной эволюции стал походить на *Hyopsodus*. Такая точка зрения была высказана Мальколмом Мак-Кенна (*Malcolm McKenna*) в 1956 г., а затем поддержана Паттерсоном и Паскуалем. Справедливо также и то, что *Hyopsodontidae* и *Phenacodontidae* не так уж сильно отличаются друг от друга, чтобы было явно необходимо считать их разными семействами.

Зубная система всех дидолодонтид крайне примитивна для копытных. Моляры с низкой коронкой, с более или менее коническими бугорками и со слабо развитыми гребнями (лофами и лофидами, по научной терминологии) или вовсе без них; сохраняются все бугорки, примитивные для плацентарных млекопитающих в целом, с добавлением лишь нескольких новых. И верхние, и нижние моляры стали почти квадратными — обычная для копытных незначительная специализация, встречающаяся также в некоторых других группах (см. рис. 19, Б).

После касамайория кондилартры становятся редкими в аргентинских разрезах, а после десеадия, т. е. приблизительно раннего олигоцена, неизвестны вовсе. В Колумбии, однако, была сделана одна находка в значительно более поздних отложениях фриасия, т. е. приблизительно среднего миоцена. Это пример дифференцировки сильно разобщенных местных фаун внутри общей фауны данного континента.

Остатки *Litopterna*, известные из риочикии, касамайория и мастэрсия, представлены в основном отдельными зубами, хотя по каждой из этих трех фаун имеется несколько неполных челюстей с некоторым числом зубов. Вообще зубы литоптерн на этих стадиях все еще напоминают зубы кондилартр, и в этом отношении ранняя эволюция литоптерн была гораздо более консервативной, чем в остальных отрядах, не относящихся к кондилартрам. У. Б. Скотт помещал *Didolodontidae* в отряд *Litopterna*, а когда в 1914 г. Фредерик Лумис (*Frederic Loomis*) опубликовал гипотетическую реконструкцию скелета десеадского литоптерна, который на самом деле был смесью частей скелетов кондилартр и литоптерн, путаница еще больше возросла. Более поздние исследователи решили разделить эти два отряда, признавая при этом, что один из них (*Litopterna*) произошел от другого (*Condylarthra*). Несмотря на сходство моляров у кондилартр и литоптерн, уже в риочикии их обычно можно четко различить, а в отряде литоптерн уже обособились два семейства: *Protheriidae* и *Macrauchenidae*, в пределах которых в основном происходила его последующая эволюция. Наиболее отчетливое отличие древнейших известных нам литоптерн от современных им кондилартр состояло в том, что у первых гребни на молярах становились все более выраженными (зубы становились более лофиодонтными), причем на нижних молярах развивалось по два полулунных гребня.

Так же как ряд других групп южноамериканских млекопитающих, литоптерны по-настоящему хорошо известны лишь начиная с сантакрусской фауны. У нескольких родов сантакрусских протеротериев наблюдаются два несколько различных адаптивных типа. У обоих типов зубы имеют одинаково низкие коронки и сильно развитые гребни, а нижние моляры — по два полулунных гребня. У родов *Diadiaphorus* и собственно *Proterotherium*, относящихся к первому адаптивному типу, конечности трехпалые, средний палец довольно тонкий, но мощный, а боковые одинаковой длины и такие тонкие и короткие, что вряд ли они были функциональными. У рода *Thoatherium* (рис. 14) только один палец, а имевшиеся у предковых форм боковые пальцы редуцированы и имеют вид лишь небольших шишечек.

Эти литоптерны по общему облику и адаптивным признакам были удивительно похожи на лошадей (хотя и сильно отличались от них по многим морфологическим признакам). И еще раз Амегино был введен в заблуждение этими конвергентными признаками. Он полагал, что эти литоптерны особенно близки к лошадям, хотя и не были их предками; как будет сказано ниже, предками лошадей он считал одно из семейств нотоунгулят. Конечности трехпалых протеротериев внешне и по своей механике сходны с конечностями некоторых вымерших трехпалых лошадей. Зубы различаются более явно и все же функционально сходны с зубами некоторых листоядных, но не травоядных трехпалых лошадей. У *Thoatherium* однопальность выражена еще сильнее, чем у однопалых лошадей, в том числе и у всех ныне живущих представителей сем. Equidae. Остатки боковых пальцев у него даже еще более рудиментарны, чем у *Equus* (рис. 15); вероятно, он был самым совершенным однопалым животным, которое когда-либо жило на свете. Примечательно, кроме того, что в этом семействе

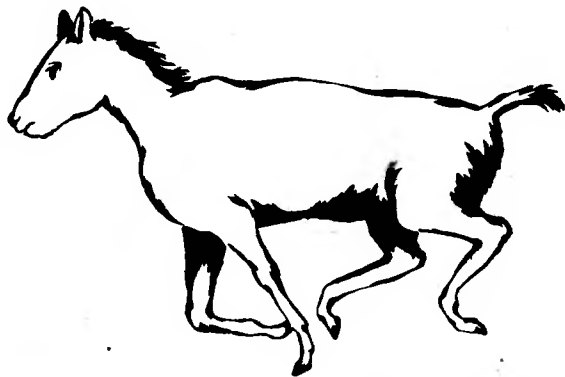


Рис. 14. Реконструкция раннемиоценового (сантакрусского) литоптерна *Thoatherium*, похожего на лошадь.

литоптерн стадия однопальности была достигнута примерно в раннем миоцене, тогда как в семействе лошадиных это произошло только в позднем плиоцене, т. е. спустя миллионы лет. Очевидное и важное различие между ними состоит в том, что у *Thoatherium* зубы все еще были относительно примитивного листоядного типа, тогда как все однопалые лошади имели и имеют высокоспециализированную травоядную зубную систему. Протеротерии сохранились до чападмалалия, т. е. почти до самого конца плиоцена, но затем вымерли.

Второе семейство литоптерн, Macraucheniidae, представлено в сантакрусии родом *Theosodon*. Представители этого рода были крупнее, чем протеротерии, и имели трехпалые конечности, причем их боковые пальцы были более развиты как по величине, так и в функциональном отношении, чем у трехпалых протеротериев. Зубы сходны с зубами протеротериев, но имеют несколько более сложное строение. Шея длинная, похожая на шею верблюдов, а носовая область черепа сдвинута назад, указывая на то, что у этих животных имелся короткий хоботок, более или менее сходный с хоботком тапиров. У последнего представителя

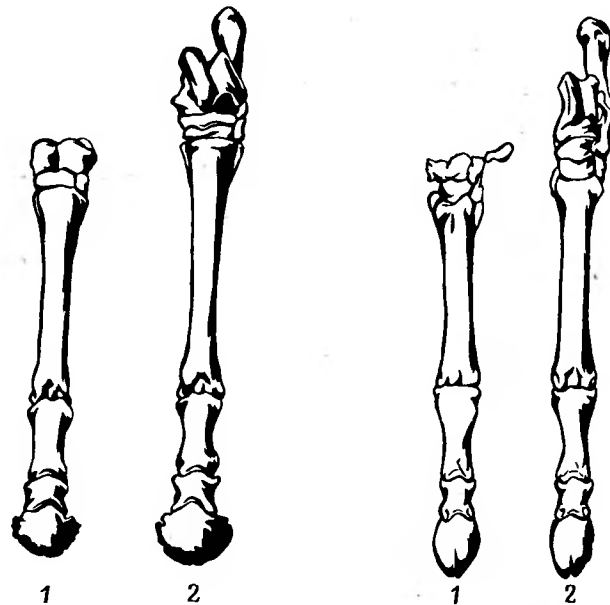


Рис. 15. Сравнение строения передней (1) и задней (2) конечностей современной лошади (*Equus*, слева) и раннемиоценового литоптерна (*Thoatherium*, справа), у которого однопальность достигла наивысшей степени по сравнению со всеми другими известными млекопитающими. Близкое сходство этих двух ног обусловлено исключительно конвергенцией.

этого семейства, плейстоценовой *Macrauchenia*, шея была еще длиннее; судя по некоторым данным, хобот у нее был еще более развит, хотя и не в такой степени, как у слонов. Она была также гораздо крупнее, достигая размеров современного верблюда. *Macrauchenia* означает по-гречески «длинная шея», но это слово можно также перевести как «большая лама», поскольку *Auchenia*—название, ранее присвоенное ламе (как сейчас выясняется, невалидное). У Дарвина, собравшего остатки, на основании которых Оуэн описал *Macrauchenia*, первоначально создалось впечатление, что это «лама, или гуанако величиной с верблюда». Ламы и гуанако — мелкие безгорбые верблюды, и, если отбросить ее хобот, *Macrauchenia* обладает полным конвергентным сходством с верблюдами.

Еще одно выделяемое в настоящее время семейство литоптерн носит название *Adiantidae*. Это были мелкие изящные животные, существовавшие от десеадия до сантакрусия; они плохо известны, за исключением одного почти полного черепа, происходящего из слоев, вероятно, раннедесеадского возраста около Мендосы в Аргентине.

Pyrotheria впервые стали известны по роду *Pyrotherium* (Ameghino, 1888) и до сих пор лучше всего известны по этому роду. Он характерен для слоев и фауны, которые братья Амегино назвали пиротериевыми, а мы сейчас, с небольшой поправкой следуя Годри, называем десеадием (приблизительно ранний олигоцен). Амегино полагал, что это животное относится к хоботным, т. е. родственно мастодонтам и слонам, и рассматривал ранних представителей сем. *Pyrotheriidae* как предков последних. Он считал, что пиротерии произошли от кондиляртр, что, по видимому, верно, хотя промежуточные формы между ними не известны; однако предполагавшееся их общее происхождение с более поздними хоботными основывалось опять-таки на конвергентном сходстве, причем в данном случае сходство в действительности было невелико. Годри посвятил статью экземплярам *Pyrotherium*, собранным для него Турнуэром, и был прав, отрицая их родство с *Proboscidea*. Он писал: «В действительности *Pyrotherium* весьма отличается от всех крупных животных, описанных до сих пор. Он не вписывается ни в один известный отряд».

В 1911—1912 гг. Ф. Б. Лумис возглавил экспедицию в Патагонию, которую финансировали выпускники колледжа Амхерст, окончившие его в 1896 г., в рамках программы, посвященной их пятнадцатой встрече. Самой ценной находкой этой экспедиции был череп *Pyrotherium*. Исследовавший его Лумис пришел к выводу, что этот род и все семейство действительно относятся к хоботным, как считал Амегино. Недавно Брайен Паттерсон допрепарировал экземпляр Лумиса — единственный известный череп представителя этого семейства — и, изучая его наново,

обнаружил, что описание и рисунок Лумиса очень неточны, а выводы совершенно неверны. В связи с заключением самого Паттерсона, основанным на четких и несомненно тщательных наблюдениях, тем не менее возникает серьезное затруднение, которое будет рассмотрено после обзора остальных известных или вероятных представителей отряда *Pyrotheria*.

В касамайории обнаружен очень редкий и очень плохо известный род *Carolozittelia*, который, вероятно, хотя и не абсолютно твердо, можно считать пиротерием. Столь же фрагментарные, но несомненные остатки пиротериев были найдены в мастэрсии Патагонии. Экземпляры собственно *Pyrotherium* происходят из десеадия Аргентины и Боливии; никакие более поздние пиротерии не известны. Имеется один экземпляр из Перу, отнесенный к раннему кайнозою (определить его возраст более точно не удалось). Возможно, что, несмотря на значительное отличие от *Pyrotherium*, он относится к сем. *Pyrotheriidae*, хотя утверждать это с уверенностью нельзя.

Недавно Хоффстеттер (1970 г.) и Паттерсон (1977 г.) описали два похожих, но различных рода: *Colombitherium* Hoffstetter из Колумбии и *Proticia* Patterson из Венесуэлы. Эти роды родственны между собой, и *Proticia*, возможно является предком *Colombitherium*. Они родственны также и *Pyrotherium*, но отличаются от него так сильно, что выделены в отдельное семейство *Colombitheriidae*. *Colombitherium*, вероятно, относится к эоцену; *Proticia* может быть также эоценовой, а возможно, она древнее и относится к палеоцену. У пиротерия верхние и нижние моляры снабжены двумя острыми поперечными гребнями. Верхние премоляры и моляры коломбитерия — единственные известные его зубы — также имеют по два поперечных гребня, но последние менее острые, с четко выраженными бугорками на наружном и внутреннем концах, а характер их стирания заставляет предполагать какой-то необычный механизм пережевывания пищи. На нижних премолярах и первом моляре протиции (единственные найденные ее зубы) нет вполне сформированных поперечных гребней, но имеются крупные, четко выраженные тупые бугорки, расположенные таким образом, что из них могли бы развиваться (и, вполне вероятно, развились) такие гребни.

Теперь о проблеме, возникшей в связи с переизучением Паттерсоном черепа *Pyrotherium* (рис.16). У *Notoungulata* имеются многочисленные признаки, обычные для более примитивных членов этого отряда и видоизменяющиеся, но не исчезающие полностью у более специализированных форм. Наиболее очевидный из этих признаков — сложное строение ушной области, в своих деталях не встречающееся ни у каких других животных, а также столь же поразительное и столь же неповторимое и даже еще более бросающееся в глаза строение зубов, в частности моляров, хотя и не только их. Паттерсон обнаружил, что строение

ушной области у *Pyrotherium* сходно с ее строением у нотоунгулят, а поэтому делает вывод, что «по всей вероятности, *Pyrotheria* были нотоунгулятами». О зубах он пишет: «Коренные зубы этих ранних пиротериев не дают никаких определенных указаний на происхождение и родственные связи этой группы». Кое-какие указания на происхождение группы они все-таки дают, но обязательно определенные, но безусловно наводящие на размышления. Как уже отмечал Амегино, а вслед за ним и Паттерсон, коренные зубы пиротерия вполне могли бы происходить от кондилартр или, точнее, от дидолодонтид. Это особенно ясно в случае *Proticia*, имеющей самое примитивное среди пиротериев строение коренных зубов.

Паттерсон предполагает, что между коренными зубами пиротериев и примитивных нотоунгулят существует, возможно, некоторое сходство, но мне это сходство кажется обманчивым. В частности, Паттерсон пишет, что зубы примитивных нотоунгулят имели тенденцию к образованию на задней части нижних моляров поперечного гребня, включавшего в себя бугорки, именуемые в научной терминологии энтоконидом и гипоконидом, и не включавшего бугорок, называемый гипоконулидом. Если согласиться с этим, то можно было бы говорить о его сходстве с задним гребнем нижних моляров пиротерия. Но поперечный гребень в задней части моляров примитивных нотоунгулят (талонид) образуется не за счет энтоконида и гипоконида, а за счет одного только энтоконида. Иногда он упирается в основание гипоконида, но не захватывает этот бугорок. Наиболее примечательная черта этой части нижних моляров нотоунгулят — длинный полунный гребень, охватывающий гипоконид и гипоконулид; представить же себе наличие у предков пиротериев такой структуры почти невозможно. И в других отношениях о таком



Рис. 16. Череп *Pyrotherium* (типовой род пиротериев) из раннего олигоцена. с реставрацией недостающих частей, выполненной Паттерсоном, и реконструкцией его головы.

Хотя некоторые кости посткраниального скелета известны, для реконструкции туловища их недостаточно.

происхождении зубной системы пиротериев, по-видимому, не может быть речи.

Итак, к чему же мы в итоге приходим? К тому, что у пиротерия был, возможно, предок, у которого ушная область была устроена, как у нотоунгулят, а зубы — как у кондилартр. Такой предок мог бы дать начало также и нотоунгулятам, если бы в результате эволюции по совершенно иной линии у него возникли зубы нотоунгулятного, а не пиротериевого типа. Как же мы должны называть этого предка, если таковой существовал? Кондилартром, поскольку его зубы были кондилартрового типа? Нотоунгулятом, поскольку по строению ушной области он сходен с нотоунгулятами? Пиротерием, поскольку пиротерии стали самыми крупными и самыми удивительными из его ранних потомков? Или же, раз выбор столь широк, не воспользоваться ни одним из этих названий? Лично я считаю, что не следует брать ни одно из этих названий, до тех пор пока не удастся действительно найти более далеких предков пиротериев и нотоунгулят, чем известные нам сейчас. Следует отметить также, что имеется еще одна возможность. И пиротерии, и нотоунгуляты могли произойти от кондилартр и в то время еще не имели ни таких зубов, как у пиротериев или нотоунгулят, ни такого строения ушной области, как у нотоунгулят. Затем пиротерии и нотоунгуляты могли развиваться дивергентно в отношении зубов, но параллельно в отношении строения ушной области. Пока же я предпочитаю условно оставить пиротериев самостоятельным отрядом. Эта проблема, конечно, не относится к числу тех, которые могут потрясти мир, и была изложена здесь с некоторыми подробностями лишь в качестве примера того, с какими трудными и пока еще неразрешимыми проблемами приходится иногда сталкиваться исследователям истории жизни.

В отношении отряда *Astrapotheria* подобных проблем не возникает. В строении их коренных зубов имеются некоторые признаки сходства с нотоунгулятами, но таких признаков немного, и они, по всей вероятности, конвергентны. В строении ушной области или других структур никакого особого сходства с нотоунгулятами нет, и в настоящее время практически все согласны с тем, что эту группу следует считать отдельным отрядом. Отряд этот никогда не отличался большим разнообразием, но он известен от касамайория до фриасия, т. е. примерно от раннего эоцена до среднего миоцена, а ареал его простирался от Южной Аргентины до северной Венесуэлы и Колумбии.

Древнейший астропотерий — *Scaglia* из касамайория — известен лишь по единственному экземпляру, представляющему собой часть черепа и верхнюю челюсть молодой особи с молочными зубами. По имени астропотерия *Astraponotus* Амегино назвал время, соответствующее нашему теперешнему мастэрсию, но данный род редко встречается в сборах из отложений этого века и

недостаточно хорошо известен. Аstrapотерии десеадия и колуапия изучены довольно хорошо, а из сантакрусия известен почти полный скелет собственно *Astrapotherium* (рис. 17). Об этих поздних представителях семейства Паттерсон и Паскуаль говорят, что «они были двух размеров — крупного и очень крупного».

В черепе крупных олигоценовых и миоценовых аstrapотериев над глазами выдавался вперед конусообразный лоб; очень короткие носовые кости позволяют предполагать, что животное имело небольшой хобот; большие клыки в течение всей жизни оставались острыми, затачиваясь о несколько более короткие нижние клыки. Возможно, что нижние клыки использовались для выкапывания корней. Верхних резцов не было, но зато имелось шесть нижних резцов с изящными двулопастными коронками. Коренные зубы (обычно пять верхних и четыре нижних) имели довольно высокие коронки, но при этом несли простые гребни, характерные для форм, питающихся листьями и побегами. Туловище было вытянутым, а ноги, в особенности задние, были неожиданно слабыми для столь крупных зверей. Лапы были относительно маленькими, причем задние — явно стопоходящего

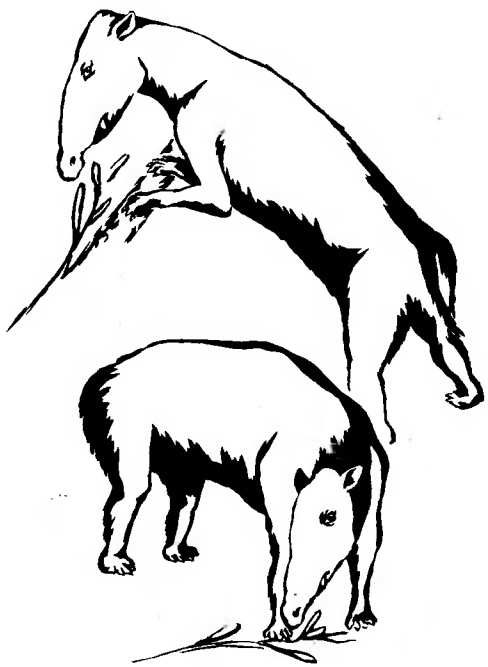


Рис. 17. Реконструкция типичного аstrapотерия (*Astrapotherium*) из раннего миоцена (сантакрусия).

типа, т. е. при ходьбе животное опиралось на всю стопу. Скотт высказал предположение, что явно неуклюжее, непропорциональное телосложение этих животных, возможно, указывает на то, что они вели земноводный образ жизни. Аstrapотерии обладали некоторым конвергентным сходством с вымершей группой носорогов северного полушария, называемых аминодонтами, которые также, возможно, были земноводными.

Остатки *Trigonostylopoidea* обильны в сборах из риочикья Бразилии и касамайория Аргентины, но присутствие их в мастэрсии уже сомнительно, а позже они и вовсе не известны. Долгое время их считали довольно близкими родичами аstrapотериев, но дополнительное изучение материала, в том числе ранее не известного хорошо сохранившегося черепа (рис. 18), показало, что по многим морфологическим признакам они совершенно не похожи на аstrapотериев, в частности по строению ушной области, которая у них совсем не такая, как у нотоунгулят. Сходство с аstrapотериями сводится к тому, что у них тоже были верхние и нижние клыки, но небольшие и отличающиеся в деталях от клыков аstrapотериев. Верхние моляры с низкой коронкой, с гребнями, по очертаниям более или менее треугольные (у риочикских форм в меньшей степени) и не похожие на характерные моляры аstrapотериев с четырьмя неравными сторонами. Почему эти животные процветали именно в данном месте и именно в данное время и почему вскоре после этого они вымерли, остается одной из многих загадок истории.

В заключение этой главы рассмотрим отряд Xenungulata, известный только из риочикья. Его представители были самыми крупными и, как подразумевает их название («странные копытные»), одними из самых необычных зверей своего времени. Единственный известный род, *Carodnia*, был впервые обнаружен в

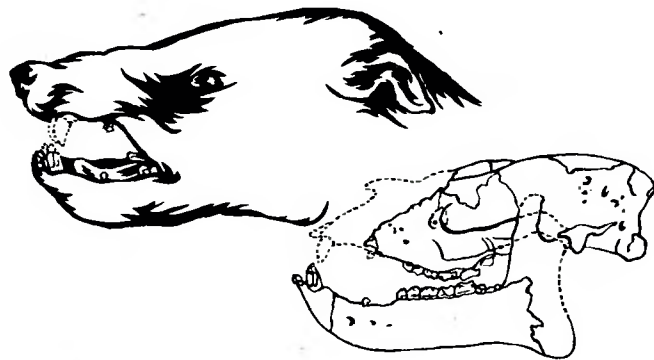


Рис. 18. Реставрированный череп и реконструкция головы типичного тригностилопода (*Trigonostylops*) из раннего эоцена (касамайория).

Патагонии, но представлен значительно полнее в бразильском риочикии, в Итаборан. У него были долотообразные резцы, небольшие клыки и моляры (верхние и нижние) с двумя острыми гребнями, поперечными, хотя и изогнутыми. Известна его передняя лапа — тяжелая, напоминающая слоновью, с пятью пальцами, заканчивающимися относительно маленькими, широкими и плоскими копытами.

Паула Коуто, который описал экземпляры из Итаборан и на этом основании выделил отряд Xenungulata и дал его характеристику, отметил некоторое сходство этих животных с давно вымершими раннекайнозойскими копытными Северной Америки и Азии — диноцератами (что означает «ужаснорогие»; в отличие от них ксенунгуляты не имели рогов). Он думал, что это, возможно, указывает на филогенетическое родство, но лишь через общего предка, относившегося к отряду Condylarthra. В результате некоторые палеонтологи, сами не изучавшие названные группы, например А. Ромер (A. Romer), сделали Xenungulata и Dinoceraata подотрядами одного и того же отряда, что почти неизбежно подразумевает северное происхождение ксенунгулят, однако подобная точка зрения не получила общего признания. Остается вероятным, что ксенунгуляты возникли в Южной Америке и что их поистине весьма ограниченное сходство с диноцератами было обусловлено довольно умеренной конвергенцией.

Паттерсон повторно изучил экземпляры Trigonostylopoidea и Xenungulata из Итаборан. Недавно в частном письме он высказал мнение, что вопреки его прежним взглядам обе эти группы копытных следует включать в отряд Astrapotheria. Все, в том числе сам Паттерсон, согласны с тем, что группы, называемые Trigonostylopoidea, Xenungulata и Astrapotheria, — валидные самостоятельные группы (таксоны, на языке систематики), причем различия между ними столь велики, что они заслуживают более высокого ранга, чем семейство. Это — наиболее важный момент; менее важным представляется решение вопроса о том, считать ли их тремя подотрядами отряда, который, возможно, следует называть Astrapotheria, или тремя отдельными отрядами. До тех пор пока не опубликованы доказательства того, что эти группы представляют собой эволюционные единицы, связанные друг с другом теснее, чем просто общим происхождением от кондилартр, здесь временно сохраняется ставший привычным статус трех отрядов. Если бы было показано, что они имели общего предка, принадлежащего им одним, то возник бы вопрос, считать ли, что этот предок был астрапотерием, тригоностилопоидом, ксенунгулятом или, что, по-видимому, более вероятно, ни тем, ни другим, ни третьим.

В связи с этим укажем на один факт, ранее не публиковавшийся, а именно что характерные кости стопы (таранная и пяточная),

почти наверное принадлежащие *Trigonostylops*, коренным образом отличаются от этих же костей астрапотериев. У ксенунгулят эти кости не найдены.

ЛИТЕРАТУРА

- Patterson B. 1977. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of northwestern Venezuela. *Fieldiana Geology*, 33, 397—422. (Эта статья содержит также переописание черепа *Pyrotherium* из Аргентины.)
- Paula Couto C. de. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil: Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 99, 355—394.
- Paula Couto C. de. 1963. Um Trigonostylopoidea do Paleoceno do Brasil. *Anales Academia Brasileira de Ciências*, 35, 339—351.
- Gaudry A. 1909. Fossiles de Patagonie: le *Pyrotherium*. *Annales de Paleontologie*, Paris, 4, 28 p.
- Scott W. B. 1910. Litopterna of the Santa Cruz beds. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia*, 7, 1—156.
- Scott W. B. 1937. The Astrapotheria. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 77, 309—393.
- Simpson G. G. 1933. Structure and affinities of *Trigonostylops*. *American Museum Novitates*, 608, 1—28.
- См. также литературу к гл. I и ссылку на работу Simpson, 1948, 1967 в конце гл. 6.

НОТОУНГУЛЯТЫ

Древние греки и римляне были склонны к антропоморфизму и персонифицировали многие явления природы. Южный ветер носил у греков имя Нотос, а римляне называли его Нотус. В научной номенклатуре имена латинизируются даже в тех случаях, когда они происходят из греческого или из варварских языков (любой язык, кроме латинского и греческого, прежде считался варварским). Это название южного ветра, звучавшее почти одинаково по-гречески и по-латыни, в форме *noto-* часто использовали как приставку, означающую просто «южный». Таким образом, название *Notoungulata* буквально значит «южные копытные [млекопитающие]». Когда в 1903 г. Сантьяго Рот придумал это название, нотоунгуляты были известны только из Южной Америки. Теперь, как уже говорилось в гл. 5, некоторые из них найдены также в Северной Америке и Азии, но название *Notoungulata* остается пригодным для группы, которая на протяжении всей своей известной истории была преимущественно южноамериканской.

По довольно консервативной системе, которой мы здесь следуем, выделяют всего 14 семейств нотоунгулят, в том числе сем. *Arctostylopidae*, не известное из Южной Америки. В риочикии и касамайории, т. е. примерно в позднем палеоцене и раннем эоцене, можно различить 8 семейств. В то время все они были еще примитивными, и различия между ними были не очень велики. Еще одно семейство (*Notohippidae*), эволюционно более продвинутое и сильнее отличавшееся от других, впервые становится известным в мастэрсии (примерно средний эоцен). В открытых до сих пор десеадских фаунах обнаружено 9 семейств нотоунгулят — больше, чем в каком-либо ином веке наземных млекопитающих; из них 5 появляются в десеади впервые. К десеадию, т. е. примерно к раннему олигоцену, семейства нотоунгулят стали более заметно отличаться друг от друга и явно заняли разнообразные экологические ниши. В дальнейшем происходило дифференцированное вымирание — своего рода прореживание. Из сантакрусия известно всего 5 семейств, а от сантакрусия до часикия, т. е. для времени, примерно соответствующего миоцену в целом, — только 6. Из плиоцена (от уайкерия до чападмалалия) известно только 3 семейства; все они дожили до плейстоцена, но затем вымерли.

Древнейшие южноамериканские фауны, в которых присутствуют нотоунгуляты, — риочикская, касамайорская и мастэрская, особенно интересны из-за происходивших в них эволюционных процессов и событий. Здесь мы застаем данную группу в разгаре того, что вполне можно назвать эволюционным взрывом.

Это проявляется в двух разных аспектах. Во-первых, нотоунгуляты, которые в масштабах геологического времени, вероятно, еще недалеко ушли от своих истоков, уже достигли значительного разнообразия. В 8 семействах нотоунгулят из этих трех фаун по современным системам насчитывается более 35 родов и около 70 видов. И это — с довольно ограниченной территорией: к ним следует добавить находки из других районов, полностью еще не описанные, а также те, которые будут сделаны в будущем. Сборы из районов, которые в те времена, как и сейчас, были окраинными частями Южной Америки, ясно показывают, что нотоунгуляты, используя любую благоприятную возможность, бурно распространялись по огромному континенту, на котором жило относительно мало других копытных, а те, которые там были, как показано в предшествующей главе, постепенно все больше специализировались, оставляя свободными многие экологические ниши, пригодные для копытных.

Во-вторых, ранний расцвет данной группы отличался тем, что по крайней мере некоторые из входивших в нее видов все еще оставались необычайно изменчивыми. Это, вероятно, относится ко многим видам, но наиболее объективные данные имеются по одному сравнительно примитивному виду с довольно устрашающим научным названием *Henricosbornia lophodonta* Ameghino, 1901. Этот род долгое время оставался настолько непонятным, что Генри Ферфилд Осборн (Henry Fairfield Osborn), в честь которого он был назван, исключил его из своей авторитетной классификации 1910 г. и из других работ. Однако во время моей первой экспедиции в Южную Америку в 1930—1931 гг. моим спутникам и мне удалось собрать значительно больше ста экземпляров одного этого вида. Хотя среди них не было хорошо сохранившихся черепов или скелетов, зубы этого вида сейчас изучены очень хорошо, что позволило твердо установить его широкую изменчивость. Изучение наших сборов и материалов братьев Амегино показало, что Флорентино Амегино, располагавший меньшим, чем мы, числом экземпляров данного вида, разбил их на 16 видов, 8 родов, 4 семейства и 3 отряда. Мы приводим эти данные не в порядке критики работы Амегино, а как яркое свидетельство того, каким исключительным разнообразием отличаются зубы особей этого вида. Амегино указывал, что все его различные «виды» этой группы произошли от кондиляртр, что, очевидно, совершенно справедливо, если говорить о том единственном виде, к которому их теперь относят. Однако он считал разные варианты этого вида предками таких различных более поздних групп, как лемуры и носороги.

Зубы этого и некоторых других столь же древних видов в то время были подвержены индивидуальной изменчивости, позднее некоторые вариации фиксировались и становились характерными признаками различных родов и даже семейств (но не отрядов).

В группе, находящейся в состоянии экспансии, еще не обособившейся окончательно в какой-либо узкой экологической нише, вполне возможна такая изменчивость, или, как можно было бы сказать, нечеткость генетической регуляции морфологических признаков. Она обеспечивает лабильность популяции и ее способность к разнообразным адаптациям и к освоению разнообразных образцов жизни. Как только отклонившаяся популяция становится более строго приспособленной к данному образцу жизни или нише, центростремительный (стабилизирующий) естественный отбор обычно начинает препятствовать ее дальнейшему изменению, снижает скорость этого процесса или даже останавливает его путем выбраковки более сильно отклоняющихся генетических вариантов. В этих древних фаунах лишь немногие из нотоунгулят достигли такой стадии. Как мы увидим дальше, в следующем веке, десеадии, число их возросло.

Весьма характерное строение зубной системы нотоунгулят в его наиболее примитивной форме можно наблюдать у таких древних родов, как *Henricosbornia* или *Oldfieldthomasia*; морфология последнего изучена лучше, хотя изменчивость известна не так хорошо, как у *Henricosbornia*. Первоначально нотоунгуляты имели следующую зубную формулу, очень рано закрепившуюся у примитивных плацентарных млекопитающих:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$$

это означает, что у них было по три резца, одному клыку, четыре премоляра и три моляра на каждой стороне верхней и нижней челюстей. У древнейших форм все эти зубы в каждой челюсти образовывали непрерывный, постепенно изменяющийся ряд: клык имел простое строение и весьма напоминал прилегающие к нему резец и премоляр, а последний премоляр был очень похож на более сложный первый моляр.

Моляры нотоунгулят по основным чертам строения отличаются от моляров всех остальных млекопитающих. Они схематически изображены на рис. 19, В, основанном главным образом на зубах *Henricosbornia*. На верхних молярах было по три основных гребня, или лофа, показанных и обозначенных на рисунке. Имелся еще один гребень меньшего размера, или шпора, отходящий от одного из основных гребней и известный под названием кроше. Для строения коронки нижних моляров наиболее характерно наличие двух гребней, называемых здесь лофидами. (В системе номенклатуры зубных бугорков, разработанной Г. Ф. Осборном и ставшей теперь, с соответствующими дополнениями, общепринятой, суффикс -ид используется для большинства элементов нижних моляров.) Кроме того, один из бугорков (энтоконид; см. рис. 19, А, В) превратился в короткий поперечный гребень,

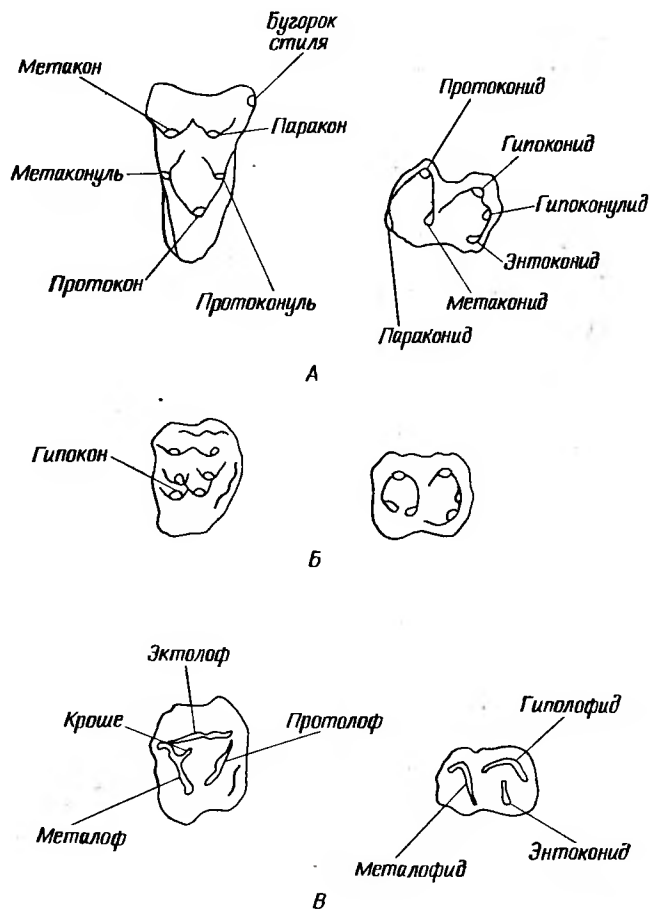


Рис. 19. Правые верхние (слева) и нижние (справа) моляры трех групп млекопитающих.

А. Строение зубов, примитивное для плацентарных млекопитающих вообще. Это не изображение зубов представителя какого-то конкретного рода, а обобщенная схема структуры, с теми или иными вариациями имеющейся почти у всех меловых плацентарных; на схеме указаны названия основных бугорков. Б. Зубы примитивного диделодонтида. Рисунок несколько стилизован, но напоминает, например, зубы *Ernestokokenia* из риокикия и касамайория. Гипокон — новый бугорок; его не было у большинства примитивных плацентарных, и он до сих пор отсутствует у некоторых современных плацентарных. Остальные бугорки лишь слегка изменились по сравнению с примитивным для плацентарных типом.

В. Зуб примитивного нотоунгулята. Рисунок сделан в основном по зубам *Henricosbornia* из риокикия и касамайория. Большая часть бугорков, имевшихся у примитивных плацентарных, объединилась в гребни (лофы на верхних зубах и лофиды на нижних); появился также новый гребень — кроше, отходящий от металофа.

отделенный от двух других; на этот признак мы уже указывали в предыдущей главе как на одно из доказательств того, что моляры пиротерия не могли произойти от моляров одного из нотоунгулят.

Такие явно незначительные или скрытые от глаз непосвященных детали строения зуба дают весьма существенную, хотя и не всегда достаточную, информацию для определения и классификации многих млекопитающих, как ныне живущих, так и вымерших. Основной примитивный нотоунгулятный тип строения зубов, описанный в предыдущем абзаце и изображенный на рис. 19, наблюдается у всех несомненных нотоунгулят, хотя, как мы отмечали в предыдущей главе, время от времени к нотоунгулятам относят (правомерность этого весьма сомнительна) некоторые группы с иным строением зубов. Эти черты строения моляров, характерные для примитивных нотоунгулят, сохраняются у всех поздних и более специализированных представителей этой группы, даже если в остальном их моляры сильно изменяются и приобретают новые черты, а зубная система в целом становится более специализированной.

О своеобразии в строении ушной области у нотоунгулят уже упоминалось в предыдущей главе. Из древнейших нотоунгулят оно наиболее подробно изучено у касамайорского рода *Oldfieldthomasia* и проиллюстрировано на серии распилов. Его наиболее замечательная особенность, присущая всем нотоунгулятам, — наличие двух окруженных костями пузырьвидных полостей, открывающихся в среднее ухо, одна сверху, а другая снизу. Среди прочих специфических черт строения отметим, что барабанная кость, помимо того, что она окружает нижнюю (гипотимпанальную) полость, образует трубку, ведущую от среднего уха к наружному (которое не окостеневаает и поэтому в ископаемом состоянии неизвестно); вдоль нижней, или вентральной, стороны этой трубки тянется гребень. На нижней поверхности черепа, позади стенки нижнего пузыря (буллы, или гипотимпанальной полости), имеется ямка, в которую входит отросток подъязычной кости, или гиоида.

Подобное строение среднего уха встречается не только у нотоунгулят. Оно независимо возникало у сумчатых по крайней мере трижды, в частности в Южной Америке у вымерших форм *Argyrolagus* и *Sparassocynus* (см. гл. 7). Также не менее трех раз оно возникало у грызунов. Однако происхождение этой структуры у всех названных групп и у нотоунгулят неидентично. Очевидно, что это пример многократной конвергентной адаптации, но адаптации в чему? Эксперименты, проведенные на некоторых грызунах, показывают, что подобное строение повышает чувствительность уха к звукам определенных частот, возможно к голосам других особей своего вида или же к звукам, издаваемым хищниками. Эксперименты с моделями ушной области нотоунгулят, быть может, позволили бы выяснить частоты, на которые были

настроены их уши, но таких экспериментов пока никто не ставил, да и едва ли можно узнать, какие звуки издавали друзья или враги нотоунгулят.

Одно из древних и в общем примитивных семейств нотоунгулят, *Notostylopidae*, все же стало умеренно специализированным в некоторых отношениях. Остатки этого семейства редки в известных фаунах риочикия, обильны в касамайории, снова редки в мастэрсии, а позже не встречаются. Типовой род *Notostylops* (рис. 20) обычен в касамайорских отложениях, которые братья Амегино называли «нотостилопсовыми слоями» или «нотостилопием». Особенно обилен один вид, *Notostylops murinus*. И снова последующие более обширные сборы, более точно документированные, чем это было возможно во времена Карлоса Амегино, выявили необычайную изменчивость в пределах этого единого вида. Снова, как и в случае с *Henricosbornia lophodonta*, такая изменчивость ввела в заблуждение Флорентино Амегино, который отнес разные экземпляры одного этого вида к 14 видам 6 родов, но на этот раз объединил их всех в одно семейство, *Notostylopidae*, представляющее собой реально существующую группу, название которой таксономически валидно.

Наиболее отчетливый признак специализации у этого семейства выражается в том, что задние (третьи) резцы, клыки и передние (первые) премоляры всегда мелкие и часто отсутствуют вовсе, так что между сохранившимися резцами и сохранившимися премолярами образуется диастема. Зубная формула варьирует от

предковой $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$ до $\frac{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}$ даже в пределах одного

вида. Столь широкая внутривидовая изменчивость зубной формулы среди млекопитающих вообще встречается крайне редко. У *Notostylops* один из верхних резцов (первый) и один из нижних



Рис. 20. Череп и реконструкция головы *Notostylops* — раннеэоценового (касмайорского) нотоунгулята, имевшего примитивный общий облик, но несколько специализированную зубную систему.

(второй) увеличены и при кусании смыкаются друг с другом. Это придает животным некоторое сходство с грызунами, но большие резцы у них кусающие, а не грызущие. Моляры незначительно изменены по сравнению с самым примитивным нотоунгулятым типом. Наиболее выраженное их отличие заключается в том, что кроше на верхних молярах, которое у *Henricosborniidae* представляло собой всего лишь шпору, удлинилось, почти пересекая промежуток между протолофом и металофом, а его гребень на ранних стадиях стирания несет ряд крошечных бугорков.

По-видимому, *Henricosborniidae*, по крайней мере по строению зубной системы, были наиболее примитивными из известных нотоунгулят, являя собой остатки ствола, возможно, предкового для всех остальных нотоунгулят, сохранившиеся примерно до касамайория (ранний эоцен). *Notostylopidae* представляет собой умеренно специализированную ветвь, сохранившуюся только до следующего века, мастэрсия. Эти два семейства не укладываются в рамки основных групп нотоунгулят, существовавших в одно с ними время и сохранившихся в более поздние века, а поэтому здесь они помещены в отдельную группу — подотряд *Notioprogonia*; это название означает по-гречески «кужный предок». (Известные нотоунгуляты Северной Америки и Азии, *Arctostylopidae*, также относятся к этому подотряду.)

Остальные семейства, присутствующие в этих древних фаунах, можно распределить по трем крупным группам; эти группы рассматриваются здесь как подотряды отряда *Notoungulata*, и первоначально они были выделены на основании изучения ископаемых форм из более поздних фаун. Подотряд *Typrotheria* получил свое название по одному из самых поздних представителей нотоунгулят, которого долгое время называли *Typrotherium*, т. е. «типовой зверь»; по-видимому, это название не имело большого смысла. В качестве родового названия оно оказалось невалидным — этот род следует называть *Mesotherium* («средний зверь»), что, по-видимому, не более осмысленно, чем предыдущее название. Но более поздних представителей этого подотряда почти всегда называли типотериями, и название *Typrotheria* для него вполне валидно. Этот подотряд уже на ранних этапах своей истории дифференцировался на три семейства.

Подотряд *Hegetotheria* также назван по некоему роду *Hegetotherium* («главный зверь» — еще одно ничего не говорящее название), а подотряд *Toxodonta* — по роду *Toxodon* («дугозуб» — название, довольно удачно характеризующее его верхние моляры). К подотряду *Typrotheria* в трех древнейших фаунах относится только одно семейство, тогда как в подотряде *Toxodonta* их различают уже два, одно из которых появляется в летописи только в мастэрсии. Во всех трех подотрядах есть и более прогрессивные семейства, известные из более поздних фаун; по одному семейству из каждого подотряда дожило до плейстоцена:

Mesotheriidae из *Typrotheria*, *Hegetotheriidae* из *Hegetotheria* и *Toxodontidae* из *Toxodonta*. Хебетотерииды сохраняются только до самого раннего плейстоцена (укья), но другие дожили почти до голоцена.

Представители подотрядов *Typrotheria* и *Hegetotheria* имели размеры от мелких до средних, подотряда *Toxodonta* — от средних до гигантских. У всех этих трех подотрядов, как и у многих других, но безусловно не у всех групп млекопитающих наблюдается увеличение средних размеров с течением времени. Во всех трех подотрядах древнейшие представители — риочикские и касамайорские — имели довольно примитивную зубную систему, обычно с полной зубной формулой:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$$

Все зубы были низкоронковыми (брахиодонтными), а моляры не так уж сильно отличались от моляров примитивных *Notioprogonia*. Однако даже на этом эволюционном уровне верхние моляры имели тенденцию к усложнению; оно проявлялось в дальнейшем удлинении кроше и возникновении на основных гребнях, или лофах, добавочных выступов. Как правило, это был выступ, называемый гребешком (*crista*), отходивший от наружного гребня (эктолофа) внутрь и часто соединявшийся с кроше; таких гребешков могло быть несколько. Иногда возникал еще один выступ, называемый антекроше и отходящий назад от переднего гребня (протолофа). Антекроше может достигать гребешка или кроше и соединяться либо с одним из них, либо и с тем и с другим, но на том эволюционном уровне, о котором идет речь, этого обычно не происходило.

Наиболее хорошо изученные ранние представители подотряда *Typrotheria* — это касамайорские роды *Oldfieldthomasia*, выделяемый в самостоятельное семейство, и *Notopithecus* (рис. 21), входивший в сем. *Interatheriidae*, в основном более позднее (олигоцен-миоценовое). Строение черепа и зубная система этих двух родов хорошо известны и подробно описаны. Их зубы обладают общими признаками, указанными в предыдущем абзаце. Черепа их были все еще довольно примитивными, сохраняя почти полностью исходные нотоунгулятные черты, особенно в строении ушной области.

В десеадии и в более поздние эпохи интератерии, родственные нотопитекусу и, возможно, происходившие от него или от одной из близких к нему форм, явно начинают специализироваться. Некоторые из них по строению черепа и челюстей не отличаются заметным образом от своих более ранних родичей или предков. У других, в особенности у самого *Interatherium* из сантакрусия, череп и челюсти стали заметно короче, шире и выше. Еще более резко изменилась зубная система: зубы стали высокоронковы-

ми (гипсодонтными), а медиальная (передняя) пара верхних резцов увеличилась в размере и затачивалась о две пары нижних резцов, не особенно крупных. Как это часто бывает, все найденные зубы оказались сильно стертymi. В таком состоянии жевательные поверхности моляров и задних премоляров имеют довольно простой рисунок, а именно двулопастной, что особенно четко видно на внутренней (лингвальной) стороне верхних и наружной (буккальной) стороне нижних зубов. В результате у некоторых исследователей создалось впечатление, что у этих типотериев нотоунгулятный тип строения зубов, описанный выше, был утрачен и заменен более простым. На самом же деле коронки этих зубов, когда они только что сформировались и еще не успели износиться, сохраняли примитивный нотоунгулятный тип строения моляра, на который просто наложился некоторые более поздние осложнения, но вскоре первоначальный рисунок жевательной поверхности стирался.

Почти полные скелеты известны для двух сантакрусских типотериев — *Protypotherium* и *Interatherium*. Строение их конечностей весьма своеобразно. По крайней мере у некоторых ранних нотоунгулят, а возможно, и у всех конечность была пятипалой, т. е. имела примитивное для млекопитающих строение; третий, или средний, палец был немного длиннее остальных, что также обычно для примитивного строения лапы. Названные сантакрусские типотерии четырехпалые, первый палец у них утрачен. На передних конечностях первый палец отсутствует, пятый редуцирован как по величине, так и по функции, а второй — четвертый пальцы вполне функциональны; третий палец немного

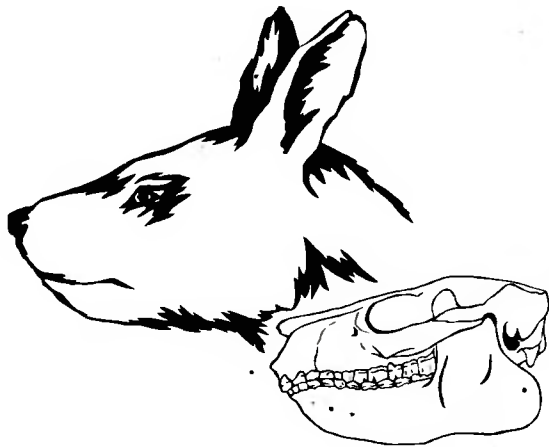


Рис. 21. Череп и реконструкция головы раннеэоценового (касамайорского) примитивного интератерия *Notopithecus*.

длиннее второго, а четвертый заметно короче остальных. На задних конечностях третий и четвертый пальцы одинаковой длины, и ось конечности проходит между ними, т. е. нагрузка равномерно распределена между этими пальцами. Второй и пятый пальцы короче двух других, и длина их примерно одинакова. У несколько более позднего интератерия из фриасия Колумбии эта странная специализация конечностей зашла еще дальше. У этого рода, *Miocochilius*, передняя конечность трехпалая, причем второй и третий пальцы (из первоначальных пяти) — функционирующие и равны по длине, а четвертый хотя и имеется, но гораздо короче и, вероятно, не несет нагрузки (рис. 22, Г). На задней конечности всего два пальца одинаковой длины — третий и четвертый из пяти, имевшихся у предковых форм. Таким образом, у этого животного весь вес (или большая его часть) падал на два пальца каждой конечности, причем на передней ноге ось конечности проходила между пальцами II и III (так принято указывать, о каком из первоначальных пяти пальцев, I—V, идет речь), а на задней ноге — между пальцами III и IV.

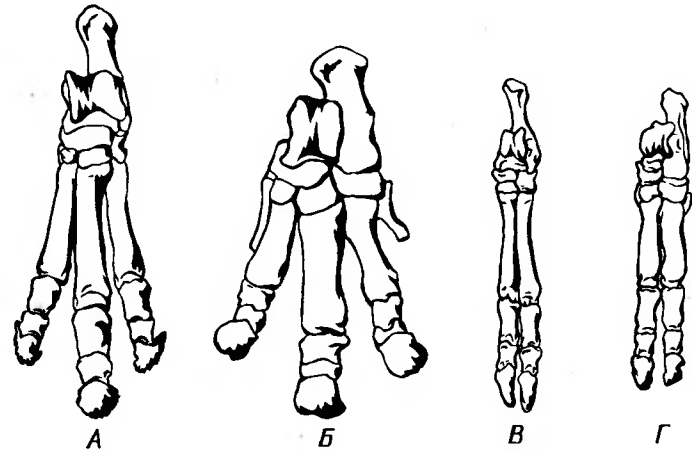


Рис. 22. Скелеты задних конечностей двух современных южноамериканских копытных североамериканского происхождения и двух нотоунгулят южноамериканского происхождения.

А. Современный тапир (*Tapirus*); функционируют три пальца (II, III и IV), а ось конечности проходит по среднему пальцу (III). Б. *Scarrittia* — раннеолигоценовый (десеадский) нотоунгулят из леонтинид; функционировали те же пальцы, что и у тапира, и ось конечности проходила там же. В. Современный пекари (*Tayassu*); функционируют два пальца (III и IV), а ось конечности проходит между ними. Г. *Miocochilius* — среднемиоценовый (фриасский) интератерий; функционировали два пальца (III и IV), а ось конечности проходила между ними, как у пекари (на передней конечности несли нагрузку пальцы, не гомологичные функционирующим пальцам передней конечности пекари).

Другие нотоунгуляты, у которых на задних конечностях было бы по два пальца или ось конечности проходила бы между двумя пальцами, неизвестны. Остальные группы нотоунгулят, конечно, сти которых известны, могут иметь по пять, по четыре или по три пальца, но во всех случаях эта линия проходит по среднему (III) пальцу. За пределами островного материка Южной Америки большинство копытных земного шара четко делятся на две обширные группы, определяемые по положению оси конечности; У *Artiodactyla*, к которым относятся коровы, овцы, свиньи и множество других животных, эта ось как на передней, так и на задней конечности проходит между равными по величине пальцами III и IV. У *Perissodactyla*, к которым относятся лошади, носороги и тапиры (рис. 22, А), эта ось совпадает с доминирующим или в конечном счете единственным (у лошадей) средним пальцем (III). Столь странное разнообразие в пределах одного южноамериканского отряда *Notoungulata* — замечательный пример гибкости эволюционного процесса или, быть может, его способности использовать любые благоприятные возможности.

В десеадии, т. е. примерно в раннем олигоцене, загадочным образом появляется еще одна группа типотериев — подсемейство *Trachytheriinae*. Они явно родственны интератериям, но более специализированы и их предок точно не известен. У этих животных высококоронковость зубов дошла до предела: зубы продолжают расти на протяжении всей жизни и никогда не образуют корней. Это явление называется гипселодонтией и представляет собой конечную фазу развития в сторону гипселодонтии (при гипселодонтии зубы имеют высокие коронки, но в конце концов образуют корни, и выталкивание зубов из их ячеек прекращается). Моляры у *Trachytheriinae* имели почти плоские наружные (буккальные) поверхности; после того как вследствие изнашивания коронки рисунок жевательной поверхности упрощался, становились видны три внутренние (лингвальные) лопасти неравной величины. Эти животные — почти идеальный предковый тип для классических типотериев (*Mesotherium* и его близких родичей, живших в позднем кайнозое), и мы помещаем их здесь в сем. *Mesotheriidae*. Однако с ними связана еще одна загадка: промежуточные формы, которые могли служить связующими звеньями между трахитериями и настоящими мезотериями, не известны, а ведь их разделяет интервал времени в несколько миллионов лет — от десеадия до постсантакрusia. Возможно, что эти промежуточные формы жили к северу от Патагонии, в которой главным образом изучалась эта часть ископаемой летописи.

Так или иначе, *Mesotheriidae* — классические типотерии — все-таки появляются где-то в середине миоцена и сохраняются до плейстоцена, где в богатых ископаемыми поверхностных слоях обширной аргентинской пампы часто встречаются остатки,

относящиеся к роду, который называли то *Typotherium*, то *Mesotherium*. Эти животные были наиболее специализированными из всех типотериев, чего и следовало ожидать для самого последнего из них, хотя это и противоречит концепции «выживания менее специализированного». У него был широкий, низкий, массивный череп, который сравнивали с черепом бульдога или, что более удачно, с черепом гигантского бобра, поскольку это животное гораздо больше напоминало грызуна, чем собаку. Его зубная формула редуцировалась до

$$\frac{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3}$$

Все зубы были постоянно растущими (гипселодонтными). Крупные резцы были похожи на резцы грызунов, а между ними и редуцированными премолярами и в верхней, и в нижней челюстях была длинная диастема.

На протяжении многих лет типотериев и хегетотериев путали друг с другом и обычно объединяли под первым названием, однако они были различимы уже в риючии. В некоторых отношениях, хотя и не во всех, эволюция хегетотериев и типотериев действительно шла параллельно. Самые примитивные представители хегетотериев, которые нам известны, — *Archaeohyrcidae* — находились примерно на том же эволюционном уровне, что и самые ранние типотерии, но, как мы уже упоминали в гл. 6, у них быстрее возникли высококоронковые зубы.

Древнейшие хегетотерии известны только по нескольким зубам и неполным челюстям, но начиная с десеадия (т. е. примерно с раннего олигоцена) и до раннего плейстоцена они изучены довольно хорошо. Для длительного промежутка времени приблизительно от раннего олигоцена до позднего плиоцена известны фактически полные скелеты для одного десеадского рода (рис. 23),

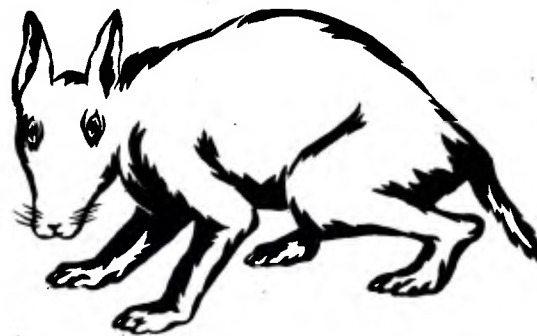


Рис. 23. Реконструкция раннеолигоценового (десеадского) хегетотерия *Pro-rachyrukos*.

двух сантакрусских и одного чападмалальского. (Были также созданы реконструкции некоторых других форм по менее полным материалам.)

Так же как у типотериев, зубы хегетотериев стали постоянно растущими (гипселодонтными); их число редуцировалось в этом семействе до

$$\frac{1 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}$$

а оставшиеся резцы увеличились в размере и стали напоминать резцы грызунов. Задние конечности были значительно длиннее передних: в особенности длинной была их стопа, опиравшаяся на землю всей своей поверхностью в состоянии покоя и пружинившая при быстром движении. Ясно, что эти животные передвигались прыжками и скачками и весьма походили на кроликов по образу жизни и по внешнему виду с той разницей, что у некоторых из них были довольно длинные хвосты. Интересно, что в то время, когда у них развился такой кроликоподобный габитус, в Южной Америке кроликов не было, хотя, как мы увидим в следующей главе, там обитали некоторые настоящие грызуны. (В систематическом отношении кролики не относятся к грызунам, т. е. не являются представителями отряда Rodentia, хотя грызть они, конечно, умеют; то же самое можно сказать и о поздних типотериях и хегетотериях.) К тому времени, когда настоящие кролики достигли Южной Америки, эти псевдокролики уже вымерли.

Третий подотряд нотоунгулят, Toxodonta, далек от внутреннего единства, наблюдаемого у типотериев и хегетотериев. Здесь мы делим его на пять заметно дивергировавших семейств. На протяжении большей части раннего кайнозоя это была исключительно многочисленная группа, доминировавшая среди нотоунгулят, но в конце концов в плейстоцене от их многообразия осталась лишь горстка видов, которые впоследствии также все вымерли.

Все представители этого подотряда, известные из древнейших фаун, риочикской и касамайорской, принадлежат к наиболее



Рис. 24. Реконструкция раннеэоценового (касамайорского) изотемниды *Thomashuxleya* — примитивного представителя подотряда Toxodonta.

примитивному сем. *Isotemnidae*. Единственная на сегодняшний день реконструкция целого скелета додесеадского нотоунгулята, да и вообще столь древнего южноамериканского млекопитающего, основана на экземплярах рода *Thomashuxleya* (рис. 24), собранных моей первой экспедицией в Патагонию в 1930—1931 гг. Некоторые другие представители этого семейства были столь же или даже более многочисленны и изучены довольно хорошо, но не по целым скелетам. Все изотемниды были все еще весьма примитивны. Фактически семейство трудно охарактеризовать по каким-либо признакам, кроме примитивных, а именно таких признаков при построении системы желательнее по возможности избегать. Их зубы отличаются от зубов еще более примитивных форм, например *Henricosbornia*, наличием на верхних молярах одного или нескольких добавочных гребешков. Различие между ними состоит также в том, что у изотемнид довольно характерные клыки, более похожие на настоящие клыки, но в этом отношении данное семейство, весьма вероятно, еще примитивнее, чем даже генрикоборнииды. Изотемниды были также крупнее других нотоунгулят, существовавших в древних фаунах. Они отличаются от некоторых современных им и практически от всех более поздних нотоунгулят именно своей большей примитивностью. Это распространяется и на их конечности, у которых примерно такие же пропорции, как у остальных примитивных копытных, и по пяти функционирующих пальцев на каждой конечности, из которых средней (III) немного крупнее остальных.

Здесь, как и у некоторых других примитивных нотоунгулят, наблюдается значительная внутривидовая изменчивость, и это нашло отражение в системе Амегино. Например, то, что сейчас считают одним изменчивым видом *Isotemnus primitivus* (удачное видовое название, выбранное Амегино), Амегино разбил на семь видов, относящихся к пяти родам, хотя остатков этой формы в сборах было не особенно много; однако всех их он считал представителями одного и того же семейства.

Другое семейство, *Notohippidae*, появляется в мастэрсии неожиданно; у него нет твердо установленных предшественников, хотя оно, возможно, происходит от довольно ранних изотемнид. Наиболее отчетливое его отличие от современных ему изотемнид состоит в том, что хотя его моляры и имеют корни, их коронки значительно выше. В последующие века коронки продолжали становиться все выше, и у слабо изученного сантакрусского рода *Notohippus* — типового рода данного семейства — были покрыты толстым слоем цемента. В этом отношении его моляры приобрели сходство с зубами прогрессивных (травоядных) лошадей (рис. 25), в том числе всех ныне живущих представителей сем. лошадиных. Название, данное этому роду Амегино, означает по-гречески «южная лошадь». Амегино после некоторых колебаний все же решил, что ранние нотохиппиды были предками

лошадей. На самом деле их сходство лишь отражает конвергентную эволюцию, обусловленную адаптацией к питанию травами на пастбищах. Кроме высоты коронок и чехла из цемента моляры имеют все диагностические признаки нотоунгулят и ни одного признака лошадей; то же самое относится и к ушной области.

Сем. *Leontiniidae*, которое Флорентино Амегино трогательно назвал в честь своей жены и помощницы, урожденной Леонтины

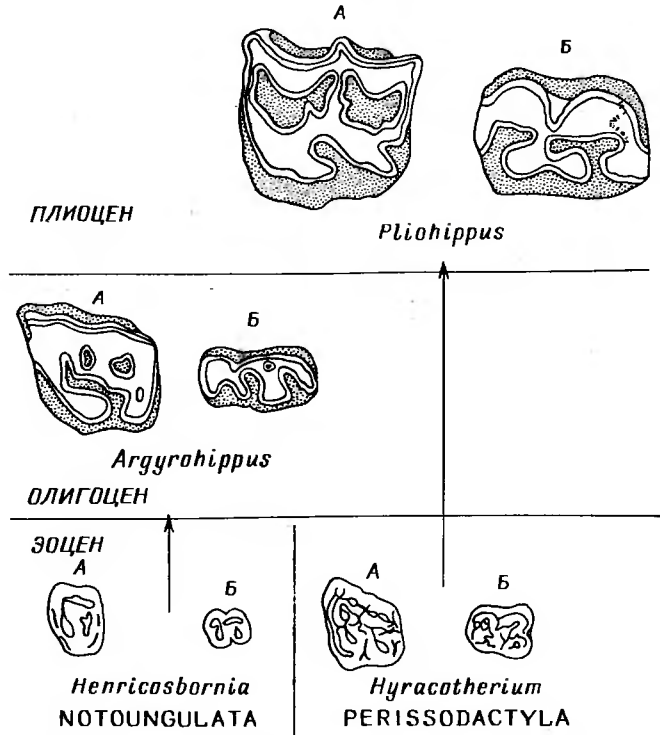


Рис. 25. Левые верхние (А) и правые нижние (Б) моляры некоторых нотоунгулят, местных копытных Южной Америки, и непарнокопытных, происходящих из северного полушария.

Моляры *Henricosbornia* из нижнего эоцена (касамайория) имели примерно такое же примитивное строение, какое было характерно для нотоунгулят в целом, а моляры *Hyracotherium* из раннего эоцена Северной Америки и Европы — примитивное строение, характерное для непарнокопытных вообще и для сем. лошадиных (Equidae) в частности. У *Argyrohippus* — цотохиппида из раннего олигоцена (десеадия) — уже были развиты высококоронковые жевательные зубы, покрытые слоем цемента (на рисунке показан точками) и приспособленные для перетирания жестких растений. У некоторых лошадей в процессе эволюции развиваются перетирающие зубы, подобные изображенным здесь зубам *Pliohippus* из Северной Америки, но лошади достигают этой стадии значительно позднее, чем южноамериканские нотохиппиды, и несомненно приходят к этому совершенно независимо.

Пуарье, — типично десеадская, т. е. раннеолигоценовая, группа, хотя ее представители известны и из более позднего колуапия. Леонтинииды — обычно самые заметные млекопитающие в десеадии, хотя Амегино назвал эти слои по пиротерии. *Pyrotherium* приурочен только к десеадским слоям, но его остатки нигде не встречаются в большом количестве, а в некоторых богатых десеадских фаунах и вовсе отсутствуют. У леонтиниид сохраняется полная примитивная зубная формула

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$$

зубы, низкокоронковые и довольно простые по строению, имеют корни и образуют непрерывный ряд с постепенным переходом от одного типа к другому. Клыки маленькие, но первый верхний и третий нижний резцы увеличены в размере и напоминают клыки или небольшие бивни. Голова тяжелая, тело высокое в плечах. У *Scarrittia*, наиболее хорошо изученного представителя этого семейства, передние конечности четырехпалые, палец I отсутствует, палец V редуцирован и не функционирует, пальцы II—IV функционирующие, а ось конечности проходит через палец III. Задняя конечность пятипалая, но пальцы I и V редуцированы и, очевидно, нефункционирующие; пальцы II—IV устроены примерно так же, как на передней конечности (см. рис. 22, Б).

Единственный хорошо известный представитель сем. *Homalodotheriidae* — это род *Homalodotherium* (рис. 26), известный также под неверным названием *Homalodontotherium*. Этот восьмисложный термин выглядит монстром даже в палеонтологии, перегруженной массой многосложных названий. Как то, так и другое название по-гречески означает «равнозубый зверь» и отражает наличие у этого животного полного набора плотно примыкающих друг к другу зубов, различные типы которых связаны постепенными переходами. Строение зубов, несмотря на ряд мелких различий, в общем такое же, как у леонтиниид; череп и скелет, за исключением конечностей, также весьма сходны с таковыми у *Scarrittia*, хотя более мощные. Однако их конечности различаются очень сильно. На передних конечностях по четыре крупных функционирующих пальца, II—V, примерно одинаковой длины, причем каждый из них несет не копыто, а большой коготь. Первый палец рудиментарен и совершенно не функционирует. На задних конечностях также по четыре функционирующих пальца, II—V, причем все они короче и массивнее соответствующих пальцев передней конечности; особенно массивен короткий, похожий на обрубок пятый палец. Остается неясным, несли ли они когти; если да, то эти когти были, вероятно, меньше, чем на передних конечностях. Передние конечности были несомненно пальцеходящими, т. е. животное при передвижении опиралось на основания пальцев; задняя же конечность была стопеходящей,

т. е. опиралась на землю всей стопой. Вследствие такого различия в положении передних и задних конечностей плечевой пояс был более приподнят над землей, чем тазовый.

Хомалодотерии появляются в палеонтологической летописи в то же самое время, что и леонтинииды, но сохраняются дольше, вплоть до часикия. *Homalodotherium* известен из сантакрусия. Едва ли можно сомневаться в том, что эти два семейства имели общее происхождение; вероятно, их предком был какой-то неизвестный нам додесеадский леонтинид, поскольку из этих двух семейств леонтинииды явно более примитивны.

Для того чтобы представить себе, что животное, несомненно относящееся к копытным (Ungulata), имело когти, нужно обладать изрядной долей фантазии; тем не менее этот случай не единичен. Для периода времени, перекрывающегося с временем существования в Южной Америке хомалодотериев, известна обширная группа когтистых Ungulata, названных халикотериями и принадлежащих к тому же отряду Perissodactyla, что и лошади. Халикотерии были распространены по всем континентам, кроме Южной Америки, Австралии и Антарктиды. С ними связан знаменитый эпизод в истории палеонтологии. Кювье, считающийся основателем научной палеонтологии (хотя у него были менее известные предшественники), был убежден в том, что

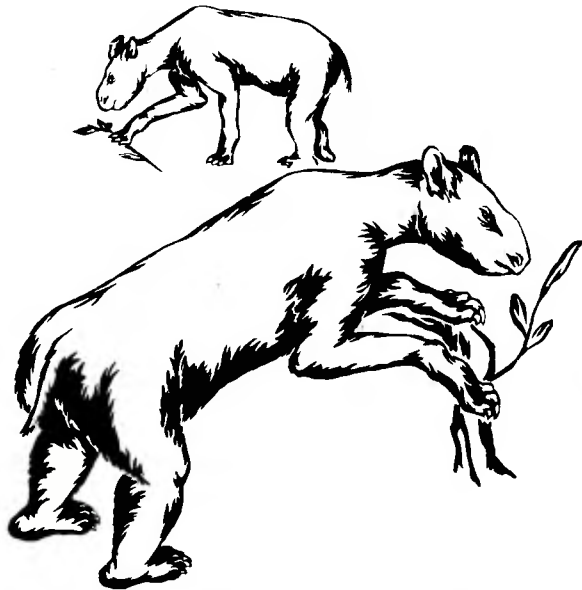


Рис. 26. Реконструкции раннемиоценового (сантакрусского) представителя рода *Homalodotherium* — странного «копытного» с когтями, относящегося к подотряду Toxodonta отряда Notoungulata.

между всеми частями данного организма имеется такая тесная корреляция, что по одной части можно предсказать, какой должна быть другая, в частности по одному зубу можно предсказать строение пальцев. Этот вывод, который иногда называют законом Кювье, породил миф о том, что палеонтолог может восстановить и восстанавливает облик целого животного по одному зубу или кости (см. приложение). Открытие халикотериев заставило отказаться от закона Кювье, во всяком случае палеонтологов; к сожалению, многие непалеонтологи все еще продолжают в него верить. Согласно этому закону, животное с халикотериевыми зубами должно было иметь копыта и никак не могло иметь когтей. Вскоре было обнаружено, что у них действительно были когти.

Теперь уже не покажется удивительным, что Амегино считал примитивных хомалодотериев (он называл их «хомалотериями») предками халикотериев. Последнее слово в этом вопросе принадлежит У. Б. Скотту. Он писал, что изучение некоторых халикотериев Северной Америки «убедительно показывает, что эти животные — всего-навсего aberrantные непарнокопытные и не могут быть родственны своим южноамериканским аналогам» (Scott, 1930, с. 331). Итак, снова адаптивная конвергенция, но опять-таки адаптивная по отношению к чему? Поскольку животных, подобных этим, в настоящее время вообще не существует, воображение порождало всевозможные гипотезы в отношении как халикотериев, так и хомалодотериев. Э. С. Риггс (E. S. Riggs), собравший самые полные экземпляры *Homalodotherium*, в 1937 г. с теми же основаниями, как и все прочие, рассуждал, что мощные, снабженные когтями передние конечности этого животного «были хватательными, способными в поисках пищи рыть землю или пригибать ветви деревьев для добывания плодов или листьев».

Наконец, в нашем рассказе о нотоунгулятах мы подходим к величественному семейству Toxodontidae. Первым известным ископаемым остатком этого семейства и вообще первым остатком животных, которых много позднее стали называть нотоунгулятами, был череп, купленный Дарвином 26 ноября 1833 г. за 18 пенсов у фермера в Уругвае (носившем тогда название «Banda Oriental»). 19 апреля 1837 г., спустя несколько месяцев после возвращения Дарвина из путешествия на «Бигле», Ричард Оуэн сделал на заседании Лондонского геологического общества доклад об этом черепе. Он дал этому животному название *Toxodon* и, сравнив его с огромным множеством прочих млекопитающих, сделал вывод, что это животное «служит доказательством наличия еще одной ступени в ряду млекопитающих, ведущем от Rodentia через Pachydermata к Cetacea» (цит. по Darwin, 1839, с. 180; см. литературу к гл. 2). Это замечание не следует воспринимать как указание на эволюционную последовательность. В то время

Дарвин еще только становился эволюционистом и не высказывал своих взглядов открыто; откровенным эволюционистом он стал лишь спустя примерно 20 лет, а Оуэн не стал им никогда. Место в системе, отведенное Оуэном роду *Toxodon*, кажется совершенно нелепым; однако нельзя забывать, что он исходил из существования *scala naturae*, или «великой цепи бытия», лежащей в основе божественного созидания, и что он помещал *Toxodon* на этой лестнице или цепи между *Rodentia* и *Pachydermata*, к которым в те времена относили любых крупных четвероногих копытных млекопитающих с толстой кожей. В сущности это было четкое указание на адаптивные признаки рода, не имевшее, конечно, никакого отношения к его филогенетическому положению.

Название *Toxodon* вполне уместно, поскольку оно означает «дугозуб», а верхние моляры у этого рода имеют очень высокие коронки, сильно изогнутые в вертикальной плоскости, что делает их похожими на дугу. Приведем еще один забавный исторический штрих. Череп, который Дарвин приобрел за 18 пенсов (хотя эта сумма по тем временам была значительной, но тем не менее сама сделка оказалась одной из выгоднейших в истории), был без зубов. Как рассказывает Дарвин, дети фермера «выбили зубы камнями, а затем использовали голову в качестве мишени». Но в 180 милях от фермы Дарвин «нашел прекрасный зуб, точно соответствовавший одной из ячеек в этом черепе», который и заставил Оуэна дать черепу название *Toxodon*. Поместил же он их между *Rodentia* и *Pachydermata*, потому что две пары верхних и три пары нижних резцов (верхние определялись по ячейкам в типовом черепе) имели увеличенные размеры, обладали постоянным ростом и отдаленно напоминали зубы грызунов, тогда как общие размеры («как у гиппопотама», отмечал Дарвин) и общий облик были, как тогда говорили, пахидермного типа.

Полная зубная формула *Toxodon* следующая:

$$\frac{2 \cdot 0 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3},$$

все зубы постоянно растущие, гипселодонтные. Как и в других подобных случаях, бугорки на коронках вскоре снашиваются, а получающийся при этом рисунок поперечного сечения моляров удивительно специфичен у разных родов и видов. Нижние моляры не изогнуты в виде дуги, а в вертикальной плоскости почти прямые. Рисунок жевательной поверхности после изнашивания может оказаться довольно занятным, о чем свидетельствует название *Gyrinodon*, «головастикозуб», данное одному из менее обычных родов этого семейства. Череп у токсодонта был тяжелый, с короткими носовыми костями, что заставляет предполагать наличие у него подвижного мясистого носа; (рис. 27); скелет был также тяжелым, мощным, приземистым, с небольшим горбом на уровне плеч; передние конечности были короче задних. И пе-

редние, и задние конечности были трехпальными (II—IV), все пальцы были функционирующими, причем третий был самым длинным и лежал по оси конечности.

Первые известные токсодонтиды происходят из десеадия, но, как и некоторые другие группы, по-настоящему хорошо известны они только начиная с сантакрусия. Из этих отложений описаны полные скелеты двух родов. Виды обоих родов были значительно мельче, чем виды *Toxodon*, и имели примитивную зубную формулу:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$$

Все зубы имели очень высокие коронки, но в конце концов образовывали корни и прекращали рост. Медиальная пара верхних резцов и самая задняя, третья, пара нижних уже увеличились в размере и до некоторой степени напоминали резцы грызунов. Моляры сохраняли лишь слегка измененный нотоунгулятный тип строения на всех стадиях изнашивания, кроме самых поздних.

На более поздних этапах кайнозоя, от фриасия до монтеэрмосия, от этого семейства отошла любопытная боковая ветвь, представители которой несли на лбу один рог, подобный носорожьему. Сам этот рог, не имевший костного стержня, не сохранился в ископаемом состоянии, но, как и у ныне живущих носорогов, на его наличие ясно указывает шероховатый бугор на лежавших под ним костях.

По крайней мере некоторые из более поздних токсодонтид, возможно, вели частично земноводный образ жизни, и, по-видимому, претерпели некоторую адаптивную конвергенцию в направлении как носорогов, так и бегемотов. С некоторым удивлением приходится отметить, что Амегино не считал их предками ни одной из этих групп, а выделил в самостоятельный

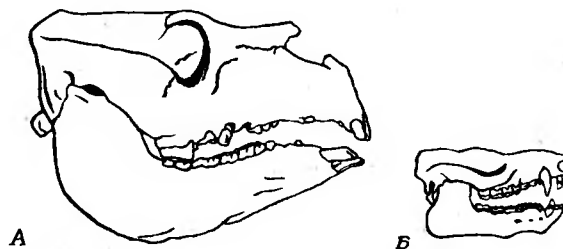


Рис. 27. Черепа одного из последних представителей и одного из древнейших членов подотряда *Toxodonta* отряда *Notoungulata*. А. *Toxodon*, поздний плейстоцен. Б. *Thomashuxleya*, ранний эоцен. Черепа изображены в одном и том же масштабе. Различия в размерах и специализации формы черепа и зубов очевидны.

отряд *Toxodontia*, не давший никаких потомков; они и сейчас сохраняют самостоятельное положение в системе в качестве подотряда *Toxodonta*.

ЛИТЕРАТУРА

- Chaffee R. G. 1951. The Deseadan vertebrate fauna of the Scarritt pocket, Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 98, 503—562. (Содержит наиболее полное описание леонтиниида *Scarrittia*).
- Lavocat R. 1958. Notoungulés. In: J. Piveteau, ed., *Traité de Paleontologie*, tome 6, 2, 60—121, Paris, Masson.
- Riggs E. S. 1937. Mounted skeleton of *Homalodotherium*. *Geological Series of Field Museum of Natural History*, 6, 233—243.
- Scott W. B. 1912. *Toxodonta* of the Santa Cruz beds. *Entelonychia of the Santa Cruz beds. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia*, 6, 111—300.
- Scott W. B. 1930. A partial skeleton of *Homalodontotherium*. From the Santa Cruz beds of Patagonia. *Field Museum of Natural History, Geology. Memoirs*, 1, 7—33.
- Sinclair W. J. 1909. *Tyotheria* of the Santa Cruz beds. *Reports of the Princeton Expeditions to Patagonia*, 6, 1—110.
- Stirton R. A. 1953. A new genus of interatheres from the Miocene of Colombia. *University of California Publications in Geological Sciences*, 29, 265—348.
- См. также ссылки, приведенные выше, в особенности на работы Паттерсона и Паскуалья (1972), Скотта (1937) и Симпсона (1948, 1967).

Слово *deseado* по-испански означает «желанный» или «вожделенный» — название, кажущееся слишком романтичным для гавани и реки на суровом, холодном, открытом штормовым ветрам побережье южной Патагонии. Его происхождение, едва ли известное сейчас кому-нибудь из местных жителей, по прошествии столь многих лет может показаться романтичным, но вряд ли оно казалось таким тем людям, которые непосредственно участвовали в событиях 1586 г. Достопочтенный капитан Томас Кендиш, или, как иногда пишут, Кавендиш, плыл тогда с востока на запад вокруг света на трех кораблях: флагмане «Дизайе» водоизмещением 120 тонн и двух совсем маленьких судах — «Контент» и «Хью». Летописец этой «малой Армады», некий Френсис Притти, записал это так: «Декабря семнадцатого дня после полудня мы вошли в гавань, причем наш флагман шел первым; по этой причине наш командующий поименовал упомянутую гавань порт *Дизайе*» («Желание», *англ.*).

Разумеется, название было дано в честь флагмана. Попутно интересно отметить, хотя это и не имеет отношения к нашей теме, что в этой гавани экспедиция впервые увидела южных морских слонов и магеллановых пингвинов, тогда еще не имевших этих названий (названия были им даны позднее), но четко описанных магистром Притти.

Когда пришли испанцы, они превратили «дизайе» в «десеадо», и с тех пор город и река называются Пуэрто-Десеадо и Рио-Десеадо. Более удивительно другое, чего, конечно, не могли ожидать ни достопочтенный капитан Кендиш, ни испанские первопоселенцы, а именно что названию «десеадо» суждено было стать одним из важнейших понятий в анналах геологии и палеонтологии Южной Америки.

Во время седьмой экспедиции в Патагонию, летом 1893—1894 гг., Карлос Амегино собрал ценную коллекцию ископаемых остатков млекопитающих в пункте, называемом Ла-Флеча («стрела», напоминание о границе с индейцами), в северной части провинции Санта-Крус («святой крест») — самой южной из четырех административных единиц обширной области, называемой в просторечии Патагонией. Это местонахождение расположено около Пуэрто-Десеадо и устья реки Рио-Десеадо. В 1895 г. Флорентино Амегино описал происходящую оттуда ископаемую фауну, которую назвал фауной *Pyrotherium*. Впоследствии Андрэ Турнуэр под руководством дона Карлоса собрал ископаемые остатки этой фауны в Ла-Флеча и в других местах и отправил в Париж. Там, как уже отмечалось в гл. 2, Альбер Годри, сам

никогда не бывавший в Южной Америке, изучал материалы, собранные Турнуэром. Здесь особенно уместно отметить, что он применил название «десеадо» для обозначения этой фауны и геологических слоев, в которых она встречается. В более точном современном употреблении название десеадей означает век развития наземных млекопитающих, южноамериканскую фауну млекопитающих, которая определяет этот век, и ярус, к которому относятся породы, сформировавшиеся на протяжении этого века.

Здесь следует привести исключительно четкий и поучительный пример того, как можно в полевых условиях объективно оценить последовательность фаун, направление эволюции и течение геологического времени. К югу от выраженной в рельефе центральной впадины Патагонии, в которой лежат два озера — Мастэрс и Колуэ-Уапи (у местных жителей это обычно звучит как «колуапи»), имеется большой уступ или крутой склон, который палеонтологи теперь часто называют Большим Уступом (the Great Barranca). Как геологическое местонахождение он был открыт — можно было бы сказать «конечно же» — Карлосом Амегино. Обнажающиеся в этом уступе геологические слои лежат почти горизонтально, и, поднимаясь вверх по такому обнажению, вы поднимаетесь также во времени — от более древних эпох к более поздним.

Здесь и, насколько мне известно, только здесь на всем земном шаре человек, взбирающийся вверх по сплошному непрерывному крутому склону, проходит через четыре совершенно различных геологических века, каждый из которых имеет свою, характерную для него фауну млекопитающих. По современной, так сказать «постамегинской», терминологии эти века (снизу вверх, т. е. от более древнего к более позднему) называют касамайорий, мастэрсий, десеадей и колуапий. В процессе своей работы дон Карлос начал постепенно постигать эту последовательность; тем самым дон Флорентино получил непоколебимую основу для значительной части всей последовательности фаун млекопитающих Южной Америки. Хотя Годри, не мудрствуя, назвал древнейшую из этих четырех фаун «касамайор» по местонахождению, на самом деле не опорному и не типичному для нее, понятие «нотостилопия» братьев Амегино и наше современное понятие касамайория основаны на фауне, которая в наиболее типичном выражении действительно представлена в низах Большого Уступа. Это — типовое местонахождение; несколько отклоняясь в сторону, отметим, что оно послужило также источником используемых нами названий мастэрсий и колуапий; каждый из этих веков назван по одному из двух озер, расположенных в этой области. (Мастэрс был английским исследователем, посетившим Патагонию в XIX в.; Колуэ-Уапи — искаженные слова арауканских индейцев, означающие «красный остров».) Десеадская фауна также присутствует на положенном ей месте в Большом Уступе,

однако, как говорилось в начале этой главы, ее типовое местонахождение, от которого произошло ее современное название, находится в другом месте.

Десеадей в ряде аспектов представляет собой ключевое время и ключевую фауну для геологической и зоологической истории Южной Америки. Прежде всего в настоящее время это древнейший век южноамериканских наземных млекопитающих, для возраста которого в абсолютном летоисчислении имеются надежные радиометрические данные. Довольно хорошо установлено, что слои с десеадскими млекопитающими отлагались около 35 млн. лет назад, но что примерно 34 млн. лет назад формирование этих пород прекратилось. Это позволяет провести достаточно обоснованную корреляцию десеадей со стандартными европейскими эпохами и веками североамериканских наземных млекопитающих. Таким образом было установлено, что десеадей соответствует раннему олигоцену по европейским понятиям и примерно соответствует чадронию Северной Америки, типом которого служит древнейшая часть отложений знаменитых Больших бедлендов в Южной Дакоте. Подобный вывод обнадеживает, поскольку на протяжении некоторого времени большинство палеонтологов, занимающихся этим вопросом, исходя из данных, считавшихся недостаточными, называли десеадей «приблизительно» или «условно» соответствующим по возрасту раннему олигоцену. Оказалось, что это верно.

Другой интересный геологический момент заключается в том, что примерно в это время поднятие Анд, пусть еще умеренное, начинает становиться все более заметным. Уже происходят местные или региональные изменения высоты суши над уровнем моря и вторжения и отступления океана на территории современной суши, которые в дальнейшем продолжают вплоть до современности. В раннем олигоцене в результате прерывистого или эпизодического, но неуклонного поднятия начали воздыматься холмы, которые впоследствии превратятся в Анды; этот процесс продолжается и по сей день, судя по землетрясениям на западном побережье и наличию в Андах действующих вулканов. В десеадский век вулканы и лавовые потоки впервые появляются среди относительно ровно залегающих слоев к востоку от холмов, которые в конце концов превратятся в высокие плоскогорья и горы.

Десеадские осадки Патагонии, как и осадки касамайория и мастэрсия до того и колуапия после, по-прежнему состоят почти целиком из обломочных пород вулканического происхождения. Теперь, однако, это не только мелкий пепел, принесенный ветром с далеких вулканов, а затем переработанный потоками и измененный выветриванием. В патагонском десеадей есть и мелкий пепел, и более крупный материал, грубые пеплы и шлаки, обычно также переработанные водой. В одном особенно интересном

местонахождении, найденном моей второй экспедицией в Патагонию, богатое скопление остатков десеадских млекопитающих было сконцентрировано главным образом в кармане, который некогда был кратером маленького вулкана; мы назвали его Карман Скаррит. После того как извержение вулкана прекратилось, кратер был глубоко погребен, а гораздо позже в результате эрозии был снова вскрыт в почти поперечном разрезе. В том, что некогда было мелким кратерным озером, погибло множество леонтиниид (см. гл. 10); возможно, они были отравлены вулканическими газами, а затем погребены под пеплом, происшедшим из других вулканических выходов этого района.

Десеадские отложения сильно разбросаны по территории южной Аргентины и, как правило, залегают на размытой поверхности, что указывает на региональное изменение высоты суши над уровнем моря. Например, в знаменитом местонахождении Кабеса-Бланка («белая голова»), названном так потому, что оно представляет собой холм со светлоокрашенными породами на вершине, десеадские слои залегают непосредственно на касамайорских, т. е. между ними нет ни мастэрских, ни каких-либо других отложений промежуточного возраста. Такие случаи заставили на некоторое время ряд палеонтологов, по большей части не аргентинцев и притом менее опытных и знающих, чем Карлос Амегино, усомниться в существовании самостоятельного мастэрского века и фауны. Один североамериканец, который провел в Кабеса-Бланка целое лето, оказавшееся весьма плодотворным (был найден единственный известный череп *Pyrotherium*), отрицал присутствие там даже касамайория; касамайорий-то там есть, а вот мастэрсия нет. Хотя в других местах мастэрсий существует, но все же непрерывность между мастэрсием и десеадием нарушена, т. е. в последовательности датированных отложений и фаун существует перерыв.

В связи с этим возникает вопрос о так называемом дивисадерии, о котором раньше упоминалось лишь мимоходом. На окраине Мендосы, аргентинского города, расположенного у подножья Анд, далеко на север от Патагонии, известна геологическая формация, названная дивисадеро-ларго («место далекого обзора») по названию холма, сложенного ее породами. Породы эти состоят не из обломочных пород вулканического происхождения, как в десеадии Патагонии, а из пестроцветных глин и песков водного происхождения. Они содержат небольшую, чрезвычайно своеобразную фауну млекопитающих, представители которой относятся к 7 семействам (два из них сомнительны), 9 родам (один под вопросом) и 10 видам. Все виды этой фауны, 8 родов наверное и один под вопросом и 2 семейства — одно наверное (*Groeberiiidae*), а другое — под сомнением (в настоящее время оно не имеет названия), совершенно неизвестны ни из какой другой фауны, независимо от ее возраста. Три рода нотоунгулят, по

одному виду в каждом, представлены примитивными формами, очевидно сравнимыми по эволюционному уровню с некоторыми из касамайорских и мастэрских нотоунгулят. Однако остальные четыре представителя копытных, два из которых относятся к литоптернам, а два — к нотоунгулятам, определено более продвинуты и находятся на той же стадии эволюции, что и роды, известные в других местах в заведомо десеадских фаунах. Примитивные и продвинутые копытные бесспорно встречаются здесь вместе, а не в сменяющих друг друга фаунах.

Фауна формации дивисадеро-ларго по возрасту почти наверное приблизительно соответствует десеадию, поскольку выживание относительно примитивных форм гораздо более вероятно, чем раннее появление специализированных животных, определено более продвинутых, чем любой вид из хорошо изученных более ранних фаун. Нельзя полностью исключить возможность того, что эта явно своеобразная фауна в геологическом смысле чуть древнее или чуть моложе известных десеадских фаун Патагонии. Паскуаль — ведущий аргентинский исследователь ископаемых млекопитающих — считает несколько более вероятным, что эта фауна немного древнее типичной десеадской; на этом основании он предложил выделить дивисадерский век развития наземных млекопитающих, частично охватывающий перерыв, выявленный между мастэрсием и десеадием. Я не думаю, чтобы имеющиеся сейчас данные оправдывали такой предварительный вывод.

Эта разница во мнениях на самом деле не имеет большого значения, но данный случай представляет собой интерес и заслуживает дальнейшего обсуждения по другой причине. По единодушному мнению всех, кто знаком с рассматриваемой фауной, она не является промежуточной между известной мастэрской и типичной десеадской. Эта фауна аберрантна и никак не укладывается в ту упорядоченную последовательность, которую образуют почти все остальные южноамериканские фауны. Имеет ли она в точности тот же возраст, что и десеадская фауна в других местах, чуть ли древнее она или чуть ли моложе — не в этом дело; она — особая, не будучи ни предковой для любой другой известной фауны, ни происходящей в целом от какой-либо из них. Паскуаль (*Pascual, Odreman Rivas, 1971, с. 386*) пишет, что эта фауна «относится к особой географической области, где архаичные листовидные формы, к тому времени почти совершенно исчезнувшие из Патагонии, обитали совместно с некоторыми травоядными формами, подобными хетототеридам десеадского века». Помимо некоторой географической обособленности или изоляции такая фауна должна иметь определенные экологические отличия, хотя мы и не можем установить во всех деталях вызывавшие эти отличия экологические факторы.

Геологический возраст — это не точка во времени. Это некий определяемый интервал, в геологическом смысле довольно

короткий, выделяемый в непрерывном потоке времени. Тот или иной век развития наземных млекопитающих определяется не каким-либо постоянным экологическим сообществом, а всеми локальными сообществами, которые, как можно с достаточным основанием считать, существовали в одном и том же интервале геологического времени. Как мы уже видели, изученный риокикий Аргентины и Бразилии служит примером, пусть несколько неполным, географически разобщенных и экологически различных фаун наземных млекопитающих; так, например, в Аргентине жили нотоунгуляты, но было мало дидельфид (они оттуда неизвестны), а в Бразилии было мало нотоунгулят, но много дидельфид.

В десеадии, впервые в излагаемой здесь истории, мы сталкиваемся с многочисленными локальными фаунами, разбросанными по очень обширной географической области. Некоторые из них имеют лишь небольшие экологические отличия, однако локальная фауна Дивисадеро-Ларго, возраст которой, по крайней мере приблизительно, соответствует десеадию, обладает резко выраженным экологическим своеобразием. Наиболее важным географическим дополнением к нашим знаниям о десеадских фаунах служит открытая совсем недавно богатая фауна этого возраста в формации сайя в Боливии; она имеет некоторое, хотя и менее очевидное, экологическое своеобразие. Эта фауна собрана в нескольких разных обнажениях невулканических красноцветных слоев впадины Сайя-Лурибай. В настоящее время эти обнажения находятся на высоте 3500—4000 м; столь большая высота над уровнем моря влечет за собой значительные отличия местной фауны млекопитающих от фауны низменностей, но поднятие Анд происходило главным образом в постдесеадское время. Во времена существования этой десеадской фауны данная территория уже возвышалась над уровнем моря, но значительно меньше, чем теперь. В отличие от фауны Дивисадеро-Ларго фауну Сайя можно рассматривать как нормальную, т. е. соответствующую общему течению эволюции фаун Южной Америки. Полностью эта фауна еще не описана, но большая часть составляющих ее родов, уже вошедших в публикации, идентична или близко родственна известным ранее из десеадских фаун Патагонии. Имеются, однако, некоторые отличия, обусловленные, вероятно, главным образом экологическими (связанными с окружающей средой) причинами. Например, токсодонты, леонтинииды и астрапотерии, обычные для большинства десеадских локальных фаун Патагонии, в фауне Сайя редки, а некоторые наземные ленивцы и большая часть грызунов, о которых мы подробнее поговорим позже, представлены иными родами.

Другая и в сущности главная причина нашего особого интереса к десеадию заключается в том, о чем уже говорилось, особенно в двух последних главах, и о чем здесь можно сказать в более общем плане. К десеадскому времени старожилы, т. е. первые поселенцы

Южной Америки, довольно хорошо дифференцировались, и кажда́я группа значительно продвинулась по пути соответствующей специализации к тому или иному конкретному образу жизни. Последующая история этих групп сводилась в основном к двум процессам. Некоторые из них продолжали довольно медленно развиваться дальше, в тех направлениях, которые уже наметились в десеадии. Остальные одна за другой исчезали, и в конце концов большинство их вымерло. Некоторые потомки старожилы, неожиданно появляющиеся на поздних этапах истории как совершенно новые эволюционные ветви, немногочисленны и, быть может, только кажутся исключениями. Наиболее поразительным примером служат аргиролагиды (см. гл. 7), которые неожиданно появляются в палеонтологической летописи в плиоцене и ничем, за исключением своей принадлежности к сумчатым, даже отдаленно не напоминают ни одну из известных нам более древних форм. Самое разумное объяснение заключается в том, что их предки, должно быть, развивались (начиная, вероятно, с десеадии или с более раннего времени) в каких-то частях тех обширных регионов, из которых ископаемого материала пока мало или нет вовсе. Сходный случай в палеонтологической летописи — появление в самом десеадии рода *Groeberia* (см. также гл. 7), не имеющего известных предков или потомков, причем в этом случае мы знаем, что единственная фауна, в которой обнаружен этот род и это семейство, несомненно исключительна как в географическом, так и в экологическом аспектах.

Внезапное появление в десеадских фаунах двух групп свидетельствует о совершенно иных исторических событиях, нежели отмеченные в предыдущем абзаце. С ними связана еще одна причина нашего особого интереса к этому веку и его фауне. Имеется в виду вторжение в десеадскую летопись отрядов *Rodentia* и *Primates* (рис. 28), а также вообще их появление на континенте, которое несомненно произошло в геологическом смысле незадолго до десеадии. Столь же несомненно, что эти формы не имели предков в Южной Америке в те времена, когда там обосновались старожилы, и что они вместе со своими потомками составляют второй фаунистический пласт сформировавшегося в конечном итоге комплекса южноамериканской фауны. Когда эти животные достигли Южной Америки, она уже была островным континентом. Первые иммигранты, принадлежащие к этим двум отрядам, по всей вероятности, попали в Южную Америку, переселяясь по цепочке островов или преодолев морское пространство сразу, дрейфуя на плавнике. При таких способах переселения шансы на успешное достижение другого материка или острова весьма невелики, но при наличии достаточно длительного времени могут быть реализованы. Животные, о которых идет речь, названы ранними переселенцами по цепочкам островов (поздние переселенцы по цепочкам островов

будут рассмотрены в гл. 14). Эти два отряда необычайно преуспели в расселении с острова на остров, о чем, помимо всего прочего, свидетельствует тот факт, что в конце концов представители обоих отрядов «перепрыгнули» на различные острова Карибского бассейна.

В настоящее время считается общепризнанным, что большая часть, а быть может, и все многочисленные древние местные грызуны второго фаунистического пласта Южной Америки произошли на этом континенте от одного предка. Возможное, хотя и маловероятное исключение составляет семейство североамериканских дикобразов (Erethizontidae), которое в принципе более своеобразно, чем остальные семейства, и могло иметь отдельного предка-иммигранта. Таким образом, следует постулировать существование одного, самое большее двух стволов случайных иммигрантов. По теории одного ствола весь южноамериканский комплекс грызунов объединяется в самостоятельную группу, называемую Caviomorpha. Откуда пришел их предок (или предки) — остается спорным; в сущности это один из тех вопросов истории и зоогеографии млекопитающих, по которым ведутся самые острые дискуссии. Все согласны с тем, что вероятной родиной предка кавиоморф могут быть лишь Северная Америка или Африка. Вопрос в том, какой именно из этих двух континентов. На обоих континентах существуют грызуны, которые могли бы, гипотетически или теоретически, дать начало

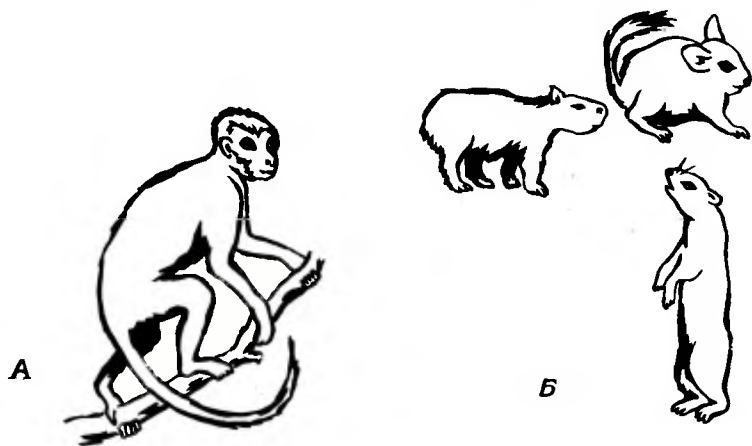


Рис. 28. Ныне живущие потомки животных, заиссенных в Южную Америку из-за моря в позднем эоцене или самом начале олигоцена. А. Обезьяна из надсемейства Seboidea. Б. Несколько кавиоморфных грызунов. Эти примеры приведены здесь для того, чтобы подчеркнуть значение прибытия их предков в Южную Америку. Эти две большие группы — южноамериканские приматы и кавиоморфные грызуны — рассматриваются в нескольких следующих главах.

Caviomorpha. Однако эоценовые формы, несомненно близкие к кавиоморфам, пока не известны ни на одном из этих континентов. Не известен и тот предок, который в конце концов высадился на берег Южной Америки. Среди сторонников как той, так и другой точек зрения есть столь хорошо осведомленные и столь авторитетные исследователи, соотношение сил с обеих сторон столь сбалансировано, что едва ли кто-нибудь со стороны может выступить за или против одной или другой концепции. По А. Э. Вуду (A. E. Wood) и Б. Паттерсону (B. Patterson), предок кавиоморф пришел с юга Северной Америки, «перепрыгивая» с острова на остров. По Р. Хоффстеттеру (R. Hoffstetter) и Р. Лавока (R. Lavocat), он совершил более длинный (хотя в те времена и не такой длинный, как теперь) трансатлантический «прыжок» из Африки. То, что Вуд и Паттерсон — североамериканцы, а Хоффстеттер и Лавока — французы, не имеет отношения к делу. В былые годы я стоял на стороне североамериканцев; теперь я занимаю нейтральную позицию, ожидая появления с той или другой стороны каких-нибудь действительно убедительных доказательств.

Откуда бы ни происходил предок кавиоморф, все-таки он добрался до Южной Америки. К десеадскому времени эта группа уже дифференцировалась на все четыре основных ствола (надсемейства) и по меньшей мере семь семейств, представленных примитивными, но различимыми формами. По-видимому, они уже прожили некоторое время в Южной Америке, но в геологическом смысле это время не обязательно было очень длительным. Наиболее правдоподобная версия состоит в том, что предок кавиоморф прибыл в Южную Америку во время перерыва между мастэрсием и десеадием, для которого в настоящее время не известно почти никаких палеонтологических данных. На этой обширной и разнообразной территории прежде не было никаких грызунов. В таких условиях адаптивная радиация иммигрировавшей группы может происходить очень быстро. Предковые формы кавиоморф несомненно интенсивно разноможались, как это свойственно грызунам, и за вполне приемлемый промежуток времени, порядка одного, двух или трех миллионов лет, в десеадию предстают перед нами уже весьма преуспевшими. Между прочим, один из аргументов в пользу того, чтобы рассматривать фауну Дивисадеро-Ларго как непосредственно предшествующую десеадию, заключается в том, что в ней грызуны не известны, хотя они присутствуют во всех изученных в равной мере десеадских фаунах. Однако десеадские находки отчетливо указывают на присутствие грызунов непосредственно перед десеадием. Таким образом, отсутствие их в фауне Дивисадеро-Ларго все-таки следует приписать ее своеобразной экологии, а не тому, что грызуны попали в Южную Америку позднее, чем существовала эта фауна.

На протяжении многих лет самые древние южноамериканские

приматы были известны из колуапия, приблизительно соответствующего по возрасту самому позднему олигоцену, но в 1969 г. Хоффстеттер опубликовал описание одной формы, *Branisella*, из десеадия Боливии. Сейчас распространение обезьян Нового Света ограничено тропическими или самое большее субтропическими лесами; по всей вероятности, так всегда и было, а поэтому их отсутствие в десеадии Аргентины, если оно не объясняется просто отсутствием находок, вполне может указывать на то, что климат и растительность Боливии в те времена были более подходящими для этой группы. Десеадские местонахождения Боливии находятся и находились примерно на 20° ближе к экватору, чем аргентинские, а высота Боливии над уровнем моря была в то время невелика.

Здесь снова возникает та же самая биогеографическая проблема, что и с грызунами, и она снова привела к тому же спору, который сейчас, очевидно, зашел в тупик. Снова возможные родичи имеются по обе стороны Атлантического океана. И тем не менее снова ни в Северной Америке, ни в Африке неизвестны эоценовые формы, которые можно было бы с уверенностью принять за предков южноамериканских. Было бы заманчиво предположить, хотя на самом деле в этом нет нужды, что грызуны и приматы, которые, очевидно, попали в Южную Америку приблизительно в одно и то же время, происходят из одного и того же места. А поэтому неудивительно снова обнаружить, что, по мнению почти всех американских исследователей этого вопроса, приматы пришли в Южную Америку из Северной Америки, тогда как, по мнению французских исследователей, они пришли из Африки. Один американский исследователь (F. S. Szalay, 1976) сделал забавное предположение, что южноамериканские обезьяны происходят, возможно, от североамериканских предков, а африканские обезьяны — от южноамериканских. Снова я соблюдаю нейтралитет, ожидая убедительных доказательств с той или другой стороны.

Первые южноамериканские приматы вели, вероятно, древесный образ жизни, как и все их современные потомки. Когда они попали на этот континент, там, возможно, уже существовали некоторые древесные ксенартры, но, по всей вероятности, приматы не встретили серьезной конкуренции. Первые южноамериканские грызуны были преимущественно, если не полностью, наземными (рис. 29, А); все они имели мелкие размеры и низкокоронковые коренные зубы, функционально (но не структурно) сравнимые с зубами крыс и мышей. Возможно, они в какой-то степени конкурировали с несколькими видами мелких сумчатых, но если такая конкуренция и имела место, то она была не слишком интенсивной, и в общем примитивные кавиоморфы имели доступ к многочисленным и разнообразным экологическим нишам, оставшимся незанятыми до их прибытия.

Здесь необходимо уделить внимание в другом контексте

одному эволюционному направлению, прослеженному среди древних местных копытных и частично рассмотренному в предыдущих двух главах. Размеры примитивных копытных вообще, и примитивных южноамериканских копытных в частности, варьи-

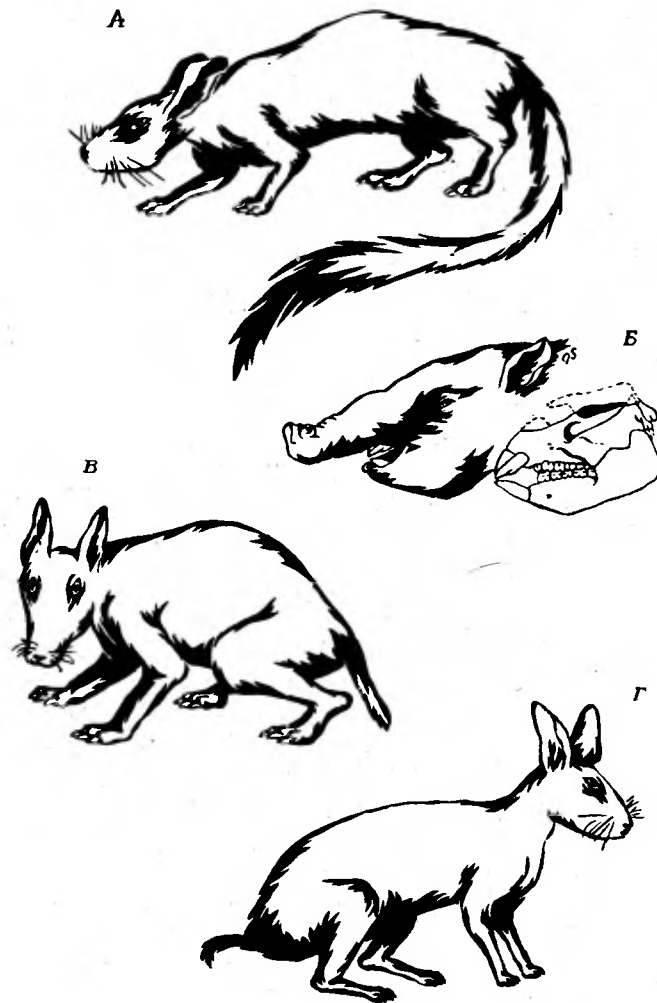


Рис. 29. Некоторые характерные раннеолигоценовые (десеадские) млекопитающие.

А. Реконструкция *Platypittamys* — одного из древнейших известных нам кавиоморфных грызунов. Б. Реставрированный череп (по Паттерсону) и реконструкция головы *Pyrotherium*. В. *Protherium* — травоядный нотоунгуляк из хететотериев, похожий на грызуна. Г. *Protherium* — еще один хететотерий.

ровали от мелких до средних, коренные зубы (премоляры и моляры) были у них низкокоронковые (брахиодонтные), что указывает на большую или меньшую всеядность или питание листьями. В десеадии еще сохранилось несколько (относительно немного) примитивных неспециализированных форм. Более характерны для него, однако, крупные копытные, обладавшие различными типами специализации; они, несомненно, были листовядными и питались довольно сочной растительной пищей. Среди наиболее ярких примеров последних — пиротерии и леонтиниды. С экологической точки зрения важно указать на то, что, хотя в десеадии Боливии и встречаются пиротерии и некоторые другие листовядные формы, судя по опубликованным до настоящего времени данным, они были там значительно менее обильны, чем в десеадии Патагонии.

Другое общее направление адаптации среди копытных — развитие высококоронковых (гипсодонтных, а затем гипселодонтных) коренных зубов, что указывает на питание абразивной растительностью, в особенности растениями, богатыми кремнием. В миоцене Северной Америки существовало много различных линий в семействе лошадей. Некоторые из них по-прежнему оставались листовядными, какими были некогда предки всех лошадей, но другие к концу миоцена стали травоядными. В Северной Америке все они в конце концов вымерли; листовядные формы вымерли вообще повсеместно, но травоядные сохранились в Евразии и Африке, где они представлены настоящими лошадьми, ослами и зебрами. Выше было показано, что у некоторых нотоунгулят еще в эоцене (мастэрсий) наблюдалась тенденция к травоядности. В раннем олигоцене (десеадий) существовало несколько различных нотоунгулят, полностью приспособленных к питанию травой (см. рис. 25).

Некоторые палеонтологи, знакомые с лошадьми, но не знакомые с нотоунгулятами, утверждали, что появление жестких травянистых растений, образовавших обширные прерии, произошло в позднем миоцене или незадолго до этого. В таком случае, судя по истории нотоунгулят, прериеподобная пампа в Южной Америке должна была возникнуть на 20 или 25 млн. лет раньше, чем в Северной Америке. Это, мягко говоря, маловероятно. Освоение нового адаптивного типа развивающейся группой животных зависит не только от наличия соответствующих возможностей во внешней среде, но и от наличия в популяции животных с соответствующей генетической конституцией и способностью адаптироваться к данному фактору среды. Наиболее вероятная в данном случае гипотеза состоит в том, что травянистая растительность была широко распространена, хотя и не обязательно в виде прерий или пампы, уже в эоцене или раньше и что некоторые нотоунгуляты просто обладали способностью

стать травоядными и необходимой для этого генетической конституцией раньше, чем некоторые лошади.

Итак, довольно о десеадии, которму здесь, вероятно, уделено непропорционально большое внимание по причинам, о которых было сказано выше. К сожалению, за десеадием следует почти абсолютный пробел в наших знаниях по млекопитающим Южной Америки — перерыв более длительный, чем любой другой во всей истории фаун от риоцикия до современности. Промежуток времени между десеадием и колуапием радиометрически оценивается примерно в 9 млн. лет. Фауны также свидетельствуют об эволюционных изменениях, соответствующих длительному времени. Десеадские локальные фауны млекопитающих значительно более многочисленны и имеют более широкое географическое распространение, чем колуапские, а поэтому непосредственное сравнение в данном случае неправомерно. Однако у них, по видимому, нет ни одного общего вида и только несколько общих родов. Наиболее существенное изменение — наличие в десеадии нескольких семейств, которые не известны в более позднее время и, вероятно, вымирают до колуапия. Среди них сумчатые *Polydolopidae* (последний их представитель известен из боливийского, но не из патагонского десеадия), ксенартры *Palaeopeltidae*, копытные *Pyrotheriidae* и *Isotemnidae*.

В связи с колуапием перед историками возникает вопрос, не слишком серьезный, но достаточно поучительный, чтобы следовало уделить ему внимание. В Патагонии имеется широко распространенная группа осадочных пород, которые отлагались морем, периодически вторгавшимся из Атлантики в пределы нынешней суши. Уровень моря менялся, причем это происходило в течение довольно длительного, даже в геологическом смысле, времени, и возраст этих морских отложений в разных местах различен, хотя обычно их объединяют под общим названием патагонской формации или группы, используя для ее подразделений локальные географические названия. Типовой разрез колуапия около Большого Уступа перекрыт морскими отложениями, представляющими какую-то часть этой группы; то же самое можно сказать и о примерном эквиваленте колуапия в долине реки Чубут. Южнее, в провинции Санта-Крус, типовой разрез сантакрусия подстилается морскими отложениями, относящимися к патагонской группе. Поэтому можно сказать (а некоторые так и говорят), что колуапий имеет допатагонский возраст, а сантакрусий — постпатагонский; на этом основании колуапий и сантакрусий были разделены и получили отдельные названия. Но подобное утверждение может ввести в заблуждение. Геологического разреза, в котором колуапские и сантакрусские слои встречались бы вместе, а часть патагонских морских слоев залегала бы между ними, неизвестно. Поскольку патагонские слои не везде имеют один и тот же возраст, возможно, например, что та их часть,

которая перекрывает колуапий, моложе той, которая подстилает сантакрусий. В таком случае в свете известных нам стратиграфических взаимоотношений нельзя исключить возможность того, что колуапий одного возраста с сантакрусием или даже моложе последнего. Историк должен отличать объективно известные данные (например, последовательность фаун и веков в Большом Устепе) от результатов умозаключений, подобных только что описанным стратиграфическим соображениям.

Принципы эти важны, но в данном случае, как я уже сказал, сама проблема не очень серьезна. Известные колуапские и сантакрусские фауны не совсем идентичны, и при внимательном изучении развития эволюционных линий, представленных и в той, и в другой фауне, становится практически несомненным, что колуапий действительно древнее, чем сантакрусий, как уже было установлено братьями Амегино, хотя они и пользовались другими терминами. Таким образом, с последовательностью все в порядке, но фауны этих двух веков тем не менее очень сходны, и даже в большей степени, чем обычно требуется для формального выделения самостоятельных веков развития фауны. Выделение колуапия в качестве самостоятельного века, а не раннего сантакрусия — дело вкуса и традиции и не обусловлено реальной необходимостью. Традиция — за выделение этих двух веков как самостоятельных, а в моем вкусе — следовать в этом отношении обычаю.

Сантакрусские фауны (рис. 30 и 31) известны только из ограниченного района в Южной Патагонии, но они особенно важны для излагаемой нами истории, поскольку эти фауны чрезвычайно богаты и представлены в музеях большими коллекциями, содержащими удивительно много почти полных скелетов отдельных млекопитающих, о чем уже говорилось в предыдущих главах. Сантакрусские фауны представляют собой продолжение второй фазы истории южноамериканских млекопитающих. Сообщества млекопитающих в этой фазе, начало которой возвестил десеадий, представляют собой комплекс потомков первых поселенцев, относящихся к отрядам Marsupialia, Xenarthra, Condylarthra, Litopterna, Notoungulata и Astrapotheria, к которому позже добавились Rodentia и Primates, переселившиеся по цепочке островов. (Кондилартры в сантакрусии не найдены, однако известно, что в то время они существовали в Южной Америке, поскольку они присутствуют как в более древних, так и в более молодых фаунах.)

Существует несколько локальных сантакрусских фаун, но все они найдены в одном и том же регионе и, за исключением деталей, сходны по составу. Слои, в которых они встречаются, отложены ручьями и реками и образованы в основном обломочными породами вулканического происхождения; они более или менее сходны с более древними осадками, формировавшимися в других частях Патагонии от касамайория до колуапия, но содержат также

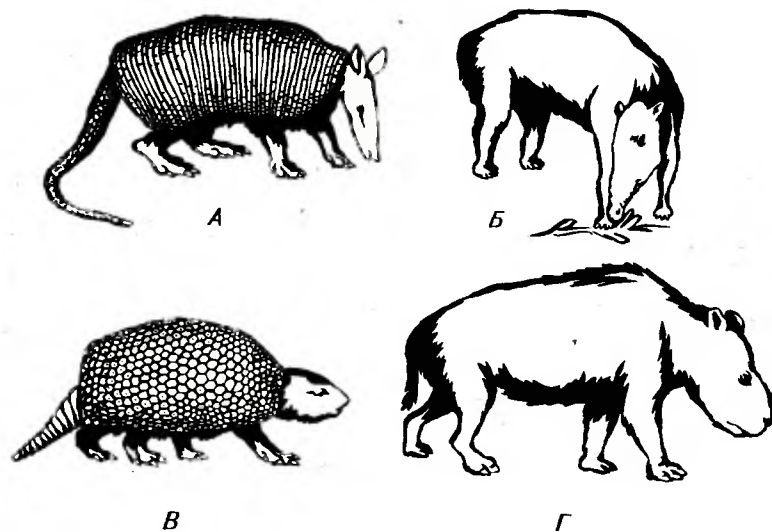


Рис. 30. Некоторые раннемиоценовые (сантакрусские) млекопитающие. А. Реконструкция *Stegotherium* — броненосца, питавшегося муравьями. Б. Листоядное копытное с бивнями *Astrapotherium* — типовой род отряда *Astrapotheria*. В. *Propalaeohoplophorus* — ксенартр из глиптондентов. Г. *Nesodon* — нотоунгулят из токсодонтов.

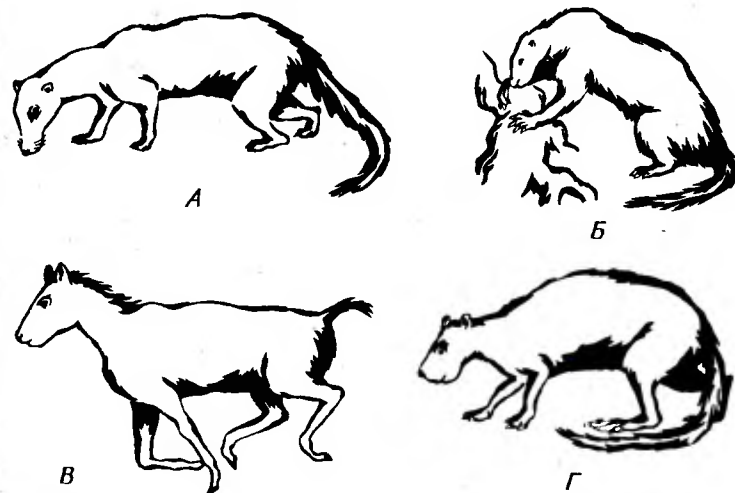


Рис. 31. Реконструкция некоторых раннемиоценовых (сантакрусских) млекопитающих. А. *Prothylacinus* — хищное сумчатое из боргиенид. Б. *Napalops* — наземный ленивец из мегалонихид (отряд *Xenarthra*). В. *Thoatherium* — однопалый литоптерн. Г. *Neoreomys* — кавиоморфный грызун.

некоторое количество галечных отложений, связанных с эрозией воздымавшихся на западе Анд. Вся масса осадков отлагалась на низкой наклонной равнине, оставшейся после отступления патагонского моря. В этом районе, вероятно, выпадало достаточное количество дождей и было достаточно много деревьев, кустарников и трав, чтобы прокормить большие стада листоядных и травоядных млекопитающих. Климат также был, вероятно, значительно более ровным и теплым, чем сейчас в этой области; возможно даже, что он был ровнее и теплее, чем в начале кайнозоя или когда-либо впоследствии. Одним из указаний на такой климат служит, вероятно, то, что в Патагонии ископаемые остатки обезьян найдены только в колуапии и сантакрусии; это свидетельствует о существовании в те времена в этом регионе тропических или субтропических лесов, которых, возможно, там не было ни раньше, ни позже. Последний вывод, однако, сомнителен, поскольку остатки приматов вообще редки в большинстве южноамериканских ископаемых фаун и, быть может, просто не попадались в сборах.

Огромным разнообразием отличались сумчатые, в частности ценолестиды и хищные боргиениды; то же самое относится к броненосцам, глиптодонтам и особенно к наземным ленивцам. Продолжалась экспансия грызунов, которые, в пределах своего пока еще ограниченного размерного класса, стали близки к доминированию в этих сообществах. Нотохиппиды — травоядные нотоунгуляты — не отличались разнообразием, но они были очень многочисленны в более ранних локальных фаунах. Повидимому, они вымерли перед концом сантакрусия. Остальные травоядные нотоунгуляты по-прежнему оставались обычными.

Следует отметить, что в сантакрусских слоях обнаружено также довольно много ископаемых остатков птиц. Среди них — древнейший из известных представителей семейства нанду, или так называемых южноамериканских страусов. Там было много также фороракид — нелетающих бегающих птиц; некоторые из них были огромных размеров, с большими крючковатыми клювами. Иногда высказывают мнение, что эти и другие нелетающие южноамериканские птицы, например нанду, выжили благодаря тому, что на этом континенте долгое время не было плацентарных хищников. Такое предположение далеко не убедительно. Нанду существуют и по сей день, хотя плацентарные хищники входят в состав одних с ними сообществ уже на протяжении по меньшей мере двух миллионов лет. Большинство фороракид вымерло до того, как плацентарные хищники попали в Южную Америку, и только одна или две последние уцелевшие формы — после этого. Многие из боргиенид, живших среди этих птиц на протяжении многих миллионов лет, были в высшей степени хищными, и вряд ли можно думать, что они не были способны убивать их. Более того, сами фороракиды явно были

хищниками, и, по всей вероятности, скорее они убивали млекопитающих, а не наоборот. Их основную пищу, по видимому, составляли мелкие нотоунгуляты и некоторые грызуны, после того как они появились.

Хотя номинальное типовое местонахождение фриасия, так же как и остальных веков развития крупных млекопитающих Южной Америки, находится в Аргентине, здесь этот век охарактеризован недостаточно, и его фауна, или-фауны, известны плохо. Остатки нескольких млекопитающих, которых сейчас относят к этому веку, были собраны Карлосом Амегино и описаны Флорентино Амегино, назвавшим одну из местных фаун в своем французском тексте *Friasénne* по реке Рио-Фриас; при этом он конкретно указывал на ископаемые остатки, собранные там Сантьяго Ротом. Рот сделал сходные сборы в различных местонахождениях вдоль восточного фасада Анд в Патагонии; значительно позднее, в 1930 г., Лукас Краглевич (*Lucas Kraglievich*) повторно изучил экземпляры из Рио-Фриас, Рио-Феникс, Лагуна-Бланка и других мест и показал, что именно лежит в основе так называемого фриасского века и фауны, хотя едва ли можно сказать, что этот век имеет какое-то одно типовое местонахождение или типовую фауну. Немногие сведения о фриасских фаунах Аргентины, которыми мы располагаем, указывают на продолжение того, что я назвал здесь второй фазой истории, причем по своей эволюционной продвинутой известности отсюда млекопитающие занимают промежуточное положение между лучше изученными формами из более древнего сантакрусия и более позднего часкикия. В геологическом отношении фриасские слои Патагонии свидетельствуют о происшедшей в это время следующей, более резко выраженной фазе поднятия растущих Анд и о том, что эти горы, вероятно, начинали отбрасывать ту самую тень, которая заслонила Патагонию от дождей и превратила ее в пустыню.

Значительно лучше известна относимая к фриасию фауна Ла-Вента в Колумбии, собранная Р. А. Стёртоном (*R. A. Stirton*) из Калифорнийского университета и другими исследователями в 40-х годах, но она все еще полностью не описана. Хотя в Колумбии и Венесуэле было сделано несколько отдельных более древних находок, фауна Ла-Вента — самая древняя из достаточно хорошо известных фаун млекопитающих в северной части Южной Америки. В основном она отражает постепенное развитие главным образом тех же групп, которые присутствовали в сантакрусии Патагонии. Из этого следует, что в то время существовала совершенно особая южноамериканская фауна млекопитающих и что она встречалась лишь с локальными географическими различиями как на крайнем юге, так и на крайнем севере этого континента. Из Ла-Венты происходит последний известный нам кондиляртр *Megadolodus*, а также странный интратерий *Miocochilius*, кратко рассмотренный в гл. 10.

По-видимому, наиболее интересная черта фауны Ла-Вента состоит в том, что в нее входит по крайней мере три, а возможно, четыре вида обезьян, отнесенных Стёртоном к трем родам, один из которых, *Notunculus*, впервые найден в сантакрусии Патагонии. В то время, как и сейчас, Колумбия находилась в тропиках, и этот район, вероятно, был частично покрыт лесами, хотя, судя по некоторым другим млекопитающим, там были и саванны. Осадки формации ла-вента были отложены водотоками бассейна реки Магдалены, уже тогда сформировавшегося как основная система стока области, занятой современной Колумбией. Помимо млекопитающих в составе фауны Ла-Вента много рыб, некоторые водяные змеи и исключительно разнообразные крокодилы.

Лежавшая к востоку от Анд основная зона формирования осадков, в которых были погребены остатки млекопитающих, после сантакрусии сместилась к северу. Во фриасское время эти осадки распространялись вдоль подножия Анд в северную Патагонию. В следующий век, часикский, названный по местонахождению на юге провинции Буэнос-Айрес, осадконакопление начало распространяться на обширную равнину, которая сейчас представляет собой область аргентинской пампы. Млекопитающие этого возраста обнаружены в нескольких местонахождениях, часть которых находится еще дальше к северу, чем Часико. Типовая фауна отражает еще одну стадию развития фаун второй фазы и не содержит существенных дополнений. Степень изученности этого века и его фаун такова, что, по-видимому, необходимо как вновь изучить имеющийся материал, так и провести дальнейшие его сборы.

В следующем веке развития наземных млекопитающих, уайкерии, начинают появляться первые провозвестники третьей фазы, или Великого американского обмена; к его рассмотрению мы приступим в гл. 15.

ЛИТЕРАТУРА

- Hirschfeld S. E., Marshall L. G. 1976. Revised faunal list of the La Venta fauna (Friasian — Miocene) of Colombia, South America. *Journal of Paleontology*, 50, 433—436.
- Hoffstetter R. 1974. El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricomorphi (Rodentia). I. Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. preprint, 27 p.
- Hoffstetter R. 1976. Introduction au Deseadien de Bolivie. *Paleovertebrata*, 7—III, 1—14.
- Hoffstetter R. 1977. Phylogénie des Primates. *Bulletin et Mémoires, Société d'Anthropologie de Paris*, 4, 327—346.
- Lavocat R. 1974. What is an hystricomorph? *Symposia of the Zoological Society of London*, 34, 7—20.
- Pascual R., Odreman Rivas O. E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario Argentino: los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 7, 373—412.
- Simpson G. G. 1974. Chairman's introduction. *Taxonomy. Symposia of the*

- Zoological Society of London*, 34, 1—5 (Введение в дискуссию Лавока и Вуда о происхождении и классификации «гистрикоморфных» грызунов.)
- Szalay F. S. 1976. Systematics of the Omomyidae (Tarsiiformes, Primates), taxonomy, phylogeny and adaptations. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 156, 159—449. (Содержит дискуссию о происхождении южноамериканских приматов.)
- Wood A. E. 1974. The evolution of the Old World and New World hystricomorphs. *Symposia of the Zoological Society of London*, 34, 21—60. (См. также ссылку на работу Скотта (1932), приведенную в конце гл. 2. К сожалению, после Амегио не было сделано ни одного надежного обзора или ревизии аргентинского десеадия.)

ДРЕВНИЕ МЕСТНЫЕ ГРЫЗУНЫ

Под древними местными грызунами я подразумеваю группу, называемую здесь *Caviomorpha*; это потомки какой-то ранней ветви грызунов, попавшей в Южную Америку до начала олигоцена из-за моря, то ли из Африки, то ли из Северной Америки. Как было отмечено в предыдущей главе, впервые они появляются в палеонтологической летописи в десеади, сразу после мастэрскодесеадского перерыва. Их предки достигли Южной Америки, по всей вероятности, в период времени, соответствующий этому пробелу в наших знаниях.

Здесь принята система *Caviomorpha*, основанная на системах Вуда и Паттерсона (Wood, Patterson, 1959) и Паттерсона и Паскуаля (см. литературу к гл. 1) и кратко представленная в гл. 4. По этой системе *Caviomorpha* делят на четыре надсемейства, причем среди самых древних известных нам южноамериканских грызунов уже присутствовали шесть семейств, представляющие все четыре надсемейства. Подобная система может создать преувеличенное представление о степени дивергенции, уже произошедшей к тому времени. На самом же деле большинство десеадских грызунов были похожи друг на друга, и распределение их по разным семействам и надсемействам в значительной мере основано на различиях между их потомками, выраженных более ярко. Для всех десеадских грызунов характерны следующие признаки (некоторые исключения отмечены особо):

Зубная формула редуцирована до $\frac{1 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3}$.

Коренные зубы (премоляры и моляры) низкоронковые (брахиодонтные), а если высокоронковые, то с корнями (гипсодонтные), и только у одного рода (*Scotamus*) постоянно растущие (гипселодонтные).

Моляры на ранней стадии стирания — с четырьмя поперечными гребнями или с относительно простой модификацией такого строения (что, однако, ставится под сомнение).

Размеры, как правило, от мелких до очень мелких.

Череп гистрикоморфный, за исключением, возможно, самого примитивного среди известных родов — *Platypittamys*.

Нижняя челюсть гистрикогнатная.

Устрашающие термины «гистрикоморфный» и «гистрикогнатный» имеют довольно простой смысл. Ими обозначают функциональные и морфологические признаки, интересные и важные в нескольких разных аспектах. Так, например, один из вопросов, для решения которого имеют значение эти признаки,

относится к области географии: откуда происходит предок кавиоморф — из Северной Америки или из Африки? Этому вопросу мы кратко касались в предыдущей главе, а здесь снова вернемся к нему в другом контексте.

Разберемся сначала в том, что такое гистрикоморфность. У всех млекопитающих имеется мощная мышца, называемая жевательной (*m. masseter*). Она участвует в жевании, в кусании, а у грызунов еще и в грызении. У примитивных млекопитающих жевательная мышца прикрепляется на черепе к скуловой кости (скуловой дуге); такое прикрепление этой мышцы сохранилось и у человека (жевательную мышцу можно нащупать у себя, приложив пальцы к щеке и крепко сжав челюсти). Подобное расположение жевательной мышцы характерно для большинства примитивных грызунов, особенно в эоцене. В настоящее время оно наблюдается лишь у одного из современных грызунов, горного бобра¹ (родственного настоящему бобру лишь постольку, поскольку и тот, и другой относятся к грызунам). У всех остальных современных грызунов и у большинства постэоценовых ископаемых форм строение жевательного аппарата стало более специализированным благодаря смещению места прикрепления этой мышцы вперед, ближе к передней части черепа. Независимо от того, каким способом достигалось такое смещение, его функциональное значение связано с передне-задним движением нижней челюсти при грызении и жевании. Перестройка осуществлялась в разных группах грызунов путем совершенно различных морфологических изменений.

У кавиоморфных грызунов и некоторых других форм эта функциональная специализация происходила по сравнению с большинством млекопитающих крайне своеобразным путем. Жевательная мышца имеет сложное строение; ее более мощная часть прикрепляется к боковой поверхности и лицевой части черепа, впереди глазницы и скуловой кости. Другая часть прикрепляется к задней части скуловой кости. Часть жевательной мышцы, прикрепляющаяся к лицевому отделу черепа, направляется не прямо к нижней челюсти, а проходит сначала через большое отверстие в передней стенке глазницы, а уже потом спускается к нижней челюсти (рис. 32). У всех млекопитающих на этом месте имеется подглазничное отверстие, но, за исключением кавиоморф и некоторых других грызунов, оно очень невелико. Через него проходит ветвь лицевого нерва (также и у человека), но ни одна мышца, кроме названных исключений, через него не проходит.

Эта особенность была еще в давние времена подмечена анатомами, в частности у дикобразов Старого Света (африканских, средиземноморских и азиатских), относящихся к роду *Hystrix*; соответственно такое расположение жевательной мышцы

¹ Речь идет о североамериканском *Aplodontia rufa*. — Прим. ред.

получило название гистрикоморфного («такой формы, как у *Hystrix*»). Систематики долгое время полагали, что эта необычная черта возникла в процессе эволюции только один раз, а следовательно, все грызуны, которым она свойственна, одного происхождения и составляют естественную группу, названную *Hystricomorpha*. Однако сейчас специалисты, изучающие грызунов, пришли к единодушному мнению, что в нескольких группах, имеющих гистрикоморфное строение, этот признак возник независимо от предков рода *Hystrix* и близкородственных ему форм. Таким образом, анатомически гистрикоморфные грызуны вовсе не обязательно относятся к группе, называемой *Hystricomorpha* в систематике. Поэтому разногласия относительно места происхождения *Caviomorpha*, упоминавшиеся в предыдущей главе, можно сформулировать здесь несколько иначе. Те, кто уверен, что предок кавиоморф происходит из Северной Америки, рассматривают кавиоморф как одну из групп грызунов, которые независимо приобрели гистрикоморфное строение. Те же, кто уверен в африканском происхождении кавиоморф, полагают, что они унаследовали гистрикоморфное строение от предковых *Hystricomorpha* Старого Света.

Хотя я по возможности упростил здесь этот довольно сложный вопрос, мне придется коснуться еще одного усложняющего момента, имеющего решающее значение. Жевательная мышца обычно прикрепляется к наружной поверхности нижней челюсти, в

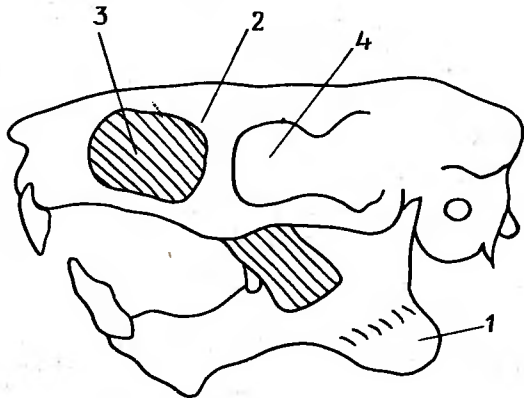


Рис. 32. Несколько обобщенная схема черепа, нижней челюсти и одной из челюстных мышц кавиоморфного грызуна.

1 — угловой отросток нижней челюсти (он отогнут наружу, т. е. в сторону читателя); 2 — край большого подглазничного отверстия; 3 — часть большой жевательной мышцы у своего начала на боковой поверхности лицевой части черепа; отсюда она проходит через подглазничное отверстие и прикрепляется на боковой поверхности нижней челюсти (другие части большой жевательной мышцы на схеме не показаны); 4 — глазница; подглазничное отверстие открывается кзади в передней части глазницы.

задней ее части. У некоторых видов, в том числе и у человека, место ее прикрепления представляет собой просто довольно уплощенный участок челюсти, без каких-либо особенностей. Однако у большинства млекопитающих, в том числе и у грызунов, нижний край челюсти образует в этом месте своего рода выступ, направленный кзади; в сравнительной анатомии этот выступ называют угловым отростком. Обычно угловой отросток лежит в той же вертикальной плоскости, что и вся челюсть и сидящие в ней зубы. Такое строение является примитивным для плацентарных млекопитающих вообще и для грызунов в частности. Однако у *Hystrix* и у ряда других грызунов угловой отросток сильно выступает наружу (латерально), что создает функциональное отличие в работе жевательной мышцы. Такое строение называют гистрикогнатным («с челюстью, как у *Hystrix*»). Большинство гистрикогнатных грызунов одновременно и гистрикоморфны; это относится и ко всем кавиоморфам, за одним возможным исключением. Как отмечалось выше, *Platypittamys*, быть может, не был вполне гистрикоморфным. Это связано с тем, что подглазничное отверстие у него было, по-видимому, относительно маленькое и часть жевательной мышцы через него, возможно, не проходила. Это мнение, однако, может оказаться ошибочным, поскольку все известные экземпляры этого грызуна расплющены, так что нельзя с уверенностью утверждать, что хотя бы маленькая часть жевательной мышцы не проходила через подглазничное отверстие, как у всех остальных известных кавиоморф (А. Е. Вуд, относившийся к названиям несколько игриво, дал ему имя *Platypittamys*, означающее нечто вроде «грызун-блинчик», поскольку экземпляры эти были расплющены под давлением перекрывших их пород; между прочим, они найдены в том же древнем кратере, что и *Scarrittia*, упоминавшаяся в гл. 10.)

Сейчас некоторые исследователи, в особенности Лавока́, выдающийся французский специалист по ископаемым грызунам, придерживаются мнения, что, хотя гистрикоморфность возникала несколько раз независимо, этого нельзя сказать о сочетании гистрикогнатности с гистрикоморфностью и что те грызуны, которые обладают одновременно и тем, и другим признаком, имели общее происхождение. Представители сохранившейся до наших дней группы слепышовых (*Spalacidae*) гистрикогнатны, но не гистрикоморфны. Лавока́ объясняет это тем, что слепышовые имели какого-то гистрикоморфного предка (какого именно — неизвестно), а позднее утратили гистрикоморфность. Разумеется, концепция единства групп, обладающих одновременно и гистрикоморфностью, и гистрикогнатностью, стала одним из доводов в пользу африканского происхождения *Caviomorpha*. Тем не менее, как указывает Вуд, также выдающийся авторитет по ископаемым грызунам, и другие исследователи, существуют грызуны, у кото-

рых два эти признака не встречаются вместе. Эти исследователи полагают, что оба признака возникали в процессе эволюции независимо и неоднократно, а поэтому нет причин, по которым сочетание этих признаков не могло бы возникнуть независимо в соответствующих группах южноамериканских и африканских грызунов. Более того, некоторые грызуны из эоцена Северной Америки вполне могли бы дать начало кавиоморфам, которые в таком случае не происходили от африканских грызунов, (возникших от сходных и родственных им более примитивных эоценовых форм Старого Света), а развивались параллельно им.

В более широком аспекте даже детали, подобные только что затронутым, приобретают общее значение, поскольку они служат примером вопросов методики и логики, возникающих при решении проблем систематики, функциональной анатомии, эволюционного происхождения, палеогеографии, современного распространения животных и некоторых других проблем, которые мы здесь больше обсуждать не будем.

Все те шесть семейств *Caviomorpha*, которые появляются в летописи в десеадии (ранний олигоцен), сохранились и в сантакрусии (ранний миоцен). Они стали более четко отличаться друг от друга, и их связи с более поздними и ныне живущими семействами кавиоморф выступили яснее. Пять из шести десеадско-сантакруских семейств существуют и в настоящее время, а поэтому их разнообразные признаки и экологические роли удобнее рассматривать на примере их многочисленных и по большей части все еще процветающих современных представителей.

Одно семейство, а именно американские дикобразы (*Erethizontidae*) знакомо всем жителям Северной Америки; его представители появляются здесь в плейстоцене и все еще широко распространены на этом континенте. В Южной Америке сохранились три рода, один из них — со многими видами, в большинстве своем не такими колючими, как североамериканский дикобраз. Все дикобразы ведут, по крайней мере частично, древесный образ жизни и питаются плодами, орехами, листьями и корой.

Сохранившиеся до наших дней члены сем. *Chinchillidae*, распространение которого по-прежнему ограничено Южной Америкой, — это не только шиншиллы, но также и весьма похожие на них, хотя и несколько более крупные, вискаши. Все они — наземные бегающие и прыгающие животные с довольно большими ушами, по внешнему виду и поведению довольно сходные с длиннохвостыми кроликами. Они становятся все более редкими, и после столь многих миллионов лет существования это семейство, видимо, близко к вымиранию, по крайней мере в природе. Шиншилл истребляют из-за их меха и по этой же причине выращивают в неволе. Вискаш преследуют ради мяса; кроме того, едва они становятся мало-мальски многочисленными, их начинают истреблять как вредителей.

Ныне живущие агуты и пака составляют три рода в сходных и иногда объединяемых сем. *Dasyproctidae* (рис. 33) и *Cuniculidae*; они широко распространены в Южной Америке и в тропиках Северной Америки. Это довольно крупные животные весом примерно до 10 кг. У них необычайно длинные задние ноги, и они очень быстро бегают. По общему адаптивному типу они сходны с поздними хететотериями (*Notoungulata*); возможно, что это как-то повлияло на вымирание последних. Мясо пака и агуты обладает превосходным вкусом, поэтому на них интенсивно охотятся.

Сем. *Octodontidae* получило свое имя от ныне живущего рода *Octodon* («восемьизуб»), названного так не потому, что у него восемь зубов, а потому, что поперечное сечение его постоянно растущих моляров напоминает цифру 8. Самого примитивного из известных кавиоморф *Platypittamys* (рис. 34) в настоящее время



Рис. 33. Реконструкция *Neoreomys* — раннемиоценового (сантакруского) кавиоморфного грызуна (сем. *Dasyproctidae*).



Рис. 34. Реконструкция *Platypittamys* — раннеолигоценного (десеадского) кавиоморфного грызуна (сем. *Octodontidae*).

относят к этому семейству, хотя его низкоронковые зубы еще не были похожи на восьмерку. У рода *Acaemys* из сантакрусия моляры были высокоронковыми и при стирании действительно напоминали цифру 8. Сейчас распространение этого семейства ограничено югом Южной Америки. Оно содержит пять несколько различающихся современных родов с многочисленными местными народными названиями, малоизвестными за пределами Южной Америки. Виды самого рода *Octodon* называют дегу. Животные, принадлежащие к этому и ко всем остальным ныне живущим родам, за исключением одного, выглядят как крупные, массивные крысы с непропорционально большими головами. Все они искусные землерои, а многочисленные виды рода *Stenomys* проводят под землей большую часть жизни. По внешнему виду и поведению представители этого рода очень похожи на североамериканских гоферов; они примерно таких же размеров, но у них нет свойственных гоферам защечных мешков. Народное название *Stenomys* — туко-туко, по издаваемым ими звукам; когда эти звуки раздаются из-под земли, прямо под ногами, они вызывают жутковатое ощущение.

Наконец, среди всех этих семейств, существующих на протяжении уже почти 35 млн. лет, следует назвать сем. *Echimyidae*, отличающееся наибольшим разнообразием и наивысшей численностью отдельных видов из всех ныне живущих кавиоморф. Его виды широко распространены в Южной Америке и в тропической части Северной Америки и имеют множество народных названий. Внешне все они более или менее похожи на крысы; у многих, хотя и не у всех, в волосяном покрове есть короткие, гибкие шетинки, за что они получили название колючих шиншилл. У некоторых из них высота коронки моляров несколько увеличена, однако даже у современных видов моляры сохраняют корни, тогда как у многих кавиоморф развились постоянно растущие зубы. В какой-то момент своей сложной истории представители этого семейства достигли островов Вест-Индии, дрейфуя на плавнике, и на островах Пуэрто-Рико, Гаити и Куба эволюционировали в самостоятельные роды. Во всяком случае, на Гаити они, очевидно, еще существовали, когда туда пришли европейцы, но сейчас все островные роды вымерли.

Единственное семейство кавиоморфных грызунов, известное в Южной Америке с десеадия, но не известное после фриасия, и, следовательно, номинально вымершее (*Eocardiidae*), возможно, вымерло только как название. Два сохранившиеся до наших дней семейства, впервые появляющиеся во фриасии, вероятно, были потомками пока неизвестных или нераспознанных более ранних представителей десеадско-фриасских зокардий. Оба современных семейства, о которых идет речь, хорошо известны — это *Caviidae* и *Hydrochoeridae*. Типичный для первого семейства род — *Cavia*, или обычная морская свинка, по-английски названная в свое время

«гвинейской свинкой»; в этом семействе есть еще три рода, называемых гвинейскими свинками или кавиями, хотя они имеют другие, местные, названия. Есть старая шутка, что гвинейских свинок называют так именно потому, что они не из Гвинеи и не свинки. Высказывались догадки, что их назвали гвинейскими свинками, так как они похожи на детенышей настоящих диких свиней, живущих в Гвинее, или потому, что их привозили в Англию на кораблях, возвращавшихся из Южной Америки после путешествия в Гвинею за рабами, или, наконец, просто потому, что Гвинеей называли любое далекое и неизвестное место; ни одна из этих версий не кажется особенно убедительной. Лучше называть этих животных кавиями, но происхождение этого названия также неясно.

Каждый знает, что морские свинки — это унылые маленькие создания с относительно большой головой и едва заметным хвостом. Прежде их широко использовали в качестве лабораторных животных, так что «морскими свинками» стали называть любое животное или человека, используемых в экспериментах, но сами морские свинки теперь редко служат подопытными животными. Эти симпатичные домашние зверьки относятся к числу тех немногих видов, которых впервые одомашнили американские индейцы, употреблявшие их в пищу.

Совершенно отличается от морских свинок на первый взгляд другой представитель сем. *Caviidae* — мара, или патагонский заяц, который хотя и патагонский, но не заяц. Его называют также патагонской кавией, но он ни по внешнему виду, ни поведением не напоминает кавий, т. е. морских свинок. Это крупный зверек с более заостренным носом и более длинными ушами; конечности у него также длиннее и передвигается он быстрее, при этом его прыжки действительно больше похожи на заячьи. Его мясо, как и у морской свинки (и практически у всех кавиоморф), имеет приятный вкус.

И у морской свинки, и у мара коренные зубы с очень высокой коронкой (гипселодонтные), при стирании которой на жевательной поверхности выступает простой двух- или трехлопастный рисунок.

Другое семейство, впервые появляющееся во фриасии и происходящее, возможно, от более ранних зокардий, — это *Hydrochoeridae*, к которому относится один ныне живущий вид — водосвинка, или капибара, и его более многочисленные вымершие родичи. Современный вид, ареал которого простирается от восточной части Панамы в тропические области Южной Америки, — самый крупный из ныне живущих грызунов; тело его достигает в длину примерно 1,3 м, в высоту — примерно 50 см, а вес — до 50 кг. У водосвинки большая тяжелая голова с тупым носом и маленькими ушами, короткий как бы обрубленный хвост; между пальцами имеются неполные плавательные перепонки. Это полуводные

животные, всегда обитающие вблизи постоянных водоемов. Некоторые из их вымерших родичей несомненно вели другой образ жизни. Например, у плиоценового *Protohydrochoerus* (рис. 35) конечности были длиннее, и он, по-видимому, был бегающим животным, приспособленным к жизни в открытой пампе.

Как и у морских свинок, зубы у водосвинок постоянно растут (гипселодонтные). Коренные зубы древнейших представителей *Hydrochoeridae* — один премоляр и три моляра с каждой стороны — напоминали зубы некоторых *Caviidae*, но у более поздних, более специализированных представителей семейства нижний премоляр и в особенности последний верхний моляр становятся весьма усложненными. Последний верхний моляр — очень крупный, с девятнадцатью поперечными эмалевыми пластинками, которые разделены цементом и при стирании превращаются в перетирающие гребни.

В эпоху Великого американского обмена, которую мы в дальнейшем рассмотрим специально, водосвинки расселились далеко в глубь Северной Америки, и их ископаемые остатки находят на юге США, особенно во Флориде, Техасе и Аризоне. Некоторые ископаемые виды, как северо-, так и южноамериканские, были еще крупнее, чем ныне живущий вид.

Но самым крупным из всех известных грызунов была, по всей вероятности, не водосвинка, а представитель другого семейства, *Dinomyidae*, которое также известно начиная с фриасия (миоцен) и содержит только один ныне живущий вид под названием ложная пака, или пакарана (рис. 36). Она действительно сильно напоминает паку, вплоть до рядов белых пятен по бокам туловища, но еще больше она похожа на достигшую чудовищных размеров — почти с маленького медведя — морскую свинку, хотя и не такую большую, как современная водосвинка. Самым



Рис. 35. Реконструкция *Protohydrochoerus* (он был, вероятно, бегающим)-кавиоморфного грызуна (сем. *Hydrochoeridae*).

крупным из ее известных родичей и, возможно, самым большим грызуном, когда-либо жившим на Земле, был позднплейстоценовый вид из Аргентины, названный *Telicomys gigantissimus*. Аргентинский палеонтолог Л. Краглевич создал название *Telicomys* из греческих корней (смысл его можно более или менее точно передать как «всем грызунам грызун»), хотя сам автор об этом и не писал). Это животное, видовое название которого означает «самый гигантский», было величиной почти с носорога. Его более мелкий, но все еще достаточно крупный ныне живущий родич стал типом рода *Dinomys* («ужасный грызун»). Те, кому знакомы эти животные, называют их «добродушными и миролюбивыми», поэтому их можно считать ужасными лишь в том смысле, что они ужасно большие по сравнению с мышью (некоторые динозавры — «ужасные рептилии», — насколько мы можем судить, также, вероятно, были добродушными).

Пакараны, а также настоящие паки, палеонтологическая история которых неизвестна, произошли, вероятно, от того же предка, что и агуты (сем. *Dasyproctidae*), или же представляют собой одну из ветвей, рано отпочковавшихся от этого семейства.

Чтобы завершить этот обзор *Caviomorpha*, следует еще коснуться сем. *Heptaxodontidae* и *Capromyidae*, о которых не упоминается ни в системе, приведенной в гл. 4, ни в первой части этой главы, поскольку, согласно имеющимся сведениям, они никогда не встречались как таковые в Южной Америке. К сем. *Heptaxodontidae* относятся шесть или семь родов с Ямайки, Гаити, Пуэрто-Рико, Сен-Мартена и Ангилья (Антильские острова). Зубы и кости этих животных напоминают зубы и кости диномиид; возможно, что сем. *Heptaxodontidae* — результат протекавшей на этих разных островах эволюции группы, которая была занесена на них из-за моря и первоначально, в Южной Америке, была диномиидной. Их часто относили к *Dinomyidae* или путали с

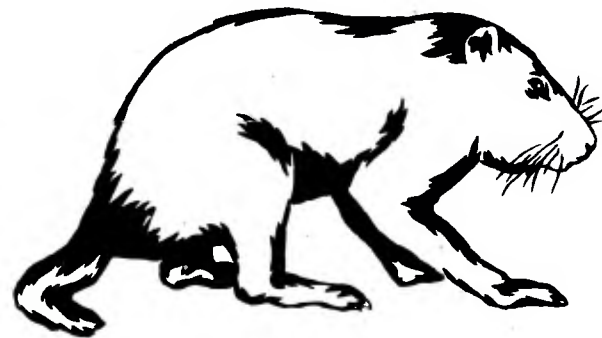


Рис. 36. *Dinomys* — единственный ныне живущий представитель сем. *Dinomyidae*.

ними, но они, по-видимому, в самом деле представляют собой группу, имевшую единое происхождение и претерпевшую ограниченную радиацию на разных островах. Все эти животные сейчас вымерли, но их известные остатки в геологическом смысле относятся к современной эпохе и их иногда находят в том, что, по-видимому, представляло собой кучи кухонных отходов. Некоторые виды наверняка еще существовали на этих островах, когда до них добрались индейцы, а возможно, даже и тогда, когда там высадились европейцы.

Сем. *Sargomyidae* (в его современном понимании) также ограничено в своем распространении Антильскими островами; в него входят три вымерших рода и четыре ныне живущих. Современные роды живут на Кубе, Ямайке, Гаити и Багамских островах; вымершие жили на Гаити, Пуэрто-Рико и Виргинских островах. Современные формы известны под общим названием хутий; в этом индейском по происхождению названии буква *h* произносится, поэтому по-испански его можно писать как *jutía*. Хутии похожи на переросших крыс; несмотря на это, на них интенсивно охотятся ради их мяса, так что шансов выжить на этих островах с их плотным и голодным населением у них мало.

Хутии сходны и, по-видимому, до некоторой степени родственны нутрии, или койпу, происходящей из Южной Америки и все еще живущей там; сейчас, однако, в некоторых районах Северной Америки и Европы в природе живут нутрии, убежавшие с пушных ферм и ставшие вредителями сельского хозяйства. В ископаемом состоянии нутрии известны в Аргентине из позднего плиоцена (чападмалалия). Ныне живущие нутрии ведут водный образ жизни и питаются главным образом водными растениями, тогда как хутии — наземные и полудревесные животные. Между ними существует и ряд морфологических различий; одно из самых интересных различий заключается в том, что у самки нутрии шесть пар молочных желез, которые сильно смещены вверх, располагаясь по бокам туловища, так что детеныши могут сосать мать, когда она плышет. У хутий две пары желез, расположенных на обычном месте.

Хутий и нутрий часто относят к одному и тому же семейству, обычно к сем. *Sargomyidae*, а иногда рассматривают их как подсемейства сем. *Echimyidae*. Представляется вероятным, что они возникли независимо друг от друга от ранних эхимиид, а поэтому мы помещаем их здесь в разные семейства: нутрий — в сем. *Myocastoridae*, ограниченное в своем распространении Южной Америкой, а хутий — в сем. *Sargomyidae*, ограниченное Антильскими островами.

Окидывая взглядом всю историю кавиоморф, мы видим, что в раннем олигоцене, когда эти животные впервые появляются в палеонтологической летописи, они уже находились на гораздо более продвинутой стадии эволюции, чем стадия примитивных

плацентарных млекопитающих. Они уже приобрели не только исходную специализацию, свойственную грызунам вообще, но и собственную дальнейшую специализацию, кое в чем общую для них, для некоторых эоценовых грызунов Северной Америки и для некоторых форм, известных в Евразии и Африке начиная с олигоцена. В Южной Америке кавиоморфы также успели дифференцироваться на шесть адаптивных групп, таксономически различаемых как семейства. Потомки пяти (а возможно, и шести) групп все еще входят в состав современной фауны Южной Америки. В ходе своей истории эти группы становились все более специализированными, а также все более разнообразными, давая начало новым адаптивным группам такого высокого систематического ранга, как семейства. Число семейств возросло от шести в начале их известной истории до девяти в раннем плиоцене, десяти в позднем плиоцене и раннем плейстоцене и одиннадцати в голоцене. На Антильских островах возникают еще два семейства; оба они существовали в геологическую эпоху, называемую современностью, или голоценом, хотя одно из них вымерло, вероятно в XVI в. н. э.

Будучи в основном растительноядными (хотя некоторые из них разнообразят свой рацион небольшим количеством животной пищи), кавиоморфные грызуны на протяжении всей своей истории в Южной Америке входили в состав тех же сообществ, что и растительноядные копытные, в частности до плейстоцена — в одни сообщества с нотоунгулятами. Некоторые адаптивные эволюционные тенденции проявлялись сходным образом в обеих группах, хотя и не у всех их членов. В некоторых линиях кавиоморф и нотоунгулят отмечается тенденция к увеличению общих размеров. В обеих группах жевательные зубы становились все более высококоронковыми, а в конечном счете — непрерывно растущими на протяжении всей жизни. В процессе этого изменения обе группы приобрели моляры с перетирающими эмалевыми гребнями, хотя строение зубов у них резко различалось. Кроме того, у обеих групп перетирающие зубы имели тенденцию к развитию цемента, так что жевательная поверхность складывалась из трех веществ различной твердости: самой твердой была эмаль, затем шел дентин, а цемент был самым мягким.

Нотоунгуляты достигли расцвета в раннем олигоцене. Впоследствии они становятся более специализированными, выживающие семейства дивергируют все сильнее, но число их уменьшается. Из десяти олигоценых семейств нотоунгулят в миоцене остается только шесть, а в плиоцене и плейстоцене — всего три. Сейчас все они вымерли. Угасание нотоунгулят сопровождается противоположной тенденцией среди кавиоморфных грызунов. Последние достигли максимального расцвета в плиоцене, когда в разных группах размеры особей варьировали от самых мелких до гигантских и когда среди них были специализиро-

ванные группы, способные занять огромное число экологических ниш — от водоемов до вершин деревьев, и имевшие самые разнообразные узкоспециализированные пищевые потребности. Правда, некоторые из наиболее узкоспециализированных плиоценовых кавиоморф вымерли, но все плиоценовые семейства сохранились, причем некоторые из них представлены большим числом видов с высокой численностью. Мы предполагаем, но предположение это обоснованно, что упадок нотоунгулят и других древних южноамериканских копытных и расцвет древних местных грызунов — явления взаимосвязанные и что грызуны все больше и больше приспособлялись к некоторым экологическим нишам, которые прежде занимали копытные.

ЛИТЕРАТУРА

- Fields R. W. 1957. Hystricomorph rodents from the late Miocene of Colombia, South America. University of California Publications in Geological Sciences, 32, 273—404.
- Scott W. B. 1905. Glires (of the Santa Cruz beds). Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 5, 384—489.
- Walker E. P., Warrick F., Hamlet S. E., Lange K. I., Davis M. A., Uible H. E., Wright P. F., 1975. Mammals of the world. 3d ed., rev. J. R. Paradiso, Baltimore and London, Johns Hopkins University Press. (В томе 2 на с. 1009—1067 описаны современные кавиоморфы, хотя и не под этим названием, и приведены изображения представителей каждого рода.)
- Wood A. E., Patterson B. 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 120, 281—428.

ПРИМАТЫ

Ископаемые находки приматов в Южной Америке крайне скудны. Найдено лишь несколько экземпляров, вызывающих разногласия относительно того, какое они занимают место в истории и в системе многочисленных современных обезьян Южной Америки.

Как уже упоминалось в гл. 11, древнейший известный на сегодняшний день южноамериканский примат — это *Branisella* из раннего олигоцена (десеадия) Боливии. Он представлен единственной находкой — фрагментом верхней челюсти со сломанными основаниями (или корнями) двух премоляров и коронками последнего премоляра и двух первых моляров. Можно было бы ожидать или даже допускать, что этот древний род окажется близким к предкам большого семейства (или надсемейства) южноамериканских обезьян — *Cebidae* (или *Ceboidea*). Хоффстеттер (Hoffstetter, 1969), описавший этот экземпляр в 1969 г. и давший ему название, не исключал такую возможность, но сначала *Branisella* показалась ему настолько примитивной, что он даже не был уверен в том, была ли она уже «настоящей обезьяной» («un singe vrai», как он пишет). Филипп Гершкович (Philip Hershkovitz, 1970), высказывающий иногда весьма своеобразные взгляды, в 1970 г. настаивал на том, что *Branisella* «не относится ни к широконосим обезьянам, ни к их предкам». В некоторых системах под названием «широконосые» объединяют всех современных южноамериканских обезьян и их ископаемых родичей. Замечание Гершковица означает, что, по его мнению, *Branisella* имеет совершенно другое происхождение, нежели все остальные южноамериканские обезьяны как группа. В 1977 г. Хоффстеттер парировал этот выпад тем, что отнес *Branisella* к *Ceboidea*, добавив, что «*Branisella*, возможно, представляет собой ... предковый морфотип *Ceboidea*».

Так или иначе, *Branisella* несомненно относится к приматам, и я условно включил этот род в сем. *Cebidae*.

Следующие более молодые по возрасту ископаемые остатки приматов происходят из колуапия Аргентины, приблизительно соответствующего позднему олигоцену. Один из них был описан Дж. Л. Краглевичем (сыном Л. Краглевича), который назвал его *Dolichocebus* и условно включил в семейство (или подсемейство) игрунок *Callithricidae*, к которому не относятся никакие другие ископаемые формы. Гершкович считает, что этот род принадлежит к совершенно самостоятельному семейству *Homunculidae*, которое не было предковым ни для *Cebidae*, ни для *Callithricidae* и не связано с ними близким родством. Карлос Рускони (Carlos Rusconi)

отнес другого колуапского примата к роду *Homunculus* («маленький человечек»; рис. 37), известному, кроме этого, лишь из несколько более позднего сантакрусия. Гершковец не согласился и с этим. Он переименовал этого примата в *Tremacebus*, что означает «цебусоподобная обезьяна с отверстием [в стенке глазницы]», поместив этот род в сем. *Cebidae*, к которому большинство других исследователей по-прежнему относят род *Homunculus*, а также род *Dolichocebus*.

Амегино, описавший род *Homunculus* по материалу из сантакрусия, выделил его в особое семейство приматов — *Homunculidae*. Некогда У. К. Грегори (W. K. Gregory) странным образом отнес этот род к лемуroidам, но, насколько мне известно, после Амегино все, кроме Гершковца, относили его к сем. *Cebidae*). Гершковец воскресил выделенное Амегино сем. *Homunculidae* как совершенно независимое от *Cebidae* и включил в него, как мы отмечали выше, род *Dolichocebus*.

Кроме некоторых экземпляров из Бразилии, относящихся к позднему плейстоцену или, что вполне вероятно, к современности (в геологическом смысле) и принадлежащих ныне живущим видам, все остальные известные южноамериканские ископаемые приматы происходят из фриасской фауны Ла-Вента в Колумбии (средний миоцен). Все исследователи и даже Гершковец относят их остатки вместе с большинством современных южноамериканских приматов к сем. *Cebidae*, однако специалисты расходятся во мнениях относительно взаимоотношений внутри этого семейства. Сначала Стёртон (Stirton, 1951) описал эти находки как три разных рода: опять-таки *Homunculus*, который, как полагал Стёртон, родствен ревунам (подсемейство *Alouattinae*); *Cebupithecina* — но-

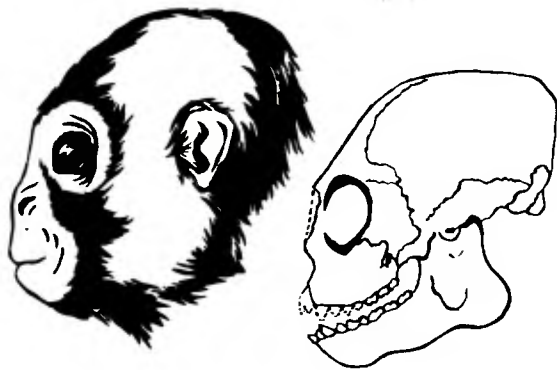


Рис. 37. Реставрированный череп и нижняя челюсть (в основном по Рускони) и реконструкция головы позднеолигоценовой или раннемиоценовой цебоидной обезьяны — одной из древнейших обезьян, череп которой нам известен. Рускони отнес ее к раннемиоценовому (сантакрусскому) роду *Homunculus*. Но Гершковец перевел ее в другой род — *Tremacebus*.

вый род, который создал Стёртон, предполагая, что он родствен саки (подсемейство *Pitheciinae*); *Neosaimiri* — также новый род, предположительно связанный родством с саймири (подсемейство *Saimiriinae*). Гершковец полагал, что фриасский *Homunculus* Стёртона не родствен ни настоящему, сантакрусскому, *Homunculus*, ни ревунам; проявив учтивость, он переименовал его в *Stirtonia* и выделил в самостоятельное подсемейство *Stirtoniinae* сем. *Cebidae*. Как ни странно, Гершковец согласился со Стёртоном в том, что *Neosaimiri* связан родством с ныне живущим *Saimiri*.

Род *Cebupithecina* известен по почти полному черепу и нижней челюсти, значительной части костей передних и задних конечностей и ряду позвонков, в том числе части хвоста, который явно не был хватательным. Можно было бы создать довольно обоснованную реконструкцию скелета этой обезьяны, но, насколько мне известно, этого еще не сделано. Кто бы ни были его близкие родичи, это животное, вероятно, выглядело очень похожим на саки. Однако, как и у некоторых других южноамериканских обезьян, внешний облик живых саки определяется в значительной степени длиной и распределением волосяного покрова, а также цветом морды, т. е. признаками, которые невозможно реконструировать или даже примерно представить себе по костям вымершего рода.

Каждый из двух других родов, *Neosaimiri* Stirton и *Homunculus* по Стёртону (*Stirtonia* по Гершковцу), известен по почти полной нижней челюсти; этого достаточно для установления родовой и видовой принадлежности, а в остальном полезно только при интерпретации мелких деталей.

Вот пока и все об ископаемых находках, весьма неполных для группы животных, которая несомненно была многочисленной и разнообразной на протяжении большей части истории южноамериканских млекопитающих. О причинах такой скудости находок можно догадываться. Эти обезьяны живут и, вероятно, всегда жили главным образом на деревьях, а захоронение и сохранение в ископаемом состоянии остатков древесных видов наименее вероятно. Как сейчас, так и, по-видимому, в прошлом эти животные очень обильны в тропических или субтропических лесах. Тропики и субтропики и в настоящее время покрыты обширными лесами, в них особенно трудно работать, и они наименее изучены в палеонтологическом отношении. Более того, на огромных площадях этих залесенных районов нет обнажений пород соответствующего возраста, которые могли бы содержать ископаемые остатки млекопитающих.

Попробуем в таком случае подойти к данному вопросу с двух других сторон: во-первых, какие можно строить гипотезы о происхождении южноамериканских приматов, основываясь на тех данных о примитивных и древних приматах, которыми мы располагаем для других частей земного шара; во-вторых, что могут дать конечные результаты их эволюционной истории, т. е.

ныне существующие приматы южноамериканского происхождения.

На фоне скудных остатков приматов в Южной Америке и в некоторых других частях земного шара нельзя не удивляться обилию остатков очень древних, палеоценовых и эоценовых, приматов в Северной Америке и Европе. В палеоцене и эоцене приматы уже были весьма разнообразны, но их удается без особого труда разбить на три группы. Первую составляют семейства (по современным системам — четыре), возникшие практически у самого основания всего родословного древа приматов, каждое из которых рано приобрело несколько поверхностную, но вполне своеобразную специализацию. К концу эоцена все они вымерли. Здесь они нас не интересуют, поскольку вряд ли какое-нибудь из этих семейств, за исключением, возможно, лишь самого древнего и наименее специализированного, непосредственно принадлежало (или же было близко) либо к основному стволу последующей эволюции приматов, либо к одной из его ветвей, или же дало начало какой-нибудь такой ветви.

Две другие древние и примитивные группы приматов, каждую из которых сейчас обычно рассматривают как особое семейство, появляются в палеонтологической летописи примерно в начале эоцена, когда они были довольно обычны как в Америке, так и в Европе, составлявших в то время по существу части одного и того же континента. Некоторые из них сохранились до олигоцена, а одна форма — даже до миоцена, но в целом после эоцена они встречаются редко. Приблизительно в конце раннего эоцена материка Северной Америки и Европы начинают расходиться, и с тех пор древние приматы развиваются на этих двух континентах независимо, но не выходя за рамки двух раннеэоценовых семейств.

Одно из этих семейств — *Adapidae*, основанное на среднеэоценовом роде *Adapis*, который был выделен и описан в 1821 г. Кювье по экземплярам, найденным в гипсовых карьерах на холме Монмартр в Париже. Кювье считал, что эти фрагментарные остатки принадлежат какому-то копытному; лишь в последней четверти XIX в. все признали, что *Adapis* — примат. Интересно, что Амегино допустил противоположную ошибку: он отнес ряд древних копытных к «*Prosimiae*», т. е. к низшим приматам. Самый хорошо известный адапид — это *Notharctus* из среднего эоцена Северной Америки. С разделением континентов разошлись и пути эволюции их млекопитающих, поэтому *Adapis* и *Notharctus* настолько отличаются друг от друга, что в некоторых системах их помещают в отдельные, хотя несомненно близкородственные семейства. Со временем возникло подозрение, что *Adapidae* родственны современным лемурам Мадагаскара; это было доказано У. К. Грегори в обширной монографии по *Notharctus*, опубликованной в 1920 г. и не оставившей никаких серьезных сомнений по этому вопросу.

Второе рассматриваемое здесь древнее семейство сейчас обычно называют *Otomomyidae*, по роду *Otomomys*, описанному в 1869 г. пионером североамериканской палеонтологии Джозефом Лейди (Joseph Leidy). Это был первый ископаемый примат, обнаруженный в Америке. (*Notharctus*, описанный Лейди в 1870 г., был вторым.) В распоряжении Лейди была только часть нижней челюсти, и он не узнал в омомисе примата. Греческие корни этого названия означают «плечо-мышь», что совершенно непонятно. Неясен смысл и других названий: *Adapis* можно перевести как «похожий на быка», но и как «кролик»; *Notharctus* означает «ложный медведь», поскольку Лейди сначала принял его за енота. Следует напомнить, что эти поистине блестящие ранние исследователи располагали лишь разрозненными частями и частичками животных, до того совершенно неизвестных; напомним также, что научные названия животных не обязательно должны что-нибудь означать — это просто имена, присвоенные животным, известным по конкретным экземплярам.

В 1881 г. был найден череп омомида; вскоре было признано, что он связан родством с долгопятами, живущими сейчас на Филиппинах и в Индонезии. Нашел его Дж. Л. Уортман (J. L. Wortman) в бассейне Бигхорн в Вайоминге, а обратил внимание на его родство с долгопятами Эдвард Дринкер Коп (Edward Drinker Cope) — великий североамериканский палеонтолог XIX в. Сейчас известны многие ископаемые остатки этого семейства, а морфология и систематика его представителей хорошо разработаны; в частности, в 1976 г. по североамериканским формам этой группы вышла достаточно полная работа Салаи. Однако даже сейчас *Otomomyidae* изучены далеко не так хорошо, как *Adapidae*.

Таким образом, в раннем кайнозое существуют два больших семейства, одно из которых родственно современным лемурам, а другое — современным долгопятам. Две ныне живущие группы остаются относительно примитивными; хотя каждое семейство, род и вид имеют собственные особые признаки, но при этом животные сохраняют общие признаки, которыми обладали эоценовые приматы и которые утрачены современными низшими обезьянами, человекообразными обезьянами и человеком. Их часто называют *Prosimii* (низшие приматы или полуобезьяны).

Ныне живущих полуобезьян можно разделить на две группы. К одной, весьма разнообразной, но объединяющей почти наверное потомков единых предков, относятся лемуры и их родичи в широком смысле и лори и их родичи, также в широком смысле. Весь комплекс в целом обычно делят на восемь или более семейств, но в такие детали нам здесь впадать не нужно. Лемуры в настоящее время встречаются только на Мадагаскаре, и хотя на этом острове найден ряд ископаемых форм, все они относятся к позднему плейстоцену или к голоцену. Более древние ископаемые

лемуры не известны, за исключением тех, что относятся к *Adapidae*. Лори и их родичи, такие как галаго или толстый лори, живут в Африке и южной Азии. (То обстоятельство, что карликовых лемуров Мадагаскара¹ иногда считают более близкими к лори, чем к остальным лемурам, — один из трудных вопросов, на котором нам здесь нет необходимости останавливаться.) Раннемиоценовые предшественники этих животных были найдены в Африке, а несколько более поздние — в южной Азии.

В начале 20-х годов нашего века все были твердо уверены, что обезьяны как Старого, так и Нового Света возникли либо от лемуroidных, либо от тарсиoidных полуобезьян, принадлежавших по принятой здесь системе либо к ранним *Adapidae*, либо к ранним *Otomidae*. Относительно того, какая именно группа была предковой, единого мнения не существовало. Например, оживленную дискуссию вели два выдающихся авторитета того времени — североамериканец У. К. Грегори, отстаивавший лемуroidное происхождение, и англичанин Фредерик Вуд Джонс (*Frederic Wood Jones*), убежденный в тарсиoidном происхождении обезьян. Теперь, спустя полстолетия, приходится, как это ни печально, отметить, что хотя Грегори и Вуд Джонс нас покинули, проблема все еще остается нерешенной. Так, один из авторитетных современных палеонтологов, Филипп Джинджерих (*Gingerich, 1977*), решительно отстаивает лемуroidное происхождение. Хоффстеттер и Салаи, отнюдь не придерживающиеся единых точек зрения по другим вопросам, в данном случае, вместе с некоторыми другими исследователями, столь же решительно отстаивают тарсиoidное происхождение.

Подсчета голосов не проводилось, но большинство исследователей, пожалуй, отдадут сейчас предпочтение тарсиoidной гипотезе. Однако научные споры не решаются голосованием; здесь имеют силу только факты, подтверждающие или опровергающие ту или иную гипотезу. В данном случае факты, которые могли бы действительно убедить нас в правоте одной из сторон, в настоящее время просто отсутствуют. До сих пор не найдено ископаемых форм, которые можно было бы считать промежуточными между лемуroidами (или тарсиoidами), с одной стороны, и между обезьянами Нового (или Старого) Света — с другой. Нет и таких форм, которые были бы несомненно исходными для одной из последних групп или для них обеих. По обе стороны современной Атлантики древнейшие известные настоящие обезьяны, преемники полуобезьян, встречаются в олигоцене. Эоценовые предки обезьян Нового Света почти наверняка жили либо в Северной Америке, либо в Африке, но достоверных находок ни там, ни тут не обнаружено. Если в Северной Америке, то скорее всего в тех районах, которые сейчас называются

Центральной Америкой, но эоценовые млекопитающие этой области до сих пор почти не известны. В Африке до олигоцена приматы вообще не известны, но и любых других млекопитающих из палеоцена и эоцена Африки известно слишком мало. По-видимому, мы больше нуждаемся в новых находках, чем в дискуссиях.

Обезьяны Нового Света и обезьяны Старого Света — это своеобразные естественные группы, различающиеся по ряду морфологических признаков. Начиная по крайней мере с олигоцена они развивались независимо, причем радиация обезьян Нового Света происходила в основном в Южной Америке, а обезьян Старого Света, — вероятно, главным образом в Африке, но, возможно, и в более обширной области, захватывающей значительную часть юга Евразии. Допустимо предположить, что у обезьян Нового и Старого Света до того, как началась их радиация в этих разобщенных областях, где-то были общие предки. По мнению Салаи, такими общими предками могли быть южноамериканские обезьяны, происходившие от североамериканских тарсиoidов (омонид), но в настоящее время серьезные доказательства в пользу такой точки зрения отсутствуют. Как упоминалось в гл. 11, Хоффстеттер и некоторые другие придерживаются мнения, что общими предками были какие-то древнейшие африканские обезьяны, происходившие, вероятно, от европейских, но, возможно, и от африканских тарсиoidов (в данном случае также омонид). Существует и третья возможность, которая представляется мне, во всяком случае, столь же вероятной, но для которой, так же как и для двух первых, убедительных доказательств в настоящее время нет. Она заключается в том, что общим предком была некая конкретная подгруппа, возможно, из *Otomidae*, а может быть, из *Adapidae*, пока еще не известная или, во всяком случае, не идентифицированная, обитавшая как в той области, которая сейчас относится к Северной Америке, так и в той, которая сейчас относится к Европе, до разделения этих областей. Эта одна предковая подгруппа, которая сама по себе не принадлежала ни к какой из двух отдельных групп обезьян, могла независимо дать начало каждой из них в районах, географически обособленных уже в то время или обособившихся вскоре после него. Однако и эту гипотезу нельзя должным образом проверить с помощью имеющихся сейчас фактов.

Возможны и другие гипотезы, но мы кратко остановимся еще только на одной. Было высказано предположение, хотя и не встретившее большой поддержки, что обезьяны, т. е. высшие приматы, возникли на обширной территории, относящейся сейчас к Южной Америке и Африке, в то время, когда эти два континента составляли единый массив суши. В результате расхождения континентов исходная популяция разделилась, и ее потомки развивались независимо на двух континентах. Хотя эта гипотеза,

¹ *Microcebus* и *Cheirogaleus*. — Прим. ред.

возможно, и согласуется с представлениями одной зоогеографической школы, она слишком маловероятна, чтобы поддерживать ее всерьез. Имеются убедительные доказательства того, что разобщение Южной Америки и Африки произошло до того, как возникли низшие приматы и соответственно задолго до появления высших приматов.

Есть еще одна дополнительная сложность, которой мы обязаны Хоффстеттеру (Hoffstetter, 1977). Он настаивает на том, что два олигоценовых рода из Северной Африки (*Apidium* и *Parapithecus*) происходят от тех же африканских предков, что и южноамериканские обезьяны, а не непосредственно от предков обезьян (других) Старого Света. Разумеется, это соответствует его идее о том, что обезьяны Нового Света произошли от древних африканских обезьян. Однако Элвин Симонс (Simons, 1972), предпринявший самое обширное и детальное исследование этих двух родов, категорически не согласен с Хоффстеттером и выделяет эти роды в подсемейство обширного семейства обезьян Старого Света — Cercopithecidae.

Ограничимся пока этими фактами и предположениями относительно возможного происхождения южноамериканских обезьян. Гершковиц, в настоящее время главный знаток современных южноамериканских млекопитающих (но, осмелюсь сказать, не ископаемых), делит ныне живущих обезьян Южной Америки на 3 семейства, 16 родов и 42 вида. Другие исследователи выделяют только два семейства, а иногда и одно, но число видов доходит у них до 64, что, вероятно, многовато.

Самые широко известные за пределами Южной Америки обезьяны Нового Света — это капуцины, несколько видов рода *Cebus*, по которому названо надсемейство Ceboidea и сем. Cebidae. С этими обезьянками обычно ходили шарманщики, когда они еще существовали. Капуцины по-прежнему остаются любимцами публики в зоопарках; иногда их держат дома, но как домашние зверьки они могут причинить неприятности — они проказливы, и их нельзя приучить не пачкать в комнатах. Во многом их внешний вид наименее своеобразен по сравнению с остальными южноамериканскими обезьянами, хотя кончики их длинных хвостов имеют тенденцию к скручиванию и до некоторой степени хватательные, а у одного вида по бокам головы имеются два хохолка, напоминающие рога. Близкородственные им представители рода *Saimiri* меньше по размеру, уши у них относительно большие, волосатые, морда белая, а глаза, нос и рот черные. Мы уже говорили выше о находке их предка или близкого родича в миоцене.

Саймири иногда называют «тити», но более определенно это название относится к другому роду, *Callicebus* (прыгуны), стоящему ближе к ночным обезьянам, или мирикинам (дурукуля). Большинство обезьян ведут дневной образ жизни, что, казалось

бы, естественно для активных обитателей деревьев, раскачивающихся на ветвях, но мирикины (*Aotus*) — ночные животные. Самая заметная их особенность — огромные по отношению к другим частям тела высокочувствительные глаза, обеспечивающие хорошее ночное зрение.

Другая группа южноамериканских обезьян, в которую входят уакари и саки и типичным представителем которой служит род саки (*Pithecia*), характеризуется обычно длинными, лохматыми волосами, а еще один род этой группы — довольно эффектным хохолком и пышной бородой.

Самые крупные обезьяны Южной Америки, гораздо более крупные, чем любая известная ископаемая форма и производящие наибольшее впечатление на путешественников в тропических лесах, — это ревуны (*Alouatta*). Любопытное сходство их родового названия с французским словом «жаворонок», хорошо известным из французской детской песенки, — чистое совпадение. Название *Alouatta* фонетически более или менее точно соответствует тому, как называют этих обезьян карибские индейцы в Кайенне (иногда утверждают, что она находится в Центральной Америке, но это неверно). Длина головы и тела этих крупных обезьян чуть больше 0,9 м; примерно такой же длины и хвост. Их вес доходит до 9 кг. У них благообразные бороды и жесткая, но блестящая шерсть, которая у разных видов или разновидностей может быть коричневато-желтой, ярко-красной или черной как смоль. Самая известная их особенность — коллективный рев, особенно на рассвете и в сумерках. Этот рев можно услышать за несколько километров; впрочем, чтобы в это поверить, надо услышать его самому. Ревуны были первыми обезьянами, поведение которых в природе изучалось на протяжении длительного времени и с применением строгих научных методов (С. Ray Carpenter).

Способность обезьян висеть на ветках, уцепившись за них хвостом, — одна из тех ходячих истин, которые в общем не соответствуют действительности. Ни одна из обезьян Старого Света и большинство обезьян Нового Света не могут висеть и не висят на хвостах, однако ревуны могут и висят, когда им вздумается. Это относится и к коата (*Ateles*), также довольно крупным животным весом до 6 кг. Коата — сухопарые, не очень привлекательные существа, но они высоко ценятся многими жителями Южной Америки за свое вкусное мясо. Шерстистые обезьяны *Lagothrix* почти такого же размера, как коата, и родственны им. Хвосты у них тоже хватательные, а все тело, за исключением голой темной морды, равномерно покрыто короткой шерстью. Они живут на деревьях, но спускаются на землю более охотно, чем большинство обезьян Нового Света; при этом они могут выпрямляться и ходить на задних ногах.

Самые маленькие из всех ныне живущих обезьян — это

мармозетки (игрунки) и тамарины, обычно объединяемые в четыре рода с довольно неопределенным числом видов (Гершкович считает, что их 15, но в литературе описано много других предполагаемых видов). Взрослая карликовая мармозетка (*Cebuella*) может весить всего около 70 г. Даже у самых крупных мармозеток вес не превышает 900 г. Все они имеют очень длинные не хватательные хвосты, покрытые короткими волосами или украшенные длинными волосами, как плюмажем. Некоторые виды ничем особым не примечательны, тогда как у других имеются нелепые хохолки, усы, бороды или пучки волос на ушах.

Эти маленькие обезьянки явно похожи друг на друга, довольно сильно отличаясь от большинства остальных южноамериканских обезьян. Для них характерна редуцированная зубная формула:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}$$

тогда как у других южноамериканских обезьян она более полная:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$$

У обезьян Старого Света (а также у человекообразных обезьян и у человека) следующая зубная формула:

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$$

Главным образом из-за иной зубной формулы, хотя и не только поэтому, мармозеток и тамаринов почти всегда помещают в отдельное семейство Callithricidae, хотя можно усомниться в том, что их общие отличия от более разнообразных Cebidae оправдывают возведение этой группы в более высокий ранг, чем подсемейство. Среди известных ископаемых форм южноамериканских приматов нет ни одной, которую можно было бы уверенно назвать родственной мармозеткам и тамарином, однако, возможно, что они связаны родством с колуапским *Dolichocebus*.

Есть еще один южноамериканский род — *Callimico* (его иногда называют мармозеткой Гелди), который стал камнем преткновения для систематиков, настаивающих на разделении Cebidae и Callithricidae. *Callimico* по большинству признаков очень сходен с мармозетками, но зубная формула у него такая же, как у Cebidae.

$$\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$$

Его можно было бы с равным успехом рассматривать как подсемейство либо сем. Cebidae, либо сем. Callithricidae, но некоторые систематики разрубаят гордиев узел (или завязывают его еще туже), выделяя этот маленький вид в совершенно самостоятельное семейство.

Хотя некоторые группы южноамериканских обезьян в плейстоцене продвинулись в Центральную Америку и до сих пор живут там, ни одна форма не расселилась за пределы тропической части северного континента. Единственный экземпляр, найденный на Ямайке¹, указывает, что когда-то в прошлом обезьяны с материка добрались до этого острова на плавнике и в процессе происходившей там эволюции дали начало форме, непохожей ни на одну из материковых обезьян; однако обо всем этом известно еще слишком мало, чтобы можно было дать должную оценку всей ситуации.

Современные южноамериканские обезьяны представляют собой конечные продукты длительной адаптивной радиации, протекавшей на этом континенте и связанной с освоением многих ниш. Тем не менее эти ниши были ограничены в основном древесными местообитаниями и главным образом сочными растительными кормами. (Некоторые из этих обезьян все-таки поедают мелких животных, если удастся их поймать.) Палеонтологическая летопись бедна остатками приматов, однако она позволяет установить приблизительное время, когда началась их радиация, — поздний эоцен, а также указывает на то, что в процессе радиации помимо предковых линий ныне живущих приматов возникали также некоторые боковые ветви.

ЛИТЕРАТУРА

- Gingërich P. D. 1977. The fossil record and primate phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 6, 483—505.
- Hershkovitz P. 1970. Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and a description of a new genus from the late Miocene of Colombia. *Folia primatologica*, 12, 1—37.
- Hershkovitz P. 1974. A new genus of late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution. *Folia primatologica*, 21, 1—35.
- Hoffstetter R. 1969. Un primate de l'Oligocène Inférieur Sud-Américain: *Bransella boliviana* gen. et sp. nov. *Comptes rendus, Académie des Sciences*, 269, 434—437.
- Hoffstetter R. 1977. Primates: filogenia e historia biogeográfica. *Studia geologica*, Salamanca, 13, 211—353.
- Napier J. R., Napier P. H. 1967. A handbook of living primates. London and New York, Academic Press.
- Simons E. L. 1972. Primate evolution. New York, Macmillan.
- Sturton R. A. 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Columbia. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences*, 28, 315—356.
- Walker E. P. et al. 1975. Mammals of the world. (Primates, 1, 393—481). См. также ссылки на публикации по приматам в конце гл. 11.

¹ Речь идет о плейстоценовом *Xenothrix*. — Прим. ред.

ТРЕТЬЯ ФАЗА: ВЕЛИКИЙ АМЕРИКАНСКИЙ ОБМЕН

Теперь мы подходим к одному из самых удивительных событий во всей истории жизни: перемещиванию друг с другом эволюционно продвинутых млекопитающих Северной и Южной Америки, их взаимодействию, их объединению в фауны различного состава и, наконец, установлению современных фаун этих двух континентов — фаун, которые в целом все еще заметно отличаются друг от друга, но в меньшей степени и в иных аспектах, чем различалось большинство более древних фаун. На это явление еще в 1893 г. обратил внимание Карл Альфред фон Циттель (Karl Alfred von Zittel, 1839—1904), автор лучшего в XIX в. справочного руководства по палеонтологии, в котором он назвал этот обмен «одной из наиболее замечательных миграций фауны в геологической летописи».

В настоящее время об этом сложном, но захватывающе интересном явлении известно гораздо больше, хотя некоторые его стороны все еще остаются дискуссионными, а в отношении других по-прежнему можно лишь строить догадки или неизвестно вообще ничего. Между тем мы располагаем необычайно хорошей летописью этих событий. В Аргентине известна по существу полная последовательность отложений и фаун млекопитающих для соответствующей части геологической истории — плиоцена, плейстоцена и голоцена, т. е. для промежутка времени, равного примерно 8 млн. лет в соответствии с принятой в данной работе продолжительностью этих эпох. За пределами Аргентины летопись менее полна или менее изучена, однако для некоторых этапов этой последовательности мы уже располагаем остатками млекопитающих из большинства стран Южной Америки. Соответствующий этап летописи в Северной Америке известен достаточно хорошо, за одним серьезным исключением, имеющим в данном случае важное значение: хотя разрез позднего кайнозоя современной тропической части Северной Америки, т. е. Центральной Америки, и нельзя считать белым пятном, и то небольшое, что он нам дает, полезно, однако этих сведений пока что слишком мало.

В этой главе в общем виде последовательно изложена история третьей фазы; некоторые частные проблемы и подробный анализ будут приведены в следующей главе.

Межматериковый обмен в небольшом масштабе начался около 7 или 8 млн. лет назад, в период времени, который мы здесь относим к раннему плиоцену, хотя Маршалл (Marshall) и некоторые другие относят его к позднему миоцену. В Южной Америке этот период представлен уайкерским веком развития наземных млекопитающих (см. гл. 3). Отложения этого возраста, содержащие остатки млекопитающих, широко распространены по восточным склонам Анд и выходят на равнины. К тому времени Анды

уже значительно поднялись, но еще не достигли своей нынешней высоты. Осадки, слагающие часть равнин и подстилающие большую часть пампы как в северной, так и в южной (патагонской) Аргентине, представляют собой огромные массы обломочного материала, выносившегося с воздымавшихся горных цепей. В настоящее время область, расположенная к востоку от южных Анд, в зоне преобладания западных ветров, относительно аридна. В уайкерии влияние засушливого климата уже сказывалось на крайнем юге, но в северной Аргентине в отложениях этого возраста встречаются большие ископаемые деревья, и фаунистические данные также свидетельствуют о том, что этот район хорошо орошался и был покрыт лесами. В уайкерии там, например, встречаются американские дикобразы — обитатели леса, которые ни позднее, ни в настоящее время нигде больше в Аргентине не известны.

Общая биомасса млекопитающих, т. е. количество (по весу) вещества, заключенного во всех млекопитающих, живших в любой момент времени в пределах этого века, была, вероятно, примерно такой же, как на протяжении большинства более ранних этапов кайнозоя в Южной Америке. Тем не менее состав фауны млекопитающих значительно изменился еще до тех радикальных перемен, связанных с Великим американским обменом, которые нам предстоит вскоре рассмотреть более подробно.

Можно было бы ожидать, что фауны, существующие в полной или почти полной изоляции, должны максимум через 2 или, скажем, 3 млн. лет достигнуть примерно стабильного равновесия, а затем слабо изменяться до тех пор, пока не кончится изоляция или не произойдут какие-либо иные крупные сдвиги в условиях обитания. Здесь, в Южной Америке, изоляция, очевидно, была полной в течение всего палеоцена и всего эоцена, кроме, может быть, самого его конца, т. е. на протяжении примерно 25 млн. лет. Известные на сегодняшний день палеонтологические данные для самых ранних и самых поздних этапов этого промежутка времени недостаточны, но та информация, которой мы все-таки располагаем, указывает на происходившую здесь непрерывную и даже довольно быструю перестройку на уровне родов млекопитающих, некоторую перестройку на уровне семейств, а кое-какую, главным образом в результате вымирания, даже на более высоком таксономическом уровне, чем семейства.

Прибытие кавиоморф и приматов, произошедшее примерно в конце эоцена, нарушило абсолютную изоляцию, но затем изоляция вновь становится полной и сохраняется вплоть до среднего или позднего плиоцена, т. е. в течение по крайней мере 30, а возможно, и 35 млн. лет. (Это весьма единодушное мнение, подтверждаемое имеющимися фактами, хотя оно и подвергалось сомнению.) Как уже говорилось в гл. 12, начиная с позднего олигоцена происходила экспансия семейств кавиоморф;

при этом перестройка на семейственном уровне была незначительна, однако внутри семейств непрерывно происходили крупные перестройки на уровне родов. В уайкерии эти древние местные грызуны, кавиоморфы, были близки к пику своего разнообразия. По причинам, которые уже приводились, в известной нам истории южноамериканских приматов плиоцен пока представляет пробел; возможно, что они либо продолжали экспансию, либо к уайкерии уже примерно достигли своего нынешнего распространения.

В уайкерии Аргентины впервые появляются два новых семейства сумчатых — *Thylacosmilidae* и *Argyrolagidae*, однако эволюция обоих семейств, вероятно, задолго до этого времени протекала где-то в других районах Южной Америки. Оба семейства вымирают в позднем плиоцене или раннем плейстоцене. Сумчатые хищники сем. *Vorhyaenidae* все еще существовали, хотя их стало явно меньше; а примерно к концу плиоцена они тоже вымерли. Продолжалось развитие дидельфид — опоссумов в широком смысле — по пути к господству, которое они и по сей день сохраняют в пределах своих экологических ниш.

Наиболее яркое изменение в общем составе фауны млекопитающих уайкерия — явное сокращение разнообразия, а возможно, и численности популяций травоядных копытных. Как отмечалось, уже в раннем эоцене в известной нам летописи присутствуют 6 отрядов и 12 семейств этих животных (по принятой здесь системе). На остальном протяжении эоцена и в олигоцене происходила быстрая перестройка на уровне как родов, так и семейств. Начиная с раннего миоцена и в плиоцене перестройка на уровне родов продолжалась, но изменения в составе семейств происходили только за счет вымирания. Здесь, в уайкерии, сохраняются всего два отряда копытных, *Litopterna* и *Notoungulata*, и пять семейств. Как уже говорилось ранее, вполне возможно, что это сокращение было вызвано огромным ростом численности кавиоморфных грызунов, очевидно, более преуспевших в качестве травоядных животных, чем большинство древних местных копытных, особенно мелких. Этим последним остаткам местных древних копытных еще предстояло испытать последний удар, обрушившийся на них в эпоху Великого американского обмена и приведший к их вымиранию.

Таким образом, неустойчивость фаунистического равновесия во время изоляции материка можно частично приписать длительным медленным воздействиям одного ограниченного по масштабам нарушения этой изоляции, имевшего место в прошлом. Воздействие на условия обитания фаун оказывало также поднятие Анд, вызвавшее важные изменения рельефа. Если говорить о южноамериканских млекопитающих в целом, то это поднятие должно было привести к возрастанию фаунистического разнообразия, поскольку оно несомненно увеличивало разнообразие местообитаний, а следовательно, скорее должно

было ускорить формирование новых (узкоспециализированных) таксонов видового ранга, чем вызвать заметную общую перестройку фауны. Такие воздействия внешней среды несомненно оказывали влияние на перестройку фауны, но мне все-таки кажется, что перестройка происходила и во время изоляции, поскольку, по крайней мере в масштабах континента, эволюция в условиях изоляции не скоро (в геологическом смысле) приводит к примерному статическому равновесию, а может быть, и никогда к нему не приводит. Все возрастающий объем информации по доплейстоценовым ископаемым Австралии — еще одного континента, для которого особенно характерна эволюция в условиях изоляции, — подтверждает этот довольно общий, но все же вероятный и определенный вывод.

В фауне уайкерия имеется также необычайное новшество — пришелец из другого мира. Это род, который Амегино назвал *Cyonasua*. *Cyon* — от греческого *кион* — «собака», поскольку это животное в какой-то степени напоминало собаку, и *-nasua* от *Nasua* — родового названия носух (по-латыни *nasus* означает «нос»), поскольку *Nasua* — дальний родственник *Cyonasua*. Этот род (как и *Nasua*) принадлежит к сем. енотовых, и это первый плацентарный (не сумчатый) хищник, известный в истории млекопитающих Южной Америки. Он, несомненно, пришел из района, который сейчас относится к Центральной Америке, а его происхождение в более широком смысле было североамериканским. Примерно в то самое время, когда этот иммигрант из Северной Америки попал в Южную Америку, первые иммигранты из Южной Америки (после раннекайнозойских) достигли Северной Америки. Три рода небольших наземных ленивцев известны из так называемого хемфильского века развития наземных млекопитающих Северной Америки, примерно соответствующего по возрасту уайкерии Южной Америки, хотя охватываемые этими веками промежутки времени не вполне совпадают.

Таким образом, в это время между континентами происходил незначительный обмен млекопитающими — своего рода предвестник грядущего Великого американского обмена. В это время почти наверное не было непрерывного сухопутного соединения между двумя континентами, и немногочисленные участники начавшегося обмена попадали с одного материка на другой случайным образом, скорее всего путем переселения по цепочке островов. Это подтверждается геологическими данными, а также тем, что все имеющиеся данные относятся к столь небольшому числу млекопитающих. Кроме того, все, что нам известно о млекопитающих Центральной Америки примерно этого возраста (хотя эти сведения пока еще очень ограничены), указывает, что в это время почти все, если не все, центральноамериканские млекопитающие были североамериканского происхождения.

Перейдем теперь к более поздней части плиоцена, представленной монтеэрмосским и чападмалальским веками развития

наземных млекопитающих, которые весьма приблизительно охватывают период времени от 2 до примерно 5 млн. лет назад. Известные фауны этих двух номинальных веков сходны между собой, и некоторые исследователи их не разделяют. Хотя я формально продолжаю это делать (см. гл. 3), при изложении общих вопросов рассматривать их раздельно необходимо. Прежде чем должным образом оценить соотношение между ними, необходимо, в частности, провести более тщательную ревизию типовой фауны монтеэрмосия. Выделение этих двух веков первоначально было основано на слоях, известных из южной части провинции Буэнос-Айрес, и на содержащейся в них ископаемой фауне; почти все выходы этих слоев приурочены к побережью, где морская абразия вскрыла эти относительно древние части осадков, подстилающих пампу. Из двух фаун чападмалальская известна сейчас гораздо лучше, и этот обзор основан главным образом на ней.

В гл. 2 я упоминал о знаменательных посещениях сперва Чарлзом Дарвином, а затем Флорентино Амегино местонахождения Монте-Эрмосо, по которому назван монтеэрмосский век развития наземных млекопитающих и соответствующий ему ярус. Типовое местонахождение чападмалалия — ручей Чападмалал — также находилось неподалеку от того места, откуда происходят ископаемые млекопитающие, собранные и описанные братьями Амегино. То, что чападмалальская фауна сейчас так хорошо известна, в еще большей степени связано с работой двух замечательных сборщиков ископаемых остатков, живших в курортном городе Мар-дель-Плата, около Чападмалала. Покойный Лоренцо Скалья начал собирать фауну как любитель и собрал внушительную коллекцию, которая стала основой муниципального музея естественной истории. Его сын, Галилео Скалья, продолжал сбор фауны как весьма удачливый профессионал; он стал директором этого музея, которому теперь присвоено имя донна Лоренцо. Музей превратился в своего рода Мекку для специалистов по палеонтологии позвоночных, многие из которых изучали в нем ископаемых млекопитающих.

Отложения и фауны типовых местонахождений монтеэрмосия и чападмалалия указывают, что в то время здесь была равнина или пампа с богатыми лугами, некоторой древесной растительностью и многочисленными водотоками. Количество осадков было, вероятно, значительным, а климат был по крайней мере столь же теплым, как современный климат этой области; на нем, вероятно, еще не сказалось воздействие приближавшегося ледникового периода. Находки фауны из отложений сходного возраста, встречающиеся дальше к северу вдоль фронта предгорий Анд в Аргентине, Боливии и других местах, пока еще скудны и мало изучены. Можно ожидать, что они отражают иные условия внешней среды и соответствующие местные различия в фаунах.

В отношении чападмалальской фауны Освальдо Рейг, один из аргентинских исследователей сборов Скалья, писал:

«Положение этой фауны во времени... делает особенно важным познание ее как основы для решения проблем корреляции и для выяснения значения фаунистических элементов, с тем чтобы провести границу между плиоценом и плейстоценом. В истории наших неотропических фаун чападмалальский фаунистический комплекс соответствует времени максимальной эволюционной зрелости специфического сообщества пампы, развивавшегося в Южной Америке в условиях изоляции, непосредственно перед установлением условий, благоприятных для массового обмена животными с североамериканским континентом» (Reig, 1958, с. 242).

Большинство семейств, происходящих от древнейшего фаунистического пласта, существуют здесь как реликты, обреченные на вымирание. Исключение составляют опоссумы (*Didelphidae*), которые, как видно и по ныне живущей фауне, далеко зашли по пути своей экспансии, и броненосцы (*Dasypodidae*), среди которых тоже были линии, обреченные на вымирание, но были и линии, давшие начало довольно разнообразным ныне живущим формам. Несколько семейств древних местных копытных, известные из уайкерия, все еще сохраняются и в чападмалалии (рис. 38). Из второго фаунистического пласта в чападмалалии по-прежнему процветали кавио-морфные грызуны, процветающие и до сих пор; большинство их отличалось от своих ныне живущих родичей и потомков самое большее на родовом уровне. Мы не знаем, как в это время чувствовали себя приматы, поскольку они не жили в области, из которой происходят типовые фауны монтеэрмосия и чападмалалия, но можно предположить, что они тоже процветали где-то в других районах Южной Америки.

В монтеэрмосии — чападмалалии появляются также новые предвестники Великого американского обмена. Кроме *Cyonasua* — древнейшего из таких предвестников, сохраняющегося с уайкерия, — здесь появляется *Chapadmalania* — странный родич енотов (*Trocyonidae*), который настолько крупнее всех остальных известных представителей этого семейства, что его сначала приняли за медведя. В чападмалалии впервые появляется еще одно семейство плацентарных хищников — *Mustelidae* (куны), представленное скунсом рода *Conepatus*, распространенного и до сих пор по всей Южной Америке и доходящего на север вплоть до южной части штата Юта. Появляется также первое копытное млекопитающее сравнительно позднего североамериканского происхождения — пекари, близкий к роду *Platygonus*. Этот род в плейстоцене широко распространился по Северной Америке и стал очень многочисленным, но впоследствии там вымер. Его близкий южноамериканский родич (а возможно, это синоним), *Catagonus*, долгое

время также считался вымершим, но недавно его обнаружили в отдаленных слабо изученных частях парагвайской чако. В этих фаунах появляются также древнейшие некавиоморфные грызуны, известные из Южной Америки, — хомяки (сем. *Cricetidae*). Причина, по которой я подчеркиваю здесь слово «известные», составит один из вопросов, рассматриваемых в следующей главе.

Хотя число установленных новых иммигрантов по-прежнему невелико, они свидетельствуют о том, что расселение из Северной Америки в Южную в это время было связано либо с большей вероятностью заноса из-за моря, либо с открытием наземного пути, в то время еще не очень эффективного. Возможно, конечно, что Южной Америки достигло большее число североамериканских млекопитающих, чем известное нам из южной части этого материка, однако представляется вероятным, что после того, как группа северных животных успешно колонизировала Южную Америку, ее расселение в южную часть материка должно было происходить по геологическим понятиям весьма быстро.

В районе, окружающем Мар-дель-Плата, слои чападмалаль-

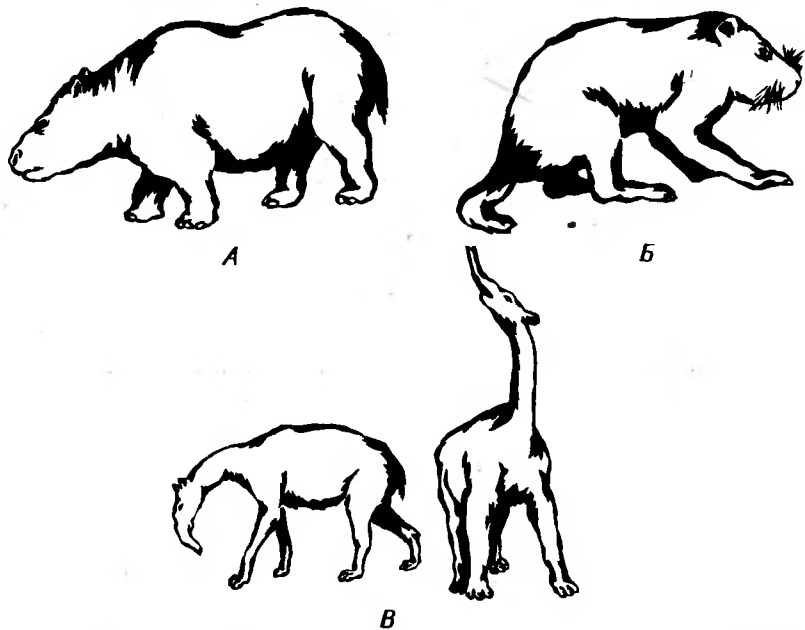


Рис. 38. Последние представители некоторых южноамериканских эволюционных линий.
 А. Реконструкция *Toxodon* — последнего плейстоценового нотоунгулята.
 Б. *Dinomys branickii* — пока еще существующий, но находящийся на грани вымирания кавиоморфный грызун, явно представляющий собой последнее звено в эволюции своей группы. В. Реконструкции *Macrauchenia* — последнего плейстоценового литоптерна.

ского яруса непосредственно перекрываются типовыми отложениями укийского яруса с типовой фауной укийского века развития наземных млекопитающих. Несколько других фаун млекопитающих примерно того же возраста, но менее изученных, известно из местонахождений, рассеянных по Южной Америке. Данные по типовой фауне ясно указывают, что в это время уже существовало прямое сухопутное соединение между Северной и Южной Америкой и что Великий американский обмен был в расцвете.

В укийское время помимо *Cricetidae*, *Procyonidae* (неизвестных из типового укия, но определенно живших в то время в Южной Америке), *Mustelidae* и *Tayassuidae* (пекари), переходящих из чападмалалья, в палеонтологической летописи Южной Америки впервые появляются из Северной Америки представители двух отрядов — *Proboscidea* и *Perissodactyla*, и восьми семейств — *Canidae* (собаки и их родичи), *Ursidae* (медведи), *Felidae* (кошки и их родичи), *Gomphotheriidae* (одна группа мастодонтов), *Equidae* (лошади), *Tapiridae* (тапиры), *Camelidae* (верблюды, в данном случае ламы и их родичи) и *Cervidae* (олени в широком смысле) (рис. 39).

Примерно в то же самое время, в позднем бланко (по терминологии, принятой для североамериканских веков развития наземных млекопитающих), происходит ясно выраженный, хотя и меньший по объему приток млекопитающих из Южной Америки в Северную, в числе которых были представители двух новых отрядов: *Marsupialia* (вымершие в Северной Америке в миоцене и теперь вновь появившиеся из Южной Америки) и *Caviomorpha*; из первого отряда в Северной Америке появляется одно семейство *Didelphidae* (опоссумы), а из второго два — *Erethizontidae* (американские дикобразы) и *Hydrochoeridae* (водосвинки). Кроме них в североамериканской палеонтологической летописи в это время появляются еще два южноамериканских семейства ксенартр: *Dasypodidae* (броненосцы) и *Glyptodontidae* (глиптондонты).

Удобно (хотя это и произвольно) использовать эту фазу максимального обмена для проведения границы между плиоценом и плейстоценом, относя в Южной Америке чападмалали к плиоцену, а укий — к плейстоцену. Если применить тот же критерий к Северной Америке, то эта граница пройдет внутри бланковского века в его нынешнем обычном понимании, причем ранний бланко будет соответствовать самому позднему плиоцену, а поздний бланко — древнейшему плейстоцену.

В принятой последовательности веков развития наземных млекопитающих Южной Америки за укием следуют энсенадий и луханий. Оба бесспорно относятся к плейстоцену, а их типовые местонахождения и фауны находятся в пампе провинции Буэнос-Айрес; однако более или менее богатые фауны этих веков известны почти во всех странах Южной Америки. На протяжении этих веков развития наземных млекопитающих и приблизительно соответствующих им североамериканских веков — ирвингтонско-

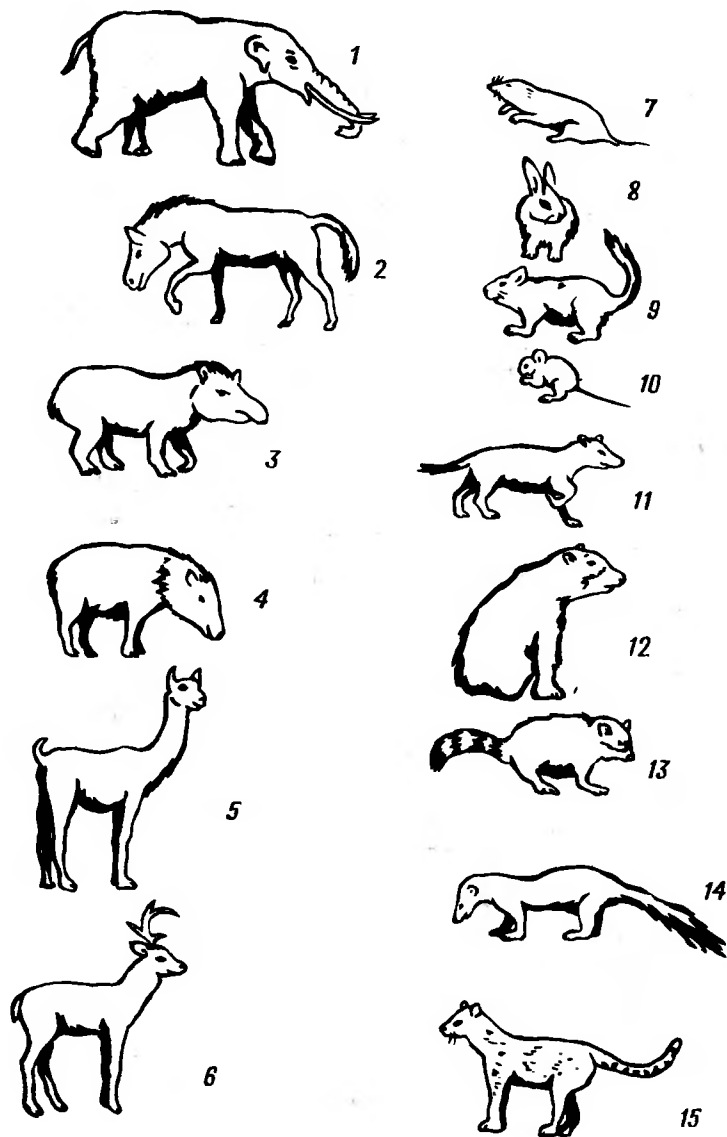


Рис. 39. Южноамериканские представители семейств, расселившихся на этот континент из Северной Америки во время Великого американского обмена: Gomphotheriidae (1), Equidae (2), Tapiridae (3), Tayassuidae (4), Camelidae (5), Cervidae (6), Soricidae (7), Leporidae (8), Sciuridae (9), Cricetidae (10), Canidae (11), Ursidae (12), Procyonidae (13), Mustelidae (14), Felidae (15).

го и ранчолабрейского — дальнейший взаимообмен был относительно слабым. Наиболее заметным событием было самое первое известное появление в Северной Америке южноамериканского семейства Megatheriidae (гигантских наземных ленивцев).

В области Северной Америки, лежащей к северу от тропиков (теперь мы должны провести такое разграничение), конечный эффект Великого американского обмена, т. е. эффект, проявляющийся в современной фауне, был незначительным. В этой области до наших дней сохранилось только три вида южноамериканского происхождения: опоссум *Didelphis virginiana*, броненосец *Dasypus novemcinctus* и дикобраз *Erethizon dorsatum*. Все три до сих пор встречаются довольно часто, но они составляют очень малую часть современной фауны млекопитающих Северной Америки. Следует отметить, что первые два из этих видов ограничены сейчас главным образом южными районами США, хотя ареал североамериканского дикобраза простирается от Мексики до Аляски, а наиболее широко он распространен в Канаде. Все остальные южноамериканские формы, иммигрировавшие во внетропическую часть Северной Америки, в этих районах вымерли. Глиптодонты и наземные ленивцы вымерли и в Южной Америке, где они составляли неотъемлемую часть фауны на протяжении десятков миллионов лет. Водосвинки вымерли в Северной Америке, но сохранились в Южной.

То обстоятельство, что после укия в Южной и бланко в Северной Америке обмен по существу прекратился, заставляет предполагать, что возникшие в результате этого обмена фауны смешанного происхождения довольно быстро достигли равновесия по общему составу. Однако это не следует понимать буквально даже для Северной Америки, где долговременный эффект обмена был сравнительно незначительным. На самом деле североамериканские фауны заметно изменились за время от бланко до голоцена не только вследствие вымирания большинства групп южноамериканского происхождения, но также и за счет вымирания многих групп иного происхождения, среди которых были хоботные (мамонты и мастодонты), местные лошади, саблезубые кошки, короткомордые медведи, тапиры и верблюды. Появились также некоторые новые фаунистические элементы, пришедшие из Азии, среди которых наиболее заметными были бизоны.

Изменения в фауне Южной Америки в течение основной фазы обмена и после нее были более радикальными и более продолжительными. Единичные новые семейства, которые появились после основной фазы обмена, проникали только на северную окраину материка, и едва ли можно считать, что они участвовали в интеграции южноамериканской фауны как единого целого. Однако некоторые семейства, пришедшие из Северной Америки, продолжали процветать в Южной. Это особенно относится к Cricetidae (хомяковым), образовавшим множество родов и ви-

дов — явление, которое мы рассмотрим позднее. Canidae, Ursidae, Felidae и Cervidae также выжили на обоих континентах и образовали в Южной Америке новые виды и несколько новых родов. Хоботные и лошади вымерли на обоих материках. Водосвинки, тапиры и верблюды вымерли на севере, но сохранились на юге. Однако наиболее резким изменением в составе фауны Южной Америки было полное вымирание сумчатых хищников (Vorhyaenidae) и древних местных копытных, которых к тому времени сохранилось уже относительно немного (рис. 40 и 41).

Заманчиво предположить (а ничего другого, в сущности, предположить и нельзя), что это вымирание местных старожилов первого фаунистического пласта было связано с обменом и каким-то образом вызвано им. Появляются плацентарные хищники; сумчатые хищники исчезают. Конкуренция, в которой сумчатые проиграли? Возможно. Это по крайней мере разумное предположение, хотя следует сознаться, что доказательства в его пользу не

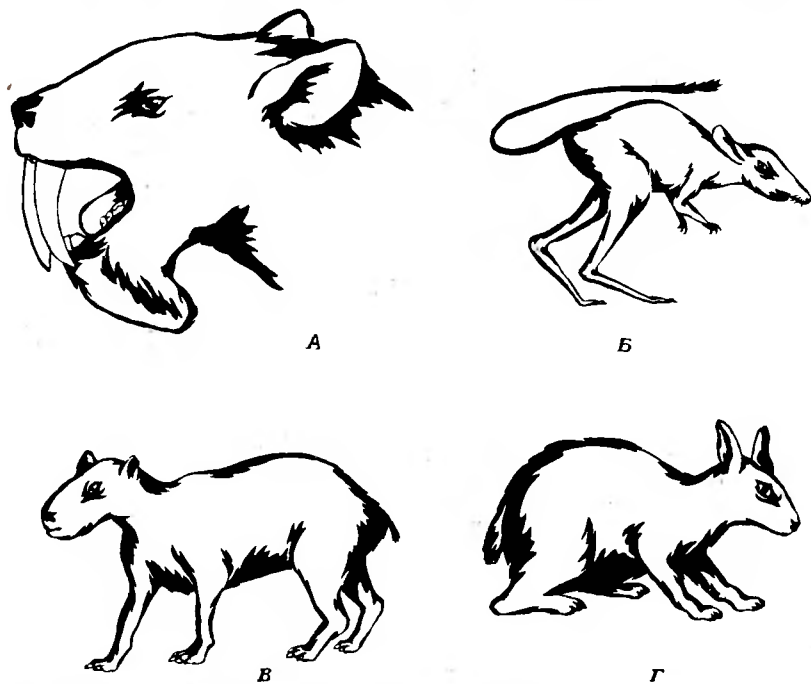


Рис. 40. Представители древних южноамериканских эволюционных линий в смешанных плиоценовых и плейстоценовых фаунах Южной Америки. А. Реконструкция головы *Thylacosmilus* — сумчатого саблезуба, потомка первого фаунистического пласта. Б. Реконструкция *Argyrolagus* — сумчатого, передвигавшегося прыжками на задних лапах — потомка первого фаунистического пласта. В. *Protohydrochoerus* — кавиоморфный грызун, представитель второго фаунистического пласта. Г. *Paedotherium* — хетотерий (*Notoungulata*) из первого фаунистического пласта.

очень убедительны. В уайкерии боргиениды встречаются вместе с плацентарным хищником, хотя наиболее вероятные их конкуренты из плацентарных, собаки и кошки, не известны до укиа, в котором (и после которого) боргиениды не встречаются.

Более веские доводы можно привести в пользу предположения о вымирании древних местных копытных, вызванном конкуренцией с пришельцами. Такое объяснение действительно весьма вероятно, но полной определенности нет и здесь, и в любом случае эта причина едва ли может быть единственной. Вспомним, что разнообразие древних местных копытных свелось всего к пяти семействам задолго до появления в южноамериканской летописи каких бы то ни было североамериканских копытных. Одно из этих семейств (*Protheroheriidae*, относящееся к литоптернам) исчезает перед укием, другое (*Hegetotheriidae*) — в укии, а третье (*Mesotheriidae*) вымирает в энсенадии, вскоре после укиа. Все это создает впечатление последовательных утрат в процессе продолжавшейся конкуренции, но процесс этот начался до появления других копытных. Помимо этого, два древних семейства (*Mastraucheniiidae* и *Toxodontidae*; рис. 38) удерживаются в летописи в течение еще примерно 2 млн. лет после того, как из Северной Америки пришли другие копытные. Впоследствии они вымерли,

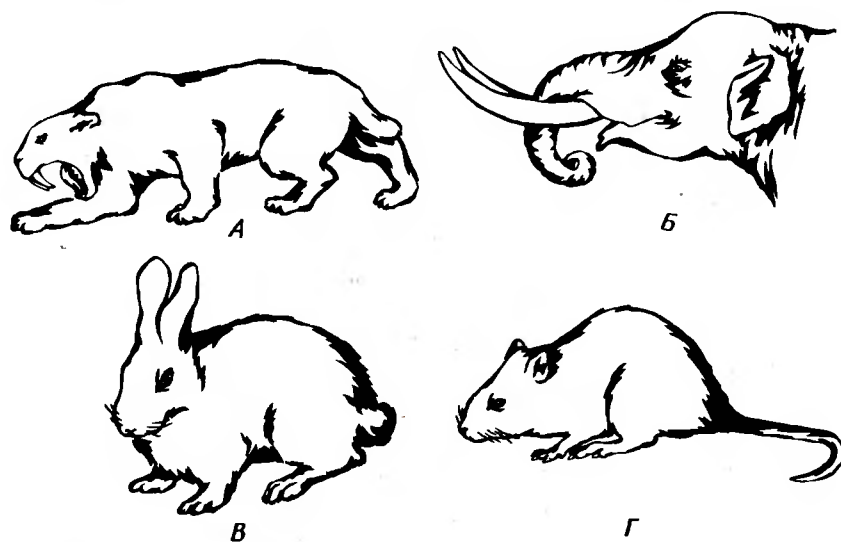


Рис. 41. Представители третьего фаунистического пласта, происходящего из Северной Америки, в смешанной плейстоцен-голоценовой южноамериканской фауне.

А. Реконструкция *Smilodon* — плацентарного саблезуба. Б. Реконструкция *Haplomastodon* — гомфотеридного хоботного. В. *Sylvilagus* — современный американский кролик. Г. *Oryzomys* — современный рисовый хомяк.

причем, насколько можно судить, в то же самое время, что и некоторые из их предполагаемых конкурентов — лошади и мастодонты.

Из всего этого, вероятно, приходится сделать вывод, что наши знания еще весьма далеки от исчерпывающих, и это, конечно, справедливо. Вся проблема вымирания увлекает, но вместе с тем и обескураживает. О причинах вымирания написаны бесчисленные статьи и несколько книг, но единственное положение, которое можно считать установленным, носит столь общий характер, что не может нас удовлетворить. Виды вымирают, потому что что-то в их генетической конституции, в окружающей среде или в их взаимоотношениях со средой становится несовместимым с продолжением жизни в доступной для этих видов среде. Но какое именно неблагоприятное в этом смысле возникает у конкретного вида или у более крупной группы? Высказывалось много догадок, но на самом деле мы просто не можем указать на определенную причину в каждом конкретном случае вымирания, за исключением нескольких случаев, происходивших в историческое время, таких, как странствующий голубь, бескрылая гагарка или стеллерова корова; но даже и в этих примерах мы, вероятно, на самом деле не вскрыли всю совокупность причин.

Несмотря на этот довольно негативный взгляд на проблему вымирания, я высказал на предыдущих страницах некоторые предположения, которые можно считать в худшем случае допустимыми, а в лучшем — вероятными, хотя ни одно из них нельзя считать достаточно обоснованным.

ЛИТЕРАТУРА

Здесь снова, как и по всей книге, пригодятся ссылки на работы, помещенные в конце гл. 1. По некоторым вопросам, с которыми мы здесь только знакомим читателя, ссылки на литературу приведены в конце гл. 15. Цитируемые здесь публикации на испанском языке особенно полезны, поскольку они содержат наиболее удобные для пользования и тем не менее довольно полные списки фауны тех веков, которые рассматриваются в этой главе. По ним легко получить информацию даже тем, кому трудно читать по-испански.

Marshall L. G., Butler R. F., Drake R. E., Curtis G. H., Tedford R. H., 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science*, 204, 272—279.

Pascual R., Ortega Hinojosa E. J., Gondar D., Tonni E. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio Bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigación Científica de Buenos Aires*, 6, 153—193.

Pascual R., Odreman Rivas O. E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario Argentino: Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 7, 372—412.

Pascual R., Fidalgo F. 1972. The problem of the Plio-Pleistocene boundary in Argentine (sic) (South America). Международный коллоквиум по проблеме «Граница между неогеном и четвертичной системой». Сб. докладов, т. 2, М., 1972.

Reig O. A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la formación Chapadmalal. I. Lista faunística. *Acta Geológica Lilloana*, 2, 241—253.

ВЕЛИКИЙ АМЕРИКАНСКИЙ ОБМЕН: ЧАСТНЫЕ АСПЕКТЫ И АНАЛИЗ

«Возникнув именно в то время, когда оно возникло [в монтеэрмосии], это сухопутное соединение обеспечило хомякам со сложным penisом аварийный люк и в то же время открыло перед ними великие эволюционные возможности. Благодаря тому что эта группа получила в свое распоряжение почти незанятое пространство, начался ее эволюционный взрыв в Южной Америке, результатом которого было поразительно большое число видов хомяков в современной фауне» (Паттерсон и Паскуаль, см. Keast et al., 1972).

«Нет абсолютно никаких данных, свидетельствующих о том, что хомяки со сложным penisом существовали в бореальной [Северной] Америке до того, как они инвазировали ее в бланкское время; нет никаких признаков, что эти грызуны возникли в Средней Америке, до того как они появились в Южной Америке (Гершковиц, там же).

«Необоснованному предположению о том, что существование пролива на Панамском перешейке создавало эффективную преграду экспансии хомяков, наносится серьезный ущерб предпосылкой Паттерсона и Паскуаля, что все остальные третичные млекопитающие Южной Америки... были занесены из-за моря» (Гершковиц, там же).

«Это не так. Ничтожно малое число млекопитающих, проникших в Южную Америку через водное пространство за 70 млн. лет, — красноречивое свидетельство его эффективности в качестве преграды» (Паттерсон и Паскуаль, там же).

«В Средней Америке такие хомяки вообще неизвестны в ископаемом состоянии» (Гершковиц, там же).

«Поскольку никаких определенных остатков грызунов из позднетретичных отложений Центральной Америки вообще неизвестно, это негативное соображение не имеет ни малейшего значения» (Паттерсон и Паскуаль, там же).

«Если предковая ветвь сигмодонтин попала в Южную Америку не через бореальную Америку, они, возможно, приплыли на плавающих из Африки» (Гершковиц, там же).

«Это практически невозможно» (Baskin, 1978; имеется в виду предположение Гершковица об африканском происхождении южноамериканских хомяковых грызунов).

«Филлотинная группа южноамериканских хомяков первоначально развивалась в Северной Америке и не проникла в Южную Америку до тех пор, пока не установился Панамский мост суши, что произошло в самом конце плиоцена или самом начале плейстоцена» (Baskin, 1978).

И наконец, Освальдо Рейг в статье, написанной в 1978 г. (и еще не опубликованной в то время, когда настоящая книга сдавалась в печать, что лишило нас возможности привести здесь его достаточно четко сформулированное высказывание), соглашается с Баскином, что южноамериканские хомяковые (а точнее, сигмодонтины) происходят не из Африки. Он соглашается также с Паттерсоном и Паскуалем, Баскином, мною и почти всеми остальными, за исключением, вероятно, Гершковича, что они пришли из Северной Америки, но при этом соглашается с Гершковичем (и тем самым расходится почти со всеми другими) в том, что они пришли в раннем миоцене; однако в то же время он, по всей видимости, не согласен с Гершковичем (позиция которого в этом вопросе не вполне ясна), что они попали туда в результате заноса из-за моря.

О чем же здесь все-таки идет речь? Не заставляет ли все это вспомнить о схоластах, которые, как говорят, устраивали дискуссии, например, о том, сколько ангелов может уместиться на острие иглы? (Ответом будет: «Нет».) Представляет ли это какой-либо интерес для кого-нибудь, кроме знатоков мышей? (Ответом будет: «Да».)

Чтобы разобраться в том, о чем идет речь, давайте сначала выясним, почему спорящих так интересует сложность строения пениса у этих представителей сем. хомяковых (Cricetidae). У самцов хомяков, так же как у самцов большинства грызунов и многих других млекопитающих, внутри пениса имеется кость. У некоторых современных североамериканских хомяковых и по крайней мере у двух южноамериканских родов эта кость имеет форму простой палочки с одной головкой. У большинства южноамериканских хомяковых и у большинства хомяковых вообще (а они распространены почти по всему свету, кроме Австралии), а также у большинства мышей и крыс (сем. Muridae) на дистальном конце этой кости имеются три зубца, которые могут быть костными, но обычно состоят из хрящевой или мягкой ткани. Проксимальный конец кости также имеет различное строение: при трехзубцовом типе он обычно образует расширения различной формы, тогда как в других случаях он лишь несколько утолщен. Единственная причина, по которой мы уделяем внимание этим замысловатым структурам, быть может, представляющим интерес только для посвященных, заключается в том, что специалисты по грызунам часто считают тип строения этой кости (она называется *basulum*, что по-латыни означает «палочка») особенно важным указанием на родственные связи.

Сем. Cricetidae — хомяковых обеих Америк — обычно делят на два подсемейства: Microtinae, которые в Южной Америке сейчас не встречаются и, насколько известно, не встречались никогда, а поэтому мы их здесь не касаемся, и Cricetinae, которые распространены по всей территории обеих Америк, а также

повсеместно в Старом Свете. У одних американских хомяков пенис имеет простое строение, а у других — сложное. Две группы, различающиеся по этому признаку, обычно рассматривают как филогенетически различные; это означает, что они произошли от предков, существовавших либо в разное время, либо в разных местах, либо и в разное время, и в разных местах. Современное распространение этих групп по Паттерсону и Паскуалу представлено с некоторыми изменениями в табл. 3.

Таковы факты об известных нам особенностях и географическом распространении ныне существующих животных, и (не считая незначительных различий в конкретных цифрах, приводимых в таких таблицах) эти факты принимают все участники дискуссии, которые столь упорно, и даже ожесточенно, спорят об исторических корнях этих фактов. Независимо от того, интересует ли читателя этот вопрос сам по себе, он несомненно любопытен как пример методики построения выводов и источников согласия или несогласия между учеными.

Для начала перечислим некоторые вопросы, на которые пытается ответить каждый, кто непосредственно участвует в дискуссии. Где возникли южноамериканские хомяковые как таковые? Если не в Южной Америке, то откуда они пришли, а если они возникли в Южной Америке, то откуда пришли их предки? Когда это произошло? Последний вопрос влечет за собой другой: сколько времени понадобилось для того, чтобы южноамериканские хомяковые достигли столь очевидного огромного разнообразия? Почему и как это происходило? Являются ли несколько весьма сходных родов, обитающих в Северной Америке, реликтами, сохранившимися там от общего предка? Или они оказались там в результате миграции линий первоначально южноамериканского происхождения? Или это была вторичная миграция из Южной Америки родов, возникших от североамериканских предков?

Казалось бы, источником новых данных для решения подобных вопросов должна быть палеонтологическая летопись. Но здесь возникает другая проблема: крошечная, часто неполно-

Таблица 3

Распределение таксонов Cricetidae, различающихся по строению *basulum*

	Внетропическая Северная Америка		Тропическая Северная (или Центральная) Америка		Южная Америка	
	роды	виды	роды	виды	роды	виды
С простым пенисом	5	43	1	5	2	2
Со сложным пенисом	2	5	5	33	36	183

стью окостеневшая и не соединяющаяся ни с какими другими костями кость пениса ни у одного из ископаемых хомяковых не известна и вряд ли когда-нибудь станет известна. Ископаемых хомяковых определяют главным образом по их зубам, иногда по некоторым признакам строения черепа и нижней челюсти, реже по костям посткраниального скелета. Если зубы ископаемого вида полностью сходны с зубами представителей одной или двух ныне живущих групп, различающихся по строению кости пениса, то можно сделать вывод, что этот вид был сходен с этими формами и по строению кости пениса, однако считать такой вывод совершенно бесспорным нельзя.

Древнейшие южноамериканские хомяковые известны из монтеэрмосия. Установлено, таким образом, что в это время (т. е. в среднем или позднем плиоцене в зависимости от того, как именно произвести условное подразделение этой эпохи) хомяковые жили на этом континенте. Фауны, содержащие столь же мелких млекопитающих, находить остатки которых так же трудно, хорошо известны из многочисленных выходов домонтеэрмосских отложений Южной Америки не только в Аргентине, но также и в других районах; особенно следует отметить фриасий северной части Южной Америки. Остатков хомяковых эти фауны не содержат. И Гершковец, и Рейг считают, что крицетиды проникли в Южную Америку в раннем миоцене, т. е. самое позднее в сантакрусии, но что ископаемые остатки этих животных в промежутке времени от сантакрусии до монтеэрмосия, охватывающем по крайней мере 10 млн. лет, просто-напросто не найдены. Гершковец утверждает, что в те времена предковых хомяковых со сложным пенисом в тропической части Северной Америки, т. е. в Средней Америке, не было, поскольку их остатки там не найдены; однако тем самым он полностью сводит на нет свой собственный предыдущий аргумент. Как поспешили указать Паттерсон и Паскуаль, в Центральной Америке вообще не найдено *никаких* определенных остатков грызунов соответствующего возраста, хотя какие-то грызуны там несомненно существовали. В Южной Америке найдены сотни определенных остатков миоценовых грызунов, но ни один из них не принадлежит хомяковым. Доказательства, приводимые обеими сторонами, носят главным образом негативный характер и неубедительны, но именно это заставляет считать более вероятным, что хомяковые появились в Южной Америке позднее, а именно в плиоцене.

Хотя в Центральной Америке не обнаружено палеонтологических данных по самим хомяковым, которые свидетельствовали бы в пользу той или другой точки зрения, для внетропической Северной Америки кое-какие данные имеются. Хомяковые, зубы которых близко сходны с зубами южноамериканских хомяковых со сложным пенисом, известны из фауны раннеплиоценового возраста в юго-западной части США, примерно соответствующих

по возрасту южноамериканскому уайкеррию, а поэтому, вероятно, несколько более древних, чем древнейшие среди известных нам южноамериканских хомяковых. Довольно слабые возражения Рейга по этому поводу сводятся в общем к тому, что описанные до сих пор североамериканские плиоценовые хомяковые не являются промежуточным звеном между некоторыми североамериканскими олигоценовыми грызунами и современными хомяковыми Южной Америки; но это не совсем то, что им приписывали. Хотя Гершковец, когда он в последний раз высказывался по этому вопросу, еще не знал о раннеплиоценовых североамериканских находках, он противопоставил точке зрения Рейга гипотезу, что древние североамериканские грызуны, сходные с южноамериканскими хомяками со сложным пенисом, были мигрантами из Южной Америки. Исключить подобную возможность нельзя, однако в свете имеющихся данных она представляется маловероятной.

И Гершковец, и Рейг выдвигают в качестве самого убедительного довода крайнее разнообразие южноамериканских хомяковых по числу родов и видов, а также по многообразию местообитаний и адаптаций. Они полагают, что времени, прошедшего с начала монтеэрмосия (не более 6 млн. лет), недостаточно для такой диверсификации. Время, прошедшее с самого раннего миоцена, составляет около 22 млн. лет, и представляется, напротив, слишком длительным. Кавиоморфы, с которыми Рейг сравнивает в этом отношении хомяковых, за период времени не более 22 млн. лет (от фриасия до современности) чудовищно размножились и дивергировали и притом на уровне семейств, а не только триб и родов, как южноамериканские хомяковые. Кроме того, Рейг подрывает свою позицию заявлением, с которым наверняка согласится каждый палеонтолог: судить о древности данного таксона, сравнивая его морфологическую и таксономическую дифференциацию с дифференциацией, которую претерпел другой таксон за сходный интервал времени, недопустимо. Однако лишь путем подобных сравнений можно было бы прийти вместе с Рейгом к выводу, что для дифференциации южноамериканских хомяковых потребовалось скорее 22, нежели 6 млн. лет.

Наконец, Рейг утверждает, что если бы монтеэрмосские хомяковые действительно попали на этот континент первыми или почти первыми, они должны были бы также быть одними из самых примитивных, а между тем они, по его мнению, относительно специализированы. Если, однако, их эволюция в тропической Америке на протяжении части миоцена и раннего плиоцена протекала с высокой скоростью, что представляется Паттерсону и Паскуально (а также мне и другим исследователям) наиболее вероятным, то следовало бы ожидать, что те из них, которые в более позднем плиоцене первыми проникли в Южную

Америку, были к тому времени эволюционно относительно продвинутыми, т. е. именно такими, какими их считает Рейг.

Таким образом на вопрос: «Когда?» — надо прямо и честно ответить: «Мы не знаем». Однако, исходя из тех данных, которые у нас сейчас имеются, я считаю наиболее вероятным временем монтезмосий или незадолго (в геологическом смысле) до него. Конечно, такая оценка в любой момент может быть либо опровергнута новыми открытиями в Южной Америке, либо в значительной мере подтверждена открытиями в Центральной Америке. Нам необходимо больше прямых доказательств, хотя имеются и некоторые косвенные данные, которые мы рассмотрим позднее в этой главе.

По вопросу «Откуда?» едва ли существуют какие-либо сомнения. Несмотря на то что Гершковец высказал иное предположение, чувствуется, что даже он считает вероятной родиной предков южноамериканских хомяковых Северную Америку; таким образом, это мнение становится единодушным. Единственный настоящий вопрос здесь касается того, насколько далеко эти предки зашли по пути своей эволюции к моменту своего прихода в Южную Америку, а это зависит главным образом от нерешенной проблемы хронологии.

Почти не возникает сомнений и относительно общих эволюционных причин замечательной диверсификации этой группы. Когда бы они ни попали в Южную Америку, они получили в свое распоряжение «почти незанятое пространство», как формулируют это Паттерсон и Паскуаль, — целый континент с исключительно разнообразными региональными и локальными местообитаниями и очень немногочисленными серьезными конкурентами. Последний довод подкрепляется тем фактом, что диверсификация пришельцев, по-видимому, не оказала большого воздействия на уже обитавших в Южной Америке грызунов, т. е. кавиоморф.

Как уже говорилось выше, эта группа грызунов Южной Америки заслуживает здесь особого внимания как случай, в котором выводы по истории фауны остаются сомнительными и остро дискуссионными, поскольку, во-первых, фактов, необходимых для окончательного решения связанных с ними вопросов, просто недостаточно, а во-вторых, потому, что спорящие подходят к этим вопросам по-разному и с разными предубеждениями. Помимо этого, однако, совершенно очевидно, что те данные, которыми мы уже располагаем, служат вполне определенным и почти не имеющим аналогий примером другого рода — примером колоссальной диверсификации одной-единственной группы, диверсификации, происходящей целиком (в таксономическом смысле) в пределах одного семейства или даже одного подсемейства. Когда эта группа попала в Южную Америку, в нее входило, возможно, всего несколько видов, хотя, по-видимому, больше одного. Сейчас на этом континенте в ней насчитывается, согласно Рейгу,

46 родов и 225 видов. (Дж. Р. Эллерман (Ellerman, 1941) признает только 17 южноамериканских родов, один из которых несомненно североамериканского происхождения и является новичком на северной окраине Южной Америки. Рейг, и между прочим также Гершковец, раздробили классические роды, возведя многие подроды или группы видов в ранг родов. Но вместе с тем, и Рейг, и Гершковец различают гораздо меньшее число видов, чем Эллерман, считая примерно 80 из классических видов невалидными.)

Рассматривая в следующей главе третий фаунистический пласт в целом, я еще раз кратко коснусь состава этого семейства и экологических ролей его представителей. А сейчас мы обратимся к анализу явления Великого американского обмена в разных аспектах.

Поскольку мы знаем, что большая часть этого обмена наверняка (а возможно, и весь он целиком) приходится на плиоцен, плейстоцен и голоцен, млекопитающих, живших в то время в Южной Америке, с одной стороны, и в Северной — с другой, можно рассматривать как вероятных участников обмена. С самого начала ясно, что не все они действительно участвовали в обмене. Экологические условия, существовавшие в южной, тропической, части Северной Америки (нынешняя Центральная Америка плюс значительная часть южной Мексики), несомненно создавали эффект просеивания или фильтрации. Группы млекопитающих, расселявшиеся в процессе этого обмена из Северной Америки в Южную, должны были либо уже обитать в районе фильтра, либо проходить через него на своем пути. Количественную оценку степени такой фильтрации можно получить, подсчитав число семейств, в отношении которых достоверно известно, что они населяли каждый из континентов с плиоцена по современность и притом *не были* иммигрантами, пришедшими с другого континента. Затем эти цифры можно сравнить с числом тех семейств, которые, как достоверно известно, расселились на другой континент. Используя несколько консервативный критерий для групп (таксонов) ранга семейства, получим данные, приведенные в табл. 4. Хотя число семейств, которые потенциально могли быть вовлечены в обмен, примерно одинаково на обоих материках, почти вдвое большее их число расселилось из Северной Америки в Южную, чем в обратном направлении.

Здесь, как и во всей главе, как количественные данные, так и рассуждения относятся только к наземным млекопитающим, т. е. в них не учитываются летучие мыши и водные млекопитающие. Летучих мышей мы кратко коснемся в следующей главе, но водные млекопитающие (и *Homo sapiens* как один из видов животных) выходят за рамки тематики этой книги.

Далее, интересно рассмотреть зависимость между обменом и вымиранием. Ее можно оценить, если выяснить, сколько из

Таблица 4

Число семейств, известных от плиоцена до современности, и их участие в межконтинентальном расселении

	Общее число семейств, не происходящих с другого континента	Семейства, которые расселились на другой континент	
		число	%
Внетропическая Северная Америка	32	16	50
Южная Америка	30	8	27

24 семейств, вовлеченных в обмен с обеих сторон, уцелело до современности, а сколько вымерло (табл. 5). Эти цифры могут до некоторой степени ввести в заблуждение, поскольку два из ныне живущих семейств, происходящих из Северной Америки (Tapiridae и Camelidae), вымерли во внетропической Северной Америке и сохранились только в Южной Америке, а тапиры сохранились еще и в тропической части Северной Америки. Кроме того, одно из ныне живущих семейств, пришедших из Южной Америки (Hudchoeridae), вымерло во внетропической части Северной Америки. Тем не менее очевидно, что семейства, расселившиеся из Северной Америки в Южную, были не только более многочисленны, но и меньше подвержены вымиранию, чем те, которые расселились в противоположном направлении. В таком случае возникает естественный вопрос: не относится ли это не только к семействам, вовлеченным в обмен, но и вообще к первоначально североамериканским семействам в отличие от южноамериканских? Соответствующие данные для всех плиоцен-современных североамериканских семейств, не про-

Таблица 5

Выживание семейств, вовлеченных в Великий американский обмен

Направление расселения	Ныне живущие		Вымершие	
	число	%	число	%
Из Северной Америки в Южную	13	81	3	19
Из Южной Америки в Северную	4	50	4	50

Таблица 6

Выживание семейств, известных на каждом континенте от плиоцена до современности и не происходящих с другого континента

	Ныне живущие на том же континенте		Ныне живущие, но не на том же континенте		Общее число ныне живущих		Вымершие повсеместно		Всего
	число	%	число	%	число	%	число	%	
Северная Америка	20	62,5	6	19	26	81	6	19	32
Южная Америка	18	60,0	0	0	18	60	12	40	30

исходящих из Южной Америки, и для всех плиоцен-современных южноамериканских семейств, не происходящих из Северной Америки, представлены в табл. 6.

Создается впечатление, что южноамериканские семейства и в самом деле были более подвержены вымиранию или по крайней мере больше пострадали от него, чем североамериканские; но есть тут одна загвоздка, также выявляющаяся в таблице. Явно более высокое выживание североамериканских семейств, возможно, целиком связано с выживанием шести из них на других материках, а не в Северной Америке, в том числе, как отмечалось выше, двух в Южной Америке и четырех (Hyaenidae, Elephantidae, Equidae и Rhinocerotidae) в Старом Свете.

Возможность (или, как в некоторых случаях можно было бы сказать, вероятность) того, что вторжение североамериканских семейств в Южную Америку само по себе было одной из причин вымирания южноамериканских семейств, рассматривалась в гл. 14.

Изменения, происходящие во всей фауне млекопитающих Южной Америки на протяжении эпохи обмена, можно хорошо продемонстрировать с помощью предложенных ранее трех фаунистических пластов. (Мы относим сем. Procyonidae к третьему пласту, хотя по крайней мере один его представитель попал в Южную Америку как предшественник этого пласта, до возникновения несомненной материковой связи.) Число семейств наземных млекопитающих, известных сейчас для каждого века развития млекопитающих Южной Америки, приведено в табл. 7.

Наблюдается прогрессирующее и явно довольно устойчивое снижение роли потомков первого пласта, вызванное вымиранием, значительная доля которого приходилась на плейстоцен. По сравнению с заметным возрастанием роли третьего пласта, также происходившим главным образом в плейстоцене, это действительно выглядит как фаунистическое замещение, и довольно

заманчиво рассматривать эти явления, по крайней мере частично, как причину и следствие, однако полностью это не доказано. Хотя доля представителей второго пласта где-то между плиоценом и плейстоценом сокращается, это изменение не было значительным, и среди потомков второго пласта вымирания на уровне семейств по существу не происходило. Явное возрастание роли второго пласта между плейстоценом и современностью статистически представляет собой ошибку выборки: оно указывает только на то, что ископаемые остатки некоторых современных семейств в плейстоцене не найдены, хотя в то время эти семейства безусловно существовали в Южной Америке. Умеренные колебания общего числа известных семейств также, вероятно, обусловлены главным образом ошибкой выборки, т. е. неполнотой находок остатков семейств в ископаемой фауне этих веков. Имеется, однако, некоторая вероятность того, что общее число семейств в Южной Америке действительно в какой-то степени возрастало на протяжении наиболее активных фаз обмена, а затем несколько убывало к современности.

Недавно Дэвид Уэбб (Webb, 1976) проанализировал некоторые явления Великого американского обмена на уровне родов, а не семейств. Для приведенных выше оценок я использую семейства, главным образом потому что это уменьшает ошибку выборки; я имею в виду, что мы знаем, вероятно, почти все (хотя и не все) семейства, жившие как в Южной, так и в Северной Америке на протяжении рассматриваемых здесь веков, но совершенно ясно, что процент известных нам родов определенно ниже; что касается видов, то нам известна настолько малая их доля, что для этих целей они практически бесполезны (Уэбб не использует виды в своем анализе). К тому же для вопросов, рассмотренных нами до сих пор, показатели, основанные на числе семейств, в пределах ошибки выборки довольно хорошо совпадают с показателями,

Таблица 7

Распределение семейств, известных в Южной Америке от плиоцена до современности по фаунистическим пластам

Эпоха	Век	Первый пласт		Второй пласт		Третий пласт		Общее число
		число	%	число	%	число	%	
Современная		5	16	13	41	14	44	32
Плейстоцен	Луханний	9	26	11	32	14	41	34
	Энсенадий	10	30	11	33	12	37	33
	Укий	12	34	11	31	12	34	35
Плиоцен	Чападмалалий	15	50	11	37	4	13	30
	Монтеэрмосий	16	55	11	38	2	7	29
	Уайкерий	16	59	10	37	1	4	27

которые можно получить для родов. Это объясняется тем, что между числом семейств и числом родов обычно существует довольно хорошая корреляция (хотя, конечно, не равенство).

Еще одно важное обстоятельство, которое выявляет анализ Уэбба, заключается в том, что в пределах некоего данного района Южной Америки, а следовательно, возможно, и для всего континента в целом («возникновение» родов (первое их появление в палеонтологической летописи) после пика обмена (в укии) происходит главным образом в семействах, пришедших из Северной Америки в составе того, что я называю третьим пластом. (Все фауны, проанализированные таким образом Уэббом, происходят из Аргентины, но вопреки его заявлению не из Патагонии.)

Карл Флесса (Flessa, 1975) определял степень разнообразия наземных млекопитающих Южной и Северной Америки в различных районах этих континентов по формуле, ранее разработанной среди прочих Робертом Мак-Артуром (Robert MacArthur) и Эдвардом Уилсоном (Edward Wilson). Далее он определяет число семейств, которые вымерли бы, если бы во время Великого американского обмена фауны полностью перемешались. Для вымирания семейств наземных млекопитающих он получил цифру 17, тогда как реальное число вымерших семейств он считает равным 10 (также вычисленная оценка). Однако, как предусмотрительно отметил Флесса, в действительности фауны смешивались далеко не полностью, и этим, по всей вероятности, объясняется расхождение в результатах. Новые и, я думаю, более надежные данные, приводимые в этой главе, отличаются от тех, которыми пользовался Флесса. Как указано в табл. 4, общее число семейств наземных млекопитающих, которые могли участвовать в обмене, по принятой мною системе составляет 62, а не 48, как считает Флесса по более ранним публикациям, причем из этих 62 семейств фактически в нем участвовали только 24. Данные о современном числе семейств наземных млекопитающих, приводимые в табл. 8, также отличаются от тех, которые приводили некоторые предыдущие авторы.

Таблица 8

Число современных семейств наземных млекопитающих в Неарктической и Неотропической областях

Неарктическая область (вне-тропическая Северная Америка)		Неотропическая область (Южная Америка и тропическая Северная Америка)		Семейства, населяющие и Неарктическую, и Неотропическую области	Общее число семейств на обоих континентах
эндемки	всего	эндемки	всего		
9	27	14	32	18	41

Уэбб тоже рассматривает вопрос о влиянии обмена на разнообразие фауны в разных районах и высказывает мнение, что «область действия эффективного обмена никогда не заходила далеко в умеренные широты Северной Америки. Полностью смешанная неотропическая фауна, по-видимому, распространялась максимум до широты Мексиканского залива и Южной Калифорнии на севере и до Патагонии на юге. В сферу обмена было вовлечено только около 9% территории Северной Америки, что составляет около $2,55 \times 10^6$ км² в узкой субтропической и тропической частях этого континента». Однако, поскольку на самом деле перемешивалось только около 40% семейств, бывших, так сказать, кандидатами на участие в перемешивании (табл. 4), едва ли можно говорить о том, что где-нибудь существовала «полностью перемешанная» фауна. Кроме того, в Северной Америке не было отчетливой линии, за которой перемешивание заведомо прекращалось (или прекращается сейчас). Перемешивание заметно сокращается на уровне довольно неопределенной границы между тропической и умеренной Северной Америкой, но некоторые млекопитающие южноамериканского происхождения достигали бореальной Аляски, а один вид — североамериканский дикобраз — живет там до сих пор.

Существуют разнообразные способы оценки сходства фаун в определенных количественных показателях. В одном из них, который кажется самым подходящим для рассматриваемой здесь проблемы, используется выражение $100(C/N_1)$, где C — число таксонов, например семейств или родов, присутствующих в обеих сравниваемых фаунах, а N_1 — их общее число в меньшей из этих двух фаун. Полученные значения могут варьировать от 0 до 100. Это выражение иногда называют индексом Симпсона; в другой связи Флесса предложил называть единицы этого индекса сокращенным выражением «симфам» (в тех случаях, когда его определяют для семейств). В табл. 9 показано сходство между современными семействами наземных млекопитающих разных районов, выраженное в симфамах. Для удобства три небольшие смежные страны — Гайяна, Суринам и Гвиана — объединены здесь под общим названием «Гвиана».

Таблица 9

Сходство фаун наземных млекопитающих, выраженное в симфамах

	Нью-Мексико	Коста-Рика	«Гвиана»	Аргентина
Флорида	100	77	69	69
Нью-Мексико	—	74	58	58
Коста-Рика	—	—	89	67
«Гвиана»	—	—	—	79

Флорида лежит в пределах субтропиков, фауна которых, как считает Уэбб, была и, возможно, до некоторой степени остается еще и сейчас «полностью смешанной неотропической фауной». Данные табл. 9 показывают, что млекопитающие Флориды сейчас лишь чуть больше похожи на млекопитающих Коста-Рики (которую до некоторой степени можно считать окраиной Неотропической области), чем фауна определено внетропического Нью-Мексико. Но то обстоятельство, что фауна Флориды явно больше похожа на фауну «Гвианы» и даже Аргентины (обе они несомненно относятся к Неотропической области), чем фауна Нью-Мексико, свидетельствует в пользу точки зрения Уэбба.

Интересно расширить эти сравнения во времени, проведя их для плейстоцена, т. е. после того, как большая часть обменов уже совершилась, но основное вымирание, приведшее впоследствии к изменению всех фаун, еще не произошло. Для этой цели можно взять фауну Инглис во Флориде, список которой приведен Уэббом, и энсенадскую фауну Аргентины, список которой дает Паскуаль. Эти фауны имеют примерно один и тот же возраст: фауну Инглис относят к концу бланкского века развития наземных млекопитающих Северной Америки, а энсенадий аргентинской пампы служит типом одноименного южноамериканского века наземных млекопитающих, приблизительно соответствующего по времени самому позднему бланко. В табл. 10 эти ископаемые фауны сравниваются друг с другом и с современными фаунами той же области; индексы сходства выражены в симфамах.

При любой вычислительной операции калькулятор или компьютер не думает за нас, и мы должны хорошо представлять себе, что на самом деле означают те или иные числа. В данном случае при сравнении плейстоценовой и современной фаун Флориды величина «100 симфамов» не означает, что эти фауны идентичны. Они весьма различны в некоторых отношениях. Число 100 означает, что все семейства современной Флориды присутствовали там в позднебланкское время. Разница между фаунами почти целиком обусловлена вымиранием, происходившим между бланко и совре-

Таблица 10

Сходство некоторых плейстоценовых и современных фаун наземных млекопитающих, выраженное в симфамах

	Флорида, современная	Аргентина, энсенадий	Аргентина, современная
Флорида, Инглис (позднее бланко)	100	67	59
Флорида, современная	—	62	69
Аргентина, типовая фауна энсенадия	—	—	69

менностью. Как можно было ожидать, фауна плейстоцена Флориды несколько больше похожа на фауну аргентинского плейстоцена, чем современная флоридская, но разница эта невелика. Вместе с тем современная фауна Флориды явно больше похожа на современную аргентинскую, чем плейстоценовая фауна Флориды. Здесь имеется некоторая ошибка выборки, поскольку несколько семейств, присутствующих сейчас в Аргентине в целом, не встречаются теперь в области пампы, где обитала фауна энсенадия. Это, конечно, также влияет на результаты сравнения энсенадской и современной фаун Аргентины.

При обсуждении этих вопросов мы часто проводили различие между тропической и внетропической Северной Америкой. Обычно формальная граница между ними приближается к линии, по которой тропик Рака пересекает Мексику, но не совпадает с ней, поскольку некоторые возвышенности, расположенные к югу от этого тропика, например район вокруг города Мехико, не являются тропическими ни по своему климату, ни по другим факторам среды. Зоогеографы давно приняли линию, разделяющую области с различными условиями среды, в качестве границы между двумя основными подразделениями («областями») суши с отличающимися друг от друга фаунами млекопитающих. Так, применительно к современным наземным млекопитающим внетропическую часть Северной Америки называют Неарктической областью, хотя большая ее часть не является арктической в привычном климатическом смысле этого слова, а тропическую часть Северной Америки и всю Южную Америку называют Неотропической областью, хотя значительная часть Южной Америки в климатическом отношении не может быть названа тропической.

Включение современной тропической Северной Америки в Неотропическую область оправдано, поскольку ее современная фауна млекопитающих в целом несколько больше похожа на фауну Южной Америки, чем на фауну внетропической Северной Америки. Это подтверждают данные табл. 9, которые показывают, что фауна наземных млекопитающих Коста-Рики, занимающей более или менее центральное положение в тропической части Северной Америки, определенно больше напоминает фауну «Гвианы» — северную, но вполне южноамериканскую фауну, чем фауну Нью-Мексико — южную, но вполне внетропическую североамериканскую фауну. Это несомненно результат Великого обмена. Когда в конце плиоцена между двумя континентами возникло сухопутное соединение, млекопитающие северной части Южной Америки, уже адаптированные к тропическим условиям, легко расселились в тропическую часть Северной Америки: однако многие из них, например ленивцы и обезьяны, не распространились дальше к северу, во внетропические районы Северной Америки. Млекопитающие, уже адаптированные или по своему

поведению способные адаптироваться к тропическим, субтропическим или по крайней мере умеренно теплым условиям в Северной Америке, удержались в тропической части этого материка; в их числе были и те формы, которые, подобно тапирам и пекари, вымерли или сократили свои ареалы во внетропической Северной Америке.

С этой точки зрения всю Среднюю Америку можно рассматривать как природный фильтр, обусловивший упоминавшийся выше отсев во время Великого обмена (рис. 42). Ее можно считать также переходной областью между Неарктической и Неотропической областями в их современном виде, поскольку не все характерные элементы этих двух областей достигают формальной линии, проведенной зоогеографами в качестве границы между двумя областями, тогда как другие не только доходят до этой линии, но и пересекают ее.

Как мы уже упоминали в гл. 2, у Дарвина создалось впечатление, что фауна этих двух областей была более сходной в

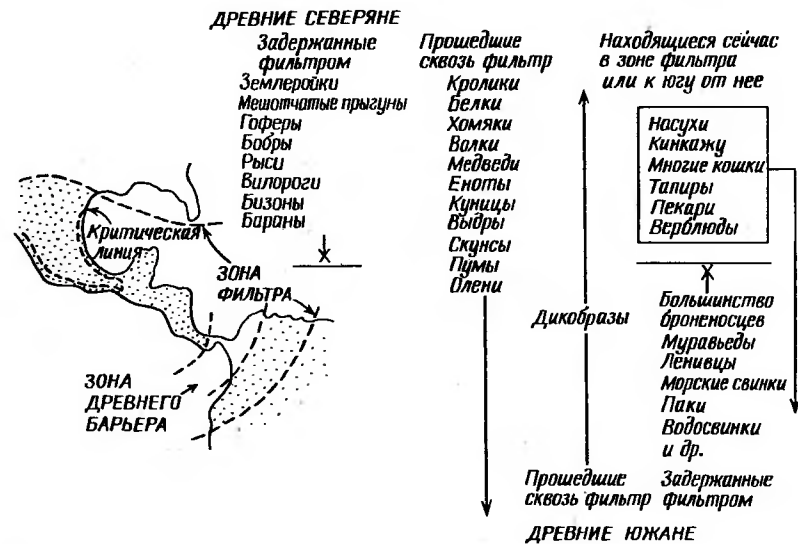


Рис. 42. Средняя Америка как зона фильтра и ее роль в эпоху Великого обмена, сказавшаяся на современной фауне двух зоогеографических областей.

В эту схему не включены группы, прошедшие через зону фильтра, но в настоящее время вымершие. Под «зоной древнего барьера» имеется в виду наиболее устойчивая часть морской преграды, благодаря которой Южная Америка так долго оставалась в положении островного континента. «Критическая линия» приблизительно соответствует расплывчатой границе между умеренными и тропическими районами Северной Америки; последние районы стали частью Неотропической области в эпоху Великого обмена, но, по всей вероятности, не ранее.

плейстоцене, чем ныне. Подобное мнение оправдано в качестве описательной характеристики или общего впечатления, и в этом смысле мы по-прежнему его разделяем. Это впечатление Дарвина можно приписать его необычайной интуиции, позволившей ему ощутить то, что мы сейчас называем Великим обменом. Такое впечатление создает присутствие в плейстоцене обоих континентов столь замечательных созданий, ныне повсеместно вымерших, как гигантские наземные ленивцы и некоторые мастодонты. Существовало также несколько групп животных, особенно заметными среди которых были водосвинки, тапиры и верблюды, обитавших в те времена в обеих областях, но сейчас сохранившихся только в одной. Тем не менее при количественном определении соотношения различных элементов фаун, измеряемого в симфамах или других обычных показателях фаунистического сходства, выявляется, что степень сходства этих фаун в плейстоцене и современности различается очень незначительно. Приведенные в табл. 11 индексы отражают изменения (или их отсутствие) в фаунистическом сходстве между внутротропической Северной Америкой и Южной Америкой. В абсолютных числах это выглядит так: из плейстоцена нам известно 19 общих семейств, а теперь их 18; разница не очень велика, но по относительным показателям сходство возросло, а не уменьшилось.

Район, составляющий сейчас тропическую часть Северной Америки, или Среднюю Америку, вошел вместе с Южной Америкой в состав Неотропической области в результате Великого обмена. Имеющиеся данные нельзя назвать абсолютно убедительными, но они твердо указывают на то, что до эпохи обмена нынешняя Средняя Америка не обладала сколько-нибудь значительным фаунистическим сходством с Южной Америкой и что в то время не существовало Неотропической области в современном смысле, а была южная область Нового Света, в которую входила только Южная Америка.

Таблица 11

Индексы сходства между фаунами наземных млекопитающих Южной Америки и внутротропической Северной Америки

	Поздний миоцен	Плейстоцен	Современность
Индексы Симпсона (в симфамах)	0	56	67
Индексы Оцуки ¹	0	54	61

¹ Сходство по индексам Оцуки приведено здесь потому, что при этом иногда получаются результаты, отличающиеся от выраженных в симфамах. Индекс этот определяют по формуле $100 \cdot (C/\sqrt{N_1 \cdot N_2})$, где C и N_1 — те же величины, что и ранее, а N_2 — общее число таксонов в большей из двух фаун.

Стратиграфические данные и данные по фауне беспозвоночных указывают на то, что морская преграда, препятствовавшая обмену наземных млекопитающих или исключавшая его до среднего или позднего плиоцена, находилась на крайнем северо-западе Южной Америки и в юго-восточной части современной тропической Северной Америки. Плейстоценовые млекопитающие из тропических районов Северной Америки имеют смешанное происхождение, чего и следует ожидать во время основного обмена или после него. Доплейстоценовые наземные млекопитающие этого района все еще плохо известны, однако имеется несколько сообщений о находках остатков млекопитающих в среднемиоценовых слоях Панамы, позднемиоценовых слоях Оаксаки (тропическая Мексика) и позднемиоценовых — раннеплиоценовых слоях Гондураса. Все они относятся к семействам, а большинство их, насколько удалось определить, — к родам, известным в те времена также из внутротропической Северной Америки, а не из раннеплиоценовых или доплиоценовых отложений Южной Америки. При отсутствии противоположных данных можно сделать обоснованный вывод, что вплоть до раннего плиоцена фауна наземных млекопитающих Средней Америки носила, по всей вероятности, целиком североамериканский характер.

Миоценовые и плиоценовые фауны из северной части Мексики и южной части США, в особенности фауны прибрежной равнины Мексиканского залива и Флориды, сейчас хорошо изучены. Они североамериканского происхождения, за исключением немногочисленных наземных ленивцев, появившихся перед концом плиоцена: однако по видовому составу, а также по нескольким родам они отличаются от фаун, населявших в то время районы, расположенные несколько севернее. Существует гипотеза, согласно которой млекопитающие, расселявшиеся в эпоху Великого обмена в Южную Америку, предварительно уже приобрели некоторое разнообразие и черты специализации в южной части Северной Америки. Вероятность этого особенно велика для миоценовых и раннеплиоценовых хомяковых. Возможно, что так было и с *Seboidea* (обезьянами Нового Света) и с кавиоморфными грызунами в позднем зоцене и раннем олигоцене, если они пришли из Северной Америки. В настоящее время я считаю эту гипотезу наиболее разумной, но, как было показано выше в данной главе, она не встречает единодушной поддержки. Дальнейшие находки ископаемых остатков в южной части Северной Америки, а также в миоцене и раннем плиоцене Южной Америки могут подтвердить ее или, что менее вероятно, — опровергнуть.

ЛИТЕРАТУРА

- Baskin J. A. 1978. *Bensonomys*, *Calomys*, and the origin of the phyllotine group of neotropical cricetines (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 59, 125—135.

НОВИЧКИ И СОВРЕМЕННАЯ ФАУНА

- Ellerman J. R. 1941. The families and genera of living rodents. Vol. 2, Family Muridae, London, British Museum (Natural History).
- Flessa K. W. 1975. Area, continental drift and mammalian diversity. *Paleobiology*, 1, 189—194.
- Flessa K. W., Barnett S. G., Cornue D. B., Lomaga M. A., Miyazaki J. M., Murrer A. S. 1979. Geological implications of the relationship between mammalian faunal similarity and geographic distance. *Geology*, 7, 15—18.
- Hershkovitz P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana, Zoology*, 46, 1—524.
- Keast A., Erk F. C., Glass B., eds. 1972. Evolution, mammals and southern continents. Albany, State University of New York Press. (Книга содержит главы, написанные Паттерсоном и Паскуалем, с одной стороны, и Гершко-вицем — с другой, в которых эти авторы излагают противоположные взгляды по данной проблеме.)
- Reig O. A. 1978. A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae (препринт, рассыланный автором).
- Simpson G. G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38, 261—389. (Это была первая публикация статьи, которая без изменений включалась в коллективные монографии, выходявшие под редакцией других ученых в 1951 и 1965 гг. Иногда при ссылках на данную статью указывают эти более поздние даты. Некоторые из высказанных в ней взглядов в данной книге подверглись пересмотру.)
- Webb S. D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology*, 2, 220—234.

Новичками были те млекопитающие, которые впервые появляются в известной палеонтологической летописи Южной Америки между ранним плиоценом и современностью. Они перечислены в гл. 4 наряду с остальными известными южноамериканскими семействами, а различные аспекты их появления рассматривались в гл. 14 и 15, посвященных Великому американскому обмену. В этой главе мы рассмотрим каждое семейство новичков, а затем дадим обзор современной фауны млекопитающих Южной Америки.

В табл. 12 показано, как известные находки новичков распределяются по разным векам развития наземных млекопитающих Южной Америки. Насекомоядные — землеройки, кроты и их более или менее близкие родичи — обычные и в ископаемом состоянии, и в современной фауне Северной Америки, Европы, Азии и Африки. Своеобразная особенность фауны Южной Америки состоит в том, что здесь насекомоядные совершенно неизвестны в ископаемом состоянии, а в современной фауне редки и живут лишь на северной окраине материка. Все современные землеройки Южной Америки принадлежат к роду *Cryptotis*, который широко распространен в США (только один вид), а также в Мексике и Центральной Америке (многочисленные виды). В Южной Америке они живут на значительных высотах, главным образом выше 3000 м, в горах Колумбии, Эквадора и Венесуэлы. Сообщалось об их находке в Суринаме, но данные по этой находке, вероятно, неточны. Кабрера (*Cabrera*) признает валидными пять южноамериканских видов этого рода, в том числе один предположительно из Суринама. Очевидная неудача, постигшая этих землероек в отношении более широкого расселения по Южной Америке, связана, возможно, с присутствием в сходных местообитаниях от Колумбии и к югу вплоть до Чили насекомоядных сумчатых — ценолестид. Отсутствие палеонтологических данных объясняется, быть может, просто редкостью находок ископаемых остатков из соответствующих местообитаний, однако ограниченный ареал и слабое разнообразие указывают на недавнее расселение этой группы в Южную Америку, где они, возможно, были одними из последних североамериканских иммигрантов.

Беличьи (*Sciuridae*) также отсутствуют в палеонтологической летописи Южной Америки, но сейчас они широко распространились на этом материке от Колумбии до Бразилии, северо-восточной части Аргентины и Перу. Кроме весьма широко распространенного рода *Sciurus*, к ним относится род *Microsciurus*, распространенный в Центральной и Южной Америке, и род

Таблица 12

Распределение новичков (третий фаунистический пласт) по векам наземных млекопитающих Южной Америки

Группа	Уайке-рий	Монте-эрмосий	Чападмаллий	Укий	Энсена-дий	Луханий	Современный
Insectivora							X
Soricidae							X
Rodentia							X
Sciuridae							X
Cricetidae		X	X	X	X	X	X
Carnivora							X
Canidae				X	X	X	X
Ursidae				X	X	X	X
Procyonidae	X	X	X	X	X	X	X
Mustelidae			X	X	X	X	X
Felidae				X	X	X	X
Proboscidea							X
Gomphotheriidae				X	X	X	X
Perissodactyla							X
Equidae				X	X	X	X
Tapiridae				X	X	X	X
Artiodactyla							X
Tayassuidae			X	X	X	X	X
Camelidae				X	X	X	X
Cervidae				X	X	X	X

Sciurillus, ограниченный только Южной Америкой. Все эти белки ведут древесный образ жизни, и их распространение ограничено почти исключительно тропическими лесами. Этим, вероятно, объясняется отсутствие их ископаемых остатков, подобно тому, как не сохранилось остатков обезьян, несомненно обитавших в тропических лесах Южной Америки в плейстоцене, хотя их ископаемые остатки из отложений этой эпохи неизвестны. Белки также, вероятно, населяли Южную Америку в плейстоцене, но у нас нет оснований считать, что они жили там раньше. Отсутствие наземных беличьих, столь заметных в более прохладных районах Северной Америки и Азии, — понятная негативная особенность фауны Южной Америки, понятная, потому что они были бы «отфильтрованы» зоной тропического леса.

Сем. Heteromyidae (мешотчатые прыгуны), ограниченное как ныне, так и в древности исключительно Северной Америкой, имеет в Южной Америке свой небольшой плацдарм. Три вида, принадлежащие к одному роду (*Heteromys*), живут в Колумбии, Венесуэле и Эквадоре; остальные распространены в Центральной Америке, откуда, по всей вероятности, происходит этот род. Расселение *Heteromys* в Южную Америку было, вероятно, как и расселение землероек, одним из последних событий эпохи обмена.

Однако, подобно белкам, они, в сущности, встречаются здесь только в тропических лесах, и этим, возможно, объясняется отсутствие каких бы то ни было палеонтологических находок этого семейства.

Практически повсеместное распространение хомяковых (Cricetidae), их огромное обилие в Южной Америке и их скудная ископаемая летопись, начинающаяся с монтеэрмосия, уже обсуждались выше. Здесь нам остается только привести примеры их различных адаптивных типов. Все это мелкие грызуны, ведущие в основном ночной образ жизни, хотя некоторые из них бывают активны как днем, так и ночью. Они варьируют от луговых, питающихся главным образом травами и имеющих обычно высококоронковые коренные зубы, до лесных, обычно с низкокоронковыми коренными зубами, питающихся листьями. Среди последних некоторые ведут частично или главным образом древесный образ жизни, хотя кормятся они обычно на земле. Несколько луговых родов и видов ведут полуводный образ жизни, населяя болота. Огромное большинство хомяков растительноядны, но девять видов, относящихся к роду *Ichthyomys* («рыболовы») и двум другим родам, перешли к водному образу жизни и питаются в основном (а некоторые виды — даже исключительно) рыбой. Другая крайность — адаптация некоторых хомяков к несколько аридной, даже пустынной среде. Один род — *Eligmodontia* — с одним-единственным видом живет на относительно засушливых восточных склонах южных Анд, поднимаясь до высоты почти 4600 м. У него длинные задние конечности, и он хорошо прыгает, но передвигается на четырех ногах.

Среди этих южноамериканских хомяковых есть примеры конвергентной эволюции, подобные тем, которые часто встречаются среди более древних групп, долгое время живших только в Южной Америке; здесь снова появляются такие примеры, но в группе, которая попала в Южную Америку сравнительно поздно и родичи которой широко распространены почти по всем континентам. *Ichthyomys* близко сошел с австралийской *Hydromys* («водяная крыса»), также водной и хищной, хотя, возможно, большую часть ее пищи составляют моллюски и ракообразные, а не рыба. *Hydromys* относится к сем. Muridae, которое возникло от предковых хомяковых (эти две группы иногда объединяют в одно семейство). *Eligmodontia* очень напоминает песчанок Африки и Южной Азии, которые также относятся к хомяковым; они живут в пустынях, задние конечности у них значительно длиннее передних, и они способны совершать большие прыжки. Эти южноамериканские роды и сходные с ними по внешнему виду и по образу жизни формы из Австралии и Старого Света, несомненно, приобрели свои особенности независимо друг от друга.

Canidae (собаки и их родичи) были в числе плацентарных хищников, которые хлынули в Южную Америку в раннем

плейстоцене. Там они образовали многочисленные виды — по оценкам разных исследователей от 10 до 13; все эти виды, за исключением одного, распространены в настоящее время только в Южной Америке. Все они, кроме двух, — довольно похожие друг на друга мелкие животные, напоминающие лисиц или койотов. Большинство териологов размещает эти очень сходные виды в шесть родов. Однако по самой последней ревизии все эти виды относят к типовому роду собачьих *Canis*, но при этом к пяти различным под родам, что вряд ли сильно упрощает дело (Van Gelder, 1978). Один род (или подрод) представлен в Южной Америке обычной североамериканской серой лисицей, которую почти всегда называют *Urocyon cinereoargenteus*, хотя Ван-Гельдер называет ее *Canis (Vulpes) cinereoargenteus*. Она завоевала небольшой плацдарм в северной части Южной Америки, и вселение ее, вероятно, было поздним. Лисиц, обычных по всей Южной Америке, называют, как правило, видами рода *Dusicyon*, но Ван-Гельдер помещает их в подрод *Canis (Pseudalopex)*. Название *Dusicyon* в самом узком смысле впервые было применено к ныне вымершей лисице Фолклендских островов, ставшей знаменитой благодаря Дарвину. Три материковых вида лисиц, близкородственных обычным материковым *Dusicyon* (или *Pseudalopex*), тем не менее настолько отличаются от них, что были отнесены к отдельным родам или под родам. Одно из них — *Cerdocyon*, или *Canis (Cerdocyon)*, *thous* — иногда называют лисом-крабоедом, что, по-видимому, лишено оснований, поскольку пища у него, как и у всех лисиц, смешанная и основную ее часть составляют обычно мелкие грызуны.

Speothos, признаваемый всеми за отдельный род, представлен единственным видом — кустарниковой собакой (что точно соответствует ее названию *sachorro do mato* на бразильском португальском). Это довольно своеобразный зверь — коренастый, с короткими ногами и хвостом, относительно большой головой и маленькими ушами. Первоначально этот род был найден в ископаемом состоянии в плейстоценовых пещерах Бразилии и описан в 1839 г. Лундом (Lund), а позднее оказалось, что он сохранился до наших дней на большей части территории Южной Америки, доходя до Панамы. Название *Speothos*, заимствованное из греческого, буквально означает «пещерный волк», что было приемлемо как указание на место находки первых ископаемых экземпляров, однако ныне живущие кустарниковые собаки, относящиеся к этому роду, не особенно часто посещают пещеры.

Самый примечательный из всех южноамериканских собачьих — это гривистый волк, или асуара-гуасу, как его называют парагвайские индейцы; его латинское название — *Chrysocyon brachyurus* — буквально означает «короткохвостая золотая собака». Большая часть его шкуры действительно золотистого цвета,

хотя исключительно длинные ноги темные, а пушистый средней длины хвост окрашен светлее. Густая грива животного может вставать дыбом. Голова заостренная, с большими торчащими ушами.

Dusicyon, по крайней мере в широком смысле, обособился от остальных собачьих уже к укию (ранний плейстоцен), когда он появляется в известной летописи. *Speothos* обнаружен в отложениях, относящихся к концу той же эпохи. Что касается остальных современных родов, то известные на сегодняшний день ископаемые остатки не позволяют восстановить их происхождение. Гершковец предполагает, что эволюция родов, живущих сейчас в Южной Америке, протекла сначала в Центральной Америке, хотя для южноамериканских хомяковых он отрицает такую возможность. Для собачьих и для многих хомяковых это приемлемая гипотеза, но она не подкреплена фактами. Из характерных южноамериканских родов в Центральную Америку заходит только *Speothos* и притом чуть-чуть, краем своего южноамериканского ареала. *Urocyon* происходит, вероятно, из внутритропической Северной Америки.

Медвежьи (Ursidae) — еще одно семейство плацентарных хищников, которое впервые появляется в известной летописи в укии, т. е. в раннем плейстоцене. Хотя плейстоценовым медведям Южной Америки давали несколько различных названий, наиболее обоснованно их деление всего на два довольно близких рода: *Arctodus* (часто ошибочно называемый *Arctotherium*) и *Tremarctos*. От остальных медведей они отличаются необычно короткой мордой и округлым или куполовидным лбом; иногда их выделяют в самостоятельное подсемейство короткомордых медведей *Tremarctinae*. Они, очевидно, происходят из Северной Америки, где известен их возможный более древний предок. (Единственная другая возможность — это Евразия, где также существуют многочисленные ископаемые и современные медведи, но ни один из них не сходен с короткомордыми.) Оба рода обычны также в плейстоцене Северной Америки, где ископаемые остатки *Arctodus* обнаружены от Аляски до Мексики; однако *Tremarctos* найден только в районах, соответствующих нынешнему югу США (Южная Калифорния, Техас, Флорида) и Мексике, что, вероятно, знаменательно. И в Северной, и в Южной Америке *Arctodus* сильно варьировал в размерах: самые крупные его экземпляры были значительно крупнее огромных бурых медведей Аляски и Сибири — самых крупных из ныне живущих хищников¹. *Arctodus* вымер на обоих континентах, а *Tremarctos* сохранился в Южной Америке, где он представлен единственным ныне живущим видом *Tremarctos ornatus*. Он живет в горах северной и центральной частей Южной Америки на высоте до примерно 3000 м. Большин-

¹ Белый медведь значительно крупнее бурого. — Прим. ред.

ство медведей всеядны и с удовольствием поедают почти любую животную или растительную пищу, хотя травой или листьями они питаются редко. Считается, однако, что южноамериканский медведь в основном растительноядный и часто поедает древесную листву. Его называют очковым медведем, так как у него вокруг глаз обычно имеются большие белые кольца, но этот признак изменчив и иногда отсутствует.

Как уже говорилось, Procyonidae были первыми плацентарными хищниками, достигшими Южной Америки. Это изначально североамериканское семейство, восходящее по крайней мере к миоцену. Его основная дифференциация, по всей вероятности, происходила с миоцена по плейстоцен в Центральной Америке, которая до какого-то момента в плиоцене, как мы отмечали, имела чисто североамериканскую фауну. Хотя его называют семейством енотовых, а типовым родом является енот (*Procyon*), к нему относятся также еще шесть современных родов, внешне довольно сильно отличающиеся от енотов. Среди более древних находок в Южной Америке — по крайней мере два еще недостаточно изученных вымерших рода. Из семи обычно различаемых современных родов шесть обитают в Центральной Америке и пять родов — в Южной Америке, причем один из них — только в ней. Один род, собственно *Procyon*, широко распространен по всей территории США, а распространение двух других ограничено главным образом юго-западом страны: это *Bassariscus* — «кольцевохвостые кошки», или какомицли, которые встречаются вплоть до Центральной Америки, но не заходят в Южную, и *Nasua* — носухи (коати, коатимунди или чуло), которые также широко распространены и в Южной Америке.

В континентальной части Южной Америки встречается только один енот — так называемый енот-крабед (*Procyon cancrivorus*), причем он приурочен к северной части континента. Как все еноты, он обычно живет около воды и хорошо плавает. Он действительно поедает крабов, когда представляется такая возможность, но обходится также почти любой животной и некоторой растительной пищей. Хорошо известно, что еноты часто полощут пищу в воде, прежде чем съесть ее: из-за этого их называют «полоскунами»; закрепилось за ними и немецкое название *Wäschbar* («медведь-прачка»), хотя ни в одной из стран, где говорят по-немецки, еноты не являются аборигенами.

В Южной Америке живет только один вид носух — *Nasua nasua*; это двойное название подчеркивает (и даже слишком) его длинное, заостренное, подвижное рыло, которым он тычется в каждую щелку в поисках пищи — животной или растительной (так и хочется добавить — и «минеральной»). Носухи в высшей степени общительны и обычно держатся веселыми шумными группами, иногда по несколько десятков особей. Этот вид встречается повсеместно от Аризоны до Аргентины. В Андах

Венесуэлы, Колумбии и Эквадора живет своеобразный вид, напоминающий носуху; его сейчас выделяют в самостоятельный род *Nasuella*, однако внешне он похож на маленькую носуху.

Ареал кинкажу (*Potos flavus*), также единственного вида в роде, простирается от южной Мексики до южной Бразилии. Он обитает исключительно на деревьях и питается главным образом плодами, хотя поедает также насекомых и других мелких животных. Насколько мне известно, это единственный хищник с настоящим хватательным хвостом. Его английское название пришло к нам через французский язык от его названия на тупи — смешанном языке индейских племен, населяющих бассейн Амазонки. Его родовое название закрепило одну старую ошибку: в 1776 г. Бюффон отметил, что коренные жители Ямайки называют этих животных «пото»; на самом же деле они никогда не видели кинкажу и даже не слышали о нем. Возможно, Бюффону сбилось с толку то обстоятельство, что некоторые жители Западной Африки, откуда привозили на Ямайку рабов, знали совершенно другое животное — небольшого похожего на лемура примата, которого они (а вслед за ними и мы сейчас) называют «потто».

На севере Южной Америки водится животное, которое обычно называют олинго. По внешнему виду и поведению оно очень похоже на кинкажу и даже держится вместе с группами кинкажу, но у него более пушистый нехватательный хвост, а также другие отличия, на основании которых его обычно относят к другому роду, *Bassaricyon*. Хотя в нем выделяли несколько видов, все они, вероятно, представляют собой локальные разновидности единственного валидного вида, *B. gabbii*.

(Большинство енотовых кажутся людям привлекательными, а некоторым енотовым привлекательными или по крайней мере интересными кажутся люди, и поэтому их довольно легко приручить. Однако в роли домашних зверушек они имеют и недостатки, поскольку они склонны к ночному образу жизни и могут чересчур разойтись именно тогда, когда их двуногие друзья предпочитают спать.)

Представители сем. куньих (*Mustelidae*) известны в Южной Америке начиная с чападмалалия, т. е. позже, чем Procyonidae, но раньше, чем остальные семейства плацентарных хищников, расселявшиеся на этот континент. Мы уже упоминали о существовавшем в те времена скунсе из сохранившегося до наших дней рода *Conepatus*. В укии обнаружен один вымерший род куньих — *Stipanicia* (Стипаничич — выдающийся аргентинский геолог) и гризон, относящийся к ныне живущему роду *Galictis*. Гризоны, один вид которых широко распространен в Центральной и Южной Америке, а другой ограничен только Южной Америкой, получили свое народное название от французского слова, означающего «сероволосый». В XVIII и XIX вв. сведения о млекопитающих Южной Америки поступали главным образом от

французских натуралистов. На латиноамериканском испанском гризона называют «урон». По строению тела гризоны похожи на довольно крупных куниц, с длинным серым волосом на спине и хвосте и очень контрастной окраской головы: черная морда, но белые лоб и верхняя часть шеи. Подобно куницам, они почти исключительно плотоядны и довольно свирепы.

В энсенадии, более или менее соответствующем среднему плейстоцену, в палеонтологической летописи появляются два других рода, сохранившихся до наших дней. *Lyncodon*, известный под местным названием «уронсито», т. е. маленький урон, или гризон, очень похож на гризонов, но окраска у него менее контрастная. Единственный современный вид — патагонская ласка — встречается на юге Южной Америки, в пампе южной Аргентины, особенно в Патагонии, и в Перу. Второй новый представитель мустелид в энсенадии — распространенная практически по всему земному шару выдра (*Lutra*). В современной фауне Южной Америки этот род представлен видом *Lutra canadensis*, обитающим также в Северной Америке.

Еще несколько южноамериканских родов куньих в ископаемом состоянии пока не известны. Среди них *Mustela* — типичный и широко распространенный род, представленный на севере Южной Америки тем же видом, что и в Канаде, на большей части США, в Мексике и Центральной Америке. Еще один современный род из подсемейства куниц, встречающийся в Южной Америке, — это *Grammogale*; он представлен одним видом, по недоразумению названным *africana*, поскольку Э. Десмаре (E. Desmarest), французский натуралист начала XIX в., считал, что он происходит из Африки, хотя на самом деле его распространение ограничено центральной частью Южной Америки.

И последний современный южноамериканский вид мустелид — это гигантская выдра (*Pteronura brasiliensis*), имеющая, как и прочие современные южноамериканские млекопитающие, множество народных названий на испанском, португальском и различных индейских языках. *Pteronura* означает «крылохвост»; правомерность такого названия сомнительна. Оно связано с тем, что хвост у этого животного не круглый, как у остальных выдр, а уплощен в горизонтальной плоскости, т. е. несколько расширен в стороны, однако крыловидность его далеко не очевидна. Все выдры вообще искусные пловцы-акробаты, но *Pteronura* — чемпион. Если ей нужно быстро повернуть в обратную сторону, она ложится на бок и взмахом хвоста, теперь уже стоящего вертикально, может развернуться, как говоритесь, на пятячке. Как писала Р. Ф. («Грифф») Юэр, «млекопитающие более подвижны, чем любые другие животные... Вполне естественно, что хищники должны принадлежать к самым подвижным млекопитающим»; и дальше она приводит примеры того, что выдры — одни из самых подвижных хищников (Ewer, 1973,

с. 351). В этом отношении с гигантской выдрой не может соперничать ни одна другая выдра и, вероятно, вообще ни одно животное, за исключением, возможно, *Homo sapiens*.

Еще одно семейство плацентарных хищников, попавших в Южную Америку, — это кошачьи (Felidae), которые опять-таки появляются в палеонтологической летописи в укии, т. е. в раннем плейстоцене. К тому времени сем. Felidae в Северной Америке и вообще повсюду разделилось на два обширных адаптивных типа: к первому относятся кошки в обычном смысле — от домашней кошки до уссурийского тигра; ко второму принадлежат саблезубы, мало похожие на тигров, несмотря на то, что их часто называют «саблезубыми тиграми». Весьма вероятно, что кошки обоих типов попали в Южную Америку приблизительно в одно и то же время, но древнейший представитель семейства, известный в Южной Америке, был, вероятно, саблезубом; от него сохранились только обломки таза и задние конечности, а поэтому возможность точно установить его родственные связи несколько сомнительна. Так или иначе, в следующем веке наземных млекопитающих — энсенадии — несомненно присутствовали оба типа, т. е. и кошки, и саблезубы.

Весьма заманчиво предположить, что в Южной Америке плацентарные саблезубы вытеснили в результате конкуренции сумчатых саблезубов — *Thylacosmilus* и его родичей. Но последний известный нам сумчатый саблезуб явно древнее, чем самый древний известный южноамериканский плацентарный саблезуб, а поэтому данные о возможной конкуренции между ними отсутствуют. Однако время существования в Южной Америке других сумчатых хищников (Borhyaenidae) перекрывалось со временем существования других плацентарных хищников (см. гл. 14).

Наиболее разумно относить все твердо идентифицированные остатки южноамериканских саблезубов к роду *Smilodon* («ножезуб» — вполне уместное название, хотя их описывали и под некоторыми другими названиями). Этот род был распространен и в Южной и в Северной Америке практически повсеместно, причем виды, которыми он был представлен, различаются недостаточно четко. Лучшее всего *Smilodon* изучен в Северной Америке по сотням экземпляров, извлеченных из асфальтовых луж Ранчо-ла-Бреа в Голливуде (Калифорния), но он встречается также и во многих других местонахождениях как в Северной, так и в Южной Америке. Он вымирает на обоих континентах примерно в одно и то же время, к концу плейстоцена. У. Д. Мэтью (W. D. Matthew) предположил, что его вымирание было вызвано сокращением численности и вымиранием крупных копытных с очень прочной шкурой, на которых смилодон мог охотиться с большим успехом, чем другие крупные (несаблезубые) кошки; эта идея правдоподобна, но она по существу лишь заменяет вопрос о причинах вымирания хищника вопросом о причинах вымирания подходящей для него жертвы.

Существует довольно единодушное мнение, что в Южной Америке сейчас живет десять видов местных кошек (некоторые считают, что их девять). Однако по вопросу о том, сколько следует выделять родов, возникают разногласия. Одни исследователи относят все виды к одному роду *Felis*, а другие — к шести разным родам. Я предпочитаю объединять их в два рода: 1) род *Felis* с семьей южноамериканских видами и многими другими за пределами этого континента и 2) род *Leo* с единственным южноамериканским видом, но несколькими видами на других континентах. Оба рода возникли в Старом Свете и попали в Северную Америку из Азии, а в Южную Америку — из Северной. Однако южноамериканские виды, относимые к роду *Felis*, возникли главным образом в результате адаптивной радиации в южных районах Северной Америки, а также частично вследствие дальнейшей радиации в континентальной части Южной Америки, тогда как эволюция ягуара *Leo onca*, относимого мною к роду *Leo*, или его ближайшего предка, протекала в Азии, а затем он распространился по обеим Америкам без дальнейшей радиации. Обе группы *Felidae*, т. е. относящиеся к роду *Felis* и к роду *Leo*, достоверно известны в Южной Америке начиная с энеолита.

Названия южноамериканских кошек, как народные, так и научные, крайне запутанны. Здесь едва ли уместно спорить о них или даже просто рассматривать сколько-нибудь подробно, поэтому я просто перечислю названия, которыми я сам предпочитаю пользоваться, с самыми краткими сведениями о том, как выглядят животные и где распространены.

Пятнистые кошки мелких и средних размеров

Доходят или в недавнем прошлом доходили до крайнего юго-запада США и распространены к югу от этого района, доходя через Мексику и Центральную Америку до Южной Америки:

Оцелот (*Felis pardalis*)
Маргей (*Felis wiedii*)
Ягуарунди (*Felis yaguaroundi*)

Центральная Америка и Южная Америка:
перечисленные выше виды, а также
Онцилла (*Felis tigrina*)

Только в Южной Америке:
Тигрилло, или уинья (*Felis guigna*)
Горная кошка (*Felis jacobita*)
Оцелот Жоффруа (*Felis geoffreyi*)
Пампасная кошка (*Felis pajeros*)

Крупная непятнистая кошка

От южной Канады до Патагонии
Пума (*Felis concolor*)

Крупная пятнистая кошка

Ягуар (*Leo onca*)

Один номенклатурный вопрос все же требует некоторых комментариев. Почему ягуар, значительно больше похожий на леопарда, чем на льва, отнесен к роду *Leo*, что означает «лев»? Львы, тигры и леопарды Старого Света представляют собой естественную группу, возникшую в процессе эволюции от общего предка. Некоторые данные указывают на особенно близкое родство ягуаров с этими крупными кошками Старого Света и на их общее происхождение. Всех этих животных можно рассматривать как дивергировавшие виды одного рода. На протяжении многих лет этот род обычно называли *Panthera* (латинское название леопардов Старого Света). Однако, хотя это название появилось в печати в 1816 г. или даже раньше, было в конце концов решено, что оно не соответствует некоторым формальным правилам систематики, установленным для наименования родов, и что *Leo* — самое раннее название для этой группы, отвечающее формальным требованиям. Таким образом, хотя это и кажется неразумным, более употребительное название *Panthera* пришлось заменить названием *Leo*. Между прочим, в Южной Америке ягуара называют tigre (произносится более или менее как «тигрей» и означает «тигр»), а его видовое название хотя и пишется сейчас как *onca*, произносится как onsa (онса). В связи с этим следует также заметить, что около сорока лет назад было неожиданно обнаружено, что некоторые ископаемые кошки, известные уже нескольким поколениям американцев из многих местонахождений по всей территории США, на самом деле относятся к тому же виду, что и ныне живущие ягуары. Еще позднее выяснилось, что крупная кошка, которую называли *Felis atrox*, хорошо известная из плейстоцена Ранчо-ла-Бреа, — это, несомненно, лев, причем, вероятно, принадлежащий к тому же виду, что и ныне живущий азиатский лев (да-да, львы живут не только в Африке, но и в Азии!).

Из новичков нам осталось рассмотреть поздно появившихся копытных (в широком смысле), которые в конце концов оказались единственными сохранившимися до наших дней южноамериканскими млекопитающими, имеющими копыта. Самыми заметными среди них, хотя, вероятно, и не самыми многочисленными, были огромные звери, родственные по боковой линии слонам. К началу плейстоцена весь отряд Proboscidea четко дифференцировался на три крупные группы, которые лучше всего рассматривать как семейства. Это Gomphotheriidae — неуклюжее название, означающее, по-видимому, «семейство зверей-шкворней», что, очевидно, не имеет никакого смысла и может считаться лишь ярлыком для этого семейства; Mammutidae, что, казалось бы, означает «семейство мамонтов», но на самом деле значит «семейство американских мастодонтов», хотя это семейство, по всей вероятности, происходит из Евразии; и наконец, Elephantidae, что следует понимать буквально — «семейство слонов», имея в

виду то обстоятельство, что мамонты — тоже слоны, только вымершие. Первые два семейства пришли в Северную Америку из Азии в миоцене. Elephantidae — одно из самых молодых среди всех семейств млекопитающих, — попало в Северную Америку лишь в плейстоцене. Mammutidae и Elephantidae заходили краем ареала в южные районы Северной Америки, но, насколько нам известно, никогда не достигали Южной Америки. (Было два сообщения о находках фрагментов зубов мамонтов, а следовательно, Elephantidae в Южной Америке, но оба сообщения считаются теперь ошибочными.) По неизвестным причинам эти два широко распространенных и многочисленных семейства были каким-то образом отсеяны фильтром Средней Америки.

Gomphotheriidae отсеяны не были. В южноамериканской летописи они появляются в укии, т. е. в раннем плейстоцене; к концу этой эпохи они жили в Южной Америке повсюду, кроме, возможно, самых высоких горных вершин, и явно были довольно многочисленны. В разных местах, однако, они были представлены разными формами. Известны три хорошо различимых рода: 1) *Stegomastodon* — с укороченным черепом, высоким лбом, простыми изогнутыми бивнями без эмали и молярами со сложными бугорками; 2) *Cuvieronius* — с удлинённым черепом, низким лбом, длинными, почти прямыми бивнями со спиральной лентой эмали и более простыми молярами; 3) *Haplomastodon* — с промежуточной между двумя другими родами формой лба и черепа, направленными вверх массивными бивнями с прямой полоской эмали только у молодых особей и простыми молярами, как у *Cuvieronius*. Все три рода, несомненно, родственны друг другу, но представляют три линии развития, до некоторой степени дивергировавшие от общего предка, больше всего сходного с *Haplomastodon*.

Предполагаемых видов этих мастодонтов было выделено много, однако обширные исследования, проведенные бразильским палеонтологом Карлосом де Паула Коуто и мной, показали, что в каждом из этих родов имеется только по одному несомненно валидному южноамериканскому виду. Различные местные находки наводят на мысль о некоторых региональных и экологических различиях между ними. Ареалы этих трех форм, очевидно, перекрывались, но лишь в редких случаях две разные формы встречаются в одном местонахождении. *Cuvieronius*, получивший свое имя в честь Жоржа Кювье (1769—1832), которого часто называют отцом палеонтологии позвоночных, характерен для южных Анд; он был назван андским мастодонтом, хотя встречается и в других местах. *Stegomastodon* лучше всего известен из пампы Аргентины, и его иногда называют пампасным мастодонтом, но он встречается также и в самых северных районах Южной Америки. *Haplomastodon* лучше всего известен из Бразилии и Эквадора; указания на его находки в Аргентине или в

Андах к югу от Эквадора сомнительны, однако он широко распространен в тропической части Южной Америки. Изучение конкретного распространения всех этих мастодонтов затрудняется несопоставимостью номенклатуры, используемой разными авторами, а также тем, что отдельные стертые зубы, которые чаще всего находят, трудно или даже невозможно определить с уверенностью. Например, зубы *Cuvieronius* и *Haplomastodon* часто легче спутать, чем различить. Мы обращаем здесь на это особое внимание как на резко выраженный, но безусловно не единичный пример проблемы, с которой часто сталкиваются исследователи южноамериканских ископаемых животных. Другая проблема в данном случае состоит в том, что предполагается существование еще и четвертого рода южноамериканских мастодонтов, который Анхел Кабрера (1879—1960), выдающийся испанский, а позднее аргентинский специалист по млекопитающим, назвал *Notiomastodon*. Этот предположительно существовавший род известен только по жалким обломкам из единственного местонахождения, и статус его весьма сомнителен.

Едва ли можно сомневаться в том, что родовая дифференциация этих мастодонтов происходила в Северной Америке. *Stegomastodon* и *Cuvieronius* достоверно известны из позднего плиоцена и плейстоцена Северной Америки; кроме того, имеются менее надежно определенные североамериканские экземпляры, относящиеся либо к *Haplomastodon*, либо к каким-то предковым формам гомфотерид, давшим начало этому относительно консервативному роду и двум другим более продвинутым родам, известным как из Северной, так и из Южной Америки. Все эти хоботные вымерли на обоих континентах к концу плейстоцена или вскоре после него.

Лошади (Equidae) — еще одна группа, которая попала в Южную Америку из Северной и которая известна на южном континенте от древнейшего плейстоцена (укиа) до позднейшего (лухания) или даже до самого раннего голоцена в зависимости от того, где проводить верхнюю границу плейстоцена. И в данном случае для известных южноамериканских форм предлагалось много родовых и видовых названий. Отбор валидных видов никем достаточно надежно сделан не был, а если за него когда-нибудь возьмутся, то это будет поистине задача для Геркулеса, а может быть, и Сизифа. К счастью, нам здесь этим заниматься не нужно. Менее хаотичную родовую номенклатуру можно разумно свести всего к трем хорошо различимым родам: *Hippidion*, *Onohippidium* и *Equus*, хотя каждый из них следует понимать довольно широко.

Hippidion и *Onohippidium* очень близки друг другу, но все же достаточно различаются, чтобы заслуживать выделения в самостоятельные роды. Они были широко распространены в Южной Америке, но наиболее полно изучены в Аргентине и Боливии. И тот, и другой род имеют некоторые общие черты, отличающие

их от остальных плейстоценовых лошадей. Самое заметное отличие состоит в том, что их длинные носовые кости в меньшей степени опирались на верхнечелюстные и на боковой стороне черепа между носовыми костями и верхней челюстью оставалась длинная щель, а также в том, что их метаподии (плюсневая и пястная кости) были относительно короткими и широкими. Другие своеобразные черты указывают, что эти роды едва ли могли произойти от рода *Equus* — последнего звена в истории лошадей, а произошли, вероятно, от *Pliohippus* — непосредственного предшественника *Equus* в Северной Америке. Они известны только из Южной Америки и чаще всего встречаются в раннем и среднем плейстоцене (укий и энсенадий), хотя было также сообщение об одной находке в позднем плейстоцене (луканий). Их дивергенция от *Pliohippus* и друг от друга происходила, вероятно, в южных районах Северной Америки или, точнее, в Центральной Америке, но никаких определенных данных об этом нет. Один вид *Pliohippus* известен из плиоцена (вероятно, раннего) Гондураса, однако он не обладает особым сходством с южноамериканскими родами. В Центральной Америке несомненно существовали и другие плиоценовые виды *Pliohippus*, но их остатки пока не обнаружены.

Род *Equus* попал в Южную Америку, вероятно, несколько позднее, чем два только что рассмотренных рода, хотя это не очень достоверно. Южноамериканский вид (или виды) отличаются от североамериканских, а также от почти всех ныне живущих лошадей Старого Света тем, что на их нижних резцах отсутствует маленькая чашечка или ямка, окруженная эмалью. Французы называют ее *coquet* (произносится «корнэ»), что может, в частности, означать «рожок» (например, вафельный рожок для мороженого). Существуют еще и некоторые другие различия, понятные только специалистам, на основании которых французский палеонтолог Хоффстеттер в 1950 г. предложил выделить южноамериканский вид в самостоятельный род *Amerhippus*. Однако в 1952 г. он решил, что эти различия не оправдывают разделения на разные роды, с чем я вполне согласен.

Все местные лошади Западного полушария вымерли в конце плейстоцена или вскоре после этого. Иногда все еще высказывается мнение, что некоторые из них выжили и дожили до того времени, когда европейцы начали заселять обе Америки, однако, несмотря на долгие и тщательные исследования, никаких надежных или хотя бы вероятных данных в пользу этого не найдено. Так называемые дикие лошади обеих Америк — это на самом деле одичавшие лошади, т. е. лошади, которые прежде были домашними или произошли от домашних лошадей. Еще один ни на чем не основанный миф заключается в том, что эти одичавшие лошади произошли главным образом или исключительно от арабских или испанских лошадей времен ранней

колонизации. На самом деле большую часть своих наследственных признаков, а в некоторых случаях и все, они получили от лошадей гораздо более позднего времени, которые убежали с ферм и ранчо или просто выпускались на волю за непригодностью.

К тому же отряду *Perissodactyla* (непарнокопытные) относится сем. тапиров (*Tapiridae*). Это очень древнее семейство, возникшее, вероятно, в Старом Свете, но в Северной Америке обнаруженное уже в олигоцене. В плейстоцене тапиры были широко распространены на территории нынешних США, но главным образом в их южной части; впоследствии их распространение ограничилось Центральной и Южной Америкой, если не считать одного уцелевшего в Южной Азии представителя ветви Старого Света. В настоящее время общепризнанным считается только один современный род — *Tapirus* (рис. 43, В); он появляется в известной летописи Южной Америки в раннем плейстоцене (укий). К нему принадлежат три вида, один из которых распространен почти по всей тропической части Южной Америки, другой — от тропиков Северной Америки до Колумбии и Эквадора, а третий, как это ни странно для группы, в общем приуроченной к тропикам, — довольно высоко в северных Андах.

Все новички, которых нам осталось рассмотреть, принадлежат к одному отряду *Artiodactyla* (парнокопытные), но к трем весьма различным семействам: *Tayassuidae* (пекари), *Camelidae* (верблюды, хотя в Южной Америке их называют иначе) и *Cervidae* (олени).

Сем. пекари — очень древнее в обоих полушариях; оно известно в Северной Америке и в Европе начиная с раннего олигоцена, однако большая часть его истории протекала в Северной Америке. Как это ни странно, ископаемый пекари недавно был обнаружен в позднем миоцене или раннем плиоцене на юге Африки; это единственная находка пекари на африканском континенте, который издавна был заселен полчищами настоящих свиней, сем. *Suidae*, сходных с пекари, но отличающихся от них. Пекари известны в Южной Америке начиная с западмалаялия и, следовательно, попали туда, очевидно, до того, как Великий обмен достиг своего климакса. Различают два современных рода: *Tayassu* с двумя видами и *Catagonus* с одним. Оба они, а также третий род, *Platygonus*, отличие которого от *Catagonus* сомнительно, обнаружены в энсенадии Аргентины, более или менее соответствующем среднему плейстоцену. Как и некоторые другие группы, эти роды, вероятно, дифференцировались в южной части Северной Америки или в Центральной Америке, хотя *Platygonus* в плейстоцене был распространен по всей территории нынешних США, а один из видов *Tayassu* — ошейниковый пекари (рис. 43, А) — по-прежнему распространен в Аризоне, Нью-Мексико и Техасе. Другой вид *Tayassu* — белогубый пекари — доходит на севере до тропической части Мексики и вместе с ошейниковым пекари населяет почти всю Южную Америку. Род

Catagonus (или *Platygonus*), который долгое время считался вымершим, занимает сейчас ограниченный район на стыке Бразилии и Парагвая.

Пекари похожи на свиней, и их часто ошибочно так и называют, но они отличались от свиней уже десятки миллионов лет назад, а настоящие свиньи, кроме тех, что были завезены европейцами, никогда не жили в Западном полушарии. Самые выраженные различия между ними заключаются в том, что у

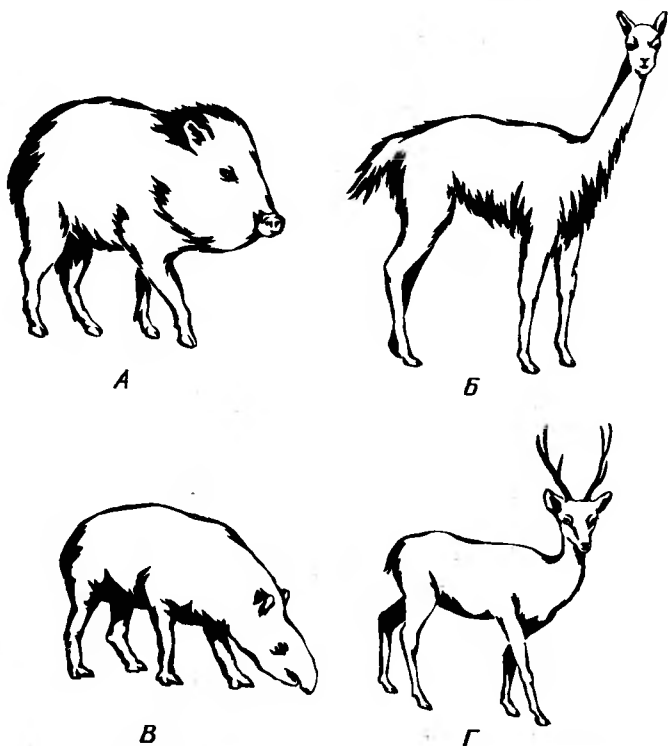


Рис. 43. Некоторые млекопитающие, в настоящее время типичные для южноамериканской фауны и определяющие наряду с другими родами специфику Неотропической области, но являющиеся поздними выходцами из Северной Америки, т. е. из Неарктической области.

А. Ошейниковый пекар (*Tayassu tajacu*). Б. Вилкуня (*Vicugna vicugna*). В. Равнинный тапир (*Tapirus terrestris*). Г. Пампасный олень (*Blastoceros*, или *Ozotoceros*, *bezoarcticus*). Ошейниковый пекар все еще встречается в неарктической Северной Америке, но заходит туда только краем своего ареала и более характерен для Неотропической области. Род *Tapirus* по-прежнему встречается в тропической части Северной Америки, вошедшей в состав Неотропической области в эпоху Великого обмена, но он представлен там видом *Tapirus bairdi*, а не *T. terrestris*. В Неарктической области *Tapirus* сейчас не встречается. Последние два рода и вида, *Vicugna vicugna* и *Blastoceros bezoarcticus*, живут только в континентальной части Южной Америки.

настоящих свиней (сем. Suidae) верхние клыки большие и направлены наружу и вверх, а на задней ноге по обе стороны от двух больших пальцев, на которые животное опирается при ходьбе, имеется по одному маленькому пальцу. У пекари верхние клыки относительно маленькие и направлены вниз, а на задней ноге, кроме двух больших пальцев, имеется только один маленький, расположенный на внутренней стороне. Между свиньями и пекари имеются и другие, столь же или даже более сильно выраженные, но менее заметные отличия в строении зубной системы и внутренних органов.

Сем. верблюдов возникло в эоцене Северной Америки; более знакомые всем верблюды Старого Света эмигрировали туда из Северной Америки в плейстоцене¹. Ныне живущий род *Lama* появляется в Южной Америке в раннем плейстоцене (укии) вместе с двумя вымершими родами *Palaeolama* и *Hemiauchenia*. Все они и еще один современный род — *Vicugna* — известны также в следующем веке, энсенадии. Эти четыре рода плюс еще один вымерший, *Eulamaops*, встречаются в позднем плейстоцене. *Hemiauchenia* появляется в Северной Америке раньше, чем в Южной, а *Palaeolama* — одновременно. По всей вероятности, и в этом случае, прежде чем ламы расселились в Южную Америку, их родовая дивергенция зшла достаточно далеко (а возможно, уже и завершилась) в южных районах Северной Америки. Сейчас в Северной Америке (включая и Центральную) нет ни одного представителя верблюдов.

В современной фауне Южной Америки обычно различают три вида рода *Lama*; их народные названия — гуанако, лама (в Южной Америке произносится «яма») и альпака. Однако с двумя из них, ламой и альпака, европейцы впервые познакомились, когда они сохранились уже только как домашние животные; поэтому остается неясным, представляют ли они собой два первоначально разных диких вида, которые были одомашнены, или же две выведенные человеком породы гуанако. Кабрера, хороший специалист в этой области, полагает, что в диком состоянии они были разными видами. Род *Vicugna* (это их латинизированное народное название) с его единственным видом — дикие животные.

Все четыре вида южноамериканских Camelidae сходны между собой и во многом напоминают верблюдов Старого Света, однако у них нет горбов, они мельче и ноги у них короче. У одомашненных форм или видов более длинный и мягкий волос (особенно у альпака), а окраска варьирует. Все четыре южноамериканских представителя Camelidae — животные холодного климата, живущие главным образом в высоких Андах, хотя в Патагонии гуанако спускаются до уровня моря.

¹ Остатки верблюдов известны в плиоцене и даже в верхнем миоцене в различных пунктах Евразии. — Прим. ред.

Последнее подробно рассматриваемое здесь семейство — это олени (*Cervidae*). Оно также входит в те 8 семейств, которые встречаются в Южной Америке от раннего плейстоцена (укия) до современности.

Odocoileus virginianus — хорошо известный виргинский или белохвостый олень — распространен не только в Южной Канаде и на большей части территории США, но также по всей Мексике и Центральной Америке вплоть до Южной Америки, где он встречается главным образом на севере, но границы его ареала простираются до северной части Перу и Бразилии. Родовое название этого оленя, означающее «полый зуб», было произведено (причем неверно) от греческих корней эксцентричным пионером американского естествознания, которого обычно называют Константином Рафинеком (1783—1840), хотя сам он называл себя Рафинеке-Шмальц (*Rafinesque-Schmaltz*). Основой для названия послужил единственный премоляр, найденный в одной из пещер Пенсильвании. Позднее оказалось, что этот зуб принадлежит виду и поныне живущему в Пенсильвании, которого до Рафинека называли *Cervus virginianus*. Сейчас все, за исключением одного современного оригинала, используют для этого рода название, предложенное Рафинеком.

Единственный другой вид оленей, встречающийся сейчас и в Южной, и в Северной Америке, — это мазама (*Mazama*) — название, также придуманное Рафинеком. Он создал его из переделанного на испанский лад слова, которым индейцы науатль называли какое-то копытное; едва ли это мог быть мазама, поскольку его ареал не заходит в область, в которой говорили на языке науатль. *Brocket* — название, используемое для этих оленей в современном английском языке, в таком применении также довольно необычно. Этим словом, заимствованным из французского, называли в Англии начиная с XVI в. или даже раньше оленя-самца на втором году жизни, когда его рога имеют только один отросток. Название это было перенесено на маленьких тропических американских оленей, поскольку у их самцов рога тоже имеют один-единственный отросток, причем в любом возрасте, а не только на втором году жизни. Кабрера перечисляет четыре южноамериканских вида, доходящих на юге вплоть до Парагвая.

Два чисто южноамериканских рода оленей имеют, к сожалению, очень похожие названия: *Blastocerus* и *Blastoceros*. В соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры оба названия валидны, но зоологи, которые больше ценят четкость, чем правила, иногда, чтобы избежать путаницы, пользуются названиями *Edocerus* вместо *Blastocerus* и *Ozotoceros* вместо *Blastoceros*. В каждом роде — только один валидный современный вид. *Blastocerus* (или *Edocerus*) *dichotomus* — болотный олень — самый крупный олень Южной Америки: высота в холке достигает у него более 1 м, а вес — до 100 кг. Полностью

развитые рога имеют обычно двойную вилку (отсюда название *dichotomus*) и соответственно четыре отростка. *Blastoceros* (или *Ozotoceros*) *bezoarcticus* — пампасный олень южной части Южной Америки — несколько мельче, и у взрослых особей рога, как правило, бывают с тремя отростками.

К роду *Hippocamelus* относятся два вида уэмулов. Это горные олени, живущие в Андах от Эквадора до Северного Чили. Размером они примерно с пампасного оленя и несколько похожи на него, но полностью развитые рога в норме имеют только два отростка, их более длинный задний отросток не раздваивается, как у пампасного оленя. Странное название *Hippocamelus* («верблюдолошадь») было присвоено этим животным в 1816 г. по странному убеждению, что они занимают промежуточное положение между лошадьми и ламами или, возможно, являются их гибридами. Кажется еще более странным, что еще раньше один южноамериканский натуралист считал их необычными лошадьми и относил к роду *Equus*. Уэмул — подлинное народное название, данное этому оленю арауканскими индейцами.

Два вида *Pudu* — крошечные олени, самые маленькие из всех оленей обеих Америк; максимальная высота в холке составляет у них всего около 415 мм. Рога взрослых самцов короткие шиповидные; и у самцов, и у самок хвост почти отсутствует. Пуду — еще одно правильно используемое название, данное этим животным арауканскими индейцами из Чили. Ареал одного вида тянется практически по всему тихоокеанскому побережью Южной Америки; он встречается также на небольших высотах к востоку от Анд в Аргентине. Другой вид живет высоко в Андах Боливии и Эквадора.

Палеонтологическая летопись сем. *Cervidae* в Южной Америке крайне неудовлетворительна. Она, правда, свидетельствует о наличии нескольких различных форм оленей в раннем плейстоцене (укия), но родственные связи между этими древнейшими известными южноамериканскими оленями неясны. Все шесть ныне живущих родов найдены в позднем плейстоцене (или в некоторых случаях, возможно, в раннем голоцене) в разных пунктах Южной Америки. Описано несколько вымерших родов, но иногда лишь по обломкам рогов, идентификация которых сомнительна. Некоторые роды, например *Agalmaceros* Hoffstetter из плейстоцена Эквадора, явно отличаются от любого из ныне живущих родов. Этот и некоторые другие вымершие роды, как, например, *Antifer* Ameghino из Аргентины, позволяют считать, что к концу плейстоцена олени Южной Америки были более разнообразны, чем в настоящее время. Происхождение и дивергенция южноамериканских представителей этого семейства остаются неясными, если не считать, что по крайней мере род *Odocoileus* возник, по всей вероятности, в Северной Америке и относительно поздно расселился в Южную.

Современная южноамериканская фауна наземных млекопитающих сведена в табл. 13, в которой перечислены современные отряды и семейства и приведено число современных родов и видов в каждом семействе. Эти числа до некоторой степени зависят от личного мнения исследователя, и их нельзя рассматривать как твердо установленные факты, однако они дают представление об относительном разнообразии разных групп. В сомнительных случаях я чаще следовал Кабрере, чем какому-либо другому авторитету. Каталог Кабреры составлен именно для континентальной Южной Америки. Другие списки и подсчеты, как, например, Гершковича, более современны и столь же авторитетны, но в них включены роды и виды неотропической части Северной Америки, а также (в особенности у Гершковича) таксоны, населяющие разные острова Карибского моря, которые, по моему, не следует включать в Неотропическую область.

Таблица 13

Оценка числа таксонов современных млекопитающих Южной Америки и связь их происхождения с разными фаунистическими пластами

	Число таксонов	
	роды	виды
Происходящие из пласта 1		
Marsupialia		
Didelphidae (опоссумы)	12	67
Caenolestidae	3	7
Xenarthra		
Dasypodidae (броненосцы)	9	16
Bradypodidae (древесные ленивцы)	2	3
Murgtesophagidae (муравьеды)	3	3
Суммарное число и процент для пласта 1	29 (18%)	96 (20%)
Происходящие из пласта 2		
Primates		
Cebidae (капуцины и др.)	12	26
Callithricidae (мармозетки)	5	16
Rodentia		
Erethizontidae (американские дикобразы)	3	8
Caviidae (морские свинки и др.)	6	9
Hydrochoeridae (водосвинки)	1	1
Chinchillidae (шиншиллы)	3	3
Dasyproctidae (агути)	2	2
Cuniculidae (паки)	1	1
Dipomyidae (пакараны)	1	1
Octodontidae (дегу и др.)	6	8
Abracomidae (шиншилловые крысы)	1	2
Echimyidae (колючие шиншиллы)	16	44
Myocastoridae (нутрии)	1	1
Суммарное число и процент для пласта 2	58 (36%)	122 (26%)

Продолжение

	Число таксонов	
	роды	виды
Происходящие из пласта 3		
Insectivora		
Soricidae (землеройки)	1	1
Lagomorpha		
Leporidae (кролики)	1	2
Rodentia		
Sciuridae (белки)	3	13
Cricetidae (хомяковые)	38	185
Heteromyidae (мешотчатые прыгуны)	1	3
Carnivora		
Canidae (лисицы и др.)	6	11
Ursidae (медведи)	1	1
Procyonidae (еноты и др.)	5	5
Mustelidae (скунсы, выдры и др.)	5	6
Felidae (кошки)	2	10
Perissodactyla		
Tapiridae (тапиры)	1	3
Artiodactyla		
Tayassuidae (пекари)	2	3
Camelidae (ламы и др.)	2	4
Cervidae (олени)	6	10
Суммарное число и процент для пласта 3	74 (46%)	257 (54%)
Общая сумма	161	475

Далее, в табл. 13 современная фауна разделена на потомков каждого из трех основных фаунистических пластов; первая группа рассматривалась в гл. 6, вторая — в гл. 11, а третья — в данной главе.

Прежде чем закончить рассмотрение современной фауны и перейти в следующей главе к более общим заключительным рассуждениям более теоретического характера, следует кое-что сказать о южноамериканских летучих мышах (Chiroptera). Как уже было сказано, рассмотрение летающих и водных млекопитающих Южной Америки не входит в задачи данной книги. Летучие мыши, единственные настоящие летающие млекопитающие, исключены не потому, что их филогенетические взаимоотношения и зоогеографическую историю нельзя проанализировать, а потому, что их следует анализировать совершенно иными методами; кроме того, их история, даже если бы она была хорошо известна (чего на самом деле нет), не могла бы внести какие-либо поправки в историю нелетающих наземных млекопитающих или добавить к нашим знаниям о ней что-либо существенное.

Палеонтологические данные по летучим мышам Южной Америки почти отсутствуют. Известен только один ископаемый

род, происходящий из фриасия Колумбии (средний миоцен), и этот род, *Notonycteris*, близкородствен современному южноамериканскому роду *Vampyrum*, который, кстати сказать, несмотря на свое название, не относится к сем. вампиров. Известные нам плейстоценовые летучие мыши, насколько это установлено, относятся к ныне живущим родам и видам. Летучие мыши способны преодолевать довольно обширные морские преграды, хотя они делают это нечасто; таким образом они заселили не только все континенты, но также и все океанические острова, кроме самых изолированных. Достигнув новой суши, они дивергируют там довольно быстро и на самых разных уровнях — от новых подвидов до новых семейств. По всей вероятности, летучие мыши заселяли Южную Америку на протяжении кайнозоя несколько раз, но эти вторжения, распределенные во времени в известной степени случайно, нельзя соотнести с отдельными ископаемыми пластами на основании результатов изучения современных летучих мышей, т. е. тех единственных данных, которыми мы располагаем.

В настоящее время Южная Америка обладает самой богатой фауной летучих мышей по сравнению с любой другой областью земного шара. В зависимости от принимаемой системы, среди них различают от 9 до 11 семейств и около 65 родов по новейшим системам. (Гершковец различает 80 родов, но это — для Неотропической области в его понимании, т. е. в их число входит около 15 родов, не представленных в фауне континентальной Южной Америки.) По характеру распространения роды варьируют от таких, например, которые известны из единственной местности в Бразилии (*Depranycteris*), до таких, которые распространены практически по всему земному шару (*Myotis*). Их история несомненно богата и сложна, но изучена она плохо, и обсуждать ее дальше мы здесь не будем. Интересно, что другие летающие позвоночные — птицы — сходны с летучими мышами как по своей способности преодолевать океанические преграды через длительные (но в геологическом смысле частые) случайные промежутки времени, так и по своей быстрой локальной дивергенции, происходящей после того, как они достигают новой суши; их сближает также то обстоятельство, что Южная Америка богаче разнообразными таксонами птиц, чем какой-либо другой регион. Некоторые основные моменты истории южноамериканских птиц исследовал Эрнст Майр, основываясь почти целиком на данных о современной фауне.

ЛИТЕРАТУРА

Большинство сводок и обзоров, имеющих отношение к данной главе, уже приводились в литературе к предыдущим главам. Подробных современных исследований по позднекайнозойским фаунам Южной Америки в целом мало. Здесь мы приводим ссылку на некоторые классические сочинения такого рода.

а также на монографию по одной плейстоценовой группе и на книгу по хищникам, упоминаемые в данной главе.

- Boule M., Thevenin A.* 1920. Mammifères fossiles de Tarija. Paris, Imprimerie Nationale. (Фауна Тариха происходит из плейстоцена Боливии.)
- Cabrera A.* 1957, 1960. Catálogo de los mamíferos de America del Sur. Revista, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", 4, № 1, 2.
- Cabrera A., Yepes J.* 1940. Mamíferos Sud-Americanos (vida, costumbres, y descripción). Buenos Aires, Historia Natural Ediar.
- Ewer R. F.* 1973. The carnivores. Ithaca, Cornell University Press.
- Hoffstetter R.* 1952. Les mammifères pleistocènes de la République de l'Equateur. Mémoires de la Société Géologique de France, n. s., 31, 1—391.
- Kraglievich L.*, 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Montevideo, Imprenta El Siglo Ilustrado.
- Simpson G. G., Paula Couto C. de* 1957. The mastodonts of Brazil. Bulletin of the American Museum of Natural History, 112, 125—190.
- Van Gelder R. G.* 1978. A review of canid classification. Amer. Mus. Novitates. 2646, 1—10.
- Walker E. P. et al.* 1975. Mammals of the world. (Содержит иллюстрации всех ныне живущих южноамериканских родов.)

ИСТОРИЯ ЮЖНОАМЕРИКАНСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК ЭКСПЕРИМЕНТ И ДОКУМЕНТ

Дойдя до этого места, ни один читатель не сможет не увидеть в истории фауны Южной Америки увлекательную историю. В самом деле, ведь слово «история» имеет двойкий смысл: история как последовательность событий прошлого и история как повесть о тех или иных событиях. Наша повесть ничуть не хуже других: в ней есть элемент тайны, и эта тайна все еще не раскрыта до конца. Она вполне заслуживает внимания сама по себе, однако она была бы менее интересна, если бы не имела других аспектов. А таких аспектов много, и они разнообразны. В предыдущих главах, там где это было уместно, мы упоминали о вопросах, имеющих более широкое значение и более глубокую сущность. Здесь, в этой заключительной главе, дается обзор различных аспектов более или менее теоретического характера и обсуждаются некоторые специальные вопросы.

Историю южноамериканских млекопитающих можно рассматривать как эксперимент без лаборатории, случайно представленный нам природой. Этот великий эксперимент в популяционной биологии, экологии, биогеографии и других областях не только затрагивает беспримерно большое число разнообразных популяций и события столь же беспримерного уровня сложности, но и охватывает периоды времени, несравненно более длительные, чем любой лабораторный эксперимент. Это тот размах и тот масштаб времени, которые на самом деле присущи эволюции. Никто не сомневается в том, что результаты лабораторных экспериментов, проводимых популяционистами, генетиками и другими биологами, изучающими эволюцию на организменном уровне, необходимо привлекать для интерпретации событий, происходящих на большой арене, однако для полного понимания всего, что из этого вытекает, необходимо привлечь и то, что нам известно об этих более крупных событиях. Полевые исследования экологов, этологов, биогеографов и других биологов, менее ограниченные в пространстве и проводимые на более высоком уровне сложности, также полезны, но они, подобно лабораторным исследованиям, ограничены во времени, и их необходимо дополнять данными о процессах, протекавших на протяжении миллионов и миллиардов лет.

В истории южноамериканских млекопитающих прошлое выступает с необычайной ясностью и четкостью, что особенно ценно для природного эксперимента, который хорошо (хотя и далеко не полно) документирован и протекал при особых обстоятельствах и в несколько упрощенных условиях. Один из главных моментов этой истории достаточно подробно рассматри-

вался в предыдущих главах, но здесь его можно резюмировать и представить в несколько более широком плане: в три разные периода времени разные группы млекопитающих каким-то образом появляются на континенте, где имеются разнообразные экологические ниши, открытые для них и их потомков. Когда это произошло впервые — точно и объективно не установлено, но, по всей вероятности, это было в конце мелового периода. Данные, которыми мы располагаем, показывают, что древнейшие предковые фауны, имеющие непосредственное отношение к фаунам кайнозоя, или Века млекопитающих, были в целом в высшей степени своеобразны как по составу, так и по объему групп. Происхождение их все еще остается в значительной степени загадочным. В состав этих фаун входили только сумчатые, ксенартры и копытные. К раннему эоцену, т. е. в касамайорском веке наземных млекопитающих, все эти группы претерпели адаптивную радиацию, в результате которой возникло по крайней мере 20 семейств и около 100 родов. Мы не знаем, сколько времени заняла эта замечательная диверсификация, но даже по максимальной оценке время, которое мог занять этот процесс — порядка 15, самое большее 20 млн. лет, — указывает на то, что в данном случае мы имеем дело с необычайно быстрой эволюционной дивергенцией и дроблением эволюционных линий (кладогенезом). Поскольку темпы эволюции на протяжении всего этого интервала вряд ли были равномерными, очевидно, что в какой-то период (или периоды) они должны были быть исключительно высокими.

Следующий эпизод, имеющий отношение к рассматриваемой нами проблеме диверсификации фаун в широких масштабах, можно датировать более точно. Первые приматы и грызуны, очевидно, попали в Южную Америку в самом конце эоцена или начале олигоцена, т. е. примерно 37—40 млн. лет назад. Палеонтологическая летопись приматов настолько бедна, что никакие подробности об их экспансии нам неизвестны, однако по результатам этой экспансии, проявившимся в современной фауне, можно не сомневаться в ее крупных масштабах. По грызунам, происходящим от появившихся в то время в Южной Америке чужеземцев, т. е. по кавиоморфам, имеются хорошие палеонтологические данные. Они показывают, что их основная радиация на семейства и соответственная еще большая диверсификация родов и видов происходили настолько быстро, что в геологическом смысле кажутся почти мгновенными. Совершенно очевидно, что диверсификация и специализация еще более древних групп не привели к использованию ими всех образов жизни, возможных в существовавших в то время условиях среды, а оставили свободными многие экологические ниши, которые были очень быстро заняты кавиоморфными грызунами. Даже в современной фауне они по-прежнему удерживаются в большинстве этих ниш или адаптивных зон.

Последним и самым сложным эпизодом среди такого рода природных экспериментов был, конечно, Великий американский обмен. Большая его часть хорошо документирована. Нам известно, что он начался не позднее чем в уайкерии случайным заносом из Центральной Америки; в монтеэрмосии, когда связь между двумя континентами стала теснее, он превратился в тоненькую, но непрерывную струйку и достиг расцвета в укии, т. е. уложился по существу в промежуток времени продолжительностью менее 10 млн. лет. Опять-таки имеются данные, ясно указывающие на то, что в течение некоторых отрезков этого длительного эпизода эволюция происходила с необычайно высокой скоростью, но точной количественной оценке этой скорости препятствует, в частности, практическое отсутствие надежных данных о том, какого уровня диверсификации и специализации достигали в Центральной Америке бывшие обитатели Северной Америки, прежде чем их полчища попадали в Южную. Было показано, что самым замечательным отдельным эпизодом в быстром заселении Южной Америки млекопитающими, жившими прежде в Северной Америке, была грандиозная экспансия грызунов сем. хомяковых. Если та часть их экспансии, которая происходила именно в Южной Америке, началась в среднем плиоцене (что я, как и другие исследователи этого вопроса, считаю вполне вероятным), то скорость эволюции в процессе этой экспансии была действительно захватывающей, однако вопреки утверждению некоторых оппонентов она была не выше той, какая представляется правдоподобной, исходя из данных популяционной генетики и видообразования вообще. Если допустить другую крайность, а именно что экспансия началась в Южной Америке в раннем миоцене, событие это не станет менее замечательным, однако в таком случае скорости видообразования будут заметно ниже, чем можно было бы ожидать при данных обстоятельствах. А обстоятельства вновь сложились таким образом, что прежние обитатели Южной Америки не заняли все экологические ниши, часть которых возникла, вероятно, в результате самого обмена, а также плейстоценовых изменений рельефа и климата.

До сих пор я рассматривал все эти явления с точки зрения двух процессов: изменения популяций в пределах эволюционных линий и изменения числа таких эволюционных линий. Первый процесс сейчас обычно называют анагенезом, хотя Бернгард Ренш (Bernhard Rensch), считающийся автором этого термина, придавал ему пусть отличающийся лишь чуть-чуть, но явно иной смысл. Второй процесс, в основе которого лежит видообразование в смысле разделения одной эволюционной линии на две или более, часто называют кладогенезом. Существует, однако, еще один совершенно иной тип эволюционного изменения — изменение состава сообществ. На него, безусловно, оказывают влияние и анагенез, и кладогенез, но перестройка сообществ — явление

совсем иного рода и теоретически в каждом конкретном случае не требует обязательного участия ни того, ни другого из этих двух процессов, хотя обычно они в ней участвуют.

Изменения состава сообществ удобно выражать числом таксонов (видов, родов, семейств и т. п.), присутствующих в данном районе или области в последовательно сменяющие друг друга интервалы времени. Большая часть этой книги была посвящена такому анализу для Южной Америки в целом, проведенному в широком плане, главным образом на уровне семейств. Существуют и другие способы изучения эволюции сообществ в рамках более количественных и более теоретических понятий; некоторые из них мы сейчас кратко рассмотрим. Возможности приложения таких методов к истории южноамериканских млекопитающих пока еще ограничены, но они перспективны и уже дают кой-какие результаты.

Пусть нам даны таксономические списки фаун для некоего места или региона: требуется получить представление, желательно в количественном выражении, о перестройке таксонов от одного периода времени до другого. Один простой и полезный метод был уже проиллюстрирован в гл. 15. С помощью такого индекса, как $(100C)/N_1$, можно выразить сходство не только между фаунами, одновременно существовавшими в разных местах, но также и между последовательно сменявшимися друг друга фаунами в одном и том же пункте или регионе. В таком случае этот индекс становится мерой перестройки фауны — чем он ниже, тем больше перестройка.

Допустив, что число таксонов в последовательных фаунах постоянно, что скорости эволюции и миграции также были постоянными и что выборка по существу полная и объективная, Бьорн Куртен (Kurtén, 1960) показал возможность получить индекс, теоретически пропорциональный абсолютному возрасту. Если для какой-либо определенной фауны установлен возраст в годах, например радиометрическими методами, то можно оценить «период полураспада» фауны, т. е. время, в течение которого половина таксонов этой фауны окажутся вымершими; полученную оценку можно далее использовать для оценки возраста остальных рассматриваемых фаун. Последнее и было главной целью Куртена, однако его исходные данные служат также мерой перестройки фауны. Этот метод оказался довольно эффективным для фаун европейского плейстоцена; где большинство видов и их последовательность хорошо известны. Куртен получил показатели для моллюсков и для млекопитающих. Для млекопитающих среднего и позднего плейстоцена значения «периодов полураспада» оказались совершенно различными: 84 000 и 343 000 лет соответственно. Это указывает, что перестройка в среднем плейстоцене происходила гораздо быстрее, чем в позднем. Среднее значение этого показателя для всего неогена

(второй половины Века млекопитающих), составившее 1 800 000 лет, указывает на еще более низкую среднюю скорость перестройки.

Информация о видах ископаемых млекопитающих Южной Америки (иначе говоря, региональная выборка) отнюдь не столь хороша, чтобы можно было сравнительно надежно оценить скорость перестройки фауны. Выборка на родовом уровне хотя и лучше, чем на видовом, но для континента в целом также недостаточно достоверна; однако она может дать некоторое представление о перестройке фауны для ограниченных промежутков времени и конкретных районов. Дэвид Уэбб (Webb, 1976) использовал иной метод оценки перестройки фауны млекопитающих Аргентины в период от позднего миоцена до плейстоцена. Он оценил продолжительность каждого из соответствующих веков в миллионах лет и подсчитал для каждого века число родов, впервые ставших известными в этом веке, и родов, встречающихся в нем в последний раз. Затем он подсчитал число первых и последних известных нам появлений за 1 млн. лет и принял среднюю между этими двумя цифрами в качестве средней скорости изменения числа родов, а следовательно, в качестве средней скорости перестройки фауны для каждой рассмотренной хронологической единицы. Он привел следующие средние скорости для установленных веков, которые мы приводим здесь от самого молодого (позднего плейстоцена) до самого древнего (раннего плиоцена):

Энсенадий и луханий (вместе)	38
Укий	12,7
Чападмалалий и монтеэрмосий	16,3 (24,5)
Уайкерий	3,2 (4,1)
Часикий	3,2 (2,5)

Эти оценки представляются мне интересными и показательными в одних отношениях, но сомнительными — в других. Спорны использованные здесь продолжительности веков. Энсенадий и луханий, возможно, были вдвое длиннее принятой Уэббом оценки, а в таком случае средняя скорость перестройки составит лишь половину приведенной. Следует, возможно, принять более низкие оценки продолжительности чападмалалия—монтеэрмосия и уайкерия, а поэтому числа, приведенные в скобках, представляются более вероятными. Адекватность выборки почти наверное выше для одних интервалов времени, чем для других. Трудно понять, почему бы в среднем или позднем плиоцене перестройка протекала быстрее, чем в укии, когда обмен несомненно достиг наивысшей фазы. Более высокое значение для энсенадия—лухания тоже неожиданно, но это вероятно, не артефакт. Существенное влияние на него оказал высокий уровень вымирания где-то в конце лухания. Эти сомнения высказываются здесь не в укор Уэббу, а для того, чтобы подчеркнуть, что имею-

щиеся в нашем распоряжении данные не вполне пригодны для такого подробного анализа главным образом вследствие вариаций выборок и неточности датирования. Однако эти данные и этот анализ позволяют считать почти несомненным, что перестройка на уровне родов в позднем миоцене и раннем плиоцене протекала гораздо медленнее, чем в позднем плиоцене и плейстоцене, т. е. дают нам еще одно косвенное свидетельство Великого обмена.

Я провел анализы для фаун нескольких более древних веков наземных млекопитающих, но не привожу здесь полученные результаты, поскольку лежащие в их основе данные еще менее достоверны, чем данные по тем более поздним векам, которые анализировал Уэбб. Они, однако, показывают, что в Аргентии скорость перестройки на родовом уровне в эоцене и олигоцене — раннем миоцене была выше, чем в позднем миоцене и раннем плиоцене. (Все данные Уэбба относятся к Аргентине и лишь небольшая часть — к Патагонии; что же касается более древних материалов, то они относятся главным образом к Патагонии.)

Мы уже отмечали, что перестройка фауны происходила непрерывно и была значительной даже во время длительных периодов изоляции и относительной стабильности физико-географических условий. Мы приводили также многочисленные и крайне резко выраженные примеры конвергентной эволюции, привлекая к ним особое внимание. Здесь же мы хотим подчеркнуть, что эти потенциальные возможности эволюции носят всеобщий характер. Просто в истории Южной Америки они проявляются особенно ясно и четко.

Еще один общий принцип эволюции, хорошо иллюстрируемый историей южноамериканской фауны, — это принцип экологического замещения. На этом континенте древние местные травоядные копытные были сначала частично замещены грызунами, а в конечном итоге полностью замещены копытными, которые поздно мигрировали из Северной Америки. Место, занимаемое одной группой в данном сообществе, и ее экологические функции могут перейти к другой группе, весьма далекой по биологическому и географическому происхождению. Среди всеядных и плотоядных животных Южной Америки также прослеживается заслуживающий внимания ряд последовательных замещений, частичных или полных. Сначала все эти формы принадлежали исключительно к различным семействам сумчатых. Одно семейство, Didelphidae (опоссумы), никогда не было замещено и процветает и поныне. Сами опоссумы фактически заняли место некоторых мелких представителей другого семейства сумчатых — Vorhyaenidae; это семейство теперь полностью вымерло, причем различные его ветви замещены представителями сем. собачьих (Canidae), енотовых (Procyonidae) и кошачьих (Felidae). Своеобразное осложнение ситуации здесь состоит в том, что некоторые из крупных бегающих хищников, принадлежавших

к боргиенидам, долгое время находились в конкурентных взаимоотношениях с крупными бегающими хищными птицами, которые, по всей вероятности, также охотились на мелких копытных млекопитающих. Эти птицы тоже вымерли, и их место заняли собачьи и кошачьи. Замещение боргиенид представлено в графической форме Маршаллом (Marshall, 1978). В Южной Америке существуют и по сей день существуют многочисленные плотоядные рептилии; некоторые крокодилы и змеи достигают довольно крупных размеров, и среди них есть немало форм, конкурирующих в борьбе за жертву из числа млекопитающих. Концентрируя свое внимание на наземных млекопитающих, мы не должны забывать, что на протяжении всей своей истории они жили в сообществах, где они неизбежно взаимодействовали со многими другими животными, а также со многими видами растений.

Гарри Джерисон (Harry Jerison) много писал о неотропических травоядных (имея в виду только южноамериканских и не касаясь центральноамериканских и вест-индских) как об «эволюционном эксперименте» в развитии мозга и интеллекта. Этот специальный вопрос представляет широкий интерес, и о нем следует сказать несколько слов. Исследования Джерисона основаны главным образом на отливах головного мозга ископаемых животных, т. е. на слепках полости черепа, которые у млекопитающих дают довольно точное представление относительно объема и общей формы мозга, но не всегда во всех подробностях передают строение его поверхности. Джерисон определял объем отливов, а по этим объемам оценивал вес мозга. Он производил также оценку веса тела животных, во многих случаях вымерших, посткраниальный скелет которых неизвестен; в этих случаях размер и вес оценивают приблизительно, исходя из размеров черепа. По этим данным Джерисон вычисляет показатель, названный им коэффициентом энцефализации, или сокращенно КЭ.

Давно известно, что у мелких млекопитающих вес головного мозга по отношению к общему весу тела больше, чем у крупных; считается, что это просто обусловлено размерами и никак не связано с эффективностью или какими-либо другими функциональными характеристиками мозга. Поэтому для определения размеров мозга, независимых от абсолютных размеров тела, Джерисон и другие исследователи пользуются формулой $E = kP^{2/3}$, где E — ожидаемый размер мозга, k — константа, выведенная как среднее по большому числу экземпляров соответствующих животных, а P — вес тела любой данной особи. Опираясь на обширную серию измерений по современным млекопитающим, Джерисон использует для константы k значение 0,12. Таким образом, имея приблизительную оценку веса тела вымершего млекопитающего, можно вычислить «ожидаемый размер мозга», умножив вес тела, возведенный в степень $2/3$, на 0,12. (Это

вычисление может показаться сложным, но его нетрудно произвести с помощью даже карманного калькулятора.) Затем Джерисон определяет отношение веса мозга вымершего животного, оцененного по отливам, к «ожидаемому весу мозга», которое и составляет его КЭ. У человека среднее значение КЭ больше 7, т. е. его мозг в семь с лишним раз крупнее, чем следовало бы ожидать, исходя из общих размеров тела, если считать выражение $0,12 P^{2/3}$ надежным для расчета такого «ожидания». Человек вообще по своей натуре достаточно самоуверен; поэтому его не удивит тем, что у него самый высокий коэффициент энцефализации среди известных.

Причиной, побудившей Джерисона вычислять значения КЭ

Таблица 14

Джерисоновские коэффициенты энцефализации (КЭ) для некоторых копытных Северной и Южной Америки (по Jerison, 1973, с изменениями)

	Число родов	КЭ	
		пределы	среднее
Северная Америка			
«Архаичные копытные» (в основном эоцен)	12	0,11—0,37	0,20
«Палеогеновые копытные» (эоцен и олигоцен)	19	0,19—0,92	0,43
«Неогеновые копытные» (миоцен—плейстоцен)	13	0,26—0,98	0,64
Южная Америка			
«Палеогеновые» (касамайорий—десеадий)	8	0,20—0,91	0,48
«Неогеновые» (колуапий—луханий)	11	0,26—0,82	0,48

Примечание. Значения получены для небольших выборок, взятых из обширных фаун и представляющих ряд совершенно различных эволюционных линий, а не последовательные этапы развития какой-нибудь одной линии. Однако среди них есть несколько родов, родственных друг другу и достаточно близких, чтобы считать их предками и потомками на родовом уровне. Для Северной Америки (в хронологической последовательности от более древних к более молодым) это следующие роды:

Род	КЭ
<i>Mesohippus</i>	0,88
<i>Merychippus</i>	0,98
<i>Pliohippus</i>	0,62

что представляется неким регрессом. Для Южной Америки:

<i>Proadinothierium</i>	0,48
<i>Adinothierium</i>	0,38
<i>Toxodon</i>	0,45

Toxodon относится к тому же семейству, что и *Adinothierium*, но не является потомком последнего. Смена значений КЭ от *Proadinothierium* к *Adinothierium* также представляется как регресс.

для вымерших южноамериканских копытных первого фаунистического пласта (сам он этим термином не пользуется), и причиной, заставившей нас рассматривать здесь этот вопрос, было его предсказание, что у южноамериканских копытных (древние местные формы) будет обнаружено слабое возрастание значений КЭ в отличие от значений, полученных им для североамериканских млекопитающих. Он сделал такое предсказание на основании гипотезы о том, что у южноамериканских копытных не происходило прогрессивного развития интеллекта, поскольку на них охотились предположительно менее прогрессивные сумчатые хищники, тогда как североамериканские копытные прогрессировали по интеллекту, поскольку на них охотились более прогрессивные плацентарные хищники. Полученные Джерисоном цифры, представленные в иной, более простой форме в табл. 14, позволяют сопоставить значения КЭ.

Нельзя считать твердо установленным, что КЭ действительно служит мерой того, что можно назвать «интеллектом». Термин «энцефализация» в этом смысле более нейтрален, хотя Джерисон склонен коррелировать энцефализацию с интеллектом. Собственно говоря, единодушного мнения о том, что такое интеллект, можно ли его измерить и как это сделать, не существует. Все же есть основания считать, что КЭ как-то отражает «умственные способности» в самом широком, обиходном смысле. Значения, полученные для южноамериканского природного эксперимента, согласуются с предсказанием Джерисона, но я не считаю, что это непременно свидетельствует в пользу его гипотезы. Как ни скудны имеющиеся в нашем распоряжении данные, они все же кое-что говорят нам о южноамериканских копытных, однако я не вижу оснований думать, что их можно объяснить особенностями хищников, живших одновременно с этими копытными.

Все копытные Южной Америки, о которых идет речь, принадлежат к первому фаунистическому пласту: это означает, что их предки жили в Южной Америке с какого-то времени в позднем мелу и на протяжении большей части своей последующей истории оставались изолированными на этом континенте. Имеющиеся данные и их анализ, насколько можно судить, говорят о следующем: во-первых, у этих копытных в целом степень энцефализации сильно варьировала; во-вторых, ее среднее значение для этих животных изменялось не сильно; и в-третьих, этот показатель близок к среднему значению, полученному для менее «архаичных» эоценовых и олигоценовых копытных Северной Америки. Приводимая Джерисоном выборка, которую он называет «палеогеновыми копытными» Северной Америки, отличается от его «архаичных копытных» не столько по возрасту, сколько по происхождению. Ни одно из «палеогеновых копытных» не имело предков или близких родичей среди «архаичных копытных». Они представляли собой новую волну в фауне, которая в отличие от

фауны Южной Америки *не была* изолирована в раннем эоцене. Кроме того, среди североамериканских копытных, отнесенных в табл. 14 к «неогеновым», есть копытные, не имевшие более ранних североамериканских предков; возможно, что их присутствие или их влияние внесло известный вклад в возрастающую энцефализацию фауны копытных в целом. Различия в происхождении, истории, экологической приспособленности могут служить по крайней мере столь же, если не более вероятным объяснением очевидных различий в степени энцефализации, как и гипотетическое влияние более или менее прогрессивных хищников.

Можно сделать два других предсказания, а затем проверить их на этом природном эксперименте. Первое состоит в том, что общий уровень энцефализации фауны млекопитающих возрос в десеадии с появлением групп, не имевших более ранних южноамериканских предков, несмотря даже на то, что состав живших в то время хищников не изменялся; второе предсказание постулирует заметное общее возрастание энцефализации в плейстоцене с появлением как новых копытных, так и новых хищников. Мы не располагаем сейчас данными, необходимыми для настоящей проверки того или другого из этих предсказаний, но цифры Джерисона все же позволяют вывести некоторое заключение по первому из них, пусть не очень убедительное, но наводящее на размышления. Джерисон приводит пять значений КЭ для додесеадских копытных с пределами колебаний от 0,20 до 0,51 (среднее 0,37) и пять — для десеадских копытных с пределами колебаний от 0,28 до 0,91 (среднее 0,46), что совпадает с нашим предсказанием по крайней мере в смысле направления изменений. В дальнейшую проверку следовало бы включить самих новичков, но в настоящее время о степени энцефализации десеадских грызунов и приматов данных нет. Из группы «неогеновых копытных» Джерисон приводит значения КЭ только для двух плейстоценовых родов, причем эти значения весьма низкие — 0,26 и 0,45. Можно было бы ожидать, что если степень энцефализации была важна для выживания, то последние выжившие представители древней группы имели бы более высокие значения КЭ, но для такого вывода выборка слишком мала. Для южноамериканских плейстоценовых копытных в целом никаких цифр у нас нет, а между тем среди них были новички — представители групп, у которых в других случаях КЭ очень высок: у лошадей, например, он близок к 1, а у мастодонтов — к 2.

Эти рассуждения не могут превратиться в окончательные выводы, пока мы не будем располагать значительно более полной информацией; однако я уверен, что они приоткрывают завесу над крайне интересными вещами, оправдывая тем самым место, отводимое этому специальному вопросу в нашей книге, которое иначе могло бы показаться незаслуженно большим.

Более широкий аспект, неотделимый от изложенной выше

истории, — это ее значение для биогеографии. Все наше повествование проходило на географическом фоне. Нахождение некоего ископаемого остатка животного в том или ином конкретном месте — реальный факт; такими же фактами являются наблюдаемые нами признаки этого ископаемого остатка. Все дальнейшие рассуждения, связанные с интерпретацией этих фактов, и оценки их значения — всего лишь предположения, вероятность которых колеблется в широких пределах — от почти полной (но не абсолютной) достоверности до простых догадок. Почти достоверно, что вид, представленный ископаемым остатком, жил в том самом месте, где был найден этот остаток или поблизости от него. Обычно можно считать весьма вероятным, что этот вид существовал в некий момент геологического времени, который с различной степенью точности можно установить принятыми методами геохронологии (хотя здесь возможны исключения, а поэтому следует быть начеку). Таковы некоторые палеобиогеографические факты и весьма вероятные предположения. Кое-какие более широкие выводы из них могут быть вполне вероятными, но могут оказаться менее четкими и менее вероятными, чем исходные факты.

Довольно вероятно, что Южная Америка с некоторого времени, самое позднее — с позднего мела, представляла собой самостоятельный материк. Вероятно далее, судя по палеонтологическим и геологическим данным, что к концу мела Южная Америка была полностью окружена морями, игравшими роль барьеров, и оставалась в таком положении до какого-то времени в плиоцене, когда она соединилась сухопутным перешейком с Северной Америкой. Исходя из имеющихся данных, представляется вероятным, хотя и в меньшей степени, вывод о том, что в какое-то раннее, по-видимому меловое, время было возможно некоторое расселение наземных организмов между Южной Америкой и Австралией в одном или обоих направлениях. Вряд ли можно думать, что между ними существовало непрерывное сухопутное соединение, но если предыдущее предположение верно, то придется допустить, что Австралия в то время находилась вблизи Антарктиды, а затем в результате дрейфа заняла свое нынешнее место, далекое от Антарктиды. Это — самый вероятный или даже единственный вывод о роли дрейфа материков в биогеографии известных нам млекопитающих Южной Америки. Возможно, что и Южная Америка располагалась в то время ближе к Антарктиде, чем сейчас, но ни один известный нам факт не делает такое предположение необходимым или хотя бы явно вероятным. На основании других данных можно предполагать, что океанический разрыв между Южной Америкой и Африкой в раннем кайнозое был уже, чем сейчас, но даже и при этом, он, по-видимому, оставался серьезной преградой. Почти наверное в позднем мелу и палеоцене между Северной и Южной Америкой происходило

некоторое расселение в результате заноса из-за моря. Возможно, что такое расселение имело место и между Южной Америкой и Африкой, но ни один известный нам факт не требует именно такого истолкования и не делает его более вероятным, чем любое другое.

Очень возможно, что грызуны и приматы развивались где-то в другом месте и попали в Южную Америку в результате дрейфа на плавнике примерно в конце эоцена. Откуда они прибыли — из Северной Америки или из Африки — остается неясным. В Южной Америке они развивались независимо. Почти наверное семейства наземных млекопитающих, впервые появляющиеся в палеонтологической летописи Южной Америки в уайкерии и позднее, были североамериканского происхождения. По крайней мере некоторые из них продолжали эволюционировать и после переселения в Южную Америку, однако остается практически неясным, какой степени дифференциации они достигли в южной части Северной Америки. Эволюция некоторых из них, вероятно, именно там и протекала, во всяком случае до уровня родов. Тропическая Северная Америка оказалась включенной в состав Неотропической области (понимаемой статически), потому что в период плиоцена — голоцен ее фауна млекопитающих стала смесью северных южноамериканских и южных североамериканских элементов — смесью, больше сходной с фауной Южной Америки в целом, чем с остаточной постплейстоценовой фауной внетропической Северной Америки.

К этому сводится то, что я считаю возможным с достаточной уверенностью сказать сейчас о широких аспектах исторической биогеографии наземных млекопитающих Южной Америки на основе данных, приведенных в предыдущих главах. Недавно возникли некоторые разногласия относительно общих принципов биогеографии. Я изложу здесь предположительно противоположные точки зрения, доведя их до крайности. Согласно одной из них, если родственные группы наземных организмов встречаются в разных регионах, то это означает, что их общие предки первоначально занимали оба эти региона и соединявшую их непрерывную сушу, а затем оказались разделенными какой-либо преградой и эволюционировали независимо друг от друга как самостоятельные группы потомков. При этом не происходит никакого расселения и, в частности, никакого заноса из-за преграды. Энтузиасты, считающие этот процесс главным или основным принципом биогеографии, называют его «викариансом»; этот термин кажется синонимом (что они иногда и признают) общепринятого термина «аллопатрия», который просто означает, что эволюция родственных видов происходила в географически изолированных друг от друга областях. Другой процесс, который иногда провозглашают общим принципом биогеографии, предполагает возникновение новых видов из небольших популяций, занимающих ограниченную

территорию, путем их последующей экспансии как по численности, так и по занимаемой площади и в конечном счете — расселения в удаленные районы, иногда в результате заноса, связанного с преодолением преград.

Нелепо рассматривать эти два принципа или взгляда на биогеографию как взаимно исключаютые альтернативы. Тем не менее некоторые немногочисленные энтузиасты чрезвычайно горячо отстаивают эту нелепицу и даже доходят до личных выпадов против своих оппонентов, что совершенно недопустимо при обсуждении научных принципов. Почти все биогеографы, и даже некоторые из немногих горячих голов, прекрасно знают, что оба процесса могут происходить и происходят по отдельности или вместе, что существуют промежуточные случаи, а также случаи, не соответствующие ни какой-либо одной из этих моделей, ни обеим вместе. Некоторые приверженцы викарианса связывают его с другими специальными процессами и концепциями, излагать которые здесь нет необходимости, но сам по себе викарианс определяется как аллопатрия, и большинство систематиков и биогеографов давно считают его обычным, хотя и не единственным способом возникновения новых видов. При этом отнюдь не исключается возможность расселения (или его отсутствия) до начала видообразования, во время этого процесса или после него. Разумный биогеограф не ограничивает себя той или другой точкой зрения, а выбирает золотую середину. То, что нам известно об истории южноамериканских млекопитающих, и те заключения, которые можно вывести из этой истории, подтверждают справедливость такого подхода и иллюстрируют его.

Нельзя допустить, чтобы из-за приверженности к рационализму эта книга заканчивалась на низкой ноте слегка укоризненных замечаний о борьбе двух биогеографических школ. В наши дни ведется и другая полемика — полемика о принципах систематики, которая тоже заслуживает некоторых упреков, однако она должна их получать и получает в достаточном количестве от других авторов, так что мы здесь этим заниматься не станем. Мы считаем более уместным закончить книгу на высокой ноте, еще раз указав на грандиозность этой истории; на свет, который этот великий природный эксперимент проливает на столь многие вопросы, что порой это становится важнее самой истории; на том, как она помогает нам лучше понять процессы эволюции, создавшие нас с вами и все остальные чудеса органической природы. Эта книга — свидетельство того, что усилиями многих преданных науке людей, работавших в течение долгих лет, действительно собраны обширные знания и многие проблемы стали более понятными. Можно надеяться, что дальнейшие открытия и дальнейшие исследования продолжат наше движение вперед к достижению этих ясных и желанных целей.

ЛИТЕРАТУРА

- Для тех, кто желает продолжить изучение общих принципов эволюции и биогеографии, я включил в этот список превосходный современный трактат по эволюции и капитальный труд по биогеографии, который несколько устарел, но тем не менее лучше большинства более новых работ по данному вопросу.
- Darlington P. J.* 1957. Zoogeography. The geographical distribution of animals. New York, John Wiley and Sons.
- Dobzhansky Th., Ayala F. J., Stebbins B. L., Valentine J. W.* 1977. Evolution. San Francisco, W. H. Freeman.
- Jerison H. J.* 1973. Evolution of the brain and intelligence. New York and London, Academic Press.
- Kurtén B.* 1960. Faunal turnover dates for the Pleistocene and late Pliocene. Soc. Sci. Fennica, Commentationes Biologicae, 22, 14 p.
- Marshall L. G.* 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. University of California Publications in Geological Science, 117, i-vi, 1—89.
- Webb S. D.* 1976. Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. Paleobiology, 2, 220—234.

ЗАМЕТКА О ВОССТАНОВЛЕНИИ ОБЛИКА ВЫМЕРШИХ ЖИВОТНЫХ

Представление о том, что палеонтологи восстанавливают весь облик животного по одному зубу или кости, все еще живо среди многих людей, не имеющих прямого отношения к палеонтологии. Писатели используют его для сравнения с другими реальными или предполагаемыми примерами построения широких обобщений на основе ограниченных данных. На самом деле это неправда, и здесь, вероятно, полезно объяснить, каким образом палеонтологи и работающие вместе с ними художники воспроизводят, хотя бы приблизительно, как выглядели вымершие животные, когда они были живыми.

Каждый палеонтолог может узнать зуб лошади (*Equus caballus*), даже если он один. Несмотря на различия между домашними породами и одним чудом сохранившимся диким видом, все лошади действительно похожи друг на друга. В этом случае художник может нарисовать правдоподобное изображение животного по одному-единственному зубу, хотя он и не будет знать, какой длины и какого цвета была шерсть. В действительности это не будет «реконструкцией» или «реставрацией» животного. Это просто результат определения того, что зуб принадлежит хорошо известной и до сих пор существующей группе животных.

Мамонты в отличие от лошадей вымерли. Их зубы напоминают зубы слонов, и из этого факта делается обоснованный вывод, что мамонты по своему облику до некоторой степени напоминали слонов. Тем не менее изображение, основанное на сходстве только по одному зубу, будет, по всей вероятности, далеким от истины. В случае с шерстистым мамонтом, наиболее хорошо изученным из нескольких видов мамонтов, исследователю, восстанавливающему его облик, нет необходимости полагаться на такие сомнительные данные. В Сибири и на Аляске найдены целиком сохранившиеся в мерзлоте трупы шерстистых мамонтов, а в Европе люди каменного века, которые видели шерстистых мамонтов живыми, прекрасно изобразили их на стенах пещер, «Реконструкции» мамонтов, создаваемые современными художниками, — это не подлинные реконструкции по одному зубу или кости, а изображения всего зверя целиком, основанные на остатках из мерзлоты и прижизненных изображениях.

Пример с шерстистым мамонтом, несомненно, совершенно особый, и такой метод создания изображений непригоден для подавляющего большинства вымерших млекопитающих, от которых, за весьма редкими исключениями, сохранились лишь кости и зубы. Восстановление облика вымершего животного на основе его кажущегося сходства с каким-либо ныне живущим зверем

невозможно при отсутствии достаточно близкого сходства, а таких случаев много. Более того, опыт показывает, что даже при наличии некоторого сходства оно может оказаться поверхностным или вводящим в заблуждение. Это видно на примере другого представителя сем. лошадиных (*Equidae*). В 1840 г. Ричард Оуэн, знаменитый английский анатом и палеонтолог, описал ископаемый череп и нижнюю челюсть небольшого животного, которое он назвал *Hyracotherium leporinum*. *Hyracotherium* означает «зверь, напоминающий дамана» или жиряка — мелкое копытное животное, чем-то похожее на кролика, живущее в Африке и юго-восточной Азии; *leporinum* означает «из зайцев» (и кроликов). На самом деле его сходство с даманами или кроликами оказалось в конце концов чисто поверхностным. *Hyracotherium* в действительности совсем не был похож ни на даманов, ни на зайцев.

Позднее, в том же XIX в., а точнее, в 1876 г. не менее знаменитый американский палеонтолог О. Марш (O. Marsh) описал остатки мелкого животного под названием *Eohippus*, что означает «заря лошадей». Марш узнал в нем представителя сем. лошадиных, близкого к предкам наших нынешних лошадей, или, возможно, даже их прямого предка. Такой вывод был бы невозможен, если бы Марш не располагал еще несколькими ископаемыми представителями этого семейства, которые как по геологическому возрасту, так и по анатомическому строению занимали промежуточное положение между *Eohippus* и *Equus*. Затем было установлено, что *Hyracotherium* был весьма похож на *Eohippus* и что на самом деле эти два предполагаемых рода просто идентичны. В конце концов был найден и смонтирован целый скелет зогиппуса (популярное название рода, известного в систематике как *Hyracotherium*). Только после этого стало возможным создать его достаточно правдоподобную реконструкцию. Оказалось, что он не так уж сильно напоминает *Equus* и отнюдь не похож на даманов или кроликов.

Даже по самому первому найденному и описанному экземпляру *Hyracotherium* можно было бы восстановить вид головы этого животного. Когда выяснилось, что *Hyracotherium* относится к сем. лошадиных, создать обоснованную реконструкцию животного в целом все еще оставалось невозможным, пока не стал известен весь его скелет. Можно было сделать вывод, что у этого животного должно было быть от одного до пяти пальцев на каждой ноге, но сколько именно — сказать было нельзя. (Оказалось, что у него было по четыре пальца на передних ногах и по три на задних.) Располагая одними лишь зубами и черепом, о таких признаках, как длина и постановка конечностей, длина хвоста, ширина спины и грудной клетки, которые необходимо знать, чтобы обеспечить достаточное подобие реконструкции, нельзя было даже строить догадки.

Таким образом, первое, что обычно необходимо для реконструкции внешнего вида ископаемого животного, — это знать строение скелета реконструируемых частей тела. Если известны лишь череп и нижняя челюсть, то можно надежно реконструировать только голову. За исключением некоторых ископаемых форм, близкородственных современным животным и сходных с ними, нельзя надежно реконструировать животное в целом, пока не известен весь его скелет. В реконструкциях, созданных для нашей книги, мы строго придерживались этих правил. Здесь это было особенно желательно, поскольку большинство ископаемых млекопитающих Южной Америки не связаны близким родством ни с одним из ныне живущих млекопитающих.

Для преобладающего большинства ископаемых млекопитающих, происходящих из разных районов земного шара, полные скелеты не известны, и это в полной мере относится к Южной Америке. Большая часть вымерших видов описана на основании зубов и обломков челюстей. Сами по себе эти остатки обладают характерными особенностями, они распознаваемы и обычно могут служить надежными доказательствами родственных взаимоотношений, однако на них нельзя полагаться, если нужно восстановить облик животного. К счастью, однако, по многим семействам южноамериканских вымерших млекопитающих найдены полные или почти полные скелеты хотя бы одного их представителя. Из всего палеоцена и эоцена Южной Америки — двух первых эпох Века млекопитающих — до сих пор достаточно полно известен только один скелет, но довольно большая серия более поздних родов известна по скелетам, и для них можно создать полные научные реконструкции.

Следует понять, что некоторые признаки некогда существовавших животных в действительности нельзя определить по ископаемым остаткам и для их воссоздания необходимо обладать известным научным воображением и творческой фантазией. По черепу и челюстям легко восстановить форму головы, расположение ушей, место и относительную величину глаз, положение носа и рта, наличие таких структур, как грызущие передние зубы или бивни. А вот о форме и величине наружного уха, не имеющего костного скелета, приходится только догадываться. У некоторых вымерших южноамериканских млекопитающих был хобот. Хотя он тоже не имел костей, о его существовании можно судить по форме костей носовой области. Был ли, однако, этот хобот коротким, как у тапира, или длинным, возможно даже таким длинным, как у слонов (хотя нам кажется, что нет), можно только догадываться. Поскольку почти у всех современных грызунов есть вибриссы — длинные чувствительные волоски на морде, их можно с достаточным правом изображать на реконструкциях вымерших грызунов, хотя они и не оставляют никаких следов на черепе.

Пропорции тела, конечностей и хвоста легко устанавливаются по скелету, так же как и наличие копыт и когтей. Внешняя форма тела в значительной степени определяется, помимо костей, мышцами, которые приводят кости в движение. Квалифицированное суждение о характере мускулатуры можно сделать на основании изучения костей: то же самое относится и к восстановлению возможных положений тела и походки. *Argyrolagus* не имеет близких родичей среди современных животных, но у него есть ряд признаков, аналогичных признакам некоторых прыгающих плацентарных грызунов, и, создавая приведенную здесь реконструкцию, мы частично ориентировались на эту конвергенцию функций. Вообще явление конвергентного сходства может способствовать созданию реконструкций, но пользоваться этим следует осмотрительно.

Достаточно безопасно сделать заключение, что ископаемые наземные млекопитающие, которые не были роющими и не имели панциря, в большинстве своем имели волосяной покров, но длину волос и их распределение, а также наличие гривы или длинной шерсти установить невозможно. Очевидно, как правило, при реконструкциях наземных млекопитающих лучше изображать их так, как будто волосяной покров, если он имелся, был коротким и не оказывал значительного влияния на общие контуры тела. Окраска и возможные ее узоры, например наличие пятен или полос, у ископаемого животного абсолютно невозможны. Некоторые художники дают в этом отношении широкий простор своей фантазии¹. Стиль изображения, использованный в наших реконструкциях, позволил нам избежать этого соблазна.

¹ Распространенная тенденция изображать более древних млекопитающих продольнополосатыми, а более поздних — пятнистыми, однотонными или даже поперечнополосатыми основывается не столько на фантазии художника, сколько на наблюдаемой в ряде случаев аналогичной смене окраски в онтогенезе млекопитающих. Однако нет никаких доказательств правомерности прямолинейного применения биогенетического закона при реконструкции окраски. Кроме того, практически невозможно установить, на какой стадии развития рисунка окраски находится реконструируемое животное. — *Прим. ред.*

ПРЕДМЕТНО-ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Австралия, адаптивная радиация 67
— происхождение основных стволов млекопитающих 47
— расселение сумчатых 49—51
Агути 40, 155, 159, 224
Азия, происхождение основных стволов млекопитающих 47
— как возможный источник австралийских сумчатых 49—50
Ай. (трехпалый ленивец) 95
Аллопатрия 239—240
Альпака 221
Амегино К. (Ameghino C.) 17, 80, 115, 178
— в Патагонии 19
— коллекция десеадской фауны 131
— открытие древнейших фаун 20
Амегино Ф. (Ameghino F.) 12, 13, 20, 55, 59, 73, 90, 115, 129, 178
— в Монте-Эрмосо 17—19
— и У. Скотт 23—24
— классификация *Henricosbornia* 111—112
— о классификации Caenolestidae 75
— о родственных взаимоотношениях ископаемых млекопитающих 21
— о шкале времени 20—21
— о хомалодотериях 127
— об *Argyrolagidae* 78
— об *Isotemnus* 123
— о *Necrolestes* 80
Анагенез 230
Анды, поднятие 133, 176—177
Астрапотерии 12, 105—107. *См. также* Astrapotheria
Асуара-гуасу 208
Африка, основные корни млекопитающих 47
- Баскин Дж. (Baskin J.) о происхождении хомяков 187—188
Беличья обезьяна *см.* Саймири
Белки (белычьи) 40, 205, 225. *См. также* Sciuridae
Белохвостый (виргинский) олень 222
- Беттонгии 76
Биогеография 238, 239—240
Бланко 181, 183
Болотный олень 222
Большой Уступ в Патагонии 132
Боргениды 61, 63, 72—73, 234. *См. также* Borhyaenidae
Брахиодонтные зубы 150
Броненосцы 11, 40, 46, 83—88, 179, 224. *См. также* Dasypodidae, Dasypus
Брум Р. (Broom R.) 70
Бурмейстер Г. (Burmeister G.) 12
- Ван-Гельдер Р. Г. (Van Gelder R. G.) 208
Века наземных млекопитающих 33, 35, 136
Великий американский обмен 181, 183, 187, 203, 230
Верблюды 41, 181, 219, 221. *См. также* Camelidae
Вест-Индия, кавиоморфы 156
Викарианс 239—240
Викунья 220
Винге Х. (Winge H.) 81
Виргинский (белохвостый) олень 222
Вискаши 154
Водосвинки 40, 157—158, 184, 224. *См. также* Hydrochoeridae
Выдра 212
Выживание и обмен 194—195
— менее специализированных форм 75
Вымирание и обмен 183—186, 193—194
Вуд А. Э. (Wood A. E.) 139, 150, 153
- Гайяна 198
Гвиана 198—199, 200
Гексли Т. (Huxley T.) 20
Гершковец Ф. (Hershkovitz Ph.) 172, 224, 226
- Гершковец Ф. о приматах Южной Америки 163—165
— — собачьих 209
— — хомяках 187, 190
Гипселодонтные зубы 128, 150
Гипсодонтные зубы 150
Гистрикогнатные грызуны 153
Гистрикоморфные грызуны 152—153
Глиподонты 65, 88—90, 183. *См. также* Glyptodontidae
Годри А. (Gaudry A.) 20, 96, 132
— об изоляции Южной Америки 26—27
Голоцен 30
Гондвана 50.
Горная кошка 214
Грегори У. (Gregory W.) о происхождении обезьян 168
— — *Homunculus* 164
— — *Notharctus* 166
Гривистый волк 208
Гризоны 211—212
Гробер П. (Grober P.) 76
Грызуны 229. *См. также* Rodentia, Caviomorpha, Cricetidae
— гистрикогнатные 153
— гистрикоморфные 152—153
— кавиоморфные 154, 156
Гуанако 221
- Дарвин Чарлз (Darvin Ch.) 12, 16, 88, 94, 102, 178
— открытие *Toxodon* 127—128
— сравнение фаун Северной и Южной Америки 16—18
Десеадий, десеадская фауна 26, 33, 132—143
Джерисон Г. (Jerison H.) об энцефализации 234—237
Джефферсон Т. (Jefferson T.) 91
Джинджерих Ф. (Gingerich Ph.) 173
Джонс Ф. (Jones F.) 168
Дивергенция 86
Дивисадеро-ларго, фауна, формация 77, 134—136
Дикобразы 40, 154, 224
Диноцераты 108
Динь Суин 52—54
Дипротодонты 75
Долгопяты 167. *См. также* Otomyidae
Дурукули 170
- Енот-крабоед 210
Енотовые (еноты) 210. *См. также* Procyonidae
- Жевательная мышца 151—153
Жервэ П. (Gervais P.) 19
- Зайцы 40
Землеройки 40, 205, 225
Змеи 61, 234
- Изоляция Южной Америки 27, 175
Инглис фауна 199
Ирвингтонский век 181
Итаборан (Сан-Жозе-де-Итаборан), риокикская фауна 45, 60—61
- Кабеса-Бланка 134
Кабрера А. (Cabrega A.) каталог таксонов Южной Америки 224
— о мастодонтах 217
Кавиоморфные грызуны, 154, 156
Кавиоморфы 179, 191, 229. *См. также* Caviomorpha
— в Вест-Индии 156
— предок 139
Кайнозойская эра 30
Какомицли 210
Калий-аргоновый метод 31
Капуцины 170, 224
Карпентер К. (Carpenter C.) 171
Касамайорий 26, 33, 61—64, 132
— фауна 46, 62
Кендиш Т. (Candish T.) 131
Кинкажу 211
Киш Дж. (Kirsh J.) 74
Китай 53, 54, 56
Кладогенез 229, 230
Коата 171
Коати, коатимунди 210
Койпу (нутрия) 160
Кокен Э. (Koken E.) 20
Колуапий 33, 132, 143—144
Кольцехвостые кошки (какомицли) 210
Конвергенция 86, 87
— литоптерны и лошади 100—101
— по Амегино 21—22
— сумчатые и саблезубые тигры 73

- Конвергенция у хомяковых 207
— халикотериев и хомалодотериев 127
— *Stegotherium* и *Myrmecophaga* 86—87
Кондилартры 44, 54, 60, 64, 98, 99, 105. *См. также* Condylarthra
Конечности строение у нотоунгулят 118—120
Коп Э. (Cope E.) 20
— о родстве омомидов с долгопятами 167
Копытные 229
— в десади 142
— — риоикини 60
— — чападмалалии 179
— поздно появившиеся 215
— происхождение в 229
— — в Южной Америке 54—55
— энцефализация 235—237
Коста-Рика 198, 199
Кошки (кошачьи) 41, 181, 213, 225, 234. *См. также* Felidae
Краглевич Дж. (Kraglievich J.) 163
Краглевич Л. (Kraglievich L.) 159
Крокодилы 61, 234
— аллигатороподобные 58, 61
Ксенартры 52—53, 60, 181, 229. *См. также* Xenarthra
— происхождение 51, 229
Ксенунгуляты 60, 108—109. *См. также* Xenungulata
Куницы (куньи) 211—212. *См. также* Mustelidae
Куртен Б. (Kurtén B.) 231
Кустарниковая собака 208
Кювье Ж. (Cuvier G.) 91, 126—127, 166
— закон 127

Ла-Вента 147—148, 164
Лавока Р. (Lavocat R.) 139, 153
Лавразия 50, 55
Лайдекер Р. (Lydekker R.) 20
Ламы 221. *См. также* Camelidae
Ла-Флеца 131
Лейди Дж. (Leidy J.) 167
Лемуры 166
Ленивец трехпалый (ай) 95
Ленивцы 40, 95, 181, 224
— наземные 177, 183. *См. также*
- Megalonychidae, Megatheriidae, Mylodontidae
— ныне живущие 95
Леонтинииды 125, 126. *См. также* Leontiniidae
Летучие мыши 225—226. *См. также* Chiroptera
Лисица Фолклендских островов 208
Лис-крабоед 208
Литоптерны 64, 99—101. *См. также* Litopterna
Лошади 41, 100—101, 181, 217—218. *См. также* Equidae, Equus
Лумис Ф. (Loomis F.) 99
Луид П. (Lund P.) 90
Луханий 33, 181

Маастрихт 30
Мазама 222
Майр Э. (Mayr E.) 226
Мак-Артур Р. (MacArthur R.) 197
Мак-Кенна М. (McКенна М.) 99
Мамонты 216, 242
Мара 157
Маргей 214
Мар-дель-Плата 71, 178, 181
Мармозетки 40, 172, 224
Марш О. (Marsh O.) 20, 243
Маршалл Л. (Marshall L.) 72
Мастодонты 215, 216—217. *См. также* Gomphotheriidae
Мастэрсий 33, 46—47, 64—65, 132
Мегалоникс 91—92
Мегатерий 91. *См. также* Megatherium

Медведи 41, 181, 209, 225
Мезозойская эра 31
Меловой период 30
Мешотчатые прыгуны 79, 206, 225. *См. также* Heteromyidae
Милн-Эдвардс А. (Milne-Edwards A.) 20
Милодонтиды 94. *См. также* Mylodontidae
Миоцен 30
Мирикины 170—171
Млекопитающих наземных века 33, 35, 136
Монтезмосий 33, 178
Монте-Эрмосо 17—19
Морские свинки 40, 156—157, 224

- Муравьеды 40, 96, 224. *См. также* Мургесопхгадиде
Мэтью У. (Matthew W.) 52, 213

Насекомоядные 205. *См. также* Insectivora
Неарктическая область 200—201
Неотропическая область 199, 200—202
Носухи 210—211
Нотоунгуляты 56, 60, 63—65, 110—111. *См. также* Notoungulata
— в Китае 56
— — Монголии 56
— зубная формула 112—118
— сравнение с *Pyrotheria*
— строение уха 114
Нотохипиды 146. *См. также* Notohippidae
Ночные обезьяны 170
Нутрии 160. *См. также* Myocastoridae
Нью-Мексико 198, 199, 200

Обезьяны 163—173
— адаптивная радиация 173
— зубная формула 172
— ископаемые на Ямайке 173
— ночные 170
— происхождение 168
— шерстистые 171
— широконосые 163
Обмен и выживание 194—195
— — вымирание 183—186, 193, 194
Олени 181, 219, 222—223, 225. *См. также* Cervidae
Олигоцен 30
Олинго 211
Опоссумы 39, 44, 45, 47, 61, 68, 176, 179, 183. *См. также* Didelphidae
Ортман А. (Ortmann A.) 24, 25
Осборн Г. (Osborn H.) 20
Оуэн Р. (Owen R.) 12, 20, 88, 94, 102, 243
— о *scala naturae* 128
— — *Toxodon* 127
Оцелот 214
Очковый медведь 210

Патагонский заяц 157
Паки 40, 155, 159, 224
Пакарана (ложная пака) 40, 158, 159, 224

- Палеанодонты 52
Палеомагнетизм, определение возраста ископаемых 31—32
Палеоцен 30
Пампасная кошка 214
Пампасный олень 223
Панголины 52
Параллелизм 87
Парнокопытные 219. *См. также* Artiodactyla
Паскуаль Р. (Pascual R.) 13, 52, 56, 96, 99, 150
— о фауне дивисадеро-ларго 135
— — хомяках 187—189, 190—192
— об Entelopsidae 96
Паттерсон Б. (Patterson B.) 13, 52, 96, 99, 150
— о хомяках 187—189, 190, 191—192
— — *Caviomorpha* 139
— — *Necrolestes* 89
— — *Pyrotheria* 103—104
— — *Trigonostylopoidea* и *Xenungulata* 108
Паула Коуто К., де (de Paula Couto C.) 46
— о кондилартрах 98
— — мастодонтах 216
— — *Xenungulata* 108
Пекари 41, 80, 219—220, 225. *См. также* Tayassuidae
Перестройка сообществ 231—233
Песчанки 207
Пиротерии 12, 103. *См. также* Pyrotheriidae, *Pyrotheria*
Пичи 84
Пласты фаунистические см. Фаунистические пласты
Плацентарные 40
Плейстоцен 30
Плиоцен 30
Поздний мел Южной Америки, млекопитающие 44
Поздний сенон 30
Полидолопиды 60, 64, 75—76. *См. также* Polydolopidae
Полуобезьяны 167
Последовательность фаун млекопитающих Южной Америки 132
Прайс Л. (Price L.) 45
Приматы 229
— происхождение 140
— эволюционная история 165—170

- Притти Ф. (Pretty F.) 131
 Просеивания эффект см. Фильтрации эффект
 Прыгуны 170
 Птицы сантакрусия 146
 Пуду 223
 Пума 214
 Пятницкий А. (Piatnitzky A.) 45
- Радиоактивный распад, определение возраста ископаемых 31
 Радиоуглеродные часы 31
 Ранчолабрейский век 181
 Рафинеск С. (Rafinesque C.) 233
 Ревуны 164, 171
 Рейг О. (Reig O.) 179
 — о Cricetidae 188, 190—193
 Ренш Б. (Rensch B.) 230
 Риггс Э. (Riggs E.) 12, 127
 Риоцикий (риоцикийский век) 33, 45—48
 — породы 58
 — фауна 60—61
 Рио-чико 45
 Ромер А. (Romer A.) 108
 Рот С. (Roth S.) 22—23, 45, 110
 Рускони К. (Rusconi C.) 163
- Саблезубы 213
 Саймири 165
 Сайя 136
 Саки 165, 171
 Салан Ф. (Szalay F.) 140, 167, 168, 169
 Сантакрусий 26, 33, 144, 146, 147
 Северная Америка, связь с Европой 48—49
 — — основные стволы млекопитающих 47
 Сенон 30
 Серая лисица 208
 Сигэ Б. (Sigé B.) 44
 Симонс Э. (Simons E.) 170
 Симпсона индекс 198
 Симфамы 198
 Синклер У. (Sinclair W.) 70, 73
 Скалья Г. (Scaglia G.) 178
 Скалья Л. (Scaglia L.) 178
 Скотт У. (Scott W.) 13—14, 20, 25, 55
- об астрапотериях 107
 — — изоляции Южной Америки 27—28
 — о находках Амегино 23—24
 — — *Necrolestes* 80
 — — *Homalodotherium* 127
 Скунсы 179, 211. См. также Mustelidae
 Смит-Вудворд А. (Smith Woodward A.) 20
 Собаки (собачьи) 41, 181, 234. См. также Canidae
 Современная эпоха (голоцен) 30
 Средняя Америка как фильтр 201—203
 Стёртон Р. (Stirton R.) 147—148, 164
 Сумчатые 39, 52, 59, 61, 181, 229. См. также Marsupialia
 — в Антарктиде 47
 — расселение 48—51
 Суринам 198
- Талер Л. (Thaler L.) 44
 Тамарины 172
 Тапиры 41, 181, 219, 225. См. также Tapiridae
 Тасманийский волк 73
 Тигр 214—215
 Тигрилло (уинья) 214
 Типотерии 118, 120—122. См. также Typotheria
 Тити 170
 Токсодонты 12. См. также Toxodon, Toxodonta, Toxodontidae
 Томас О. (Thomas O.) 20
 Травоядные, адаптация к травоядности 142
 Труссар Э. (Trouessart E.) 20
 Туко-туко 156
 Турнуэр А. (Tournouër A.) 25—26, 96, 131—132
 Тушканчики см. Dipodidae
- Уайкерий 33, 174—175
 Уилсон Э. (Wilson E.) 197
 Уильямс К. (Williams K.) 45
 Уинья (тигрилло) 214
 Уистар К. (Wistar C.) 92
 Укий 33, 181

- Уиану 95
 Уортман Дж. (Wortman J.) 167
 Урои, уронсито 212
 Уэбб Д. (Webb D.) 196—197, 198—199, 232, 233
 Уэмул 223
- Фаун перемешивание 198
 — последовательность и ярусы пород 132
 — сходство, индекс 231
 Фаунистические пласты 196—197
 — — и таксоны современных млекопитающих 224—225
 Фаунистический пласт второй 137—138
 — — древнейший (первый) 58—59
 — — третий 206
 Филлотинная группа хомяков 187
 Филхол Г. (Filhol H.) 20
 Фильтрации эффект (фильтр) 193, 201
 Флауэр У. (Flower W.) 20
 Флессе К. (Flessa K.) о разнообразии, вымирании 197
 Флорида, фаунистическое сходство с Южной Америкой 199
 Фороракиды 146
 Фриасий 33, 147
- Халикотерии 126—127
 Хемфильский век 177
 Хомяки (хомяковые) 40, 180, 187—192, 207, 225
 — строение пениса 188, 190—191
 — филлотинная группа 187
 — экспансия 230
 Хоффстеттер Р. (Hoffstetter R.) 103
 — о грызунах Южной Америки 139—140
 — — лошадях Южной Америки 218
 — — приматах Южной Америки 163, 168
 — об Orophodontidae 96
- Хутии 160
 Хэтчер Дж. (Hatcher J.) 23, 24, 80
- Ценолестиды 205. См. также Caenolestidae
 Циттель К. (Zittel K., von) 20, 174
- Чападмалалий 33
 — фауна 178—180
 Часикий 33, 148
 Четвертичный период 30
 Чжоу М. (Chow M.) 53
 Чуло 210
- Шерстистые обезьяны 171
 Шиншиллы 40, 154, 224
 Широконосые обезьяны 163
 Шлоссер М. (Schlosser M.) 20
- Эволюции темпы 229
 Экологического замещения принцип 233
 Эллерман Дж. (Ellerman J.) 193
 Эмри П. (Emry R.) 52, 53
 Энсенадий 33
 — и Великий американский обмен 181, 183
 Энцефализации коэффициент (КЭ) 234—237
 Эогиппус 243. См. также Hyacotherium
 Эоцен 30
 Эры геологические 30
- Юэр Р. (Ewer R.) 212
- Ягуар 214—215
 Ягуарунди 214
 Ямайка, ископаемые обезьяны 173

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abderitinae 75—76
 Abrocomidae 40, 24
Acaremys 156
 Adapidae 166
Adapis 166—167
 Adiantidae 41, 102
Adinotherium 236
Agalmoceras 223
Albertogaudrya 19
Alouatta 171
 Alouattinae 164
Alphadon 44
Amerhippus 218
Amilnedwardsia 19
Antifer 223
Aotus 171
Apidium 170
 Archaeohyracidae 41, 62, 65
 Archaeopithecidae 41, 62
Arctodus 209
 Arctostylopidae 56, 116
Arctotherium 209
 Argyrolagidae 40, 78—80, 176
Argyrolagus 114, 245
Arminiheringia 63
 Artiodactyla 41, 219
Asmithwoodwardia 19, 98.
Astraponotus 105
 Astrapotheria 41, 62, 105, 108
 Astrapotheriidae 41
Astrapotherium 106
Ateles 171

Bassaricyon 211
Bassariscus 210
Blastoceros 222—223
Blastocerus 222
 Borthyaenidae 39, 72, 75, 176, 233.
 См. также Боргниениды
 Borhyaeninae 72
 Borhyaenoidea 81
 Bradypodidae 40, 95, 224
Bradypus 95
Branisella 140, 163
Burratmys 70

 Caenolestidae 39, 75. *См. также* Целестиды
 Caenolestinae 75
Callicebus 170
Callimico 172
 Callithricidae 40, 163, 172, 224
 Camelidae 41, 181, 194, 219, 221, 225
 Canidae 41, 181, 225, 233
Canis 208
 Canoidea 41
 Capromyidae 160
 Carnivora 41, 225
Carodnia 60, 107
 Carodniidae 41
Caroloameghinia 20, 69
 Caroloameghiniinae 69
Carolozittelia 19, 103
Catagonus 180, 219—220
Cavia 156
 Caviidae 40, 156, 224
 Caviomorpha 40, 138—139, 150, 152—154, 159, 181
 Caviioidea 40
 Cebidae 40, 163—165, 170, 172, 224
 Ceboidea 40, 170
Cebuella 172
 Cebupithecia 164
Cebus 170
 Ceratomorpha 41
Cerdocyon 208
 Cervidae 181, 184, 219, 225
Chapadmalania 179
 Chinchillidae 40, 154, 224
Chironectes 68
 Chiroptera 225
 Chlamyphoridae 88
Choloepus 95
 Chrysochloridae 81
Chrysocyon 208
 Cingulata 40, 83
 Colombitheriidae 41
 Condylarthra 41, 46—47, 54—55, 98.
 См. также Кондилляртры
Conepatus 179, 211

 Cricetidae 40, 180, 206, 207, 225.
 См. также Хомяки
 Cricetinae 188
Cryptotis 205
Ctenomys 156
 Cuniculidae 40, 155, 224
Cuvieronius 216—217
Cyclopes 96
Cyonasua 177, 179

 Dasypodidae. 40, 46, 52, 179, 181, 224
 Dasyproctidae 40, 155, 159, 224
Dasypus 87, 183
Depanycteris 226
Diadiaphorus 100
 Didelphidae 39, 44, 47, 61, 68—71, 179, 181
 Didelphinae 70—71
Didelphis 183
 Didelphoidea 39
 Didolodontidae 41, 98
 Dinomyidae 40, 158, 224
Dinomys 159
 Dipodidae 79
 Diprotodonta 74—75
Dolichocebus 163—164, 172
Dromiciops 70—71
Duscicyon 208—209

 Echimyidae 40, 156, 224
 Edentata 52
Edocerus 222
Edvardocopeia 19
Edvardotrouessartia 19
 Elephantidae 195
Eligmodontia 207
Entelops 96
 Entelopsidae 40, 95—96
 Eocardiidae 40, 156
Epidolops 76
 Equidae 41, 181, 195, 217
Equus 100, 217—218, 243
Eremotherium 93
Erethizon 183
 Erethizontidae 40, 154, 182, 224
 Erethizontoidea 40
Ernanodon 53, 54
Ernestokokenia 19, 98
Eulamaops 221

 Euphractinae 84
 Eutheria 40

 Felidae 41, 181, 184, 213, 225, 233
Felis 214
 Feloidea 41
Florentinoameghinia 69

Galictis 211
Glossotherium 94
Glyptodon 88
 Glyptodontidae 40, 88, 181. *См. также* Глиптодонты
 Gomphotheriidae 41, 181, 215
Groberia 77—78
 Groeberiidae 40, 76, 134
 Groeberioidea 40
Guilielmofloweria 19
Guilielmoscottia 19
Gyrinodon 128

Haplomastodon 216—217
 Hathlyacyninae 72
 Hegetotheria 41, 117
 Hegetotheriidae 41
Hegetotherium 116
Hemiauchenia 221
Henricofilholia 19
Henricosbornia 19, 111, 112, 123
 Henricosborniidae 41, 60, 116
 Heptaxodontidae 159
 Heteromyidae 79, 206, 225
Heteromys 206
Hippidion 217
Hippocamelus 223
 Hippomorpha 41
Holmesina 88
 Homalodotheriidae 41
Homalodotherium 126
 Homunculidae 163—164
Homunculus 148, 164—165
Hoplophorus 90
 Hyaenidae 195
 Hydrochoeridae 40, 156, 157—158, 181, 194, 224
Hydromys 207
 Hyopsodontidae 98—99
Hyopsodus 98—99
Hyracotherium 243

- Hystricomorpha 152
Hystrix 152—153
- Ichthyomys* 207
 Insectivora 40, 225
 Interatheriidae 41, 60, 117
 Isotemnidae 41, 60, 65, 123, 143
Isotemnus 123
- Lagomorpha 40, 225
Lagotherix 171
Lama 221
Leo 214—215
 Leontiniidae 41, 124. *См. также*
 Леонтинииды
 Leporidae 40, 225
 Litopterna 41, 46, 99. *См. также*
 Литоптерны
Lutra 212
- Macrauchenia* 102
 Macraucheniiidae 41, 99, 101, 185
 Manidae 52
Manis 53
 Marsupialia 39, 46, 181, 224. *См. также*
 Сумчатые
Mazama 222
Maxshlosseria 19
Megadolodus 147
 Megalonychidae 40, 92—93
Megalonyx 91—92, 93
 Megatheriidae 40, 92—93, 183
Megatherium 93. *См. также* Мегатерий
Merychippus 236
Meshippus 236
 Mesotheriidae 41, 120, 185
Mesotherium 120—121
 Metacheiromyidae 54
Metacheiromys 53
 Metatheria 39
 Microbiotheriidae 70
 Microbiotheriinae 70
Microbiotherium 69—71
Microsciurus 205
Miocochilius 147
 Muroidea 40
 Mustelidae 41, 179, 211, 225
Mylodon 94
 Mylodontidae 40, 92—93
- Myocastoridae 40, 160, 224
 Myomorpha 40
Myotis 226
Myrmecophaga 96—97
 Myrmecophagidae 40, 96, 224
- Nasua* 177, 210
Nasuella 211
Necrolestes 68, 80—81
 Necrolestidae 40, 68, 81
Neosaimiri 165
Notharctus 166—167
Nothrotherium 93, 95
Notiomastodon 217
 Notioprogonia 41, 116
 Notohippidae 41, 65, 123. *См. также*
 Нотохиппиды
Notohippus 123
Notonycteris 226
Notopithecus 117
 Notoryctidae 81
 Notostylopidae 41, 60, 65, 115—116
 Notoungulata 41, 46, 56, 110, 176.
См. также Нотоунгуляты
- Octodon* 155—156
 Octodontidae 40, 155, 224
 Octodontoidea 40
Odocoileus 222, 223
Oldfieldthomasia 19, 112, 117
 Oldfieldthomasiidae 41, 60, 65
 Omomyidae 167—168
Onohippidium 217
Orophodon 96
 Orophodontidae 96
Othnielmarshia 19
Ozotoceros 222, 223
- Palaeanodonta 52
Palaeolama 221
 Palaeopeltidae 40, 88, 143
Palaeopeltis 96
 Palaeothentinae 75
 Pampatheriinae 88
Paramylodon 94
Parapithecus 170
Palene 61
 Paucituberculata 75
Paulogervasia 19
 Peltephilinae 85
Peltephilus 85—86
 Perissodactyla 41, 181, 225
- Perutherium* 44
 Phenacodontidae 98
 Pholidota 52
 Pilosa 40, 92, 96
Pithecia 171
Platygonus 180, 219, 220
Platypittamys 150, 153, 155
Pliohippus 218, 236
 Polydolopidae 40, 60, 75, 143. *См. также*
 Полидолопиды
Potos 211. *См. также* Кинкажу
 Primates 40, 137, 224
Priodontes 88
Proadinotherium 236
 Proborhyaeninae 72
 Proboscidea 41, 181, 215
Procyon 210
 Procyonidae 41, 179, 210, 225, 233
 Propalaeohoplophorinae 90
Propalaeohoplophorus 90
 Prosimii 167
 Protheroheriidae 41, 99, 185
Protheroherium 100
Protohydrochoerus 158
Protypotherium 118
Pseudalopex 208
Pteronura 212
Pudu 223
 Pyrotheria 41, 62, 102—103. *См. также*
 Пиротерии
 Pyrotheriidae 41, 145
Pyrotherium 102—104, 134
- Rhinocerotidae 195
Ricardolydekkeria 19
Ricardowenia 19
 Rodentia 40, 137, 224. *См. также*
 Грызуны
 Ruminantia 41
- Saimiri* 170
 Saimiriinae 165
Scaglia 105
Scarrittia 125
 Sciuridae 40, 205, 225
Sciurillus 206
 Sciuromorpha 40
Sciurus 205
Scotamus 150
Sebecus 61
Smilodon 213
 Soricidae 40, 225
- Soricidea 40
 Sparassocyninae 71
Sparassocynus 71, 114
 Sparassodonta 73
Speothos 208—209
Stegomastodon 216
 Stegotheriinae 85
Stegotherium 85—87
Stipanicia 211
Stirtonia 165
 Stirtoniinae 165
 Suidae 221
 Suiformes 41
- Tamandua* 96
 Tapiridae 41, 181, 194, 219, 225
Tayassu 219
 Tayassuidae 41, 219, 225
Telicomys 159
Theosodon 101
Thoatherium 100—101
Thomashuxleya 19, 123
 Thylacinidae 73
 Thylacosmilidae 39, 73, 171
Thylacosmilus 12, 73, 213
Toxodon 116, 127—128
 Toxodonta 41, 116—117, 122, 130
 Toxodontidae 41, 117, 127, 185
 Trachytheriinae 120
Tremacebus 164
Tremarctos 209
 Trigonostylopidae 41
 Trigonostylopoidea 41, 46, 107
Trigonostylops 109
 Tylopoda 41
 Typotheria 41, 116
Typotherium 116, 121
- Urocyon* 208
 Ursidae 41, 181, 209, 225
- Vampirum* 226
 Vermilingua 40, 96
Vicugna 221
Vulpes 208
- Xenarthra 40, 46, 51—54, 64, 65. *См. также*
 Ксенартры
 Xepungulata 41, 46, 108. *См. также*
 Ксенунгуляты
- Zaedyus* 84

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора перевода	5
Предисловие	8
Глава 1. ПОЧЕМУ, ЧТО И КАК?	11
Глава 2. ВЗГЛЯД В ПРОШЛОЕ: КАК ЗАКЛАДЫВАЛИСЬ ОСНОВЫ	16
Глава 3. ВРЕМЯ И ФАУНЫ	29
Глава 4. ДЕЙСТВУЮЩИЕ ЛИЦА	38
Глава 5. КОРНИ	43
Глава 6. ПЕРВАЯ ФАЗА: ОДНИ СТАРОЖИЛЫ	58
Глава 7. СУМЧАТЫЕ	67
Глава 8. КСЕНАРТРЫ — СТРАННО СОЧЛЕНЕННЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ	82
Глава 9. НЕКОТОРЫЕ СТАРОЖИЛЫ ИЗ КОПЫТНЫХ	98
Глава 10. НОТОУНГУЛЯТЫ	110
Глава 11. ВТОРАЯ ФАЗА: ПОЯВЛЯЮТСЯ ЧУЖЕЗЕМЦЫ	131
Глава 12. ДРЕВНИЕ МЕСТНЫЕ ГРЫЗУНЫ	150
Глава 13. ПРИМАТЫ	163
Глава 14. ТРЕТЬЯ ФАЗА: ВЕЛИКИЙ АМЕРИКАНСКИЙ ОБМЕН	174
Глава 15. ВЕЛИКИЙ АМЕРИКАНСКИЙ ОБМЕН: ЧАСТНЫЕ АСПЕКТЫ И АНАЛИЗ	187
Глава 16. НОВИЧКИ И СОВРЕМЕННАЯ ФАУНА	205
Глава 17. ИСТОРИЯ ЮЖНОАМЕРИКАНСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК ЭКСПЕРИМЕНТ И ДОКУМЕНТ	228
Приложение. ЗАМЕТКА О ВОССТАНОВЛЕНИИ ОБЛИКА ВЫМЕРШИХ ЖИВОТНЫХ	242
Предметно-именной указатель	246
Указатель латинских названий	252

Джордж Гейлорд Симпсон

ВЕЛИКОЛЕПНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

Ст. науч. ред. Н. О. Фомина. Мл. научн. ред. Р. Ф. Куликова. Художник С. В. Кросовещкий. Художественный редактор А. В. Лисицын. Технический редактор Н. И. Борисова. Корректор Т. П. Пашковская

ИБ № 4023

Сдано в набор 8.02.83. Подписано к печати 25.07.83. Формат 60 × 90¹/₁₆. Бумага офсетная № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 8 бум. л. Усл. печ. л. 16. Усл. кр.-отт. 16,24. Уч.-изд. л. 17,12. Изд. № 4 / 2029. Тираж 12 000 экз. Зак. 123. Цена 1 р. 20 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

129820, Москва, И-110, ГСП 1-й Рижский пер., 2.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.