



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

К. К. ФЛЕРОВ

ДИНОЦЕРАТЫ
МОНГОЛИИ
Том 67

Москва
1957

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ LXVII

К. К. ФЛЕРОВ

ДИНОЦЕРАТЫ МОНГОЛИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1957

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
I. Очерк истории изучения диноцерат	5
II. Общая характеристика отряда Dinocerata	7
III. Систематическое и морфологическое описание Dinocerata	11
Семейство Prodinoceratidae Flerow, 1952	11
Род <i>Probathyopsis</i> Simpson, 1929	11
Род <i>Bathyopsoides</i> Patterson, 1939	12
Род <i>Prodinoceras</i> Matthew, Granger et Simpson, 1929	13
Род <i>Mongolotherium</i> Flerow, 1952	14
<i>Mongolotherium efremovi</i> sp. nova	36
<i>Mongolotherium plantigradum</i> Flerow, 1952	37
Семейство Uintatheriidae Flower, 1876	39
Семейство Gobiatheriidae Flerow, 1952	39
Род <i>Gobiatherium</i> Osborn et Granger, 1932	41
IV. Половой диморфизм и возрастная изменчивость диноцерат	43
Половой диморфизм	43
Возрастные изменения	44
V. Сравнение <i>Mongolotherium</i> с другими диноцератами	46
VI. Функциональный анализ и образ жизни диноцерат	49
Функциональные особенности	49
Об образе жизни диноцерат	59
VII. История диноцерат	63
Изменения скелета диноцерат в процессе исторического развития	63
Филогения диноцерат	66
VIII. Происхождение и вымирание диноцерат	74
IX. О некоторых особенностях захоронения и геологическом возрасте монгольских диноцерат	80
О захоронении	80
О геологическом возрасте монгольских диноцерат	81
Литература	83

ПРЕДИСЛОВИЕ

Архаические копытные млекопитающие Dinocerata были долгое время известны как специфическая американская группа животных. Большое число находок в разных горизонтах палеогена позволило представить более или менее ясно картину развития этих крайне своеобразных животных в Северной Америке, начиная от верхнего палеоцена до верхнего эоцена. Существование диноцерат на Азиатском материке было установлено сравнительно недавно Центрально-азиатской экспедицией Американского музея естественной истории. В 1929 г. был описан по очень фрагментарному материалу род *Prodinoceras* из формации Гашато в Монголии. Несколько позднее, в 1930 г., в верхнеэоценовых отложениях Ирдын-Манга (Внутренняя Монголия) той же экспедицией были найдены черепа и части скелета очень крупных животных совершенно фантастической внешности. Лишь строение зубов и костей конечностей позволило установить принадлежность их к отряду Dinocerata. Животное получило название *Gobiatherium*. Этими данными ограничивались сведения о диноцератах Старого Света. Работы Монгольской палеонтологической экспедиции Академии наук СССР 1946–1945 гг. значительно дополнили наши знания об этих замечательных животных. В Нэмэгэтинской котловине, расположенной в Южной Гоби, в районе хребта Цаган-Ула, у источников Наран-Булак и Улан-Булак было открыто кладбище ранне-третичных млекопитающих, среди которых подавляющая часть остатков принадлежит диноцератам [о местонахождении нижнеэоценовых млекопитающих Монголии см. статьи А. К. Рождественского (1949) и Н. И. Новожилова (1954)]. Монгольские диноцераты — один из наиболее замечательных типов третичных млекопитающих, по общему характеру строения скелета, несколько напоминающие столь же удивительных архаических животных Barylambdidae из отряда Pantodonta, о которых Скотт (Scott, 1886) сказал, что они представляют «безмерно абсурдный тип».

Приношу благодарность художнику Н. А. Яньшинову, которым прекрасно выполнены рисунки к настоящей работе, представляющие значительную часть всего исследования.

I. ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ДИНОЦЕРАТ

Изучение древних млекопитающих, многие отряды которых были довольно детально описаны уже давно по отдельным представителям, в последнее время приобрело, в связи с многочисленными новыми находками, большое значение. Большой интерес представляет познание древнейших групп для выяснения истории, распространения и филогении всех млекопитающих. Они важны для общего понимания морфологии, образа жизни, связей и зависимости их от смены условий существования, а также для решения общих вопросов систематики и развития высших позвоночных.

Поэтому вполне понятно особое внимание, уделенное им учеными, разрабатывавшими эти вопросы в последнее время. Однако нужно констатировать, что многие исследователи, изучавшие архаических млекопитающих, занимались ими часто весьма поверхностно, не обращая должного внимания на основные теоретические проблемы.

Так как диноцераты были первоначально открыты в Северной Америке, а существование их в Азии было установлено лишь в самое последнее время, то понятно, что подавляющее большинство исследований принадлежит американским палеонтологам, и почти вся литература, касающаяся этой замечательной группы, опубликована в Америке.

Первое описание остатков диноцерат было сделано О. Ч. Маршем (Marsh) в 1871 г. под именем *Titanotherium? anceps*. Потом выходит серия работ Марша, Э. Д. Копа (Cope) и Д. Лейди (Leidy)¹. Маршем в 1872 г. впервые применяется название *Dinocerata* для обозначения этого отряда, а в следующем, 1873 г., этот исследователь приводит общее описание группы, дав ей название *Dinocerata*. В этом же году Коп относит диноцерат к отряду Proboscidea в качестве самостоятельного подотряда. Гаррод (A. N. Garrod) в работе 1873 г. рассматривал диноцерат как группу, относящуюся к парнокопытным (*Artiodactyla*), какового мнения он придерживался и впоследствии (1881). В 1877 г. *Dinocerata* были включены Копом как подотряд в отряд *Amblypoda*. Этой последней точки зрения придерживались очень многие исследователи до самого последнего времени. Например, Скотт (Scott) в своей книге об истории млекопитающих Западного полушария (1937) объединяет пантодонт и диноцерат в один отряд. Безосновательность подобного объединения была впоследствии частично доказана Симпсоном (Simpson, 1929, 1945) и подробно разбирается в настоящей работе на основании строения коренных зубов. В 1886 г. появляется большая детальная монография Марша о диноцератах. Это весьма солидное сочинение содержит подробное описание скелета поздних американских диноцерат, относимых в настоящей работе к семейству *Uintatheriidae*. В ней дается сравнение их с другими млекопитающими, систематика, краткие геологические данные, общий взгляд на филогенетическое положение отряда. Функциональная морфология, в особенно экологии, совершенно не освещаются Маршем, так же как и всеми остальными учеными, за исключением Скотта (1913, 1937), который впервые дал более или менее серьезное и обоснованное морфо-экологическое толкование различных особенностей строения.

Очень слабо освещено происхождение диноцерат. Этому вопросу уделял внимание Осборн (Osborn, 1898), отчасти Вуд (Wood, 1923) и некоторые другие авторы, но каких-либо серьезных и обоснованных высказываний и определенных взглядов пока в

¹ Подробный список литературы о диноцератах с 1871 по 1884 год дан в монографии Марша 1880 г.

литературе нет. Ромер (Romer, 1955) прямо говорит в своей книге «Палеонтология позвоночных», что происхождение отряда *Dinocerata* неизвестно.

После работ Марша, Лейди, Копа и Скотта, которые описали ряд представителей поздних, средне- и верхнеэоценовых американских диноцерат, относящихся к семейству *Uintatheriidae*, сравнительно долгий период, с девяностых годов прошлого столетия до работ Центрально-азиатской экспедиции Американского музея, по этой группе не было сделано почти никаких крупных находок. Только в 1913 г. Осборн опубликовал описание черепа самого раннего представителя уинтатериев — *Bathyopsis*.

Обнаруженные названной экспедицией остатки диноцерат послужили основанием для ряда исследований, и вновь вызвали интерес к изучению этой группы. В 1929 г. Метью, Грэнджер и Симпсон описали одного из самых древних представителей диноцерат — *Prodinoceras* из палеоцена Монголии, а Осборн и Грэнджер (1932) — замечательного верхнеэоценового гобиатерия из отложений Ирдын-Манга во Внутренней Монголии.

К этому же времени относится открытие ряда новых архаических форм диноцерат в палеоцене Северной Америки. Были описаны *Probathyopsis* (Simpson, 1929; Jepsen, 1930) и *Bathyopsoides* (Patterson, 1939). Однако следует отметить, что большинство американских работ поражает своей крайней лаконичностью. Так, например, столь замечательный представитель отряда как *Gobiatherium* описан лишь в самых общих чертах. Даже основные морфологические особенности черепа и конечностей почти не освещены, и о строении их можно догадываться только по помещенным в работе иллюстрациям. Для всех американских работ характерно полное отсутствие функциональных и экологических трактовок изученного материала. Иногда лишь вкратце приводятся некоторые филогенетические соображения. Несомненно, результатом этого и было то, что все диноцераты объединялись в одно семейство *Uintatheriidae*, без сколько-нибудь серьезной попытки проанализировать в целом их филогению и систематику.

II. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА DINOCERATA

ОТРЯД DINOCERATA MARSH, 1873

Dinocerea: Marsh, 1872, Amer. J. Sci., ser. 3, vol. 4, pp. 343–344.

Dinocerata: Marsh, 1873, Amer. J. Sci., ser. 3, vol. 5, pp. 117–122 (этимологическое исправление названия).

Диноцераты были наиболее крупными млекопитающими для своего времени, и самые большие из них достигали двух с лишним метров высоты в загривке. Череп диноцерат первоначально был близок к черепу креодонтов и нес большой сагиттальный гребень. Особенно велик этот гребень был у раннеэоценовых азиатских представителей, превосходя по размерам гребни каких-либо других известных до сих пор млекопитающих.

Американские диноцераты, начиная с нижнего эоцена, приобретают своеобразное вооружение на верхней стороне черепа. Наряду с исчезновением сагиттального гребня появляются сначала небольшие костные бугорки, у более поздних родов превращающиеся в большие выросты, числом до трех пар. Передняя пара мала и, возможно, была опорой для рогов, похожих на рога парноногих вымерших носорогов (*Diceratherium*). Выросты на верхнечелюстных и теменных костях у поздних, средне- и верхнеэоценовых родов много больше. Судя по структуре поверхности, верхнечелюстные выросты, вероятно, не имели роговых чехлов и не служили основанием для спадающих рогов, а были покрыты кожей, так же как и теменные; форма теменных выростов не позволяет допустить наличие рогового чехла. Если же они были покрыты роговым футляром, то этот футляр должен был периодически сбрасываться и вновь нарастать, как у антилокапр. Эта третья пара выростов, отходящих от теменных костей, массивная, расширяющаяся булавовидно к концу. Поперечный затылочный гребень очень высок; от него, справа и слева, отходят вперед теменные гребни, несущие теменные «рога». Гребни эти проходят над орбитами, заходя дальше них вперед. Крыша черепа представляет глубокую впадину, открытую спереди. Подобной впадины нет ни у одного млекопитающего — это одна из наиболее замечательных черт в строении черепа американских поздних диноцерат. Мозговая полость черепа чрезвычайно мала в сравнении с размерами черепа и всего тела животного; она занимает только задненижнюю часть черепа. Мозг по относительным размерам лишь немного превышал мозг пресмыкающихся. Крыша черепа и слепки чрезвычайно толсты, но облегчены тем, что имеют губчатую структуру и, кроме того, заключают в себе систему синусов. Однако как синусы, так и рубчатость кости выражены у диноцерат слабее, чем у других крупных млекопитающих, как, например, у слонов, носорогов и титанотериев, вооруженных тяжелыми бивнями и рогами. Межчелюстные кости у ранних представителей хорошо развиты и служат порой для верхних резцов. Впоследствии с потерей резцов они становятся слабыми, утончаясь к концам, и не соприкасаются спереди друг с другом (у семейства *Uintatheriidae*). Носовые кости длинные и массивны; они нависают над межчелюстными спереди, что вместе с формой и положением переднего носового отверстия указывает на отсутствие хобота. Нижняя челюсть своеобразного строения. Обе ее ветви срастаются в одну кость по симфизу. У переднего края каждой стороны челюсти вблизи симфиза образуются большие лопасти, направленные вниз и в стороны и служащие, вероятно, своеобразными полуножками для предохранения больших верхних клыков. Из всех известных диноцерат эти лопасти отсутствуют только у одного рода *Gobiatherium*, не

имеющего верхних клыков. Соответственно развитию клыков у самцов лопасти выражены сильнее, чем у самок, причем у самых поздних представителей самки вообще их теряют. Древние рода имеют самок с довольно длинными верхними клыками, почему и лопасти на нижних челюстях у них выражены сильнее, хотя всегда значительно слабее, чем у самцов. Это указывает на то, что половой диморфизм у архаических диноцерат был слабо выражен, и клыки несли иную функцию, чем впоследствии, когда они стали настоящим «турнирным» оружием. Параллельно с ослаблением клыков у самок в американской ветви диноцерат (семейство *Uintatheriidae*) шло развитие у самцов рогообразных выростов. Сочленовные бугорки нижней челюсти расположены на ножках и выдвинуты назад, а не вверх, так как диноцераты, подобно саблезубым кошкам, обладали способностью чрезвычайно широко раскрывать рот. Подобное строение нижней челюсти вместе с чрезвычайно сильным развитием гребней на черепе, увеличивающих площадь мест прикрепления мускулатуры, смыкающей челюсти, свидетельствует о том, что диноцераты проделывали большую работу клыками, примерно такую же, как саблезубые кошки.

Зубная формула у ранних диноцерат была почти полной:

$$I\ 3/3; C\ 1/1; P\ ? - 3/4 - 3; M\ 3/3 = 40 - 44(?)$$

Верхние резцы присутствовали у палеоценовых и раннеэоценовых родов: в дальнейшем они исчезают, и вся зубная система приобретает значительное сходство с зубной системой жвачных. Резцы имеют особую форму у поздних родов (семейство *Uintatheriidae* и *Gobiatheriidae*). Коронки их постепенно расширяются от I_1 к I_3 ; они имеют конический острый конец спереди и длинную пятку позади, которая иногда несет на себе маленькую вершину, а у *Eobasileus* и *Gobiatherium* — они двухлопастные. У древних диноцерат (семейство *Prodinoceratidae*) коронки резцов уплощены, сужены к вершине, с зазубренным волнистым краем. Верхние клыки у самцов очень велики, кинжаловидны, уплощены, с острыми гребнями вдоль переднего и заднего края, причем задний гребень слегка зазубренный, но не образует такой правильной пильчатости как у *Inostrancevia*, хищных динозавров и саблезубых кошек. Передний гребень у ранних родов слабо выражен. Клыки постепенно конически суживаются к заостренной вершине или иногда несколько расширяются и на форме напоминают наконечник копья. Клыки обычно загнуты назад, реже прямые. Нижние клыки у палеоценовых и раннеэоценовых были велики, почти трехгранные в сечении, конические. Они имели резко выраженные острый передний и задний гребни, наружную сторону округленную, а внутреннюю плоскую. У более поздних родов нижние клыки уменьшаются и приобретают форму и функцию резцов, вследствие чего зубная формула еще более приближается к жвачным, в особенности у *Gobiatherium*, который не имеет верхних клыков. Исчезновение верхних резцов шло в процессе развития *Dinocerata* параллельно с уменьшением нижних клыков и приобретением ими резцеобразной формы, что свидетельствует о смене пищевого режима и способа добывания пищи. Верхние клыки у самок всех родов значительно короче и тоньше, чем у самцов; это, несомненно, доказывает, что они служили у последних оружием для борьбы между собой, подобно тому, как это имеет место у парнокопытных.

Коренные и ложнокоренные зубы диноцерат с низкими коронками, с гребнями, очень малы по отношению к общим размерам черепа у позднейших родов. Это объясняется тем, что они незначительно и непропорционально увеличивались в размерах по сравнению с общим ростом животных в процессе истории развития диноцерат. Поэтому зубы у гигантских форм немного крупнее, чем у мелких

(приблизительно на одну треть), в то время как черепа *Uintatherium* и *Eobasileus* (87 см) почти вдвое крупнее, чем у *Mongolotherium* (45 см).

Коренные и ложнокоренные очень сходны между собой и имеют поперечные эмалевые гребни, которые на верхних зубах сходятся V-образно. На нижних, пока они не стерты, гребни покрыты мелкими бугорками. Эти зубы диноцерат совершенно не похожи на зубы других млекопитающих, поэтому гомология их частей до сих пор очень спорна. У поздних родов, потерявших верхние резцы, лишённые зубов межчелюстные кости, несомненно, несли эластические подушки, которые служили антагонистом нижним резцам при срезании и откусывании листьев, и другой мягкой растительности.

Большой интерес представляет конвергенция в форме черепа *Dinocerata* с некоторыми парнокопытными — *Protoceras*. Сходство не ограничивается саблеобразностью клыков и отсутствием верхних резцов, а идет значительно дальше. Череп *Protoceras*, подобно черепу *Dinocerata*, несет на верхней стороне рогообразные выросты — одну пару на именных и одну на лобных костях; кроме того, пара плоских выростов образована верхнечелюстными костями и расположена на носу (над клыками и ложнокоренными); меньших размеров плоские выросты развиты на лобных костях над орбитами. Подобно диноцератам, у *Protoceras* все это вооружение, как и саблезубость клыков, значительно выражено у самцов и очень слабо у самок. Интересно отметить, что коренные зубы *Protoceratidae* относительно мелкие. Несомненно, в данном случае мы шведи пример не только внешнего, но и функционального сходства.

Посткраниальный скелет ранних диноцерат архаичен и по многим чертам напоминает таких животных, как *Pantolambda*. Ранние рода имели относительно короткие стопоходящие конечности, вытянутое туловище и длинный хвост. В дальнейшем они становятся все более и более слонообразны. Сходство со слонами в скелете крупных поздних диноцерат настолько велико, что раньше, их часто относили к хоботным. Само собой разумеется, что подобная классификация не имела под собой никаких действительных оснований и была совершенно ошибочна. Ни один из родов диноцерат не вмел хобота; шея относительно длинная, много длиннее, чем у слонов. Длинное туловище имело большой объем, о чем можно судить по длине и изгибу ребер особенно верхнеэоценового *Uintatherium*. Таз и скелет задних конечностей *Uintatherium* особенно похожи на таковые хоботных. Бедра, лишённые третьего трохантера, с уплощенным телом, особенно слонообразны. Напротив, кости передних конечностей значительно отличны от костей слонов. Передние конечности были много больше прогнуты в локтевых суставах, что вполне понятно при отсутствии хобота, который позволяет слонам доставать воду и пищу не наклоняясь. Как вообще у крупных и массивных млекопитающих, длинные кости диноцерат не имели костномозговой полости, а были заполнены губчатой костной массой. Подобная структура значительно увеличивает прочность без увеличения диаметра кости. В этом отношении они вполне сходны с титанотериями и хоботными. Что касается внешнего вида конечностей, то следует сказать, что, несмотря на ряд важных и значительных структурных отличий в скелете между уинтатериями и слонами, конечности их должны были быть очень сходны. Ноги, передние и задние, пятипалы, с тяжелыми и короткими костями. Копытные фаланги — в виде округлых наростов. Несомненно, конечности уинтатериев имели, подобно слонам, колоннообразную форму и эластическую подушку. Вообще, за исключением совершенно фантастической головы, уинтатерии, вероятно, имели облик маленьких слонов, около 2 м в загривке. Относительно наличия волосяного покрова сказать что-либо определенное трудно, но, по мнению Скотта (1937), невероятно,

чтобы какие-либо эоценовые млекопитающие, жившие даже в мягком субтропическом климате, могли полностью потерять волосистой покров.

Общность в строении коренных и ложнокоренных зубов диноцерат не может считаться основанием для объединения их всех в одно семейство Uintatheriidae, как делают Осборн и Грэнджер (1932) и Симпсон (1945)². Направления развития отдельных ветвей этого отряда были столь различны, что мы не можем считать такой взгляд правильным. Во всяком случае, отличия в черепе и посткраниальном скелете отдельных форм, входящих в состав рассматриваемого отряда, никоим образом не меньше различия между жирафами, оленями, вилорогими и полорогими. Кроме того, скелет задних конечностей (стопы) американских и азиатских эоценовых представителей имеет коренным образом различные структуры (о чем будет подробно сказано ниже), указывающие на раннее (не позднее верхнего палеоцена) разделение этих ветвей.

Поэтому я считаю необходимым разделить отряд Dinocerata на три семейства (Флеров, 1952), каждое из которых охватывает представителей определенных стадий развития и самостоятельных филогенетических ветвей:

I. Prodinoceratidae Flerow, 1952.

- 1) *Probathyopsis* Simpson, 1929.
- 2) *Prodinoceras* Matthew, Granger et Simpson, 1929.
- 3) *Mongolotherium* Flerow, 1952.
- 4) *Bathyopsoides* Patterson, 1932.

(Отнесение последнего рода к данному семейству не вполне доказано.)

II. Uintatheriidae Flower, 1876.

- 5) *Bathyopsis* Cope, 1881
- 6) *Elachoceras* Scott, 1886
- 7) *Uintatherium* Leidy, 1872
- 8) *Eobasileus* Cope, 1872

III. Gobiatheriidae Flerow, 1952

- 9) *Gobiatherium* Osborn et Granger, 1932

² Симпсон считает возможным выделение *Gobiatherium* в обособленное подсемейство (1945, стр. 242).

III. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ DINOCERATA

СЕМЕЙСТВО PRODINOCERATIDAE FLEROW, 1952

Prodinoceratidae: К. К. Флеров, 1952. Доклады АН СССР, т. LXXXVI, № 5, стр. 1029.

Диагноз. Относительно мелкие архаические Dinocerata (до размеров крупного пещерного медведя). Туловище длинное, конечности сравнительно коротки, кисти неизвестны, задние стопоходные. Хвост длинный и мощный, вероятно, составляющий приблизительно одну треть всей длины позвоночника. Таз длинный, узкий и выпрямленный, крестец из трех позвонков³. Череп высокий, без рогообразных выростов на верхней стороне, по общей форме сходный с черепом Creodonta. Сагиттальный гребень очень велик, затылок треугольный, мышелки сильно выступающие. Скуловые дуги широкие, равномерно округленные. Нёбная хоанальная вырезка несет небольшой средний отросток, выступающий назад. Сошник почти полностью окостеневший, делит хоанальный вход и опирается на задний средний отросток нёбных костей своим задним концом. Нёбные кости по краю хоаны несут выступающий гребень, окаймляющий хоанальный вход. Нижняя челюсть в области симфиза с большими выступающими вниз лопастями — предохранителями для верхних клыков.

Зубная формула: I 3/3; C 1/1; P ? – 3/4 – 3; M 3/3.

Верхние резцы хорошо развиты, большие. Верхние клыки велики, саблеобразны, но у самок всегда тонкие и короче, чем у самцов. Они сравнительно мало изогнуты, сдавленные; наружная поверхность более выпуклая, чем внутренняя. Нижние резцы однолопастные, нижние клыки велики, конические, с режущим задним краем, много больше резцов. Первый нижний ложнокоренной (молочный) с двумя корнями имеется у молодых, впоследствии у некоторых родов он выпадает, и у взрослых альвеола зарастает. Воротничок более или менее ясно выражен на всех коренных вокруг всего, зуба.

Состав семейства. К семейству Prodinoceratidae следует относить рода *Probathyopsis*, *Prodinoceras* и *Mongolotherium*. Что касается американского рода *Bathyopsoides*, то включение его в данное семейство еще не вполне доказано, так как многие характерные для представителей семейства черты строения черепа и посткраниального скелета (наличие верхних резцов, стопоходность задних конечностей, длина хвоста и т. д.) не выяснены за отсутствием материала. Пока я включаю род *Bathyopsoides* в рассматриваемое семейство под вопросом.

Род *Probathyopsis* Simpson, 1929

Probathyopsis: Simpson, 1929. Amer. Mus. Novitates, № 387.

Тип рода: *Probathyopsis praecursor* Simpson, 1929; верхний палеоцен, Кларк Форк, Вайоминг, США.

Диагноз. Относительно мелкие животные (длина M_3 – 21,7 мм), P^2 удлинённый, его длина больше ширины, поставлен в челюсти прямо, эктолоф параллелен всему

³ Признаки посткраниального скелета введены на основании изучения скелетов *Mongolotherium* и частично *Prodinoceras*.

зубному ряду, так что наружные стенки эктолофов P^2 и P^3 находятся на одной прямой. Задняя стенка P^2 касается передней стенки P^3 только своей наружной третью. Протокон находится против задней половины эктолофа. Наружная и задняя стенки зуба составляют приблизительно прямой угол. Протокон соединен маленьким гребнем только с серединой эктолофа, не образует зачатка V-образной складки (не моляризован). Метакон мало заметен. Моляризация P^3 не полная, зуб округло V-образный, с несколько обособленной от протокона передней частью эктолофа. P^3 и P^4 не подобны коренным и не имеют протоконула; они имеют приблизительно равную длину и ширину. M^1 и M^2 в плане подобны треугольникам. Гипоконы коренных зачаточны и не образуют обособленного талона, даже на M^3 . M^3 в плане подобен четырехугольнику (параллелограмму), гипокон расположен сзади и несколько наружу от протокона. Воротничок развит полностью вокруг всех верхних коренных и ложнокоренных. Лопасты на нижней челюсти малы⁴. Диастема между нижним клыком и P_2 короткая, меньше задне-переднего диаметра нижнего клыка.

Видовой состав. Описаны следующие виды:

- 1) *Probathyopsis newbilli*: Patterson, 1939, формация Плато Валлей, Колорадо, верхний палеоцен.
- 2) *Probathyopsis praecursor*; Simpson, 1929, формация Кларк Форк, Вайоминг, верхний палеоцен.
- 3) *Probathyopsis successor*: Jepsen, 1930, формация Парк Каунти, Вайоминг, нижний эоцен.
- 4) *Probathyopsis lysitensis* Dana, Kelley et Wood, 1954; Лизит Мембер, Винд-Ривер, Вайоминг, нижний эоцен.

Географическое распространение. Кларк Форк, Парк Каунти, Вайоминг, Плато Валлей, Колорадо, США.

Возраст. Верхний палеоцен — нижний эоцен.

Род *Bathyopsoides* Patterson, 1939

Bathyopsoides: Patterson, 1939, Geol. ser. Field Museum Natur. Hist., vol. VI, № 24.

Тип рода: *Bathyopsoides harrisorum* Patterson; верхний палеоцен. Колорадо, Плато Валлей, США.

Диагноз⁵. Относительно крупные продиноцератиды. Черен удлиненный; диастема между С и Р большая, много больше длины P^2 ; сагиттальный гребень относительно невелик, достигает вперед до уровня гленоидной впадины. Сзади гребень не выступает, затылочные мышечки, и задний край гребня находятся на одном уровне. Мышечки выдающиеся, направлены назад и вниз, поставлены косо по отношению к продольной оси черепа и образуют с ней тупой угол. Нижняя челюсть имеет очень большие предохранительные крылья. Метакон P^2 более обособлен, чем у *Probathyopsis*; M^1 заметно меньше, чем P^4 и M^2 ; cingulum менее развитый, чем у *Probathyopsis*, но больше, чем у *Prodinoceras*. Нижние резцы конические, с длинными коронками и наружными (задними) пятками; нижние клыки значительно больше резцов, уплощенные трансверсально; метастилиды коренных зубов вытянуты в переднезаднем направлении; M_1 относительно меньше, M_2 — больше, чем у *Bathyopsis*; задние гребни талонида M_1 и M_2 сжаты в переднезаднем направлении, M_3 с маленьким энтоконидом.

⁴ Это, может быть, объясняется тем, что челюсть *Probathyopsis praecursor* принадлежит самке.

⁵ Составлен по работе Patterson, 1939, без существенных изменений.

Видовой состав. Известен один вид *Bathyopsoides harrisorum* Patterson.
Географическое распространение. Плато Валлей. Колорадо, США,
Возраст. Верхний палеоцен, отложение Плато Валлей.

Род *Prodinoceras martyr* Matthew, Granger et Simpson. 1929

Prodinoceras: Matthew, Granger and Simpson, 1929. Amer. Mus. Novitates, № 376.

Тип рода: *Prodinoceras martyr* Matthew, Granger et Simpson, 1929, верхний палеоцен, Гашато, Монголия.

Диагноз⁶. Относительно не крупные диноцераты (длина ряда верхних коренных и ложнокоренных 102 мм). Череп относительно короток. Диастема между клыками и ложнокоренными очень мала, меньше длины P^2 . верхние клыки прямые, конусообразно суживающиеся к вершине. P^2 короткий, его длина приблизительно равна ширине, поставлен в челюсти косо, так что эктолоф повернут вперед и внутрь приблизительно на 45 по отношению к зубному ряду; наружные стенки эктолофов P^2 и P^3 образуют угол. Задняя стенка P^2 касается передней стенки P^3 своей средней частью. Протокон находится против средней части эктолофа; наружная и задняя стенки зуба образуют острый угол. Протокон соединен хорошо выраженным гребнем с параконем и слабо намеченным с метаконем, вследствие чего образуется маленькая долинка (зуб в начальной стадии поляризации). Метакон слабо обособлен и много ниже паракона.

P^3 и P^4 сходны между собой, но P^4 крупнее; оба зуба моляризованы, приобретают зачаточный протоконуль, что делает всю коронку субквадратной. Метакон хорошо выражен, но не обособлен от эктолофа, он одной высоты с протоконом. Паракон выше метакона и протокона. Метакон соединён высоким гребнем с параконем. Гребни, соединяющие паракон и метакон с протоконом, ниже P^3 более или менее равной длины и ширины, P^4 имеет ширину заметно большую, чем длина. M^1 в плане еще близок к треугольной форме, M^2 — четырехуголен. Эти зубы отличаются от P^3 и P^4 главным образом более низкими коронками, большей разделённостью паракона и метакона (долинка почти не замкнута снаружи) и наличием гипоконев, расположенных прямо позади протокона. M^3 больше двух первых коренных и имеет метакон, смещённый несколько внутрь, так что V-образная складка неравновелика — задняя ветвь короче. Гипокон M^3 несколько больше, чем на M^1 и M^2 , расположен назад и внутрь от протокона. Протоконули на коренных очень малы. Воротничок хорошо развит на передней и задней части зубов и слабо на наружной и внутренней. Талонид M_3 с высоким гипоконидом, от которого идут два гребня — вперед и внутрь. Пятка позади гипоконида низкая; задне-средняя вершина не возвышена.

Видовой состав. Род включает один вид *Prodinoceras martyr* Matthew, Granger et Simpson, 1929

Географическое распространение. Хашиату (Гашато), Монголия.

Возраст. Верхний палеоцен, Гашато.

Замечания. Собранные Монгольской палеонтологической экспедицией АН СССР материалы по *Prodinoceras* плохой сохранности, это обломки разрозненных костей посткраниального скелета и несколько фрагментов черепа и нижних челюстей, имеющих лишь части корней, поломанные зубы и основания коронок. Остатки костей

⁶ Известны только верхняя челюсть и фрагменты нижних зубов в коллекциях Американского музея ест. истории и части зубов и костей посткраниального скелета, в коллекции Палеонтологического института АН СССР.

конечностей — плечевой лопатки, астрагалов, структурно вполне сходны с теми же костями *Mongolotherium*, но отличаются меньшими размерами. Среди большого числа костей *Mongolotherium* только один фрагмент лопатки и плечевой оказались сходной величины.

Исследованный материал. Палеонтологический институт АН СССР. Колл. № 476. Сборы Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1946–1949 гг. Монголия, Хашиату (Гашато), Южная Гоби. Верхний палеоцен. Многочисленные фрагменты костей черепа и посткраниального скелета.

Род *Mongolotherium* Flerow, 1952

Mongolotherium: К. К. Флеров, 1952. Доклады АН СССР, т. LXXXVI, № 5, стр. 1029.

Тип рода: *Mongolotherium plantigradum* Flerow, 1952, окрестности источника Наран-Булак, восточная часть хребта Цаган-Ула, Нэмэгэтинская котловина, Южная Гоби. Нижний эоцен.

Диагноз. Самый крупный представитель семейства Prodinoceratidae. Череп удлинённый (наибольшая длина до 500 мм), диастема между С и Р большая, много больше длины P^2 , почти равна длине P^2 и P^3 ; с чрезвычайно сильно развитыми гребнями — латеральным затылочным и сагиттальным, относительно сильнее, чем у каких-либо других известных млекопитающих. Вследствие этого верхняя часть затылка выступает назад и нависает над нижней частью, прилегающей к foramen magnum. Мышечки сильно выдающиеся, направлены вниз, поставлены под прямым углом к продольной оси черепа. Мышечки округлые не разделены на две фасетки, linea divisa condyli отсутствует; они соединены между собой рудиментарным мостиком. Мозговая коробка мала и узка. Теменные кости очень слабо выпуклы латерально. Боковые стенки мозговой коробки полого опускаются вниз и наружу. Посторбитальные отростки лобных костей очень малы, а на скуловых костях отсутствуют; глазничные впадины совершенно не отграничены от височных. От посторбитального возвышения лобных костей идут назад гребни, сливающиеся в сагиттальный на уровне гленоидных ямок. Слезных отверстий два (?); перед ними небольшой конусообразный вырост. Слуховой аппарат архаического чипа. Слуховые капсулы как таковые не образуются, слуховые кости малы. Наружный слуховой вход широк и не образует замкнутой трубки. Tympanohyale лежит открыто в небольшой выемке вблизи basioccipitale. Нижняя челюсть имеет резко выраженные предохранительные лопасти для верхних клыков, у взрослых самцов хорошо обособленные. P^2 короткий, его длина меньше ширины, поставлен в челюсти под углом к продольной оси зубного ряда, эктолоф повернут вперед и внутрь, так что наружные стенки эктолофов P^2 и P^3 образуют тупой угол. Задняя стенка P^2 полностью при мыкает к передней стенке P^3 . Протокон находится приблизительно против середины эктолофа. Наружная и задняя стенки зуба образуют угол меньше прямого. Протокон соединен хорошо выраженным гребнем с параконом и слабее намеченным — с метаконем, образуя зачаточную V-образную складку, охватывающую маленькую долинку (слабо выраженная моляризация зуба). Метакон зачаточен, но обособлен, ниже паракона, слегка отделяется от эктолофа как самостоятельная вершинка. P^3 и P^4 сходны между собой, но P^4 крупнее. Моляризация сильная. Зубы V-образны, в плане близкий треугольной или трапециеобразной форме, подобны M^1 , оба имеют ясно выраженные протоконули, что делает коронку субквадратной. Метаконы хорошо выражены, слегка отделены от параконов, приблизительно равны по высоте протопопам. Зубы имеют длину меньшую, чем

ширина. Коренные в плане подобны четырехугольникам (параллелограмм). Гипоконны в виде отдельных вершин на всех трех. На M^3 гипокон велик и образует талон, расположен прямо позади протокона. Воротничок развит хорошо на передней и задней частях зуба и слабо на наружной и внутренней. Талонид M_3 имеет гипоконид с гребнями, идущими вперед и внутрь; пятка позади гипоконида высокая, образует очень большую, высокую задне-среднюю вершину (гипоконулид), много более высокую и широкую, чем гипоконид.

Описание

Череп (рис. 1 – 4).

Удлиненный, по общей форме сходный с черепами древних креодонтов и кондилартр, сравнительно узкий. Лицевая часть (от переднего края орбит) короче мозговой. Линия основания черепа от затылочного отверстия до межчелюстных костей почти прямая. Стреловидный гребень очень сильно развит, относительно сильнее, чем у каких-либо других известных млекопитающих. Вследствие этого верхняя часть затылка сильно выступает назад и нависает над нижней частью, прилегающей к *foramen magnum*, что обуславливает наклонную под углом постановку головы по отношению к шее. Скуловые дуги расположены низко, в дорзальном направлении мало прогнутые, округленно-дугообразные, широко поставленные (сильно выпуклые латерально). Сами дуги относительно плоские и высокие. Полость мозговой капсулы мала, по наружный объем мозговой коробки довольно большой, вследствие губчатой структуры костей и значительного развития синусов, как у всех диноцерат. Теменные кости очень слабо выпуклы латерально, так что боковые стенки мозговой коробки полого опускаются вниз и наружу. Мозговая область черепа высокая и узкая, основание мозговой коробки узко, чешуи височных костей стоят почти вертикально. Размеры и форма межтеменных костей неизвестны, так как они полностью срастаются с затылочной и теменными, и швы не прослеживаются.

Поперечные затылочные гребни (лямбдовидные) большие, но не раздвоенные, простые. Затылок треугольный, высокий и узкий. Затылочная кость (*supraoccipitale*) несет по средней линии непосредственно над большим затылочным отверстием вздутие и неглубокую впадину над ним, занимающую всю верхнюю часть кости. Впадина эта у старых экземпляров разделена снизу небольшим вертикальным гребнем.

Затылочные мыщелки сильно выдающиеся, но не отделены от основания черепа, направлены вниз, поставлены перпендикулярно к продольной оси черепа и образуют с ней прямой угол. Их поверхности не разделенные — *linea divisa condyli* отсутствует.

Сочленовный аппарат имеет очень мощный засуставной отросток, относительно маленькую суставную поверхность, простирающуюся поперечно к продольной оси черепа, и очень слабо выраженный предсуставной отросток. Челюстной сустав расположен низко, немного выше уровня зубного ряда. Общий характер строения сустава, таким образом, резко отличен от такового копытных и имеет нечто общее с хищными (креодонтами).

Большое затылочное отверстие близко к четырехугольной форме, его ширина больше высоты, верхний край мыщелков находится приблизительно на уровне его верхней границы. Парокципитальные отростки малы, передними краями плотно прилегают к заслуховым отросткам чешуйчатых костей, задними непосредственно к мыщелкам, направлены вниз и в стороны.

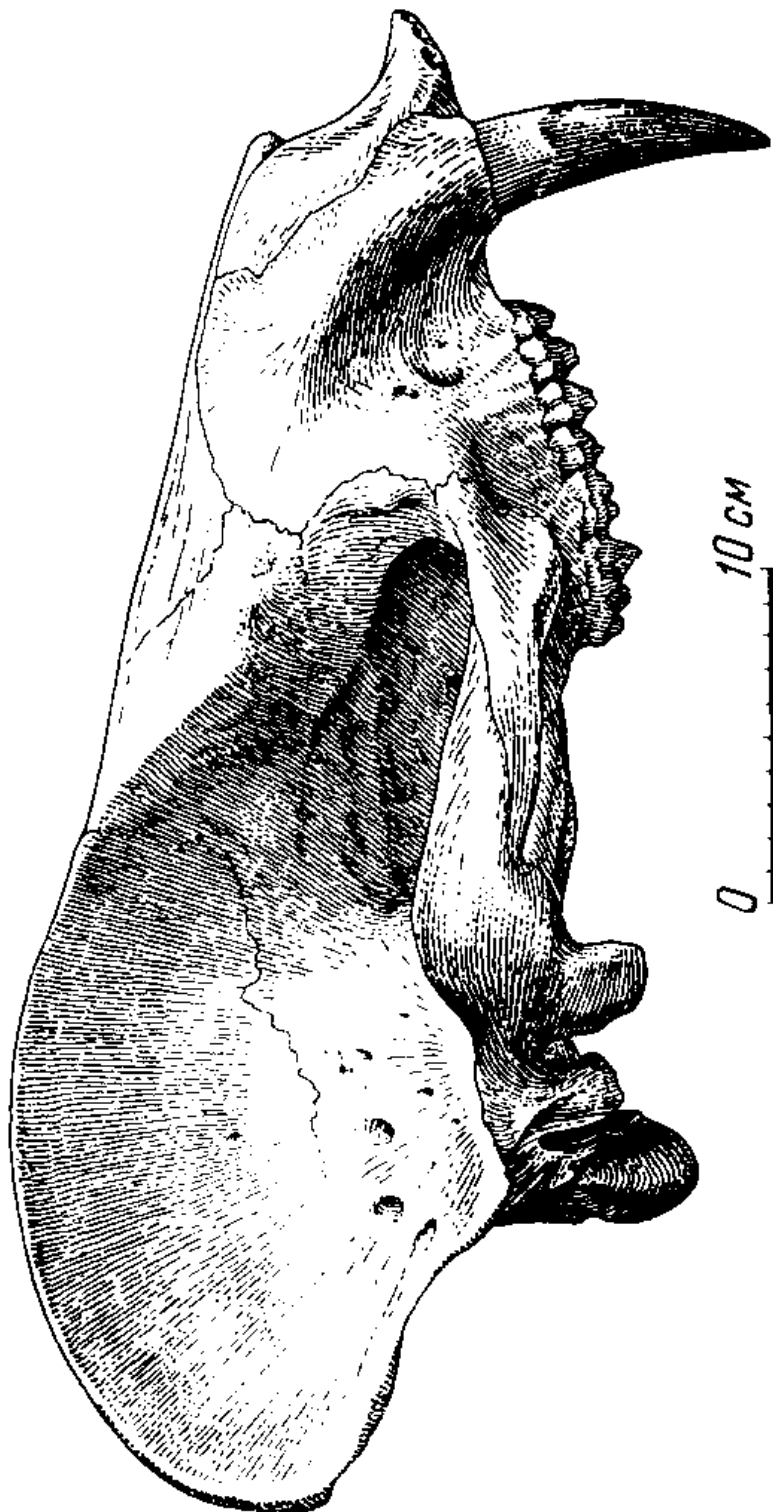


Рис. 1. *Mongolotherium plantigradum*. Череп. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. Тип. ПИН № 534-47. Вид сбоку. Частичная реконструкция

Нёбо довольно широкое и длинное (его ширина составляет немного меньше одной трети длины), почти плоское, лишь немного вдавленное в передней части, на уровне клыков, диастемы и передних ложнокоренных. Оно продолжается назад до последних коренных. Челюстные кости спереди от альвеол клыков продолжают вперед, вклиниваясь между межчелюстными костями, небные поверхности которых, несущие альвеолы резцов, охватывают их передние концы, составляющие задние края небных резцовых отверстия. Средние небные отростки межчелюстных костей далеко вклиниваются по средней линии в челюстные приблизительно на расстояние, равное длине $M^2 + M^3$. В передней части, в области вдавления, нёбо не несет продольного гребня, вдоль среднего шва между челюстными костями. Нёбо прободено одной парой отверстий, расположенных на самом переднем краю небных костей у шва между ними и челюстными костями — задние небные отверстия.

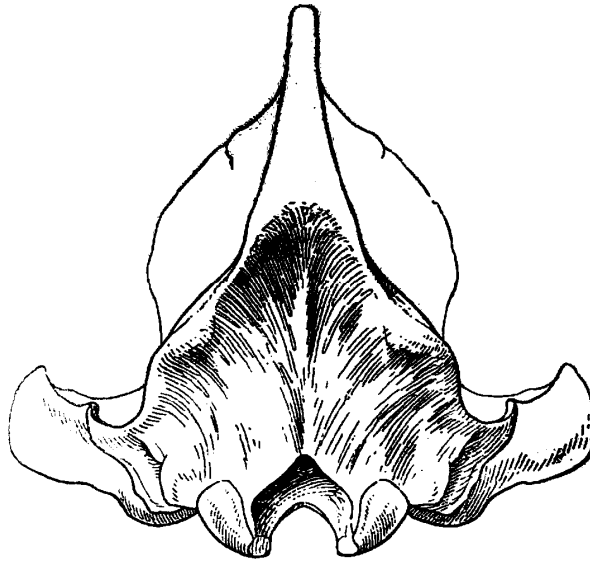


Рис. 2. *Mongolotherium plantigradum*. Череп. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. Тип. ПИН № 534–79. Вид сзади.

Носовые кости (*ossa nasalia*) очень длинные, почти равные половине длины всего черепа. Они простираются назад значительно дальше уровня задних верхних коренных. Спереди они плотно сочленяются с межчелюстными костями и немного выступают за их края, прикрывая переднее носовое отверстие. Они толсты и массивны, особенно в передней части; плотно соединены друг с другом почти прямым швом. У старых экземпляров они срастаются между собой в задней части, спереди же шов всегда сохраняется. Общая форма костей лопатообразная, они очень широки сзади в части, вклинивающейся и соприкасающейся с лобными костями, причем наибольшая ширина находится на уровне швов между лобными и верхнечелюстными костями, где они образуют выкупающий угол. От этого шва кости резко суживаются, наиболее узкое место находится над вторым и третьим ложнокоренными зубами. Дальше вперед они опять постепенно расширяются, достигая спереди половины наибольшей их ширины.

Своими боковыми краями они прилегают к межчелюстным костям, которые налегают на них: плотно сочленяются с верхнечелюстными и лобными, причем у старых животных шов между ними и лобными часто исчезает. На нижней стороне каждая кость имеет вдоль внешнего края мощный продольный гребень, который становится выше по направлению назад, и кости образуют глубокий продольный желоб.

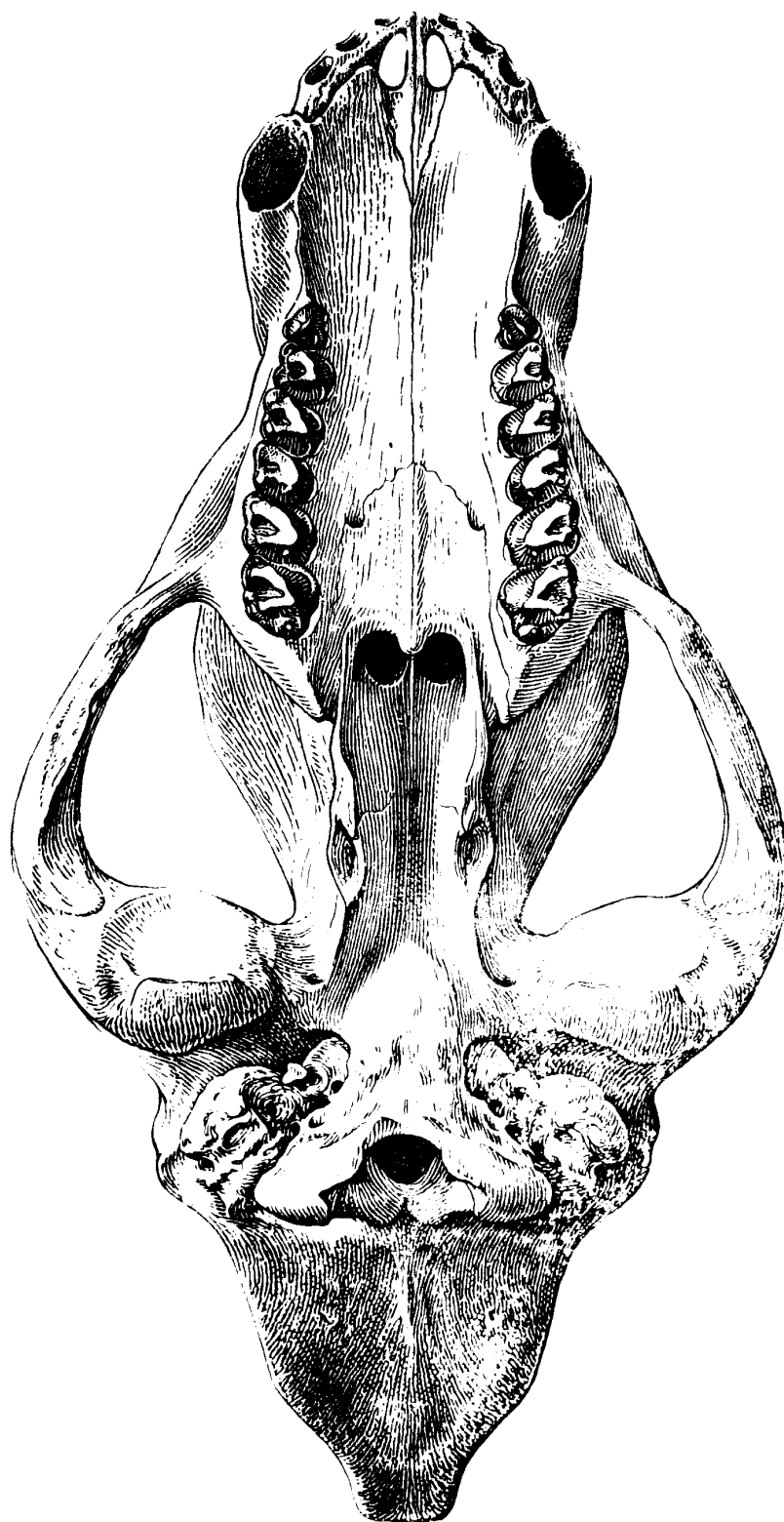


Рис. 3. *Mongolotherium plantigradum*. Череп. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. Тип. ПИН № 533-117.
Вид снизу. Частичная реконструкция

Передние концы костей образуют посередине выемку, наружные края их несколько выступают вперед.

В задней трети гребни соприкасаются с сошником и, видимо, отделяют, также как у уинтатериев, большие полости, которые располагаются непосредственно впереди обонятельных долей мозга, в области расширенных частей носочных костей. Эти обонятельные камеры хорошо видны на некоторых черепах, проломленных в этом месте. Никаких следов наличия преназальных окостенений, которые характерны для *Uintatherium* и *Eobasileus*, у *Mongolotherium* не имеется. Это образование у двух первых, видимо, связано с наличием носовых рогообразных возвышений, отсутствующих у *Mongolotherium*.

Лобные кости (*ossa frontalia*). Лобные кости много короче, чем носовые. Средний шов, соединяющий обе кости, даже у молодых животных совершенно исчезает. Шов, соединяющий лобные кости с носовыми костями, зарастает только у старых в своей задней части, а шов с верхнечелюстными и слезными сохраняется во всех возрастах. В направлении назад кости суживаются, выклиниваясь к стреловидному гребню. В общем обе сросшиеся лобные кости имеют подковообразную форму, причем передние отделы их образуют как бы широкие лопасти, охватывающие носовые кости и сочленяющиеся с верхнечелюстными. С боков, приблизительно на уровне заднего конца скуловой кости, шов между теменной и лобной костью поворачивает с лобной поверхности вниз и вперед, затем резко назад и идет, постепенно понижаясь, к чешуйчатой кости. Лобная кость плоская сверху, с небольшим вдавлением в области срединного шва заднего края носовых костей и несет здесь большое число отверстий, ведущих в лобные пазухи, которые облегчают кость в этой ее части. На передних наружных краях лобных костей, над орбитами, имеются бугры с шероховатой скульптурой поверхности — вероятно зачатки «рогов», подобных рогам других диноцерат (рис. 1 и 4, *P*). Возможно, что у живых животных здесь были мозолистые или бородавчатые образования, подобные тем, которые имеются у современных бородавочников (*Phacochoerus*). От этих бугров назад идут резкие гребни, которые, продолжаясь назад, сближаются и сливаясь с соответствующими гребнями на краях теменных костей, образуют сагиттальный гребень. Боковые поверхности лобных костей вертикально спадают вниз, имея границами с лобной поверхностью упомянутые выше гребни.

Заглазничные отростки лобных костей малы и направлены вниз и несколько внутрь.

Теменные кости (*ossa parietalia*) образуют боковые стенки верхней половины мозговой области черепа. Их верхние части стоят вертикально, образуя огромный дугообразный сагиттальный гребень. Швы с лобными и чешуйчатыми костями прослеживаются даже у старых животных, шов же, соединяющий их с затылочной костью, зарастает очень рано. Теменные кости вдоль сагиттального гребня полностью срастаются. Нижние их половины несут в себе воздушные полости, соединяющиеся с поверхностью многочисленными и частью очень широкими отверстиями. Теменные кости образуют верхнюю часть очень больших височных впадин, которые спереди широко соединяются с орбитами вследствие отсутствия нижнего заглазничного отростка (на скуловой дуге) и очень слабо развитого верхнего (на лобной кости), так что орбиты совершенно не замкнуты сзади.

Чешуйчатые кости (височные — *ossa squamosa*) образуют нижние части височных впадин и несут внизу массивные засочленовные отростки, ограничивающие сзади сочленовную поверхность и спереди слуховую впадину. Они несут длинный и массивный в основании скуловой отросток, на задненижней поверхности которого

находится сочленовная поверхность блока нижней челюсти. Задний отдел височной кости несет заслуховой отросток, который соединяется с парокципитальным отростком плотным швом. Наружный слуховой вход широк и не образует замкнутой трубки. Слуховая кость (*os tympanicum*) мала и не образует обособленной слуховой капсулы (*bulla tympani*). Периотикум не соединен с височной костью. Таким образом, слуховой аппарат еще не образует настоящих слуховых камер, как то имеет место у более высокоорганизованных млекопитающих, а сохраняет архаические черты.

Tympanohyale лежит открыто в небольшой выемке, вблизи *basioccipitale*.

Скуловая кость (*os jugale*) составляет переднюю часть скуловой дуги и простирается вперед несколько дальше переднего края орбиты⁷. Шов, соединяющий ее с верхнечелюстной костью, сохраняется даже у старых животных.

Скуловая кость сзади прилегает к скуловому отростку чешуйчатой кости, который, выклиниваясь, налегает на нее сверху. Они не образуют между собой плотного соединения и остаются свободными даже у очень старых экземпляров.

Слезная кость (*os lacrymale*) относительно велика и составляет (как и у уинтатериев) передний край и переднюю стенку орбиты. Наружная часть ее невелика, внутриорбитальная же много больше. Слезное отверстие небольшое, расположено на краю орбиты, спереди прикрыто выступающим коническим возвышением. Основание кости, находящееся внутри орбиты, прободено очень большим задним входом предглазничного отверстия.

Верхнечелюстная кость (*os maxillare*) составляет большую часть боковой стороны лицевого отдела черепа. Она соединяется с межчелюстной, носовой, лобной, слезной, скуловой и нёбной. Снизу правая и левая челюстные кости прилегают друг к другу и образуют значительную часть твердого нёба. Альвеолы верхних клыков помещаются целиком в челюстных костях, причем их основания лежат далеко позади, приблизительно на уровне P^3 . Верхнечелюстная кость прободена подглазничным каналом для нерва и сосуда, открывающимся на ее латеральной поверхности на уровне $P^2 - P^3$. Между клыками и ложнокоренными зубами имеется диастема, причем вдоль нее идет высокий заостренный гребень, соединяющий внутреннюю часть клыковой альвеолы с передней частью альвеолы P^2 .

Предчелюстная кость (*os praemaxillare*) составляет передний край черепа и ограничивает снизу носовой вход. Ее нёбные отростки окаймляют спереди и с боков передние нёбные отверстия. Верхняя часть ее, прилегающая к боковой поверхности челюстной кости, широка, налегает на носовую кость верхним краем. Часть кости, несущая альвеолы второго и третьего резцов, массивна, но быстро истончается по направлению вперед, и поэтому альвеола первого резца очень мала и мелка. Нёбные отростки межчелюстных костей тонки, плотно прилегают друг к другу, образуя узкую границу между передними нёбными отверстиями. Задние концы нёбных отростков межчелюстных костей вклиниваются между челюстными костями приблизительно на длину $P^2 + P^3 + P^4$, заходя назад до уровня заднего края альвеолы клыка.

⁷ Такое далекое простирание скуловой кости вперед, по мнению Марша (1886), есть одно из основных черт, характерных для копытных, и резко отлично от хоботных, у которых она составляет только среднюю часть скуловой дуги.

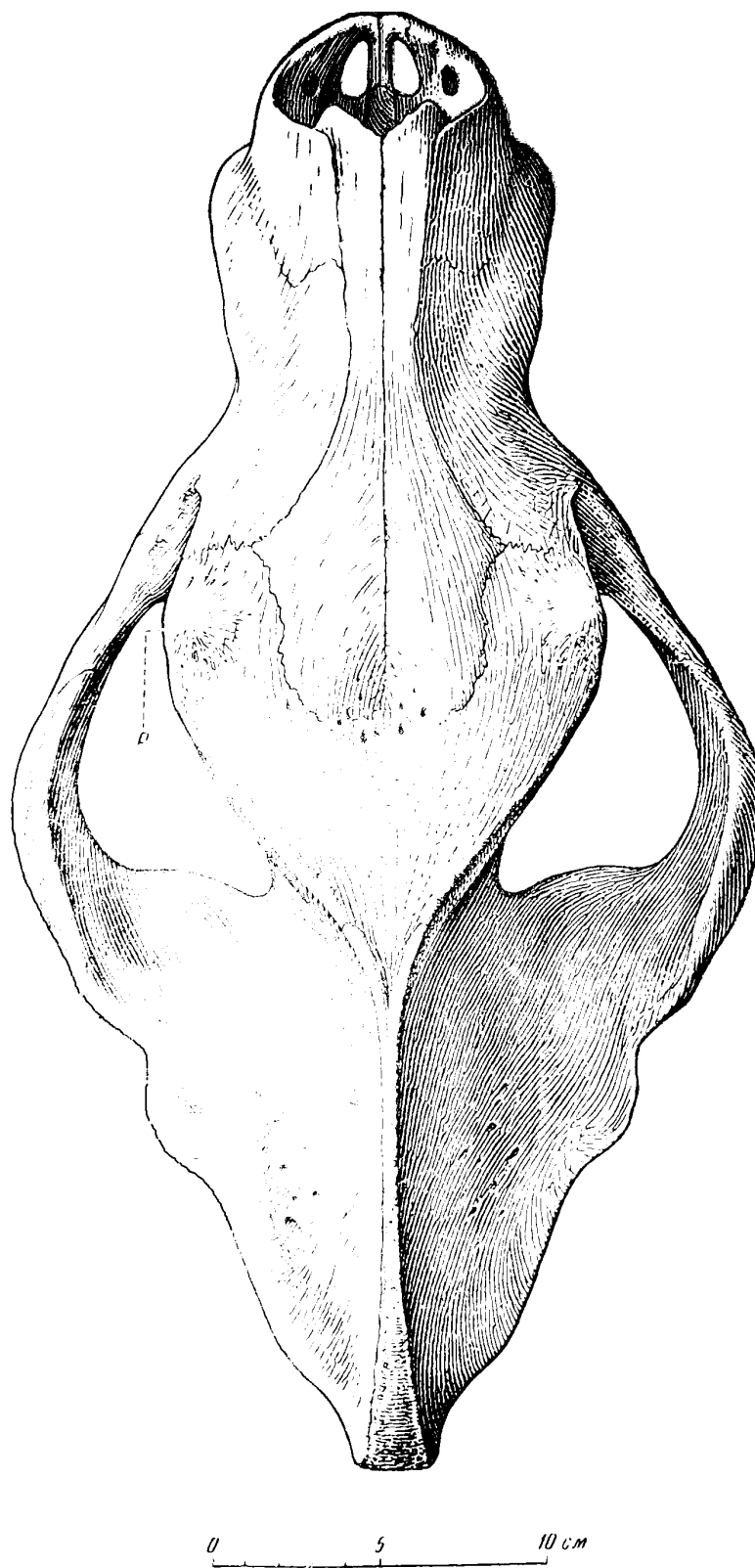


Рис. 4. *Mongolotherium plantigradum*. Череп. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. Тип. ПИН № 533-117.
Вид сверху. Частичная реконструкция. P – рогообразное вздутие

Нёбные кости (*ossa palatina*) образуют лишь небольшую часть нёба (меньше одной трети). Спереди они граничат с челюстным выпуклым швом, на уровне передней половины M^1 . Их границы с крыловидными костями не прослеживаются. По средней линии кости полностью срастаются. Они несут по краю заднего хоанального входа гребень, окаймляющий вход. По средней линии над хоанальным входом имеют небольшой зубовидный отросток. Задние отделы нёбных костей образуют стенки передней части хоанального входа и продолжают назад до соприкосновения с крыловидными костями, которые заканчивают эти стенки, окружают задние коренные и затем посылают вверх отростки, проникающие в задний отдел орбитальной области.

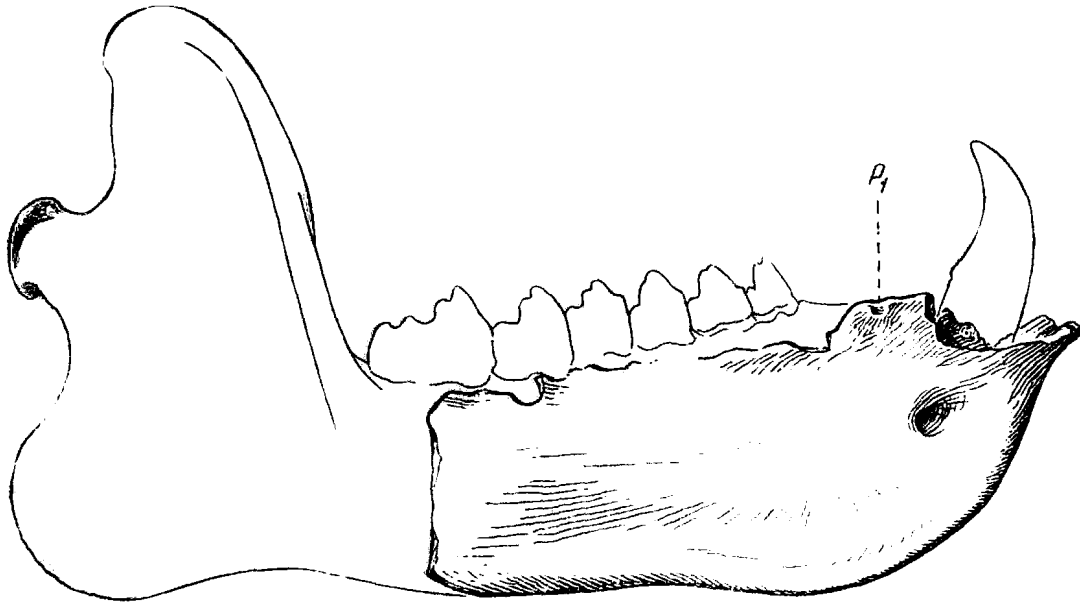


Рис. 5. *Mongolotherium efremovi*. Нижняя челюсть. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–48. Вид сбоку

Крыловидная кость (*os pterygoideum*) прилегает к внутренней поверхности нёбной кости и сзади к крыльям алисфеноида. Швы между крыловидной костью и нёбной не прослеживаются, граница же с алисфеноидом хорошо видна и лежит непосредственно над крючочками. Крючочки (*hamuli*) малы, заострены и отогнуты назад. Стенки крыловидной кости, ограничивающие задний хоанальный вход, тонки. Нижний край их почти прямой, в передней части заостренный и соединяется с гребнем нёбной кости, окаймляющим хоану. В своей задней части край загнут внутрь, несколько прикрывая хоану и образуя наклонную, узкую площадь, заканчивающуюся крючочком.

Алисфеноид (*os alisphenoideum*) лежит непосредственно впереди основной затылочной (*basioscapitale*). Задние границы ее не прослеживаются. Крылья ее тонки, нижние края их раздвоены с продольным ладьевидным углублением непосредственно позади крючочков. Это углубление служит для увеличения площади прикрепления птеригоидной мышцы.

Сошник вытянутый, узкий, глубоко продольно вдавленный сверху, задняя часть его, полностью окостеневшая и разделяет задний вход в носовую полость вертикальной перегородкой. Он очень мало выступает назад за среднюю часть хоанальной вырезки нёба, вклинивается между нёбными пластинами верхнечелюстных

костей и у старых животных срастается с ними. В средней части носовой полости края его продольных пластин, ограничивающих желобообразное продольное вдавление (которое выполняется костями носового лабиринта), соприкасаются с соответствующими продольными гребнями носовых костей, образуя тем самым глубокие замкнутые камеры задней части носовой полости.

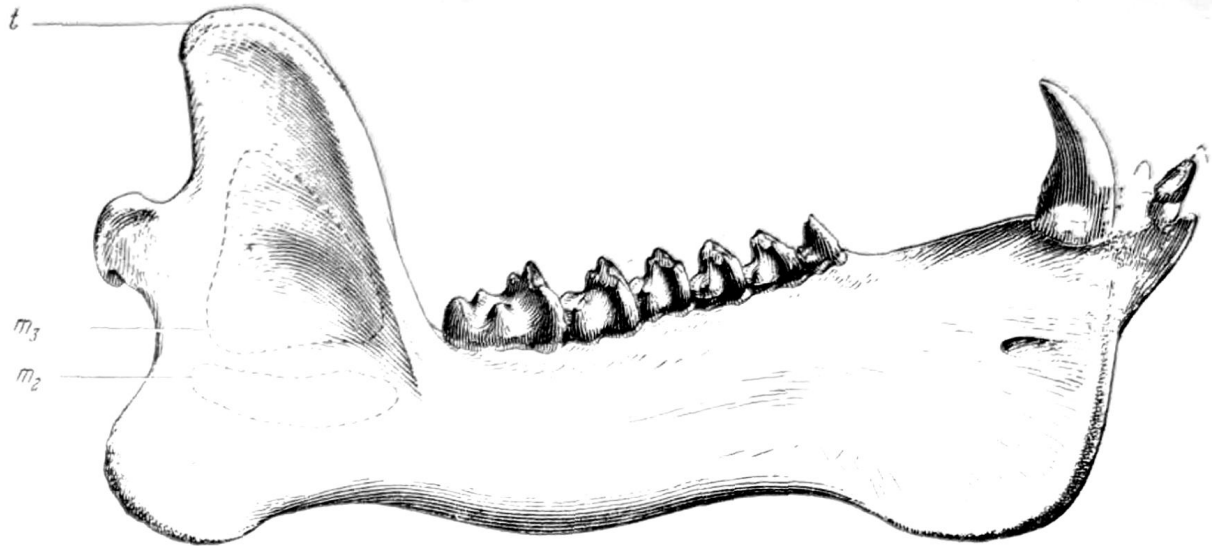


Рис. 5. *Mongolotherium efremovi*. Нижняя челюсть. МНР, Наран-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 533–49. Вид сбоку

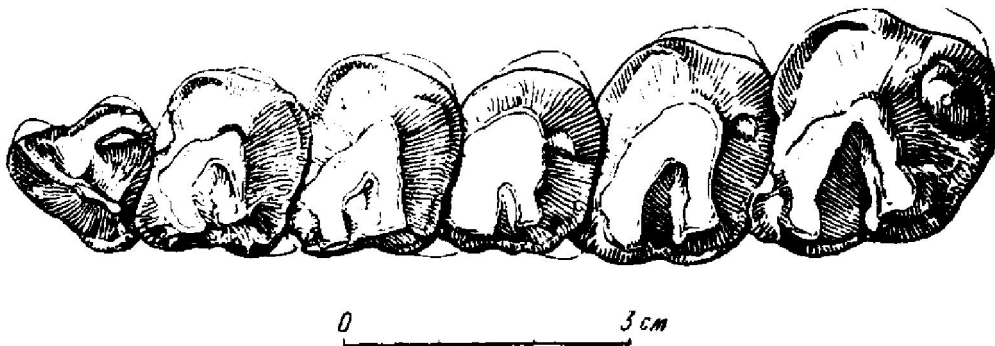


Рис. 7. *Mongolotherium efremovi*. Верхние коренные в ложнокоренные зубы. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–118

Нижняя челюсть диноцерат (рис. 5 и 6) имеет характерное строение. Обе половины челюсти полностью срастаются по симфизу, и шов не заметен даже у молодого экземпляра. Предохранительные лопасти для верхних клыков в симфизном отделе хорошо выражены у самцов. У молодых, с молочными зубами, лопасти полностью отсутствуют. Самки имеют лопасти, развитые значительно слабее, чем у самцов. Нижние края ветвей челюсти прогнуты вниз под коренными зубами. Processus angularis большой лопастеобразный, сильно оттянутый назад (подобно более поздним Dinocerata). Processus coronoides стоит вертикально, образует прямой угол с зубным рядом. Диастема между С и P₁ или P₂ длинная, приблизительно равна длине P₂ + 3 + 4. Симфиз длинный, его длина больше длины ложнокоренных M₁. Ветви челюсти поставлены более или менее параллельно.

Зубы (рис. 7-10). Резцы нижней челюсти располагаются у самцов в один ряд, на одном уровне по дугообразному краю выступающей вперед ложкообразно симфизной части нижней челюсти; все резцы направлены вверх и вперед, слегка расходятся веерообразно. I_1 меньше I_2 ; I_2 самый большой, с самым большим корнем; I_3 меньше I_2 . У самок альвеола I_3 , прямо впереди клыка, I_2 прямо внутрь от I_3 ; I_1 впереди и внутрь от I_2 , так что средняя пара резцов ($I_{1dext} - I_{1sin}$) выступает вперед; I_1 , направлен вверх и вперед. I_2 также вверх и вперед, I_3 вверх и наружу. Самый длинный корень у I_2 .



Рис. 8. *Mongolotherium plantigradum*. Ложнокоренные и коренные зубы верхней челюсти. МНР. Наран-Булак. Нижний эоцен. ПИН. № 533–117



Рис. 9. *Mongolotherium plantigradum*. Ложнокоренные и коренные зубы нижней челюсти. МНР, Наран-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 533–117

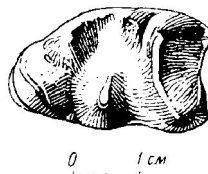


Рис. 10. *Mongolotherium efremovi*. Третий нижний коренной. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен ПИН, № 534–119

Верхние резцы имеют самый длинный корень на I^3 ; на I^2 — короче; на I^1 — самый короткий вследствие соответственно убывающей к средней линии толщины межчелюстной кости. P^2 короткий, его длина меньше ширины, поставлен в челюсти под углом к продольной оси всего зубного ряда, эктолоф повернут вперед и внутрь приблизительно на 45° , так что наружные стенки эктолофов P^2 и P^3 образуют тупой угол. Задняя стенка P^2 полностью примыкает к передней стенке P^3 . Протокон находится приблизительно против середины эктолофа. Наружная и задняя стенки зуба образуют угол меньше прямого. Протокон соединён хорошо выраженным гребнем с параконом и слабее намеченным метаконом, образуя зачаточную V-образную складку, охватывающую маленькую долинку (слабо выраженная моляризация зуба). Метакон зачаточен, но обособлен, ниже паракона, слегка отделяется от эктолофа, как самостоятельная вершинка. P^3 и P^4 сходны между собой, но P^4 крупнее. Моляризация сильная. Зубы V-образны, в плане близки к треугольной форме, подобны M^1 ; оба имеют ясно выраженные протоконули, что делает коронку субквадратной, метаконы этих зубов хорошо выражены, слегка отделены от параконов, по высоте

Таблица 1. Размеры черепа* *Mongolotherium* (в мм)

Промеры	<i>Mongolotherium eřemovi</i> Колл. ПИН, МНР, Цаган-Ула						<i>Mongolotherium planigradum</i> Колл. НИИ, МНР, Цаган-Ула				
	№ 534-47	№ 534-78	№ 534-79	№ 544-112	№ 534-118	№ 534-33	№ 533-80	№ 533-83	№ 533-17		
Наибольшая длина	—	Около 415	Около 500	—	Около 405	—	435	около 405	—		
Длина от ргтх до sond	—	—	—	—	308(прибл.)	—	Сильно спавлен 360	—	Сильно спавлен дорзо- вентр. 360 (прибл.)		
Ширина по скуловым дугам (наибольшая)	—	—	—	186	180	—	208	191	313		
Расстояние от заднего края альвеолы клыка до заднего края мыщелков	—	—	—	270	—	—	293	—	293		
Длина зубного ряда $P^2 - M^3$	104	—	113	99	94	110	112	114	102		
Длина диастемы между $P^2 - C$	23	—	—	29	—	25	27	—	32		
Высота от нижнего края мыщелка до верхнего края сагиттального гребня	—	—	190	—	160	—	138	128	154		
Высота в области диастемы между P^2 и C	72	—	—	63	63	63	63	—	70		

* Все черепа сильно деформированы, поэтому размеры приблизительны, за исключением высоты черепа у экземпляра № 534-79 и длины зубов и диастемы у остальных.

приблизительно равны протопопам. Зубы широки и коротки, длина меньше ширины; отличаются от коренных отсутствием гипоконнонов. Коренные в плане подобны четырехугольникам (параллелограммам). Гипоконны в виде отдельных вершин: на M^1 гипокон зачаточен, на M^2 несколько больше, на M^3 образует талон, который по высоте почти равен протокону. Гипоконны расположены прямо позади протоконов, а не ближе к внутреннему краю зуба. Протоконулы на коренных хорошо развиты. M^3 больше двух первых коренных и имеет метакон, смещённый несколько внутрь, так что V-образная складка неравновелика: ее задняя ветвь короче. Воротничок развит хорошо на передней и задней частях зубов и слабо — на наружной и внутренней.

Pd_1 с двумя корнями присутствует у молодых, постоянный имеется у самцов *M. efremovi* с одним корнем. Талонид M_3 имеет гипоконид с гребнями, идущими вперед и внутрь, часть пятки позади гипоконида высока, образует очень большую, высокую задне-среднюю вершину, много более высокую и широкую, чем гипоконид. На табл. 1 даны размеры черепа *Mongolotherium*, а на табл. 2 размеры нижней челюсти.

Таблица 2. Размеры нижней челюсти *Mongolotherium* (в мм)

Промеры	<i>M. efremovi</i>			<i>M. plantigradum</i>					
	№ 534—1 (самка)	№ 534—57	№ 533—107	№ 533—49 (самец)	№ 533—118 (самец)	№ 533—48	№ 533—81	№ 553—119	№ 533—50
Длина от суставного отростка до переднего края челюсти.	—	—	277	277	275	293	284	—	—
Длина зубного ряда $P_2 - M_3$	99	122	113	110	114	117	107	112	108
Высота в области короноидного отростка	—	—	133	122	134	—	142	—	—
Высота в области диастемы между P_2 и C	58	77	74	70	76	80	85	69	64
Длина диастемы между P_2 и C	34	—	37	41	38	47	43	38	—

Посткраниальный скелет

Почти все кости посткраниального скелета сильно деформированы, разрушены и поломаны, целых почти нет. Естественная форма большинства из них может быть восстановлена лишь приблизительно.

Позвоночник

Шейные позвонки. В общем, имеют много общего с шейными позвонками уинтатериид.

Атлант (Atlas) относительно крупный. Он короток, но широк нижняя и верхняя дуги не толстые, крылья сравнительно велики. Верхняя дуга значительно длиннее нижней, так что длина нижней составляет около двух третей верхней. Верхняя сильно сдвинута вперед по отношению к нижней, поэтому весь позвонок представляется сильно скошенным в вертикальном направлении (при рассматривании его сбоку). Вследствие этого передние фасетки позвонка, сочленяющиеся с мышцелками, глубоко

вдавленные и имеют верхние края, значительно нависающие над нижними. Они имеют в плане яйцевидную форму, верхняя часть их значительно шире нижней. Фасетки резко ограничены. Такая форма атланта, его скошенность в значительной степени связана с наклонным положением головы по отношению к шее. Фасетки для сочленения с аксисом (эпистрофеем) слабо вогнуты, в общем, почти округлы, лишь с небольшим нарушением округлой формы в области, прилегающей к невральному каналу, хорошо ограниченные. Нижняя фасетка для артикуляции с зубовидным отростком эпистрофея плоская в передней части, горизонтальная, в задней наклонная вниз, ограниченная значительно слабее боковых. Крылья атланта располагаются почти горизонтально при нормальной ориентации позвонка, лишь со слабым наклоном назад. Они плоски и тонки, основания их занимают всю длину позвонка. Верхний отросток расположен на краю верхней невральной дуги, довольно хорошо выражен и наклонен вперед. Невральная дуга прободена парой каналов, внутренние отверстия которых открываются у переднего края дуги, непосредственно у верхних внутренних краев передних сочленовных фасеток, наружные — у передних краев дуги около основания крыльев. Они соединены желобками с отверстиями, прободающими основания крыльев, которые в свою очередь имеют желобки на нижней поверхности. Эти желобки направляются к следующей паре отверстий, которые ведут в каналы, вновь прободающие крылья и открывающиеся на верхней поверхности у заднего края их оснований. Таким образом, нерв выходит сначала на верхнюю поверхность невральной дуги, направляясь перпендикулярно к спинному мозгу, затем на нижнюю поверхность крыла атланта, загибаясь круто назад, параллельно спинному мозгу, и потом снова выходит на верхнюю поверхность крыла.

Все остальные шейные позвонки имеются только в полной серии в естественном сочленении (№ 534–56). Тела и поперечные отростки позвонков разрушены, а вся серия не может быть разделена. Поэтому возможно только общее описание их, без детализации.

Эпистрофей (axis) относительно массивен, зубовидный отросток слабо уплощенный. Сочленовные поверхности эпистрофея с атлантом направлены косо вперед и к середине, поверхность их выпуклая (близка к чечевицеобразной). Невральная дуга массивная; она несет высокий, длинный и плоский гребень, основание которого значительно короче вершины, так что при взгляде сбоку гребень имеет трапециевидное очертание. Передний край его ниже заднего. Задние зигапофизы сравнительно велики, сочленовные поверхности их слегка выпуклые, ориентированы вниз, назад и несколько в стороны.

Третий шейный и последующие позвонки характеризуются постепенным утончением невральных дуг, от третьего к седьмому, и укорочением зигапофизов. Невральные дуги при взгляде сверху V-образной формы, направленные вершиной вперед, причем у последующих позвонков угол между ветвями уменьшается и делается острее.

Туловищные позвонки. Из туловищных позвонков имеется только два передних, два последних грудных и поясничные. Грудные позвонки сильно деформированы и разрушены, что не дает возможности ста выяснить детально их строение и отличия от позвонков *Uintatherium*. Поясничные имеют удлиненные тела (длина больше высоты), снизу вогнутые; верхние остистые отростки длинные, значительно длиннее тел позвонков, наклонены вперед.

Крестец состоит из трех позвонков; поперечные отростки большие, у двух первых плотно сочленяются с *ilium*. Третий позвонок сочленяется с *ilium* только передними

частями своих поперечных отростков. Это связано с тем, что крылья ilium широкие, но относительно короткие.

Хвостовые позвонки. Хвост полностью неизвестен. Найденные вместе с крестцом и тазом семь хвостовых позвонков постепенно уменьшаются в размерах; все имеют поперечные и верхние отростки и заставляют предполагать, что хвост был длинен и сравнительно мощен. О большой длине хвоста свидетельствуют также, найденные отдельно сильно вытянутые концевые позвонки, не имеющие отростков. Шевроны неизвестны и нет признаков сочленовных поверхностей для них на позвонках. Передние хвостовые позвонки имеют тело умеренной длины, несколько уплощенное дорзо-вентрально в средней части; артикулярные части расширены, с почти округлыми фасетками. Поперечные отростки длинные и плоские, направленные слегка назад, с гребнем, пересекающим верхнюю плоскость отростка в последней его трети, параллельно продольной оси позвонка. Невральные дуги сравнительно низкие, расположенные на передних двух третях тела. Невральный гребень хорошо развит на передних позвонках и постепенно исчезает к концу. Зигапофизы хорошо развиты. Все отростки по направлению назад становятся короче и постепенно исчезают. Концевые позвонки цилиндрические, удлинённые, не имеющие ни зигапофизов, ни невральных дуг.

Конечности

Передние конечности неполностью известны, carpus, metacarpus и фаланги отсутствуют. Задние почти полные, за исключением части фаланг. Кости конечностей почти сплошные, выполнены губчатой массой, что свойственно, впрочем, почти всему скелету монголотерия, за исключением некоторых частей черепа.

Передняя конечность

Лопатка (scapula) (рис. 11 и 12). Все экземпляры сильно деформированы, и естественная форма может быть восстановлена лишь приблизительно. Кость имеет, видимо, в основном вытянутую ромбовидную форму, но края ее, возможно, были несколько округлены. Передний край, несомненно, несколько длиннее заднего, верхний же значительно короче этих двух. Коракоидный край имеет широкую округлую выемку непосредственно над коракоидным отростком, но выше нее прямой и не несет ограничивающего эту выемку выступа. Задний край в нижней трети прямой, выше имеет небольшой округленный выступ. Коракоид плотно соединен с лопаткой и представляет собой ее отросток. Он велик, крючкообразно загнут вниз и внутрь. По середине внутренней стороны он несет гребень, резко понижающийся кверху, на уровне края суставной впадины. Нижний край коракоидного отростка несет небольшой бугорок, разделяющий его на две части. Лопатка непосредственно над коракоидным отростком несколько сужена, образует слабо выраженную шейку.

Наружная поверхность лопатки разделена большим гребнем на две более или менее близких по размерам части, так что прескапулярная в постскапулярная впадины почти равны. Гребень очень сильно развит, его свободный край расширен и образует плоскую поверхность, тянущуюся вдоль всего гребня. В верхней части гребень понижается и сходится с верхним краем лопатки, плоская поверхность его свободного края постепенно суживается кверху. В нижней части эта поверхность сильно расширяется, далеко спускается вниз и образует большой плоский акромион, нависающий над краем суставной впадины. Описанная плоскость гребня прикрывает часть постскапулярной

впадины, нависая над ней. Таким образом, вся лопатка в сечении имеет как бы форму двутавровой балки.

Гленоидная впадина умеренно углубленная, немного суживающаяся вперед. Ее ширина лишь немного меньше длины.

Внутренняя поверхность лопатки более или менее плоская, с небольшим вилообразным возвышением вдоль линии гребня. Супраскапулярный край, видимо, окостеневаает отдельно от тела кости, так как на единственном имеющемся экземпляре целой лопатки хорошо видна поверхность, свойственная местам отпавших, не вполне приросших эпифизных образований.

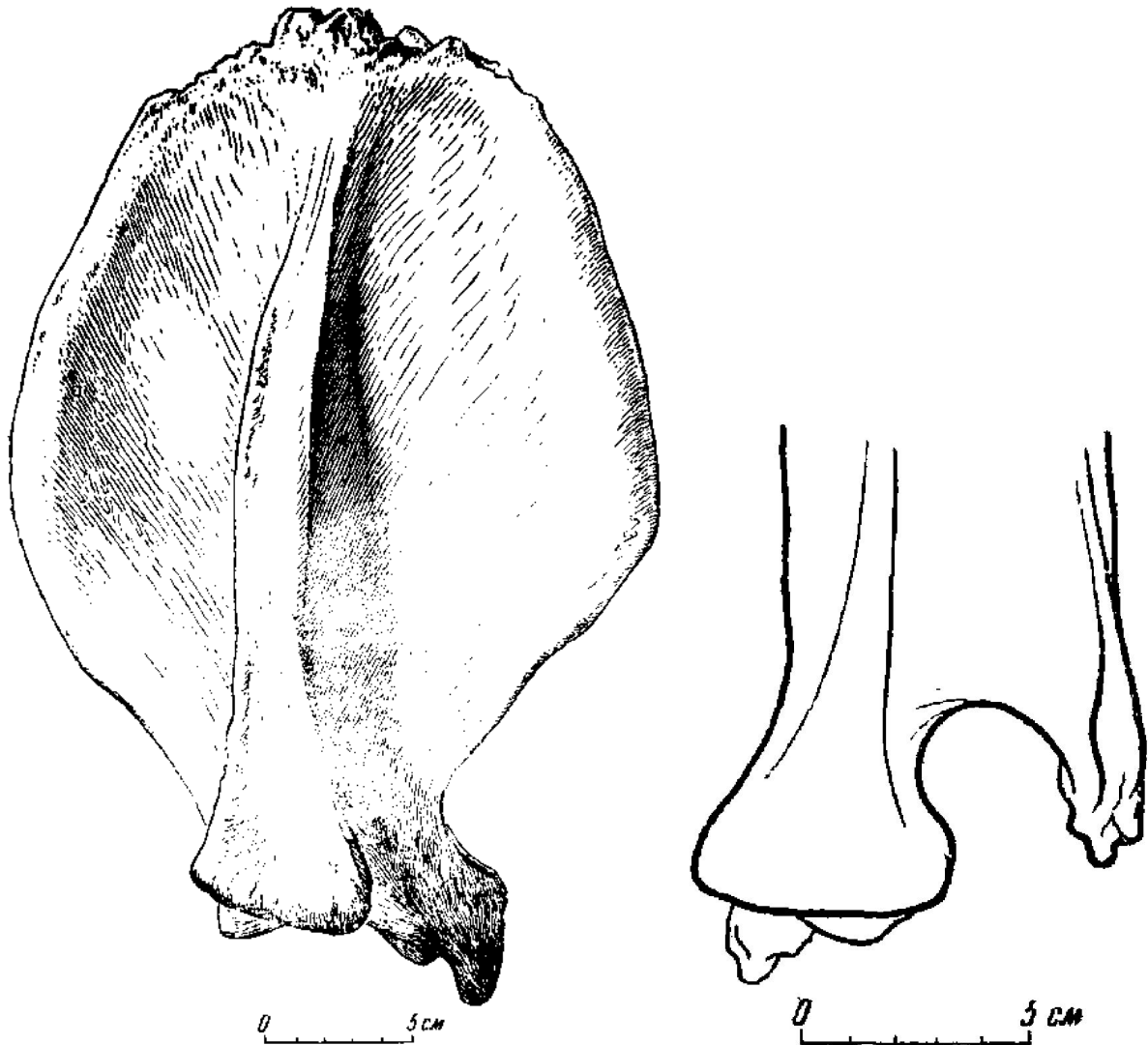


Рис. 11. *Mongolotherium plantigradum*. Правая лопатка. МНР, Наран-Булак. Нижний эоцен, ПИН, № 533–105. С исправлением деформаций

Рис. 12. *Mongolotherium efreмовi*. Правая лопатка. Нижний конец. ПИН, № 533–105. Вид сбоку

Плечевая кость (humerus) (рис. 13) неполностью известна. Кость относительно короткая и мощная (форма проксимального отдела не может быть полностью реставрирована). Она несет большую округленную артикулярную головку, видимо, более или менее равной длины и ширины. Бугры, большой и малый, хорошо развиты, и

их верхние края находятся на одном уровне с головкой плеча. Занимаемая ими площадь лишь немного меньше площади головки. Круглая бугристость — гребень малого бугра (*tuberositas teres – crista tuberculi minoris*) — хорошо выражена, возвышена. Медиальный надмыщелок (сгибательный) также хорошо выражен, латеральный (разгибательный) — слабее. Дельтовидная бугристость плеча велика, сильно возвышена и широка, образует сильный гребень, направленный вперед и наружу, занимающий приблизительно две трети всей длины кости. Гребень достигает головки плеча.

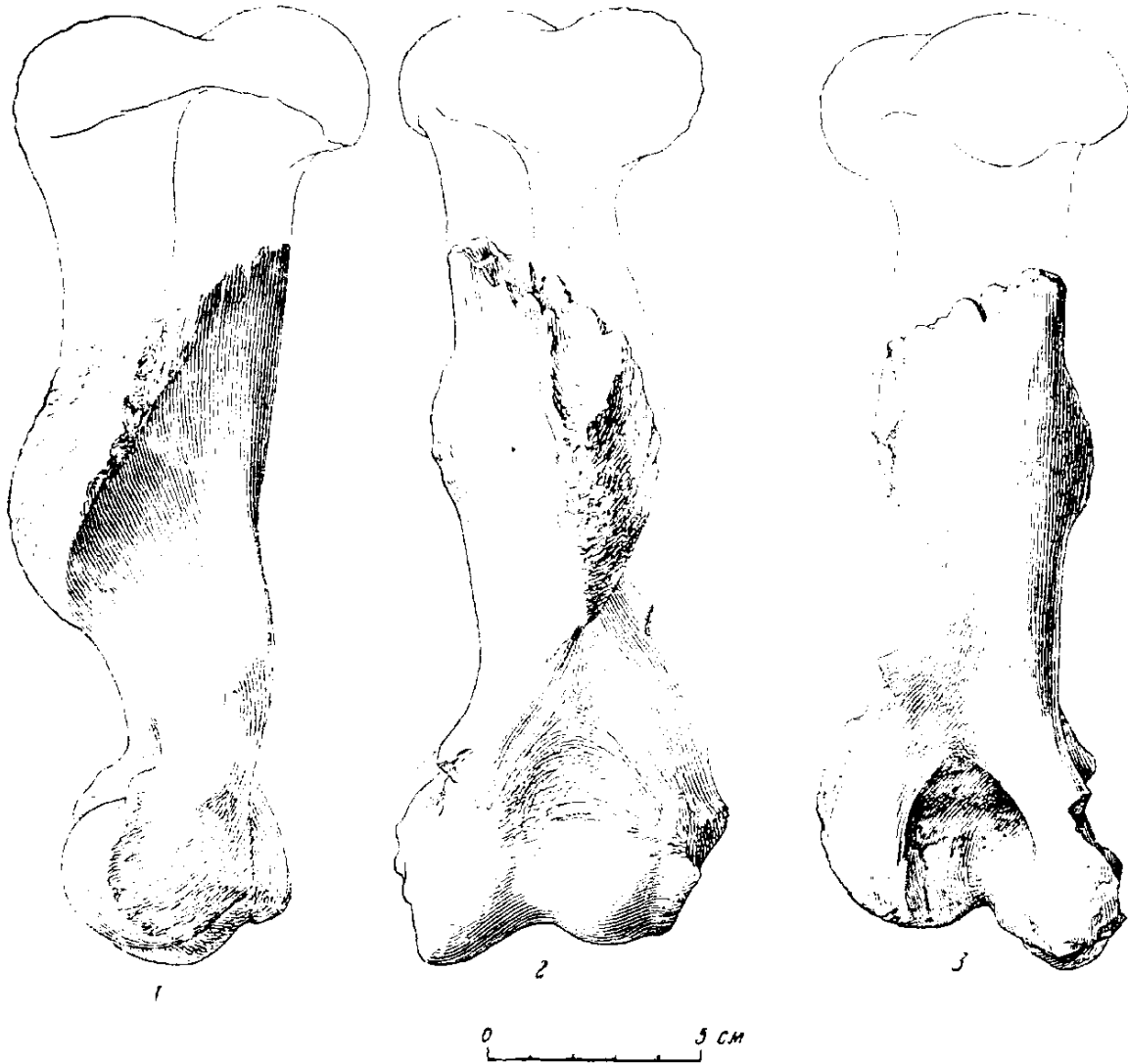


Рис. 13. *Mongolotherium efremovi*. Левая плечевая кость. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–80. Верхний отдел кости реконструирован по разным фрагментам: 1 – вид с латеральной стороны; 2 – вид спереди; 3 – вид сзади

Локтевая кость (*ulna*) (рис. 14). В общем, несколько напоминает локтевую кость *Uintatherium*, но имеет ряд своеобразных морфологических черт, резко отличающих ее и указывающих на совершенно иную функцию передних конечностей по сравнению с поздними американскими *Dinocerata*. Довольно массивная кость, несколько прогнутая вперед, характеризуется сравнительно сильно развитым удлинненным и мощным

олекраноном, несущим хорошо выраженные гребни. Он имеет шероховатую поверхность, с вертикальными бороздками и валиками на задней стороне, указывающими на места прикрепления сильной мускулатуры со значительными сухожильными образованиями. Полулунная вырезка — суставная поверхность для плечевого блока — узкая, но глубокая, ограниченная сверху большим выступающим крючковидным отростком (*processus anconeus* = *p. coracoideus*). Нижний суставной (венечный) отросток также велик и сильно выступает на внутренней стороне, ограничивая довольно глубокую лучевую вырезку для сочленения с радиусом, расположенную на передненаружной стороне кости. Вместе с проксимальной суставной поверхностью лучевой кости образуется почти полуокружность, охватывающая блок плеча.

Тело кости несет на передней стороне специальную, тянущуюся продольно шероховатую площадку, ограниченную гребнями, для соединения с радиусом, причем эта площадка постепенно сдвигается к внутренней стороне сообразно со скручиванием радиуса. На передней стороне, приблизительно на середине длины кости, имеется слабо возвышенный удлиненно-овальный бугор с шероховатой поверхностью для прикрепления связок. Все тело кости между верхней и нижней суставными областями имеет приблизительно четырехугольное сечение. Дистальный конец кости не известен. Как и все кости, *ulna* сильно варьирует в размерах, например длина суставной полулунной вырезки от верхнего до нижнего отростков у *M. plantigradum* колеблется от 34 до 60 мм.

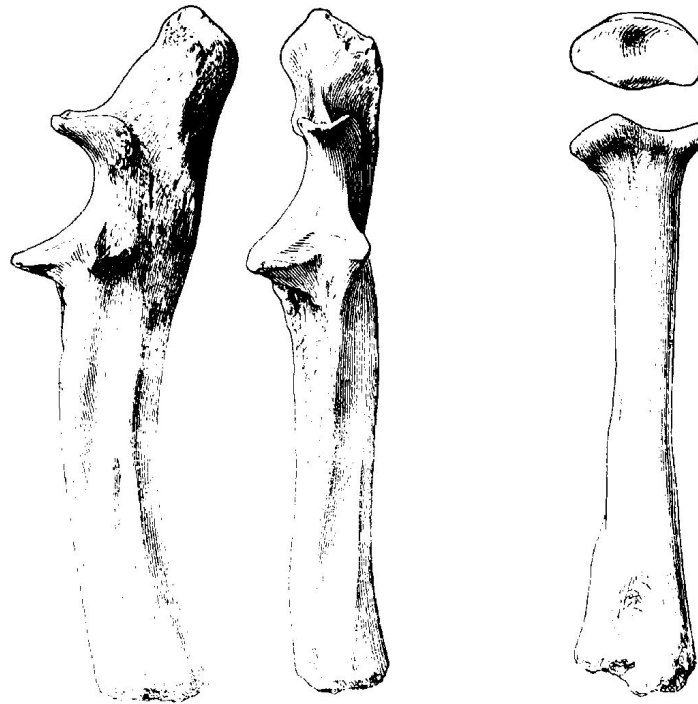


Рис. 14. *Mongolotherium efremovi*. Левая локтевая кость. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. МНИ, № 534–65. Вид сбоку и спереди

Рис. 15. *Mongolotherium efremovi*. Левая лучевая кость. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. МНИ, № 534–67

Лучевая кость (*radius*) (рис. 15) слабее локтевой, она тоньше в проксимальной и толще в дистальной части. Головка широкая, ниже ее сильно суженная шейка, далее вниз кость постепенно расширяется к дистальной головке. Вся кость скручена, так что большие оси верхней и нижней головок располагаются под острым углом друг к другу,

что вызывается скошенным внутрь положением радиуса по отношению к локтевой кости. Передняя поверхность тела кости округленная; задняя, прилегающая к локтевой, плоская, а в дистальной половине немного вдавленная. Суставная поверхность проксимальной головки относительно широка в переднезаднем направлении; ее переднезадний диаметр составляет около двух третей бокового. Нижняя головка неизвестна.

Кости *carpus*, *metacarpus* и фаланги полностью отсутствуют в коллекции.

Задний пояс и конечности (рис. 10 – 22)

Таз (*pelvis*) имеет весьма своеобразную, характерную форму; он относительно длинный, узкий и выпрямленный. Все входящие в его состав кости полностью срастаются между собой. Правая и левая стороны, видимо, срастаются рано, и шов между ними не прослеживается. С крестцом таз соединяется плотно, но швы этого соединения видны хорошо и у старых животных. *Ilium* плоский с треугольными крыльями, с небольшим возвышением вдоль крестца — подвздошным гребнем. Передний край *ilium* образует почти правильную дугу, оканчивающуюся на латеральном бугре - *tuber coxae*. Задний край крыла дугообразно вырезан.

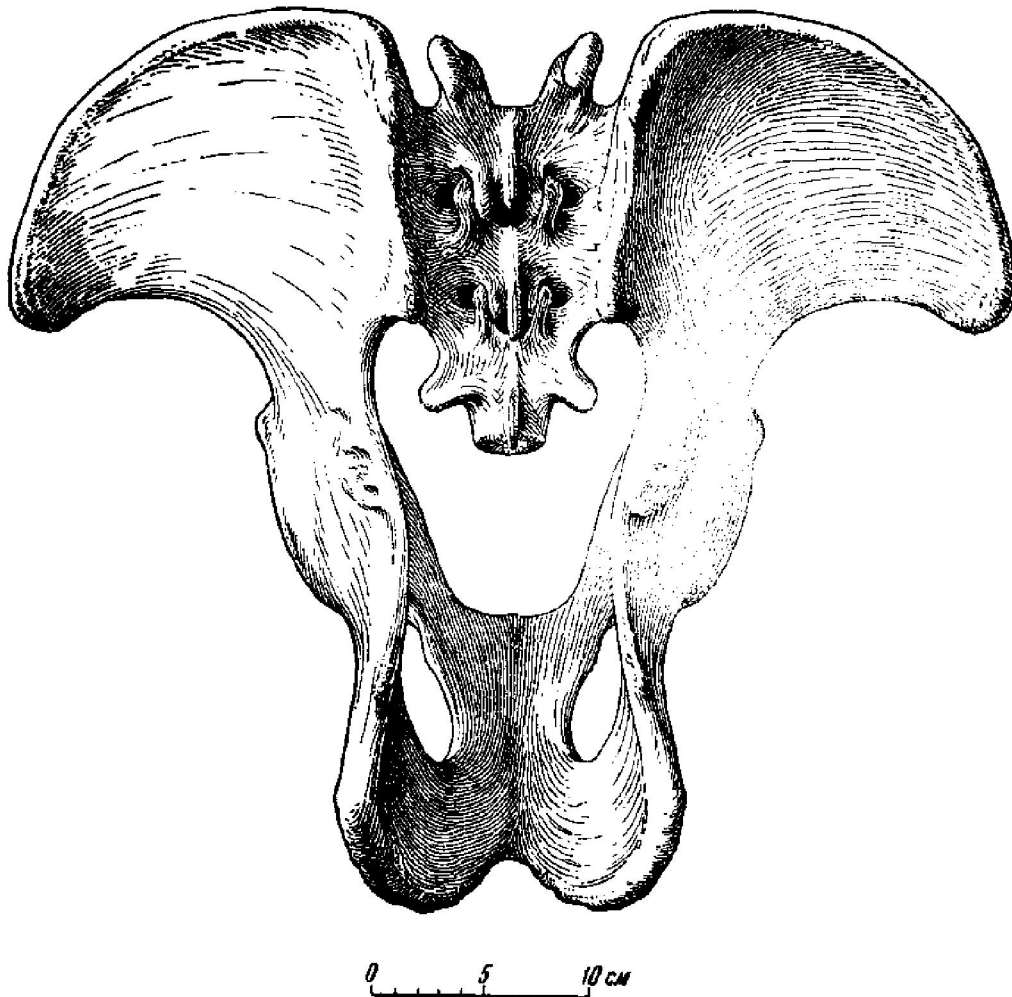


Рис. 16. *Mongolotherium plantigradum*. Таз и крестец. МНР. Улан-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 533–79. Вид сверху

Позади сочленения с крестцом развита большая седалищная вырезка (*incisura ischiadica major*). *Ischium* и *pubis* удлиненные и простираются далеко назад за *acetabulum*. Тазовый симфиз (*symphysis pelvis*) длинный. Запирательные отверстия (*foramina obturatoria*) удлиненно-грушевидные, расположенные далеко от заднего края *ischium*, приблизительно на расстояние, равное их собственной длине.

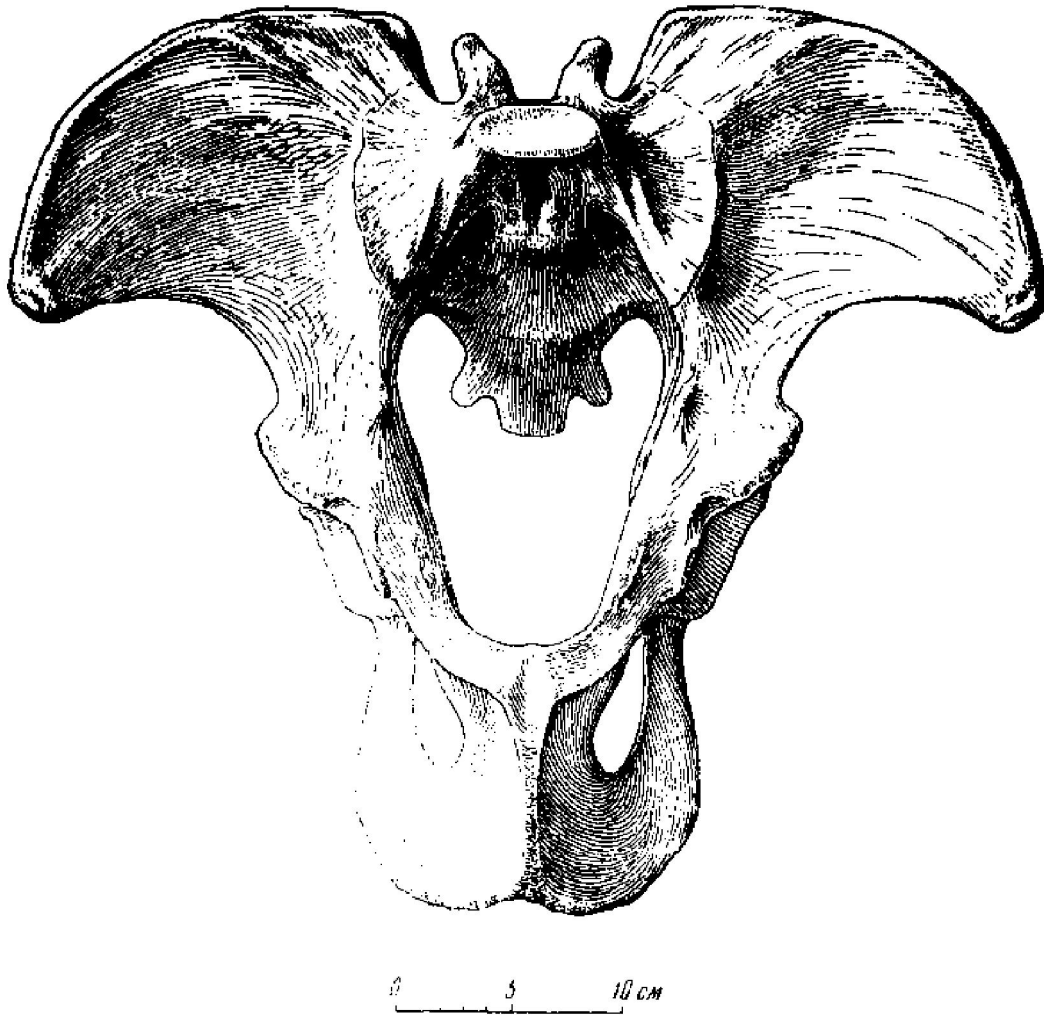


Рис. 17. *Mongolotherium plantigradum*. Таз и крестец МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен, НИН, № 533–79. Вид снизу

Бедренная кость (*femur*) (рис. 18, 19) характеризуется довольно значительной уплощенностью в задне-переднем направлении и сравнительно сильным изгибом в области третьего трохантера, так что при вертикальном положении кости верхняя треть ее отклоняется внутрь и головка смещена, выходя полностью за осевую линию нижней части кости. Таким образом, оси верхней и нижней частей кости образуют тупой угол. Головка шаровидная, составляющая значительно больше половины шара. Ниже головки хорошо выражена резко суженная шейка, особенно узкая в своем задне-переднем диаметре. Вся верхняя часть кости сильно уплощена. Большой трохантер велик и лишь немного ниже головки. На задней стороне кости, непосредственно под большим трохантером, глубокая впадина, резко ограниченная снизу, а с латеральной стороны даже частично прикрываемая большим костным валом. Второй трохантер

сильно выступающий; вниз от него идет высокий гребень, заканчивающийся против середины третьего трохантера в области изгиба кости. Третий трохантер мощный, продолговатый, сильно выступающий, располагается немного выше середины кости, прямо против места ее изгиба.

Дистальные мыщелки — сильно выступающие из тела кости; медиальный больше латерального, хорошо ограничен и несет значительную часть суставной поверхности, направленной назад.

Большая берцовая кость (tibia) мощная, удлиненная (рис. 20, 22). Бугор (tuberosities tibiae) сильно развит; внутренняя лодыжка (malleolus medialis) сильно выступающая вниз (несколько напоминающая человеческую).

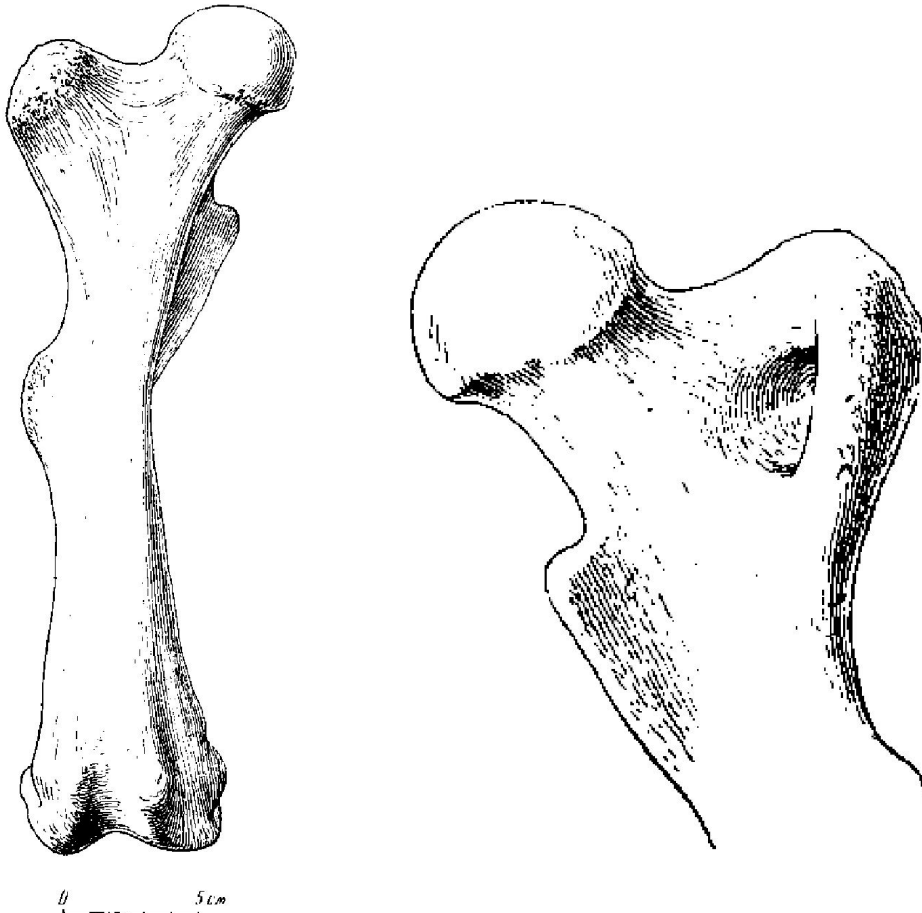


Рис. 18. *Mongolotherium efremovi*. Правая бедренная кость. МНР, Наран-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–70. Вид спереди

Рис. 19. *Mongolotherium efremovi*. Правая бедренная кость. МИР, Наран-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–98. Вид сзади

Малая берцовая кость (fibula) (рис. 20, 22) известна только по дистальной половине. Кость тонка и относительно слаба, диафиз приблизительно трехгранного сечения. Дистальный конец резко расширен и образует мощную латеральную лодыжку (malleolus lateralis). Сочленовная фасетка с таранной направлена вниз и внутрь. Дистальная часть малой берцовой плотно прилегает к большой берцовой и имеет специальную уплощенную поверхность, ограниченную гребнями.

Коленная чашка (patella) конусообразно суживается вниз. Сочленовная поверхность слабо вогнутая в продольном направлении, а в поперечном выпуклая.

Стопа (pes). Таранная кость (astragalus) удлинненная, с короткой шейкой, похожая на медвежью, довольно сильно скошенная так, что суставная поверхность с *naviculare* сдвинута медиально. Кость уплощенная. Сочленовный блок с очень слабыми боковыми гребнями и слегка намеченной впадиной между ними.

Пяточная кость (os calcaneum) (рис. 20, 21) длинная, с длинным пяточным отростком, имеет значительное сужение позади суставной части и большое расширение пяточного бугра. Фасетка для сочленения с таранной костью (*astragalus*) направлена вперед и вверх. Задний конец пяточного отростка резко скошен от верхнего края вниз и вперед к нижней поверхности.

Кубовидная кость (os suboideum) (рис. 20) высокая и широкая, так что ее ширина и высота почти равны.

Тарзальные кости (tarsus): *entocuneiforme* (*cuneiforme* I) отделена; *cuneiforme* вторая и третья сросшиеся, но имеют довольно ясный след сращения. *Cuneiforme* II ниже, чем *cuneiforme* III; *naviculare* — изогнутая, охватывающая головку шейки *astragalus*.

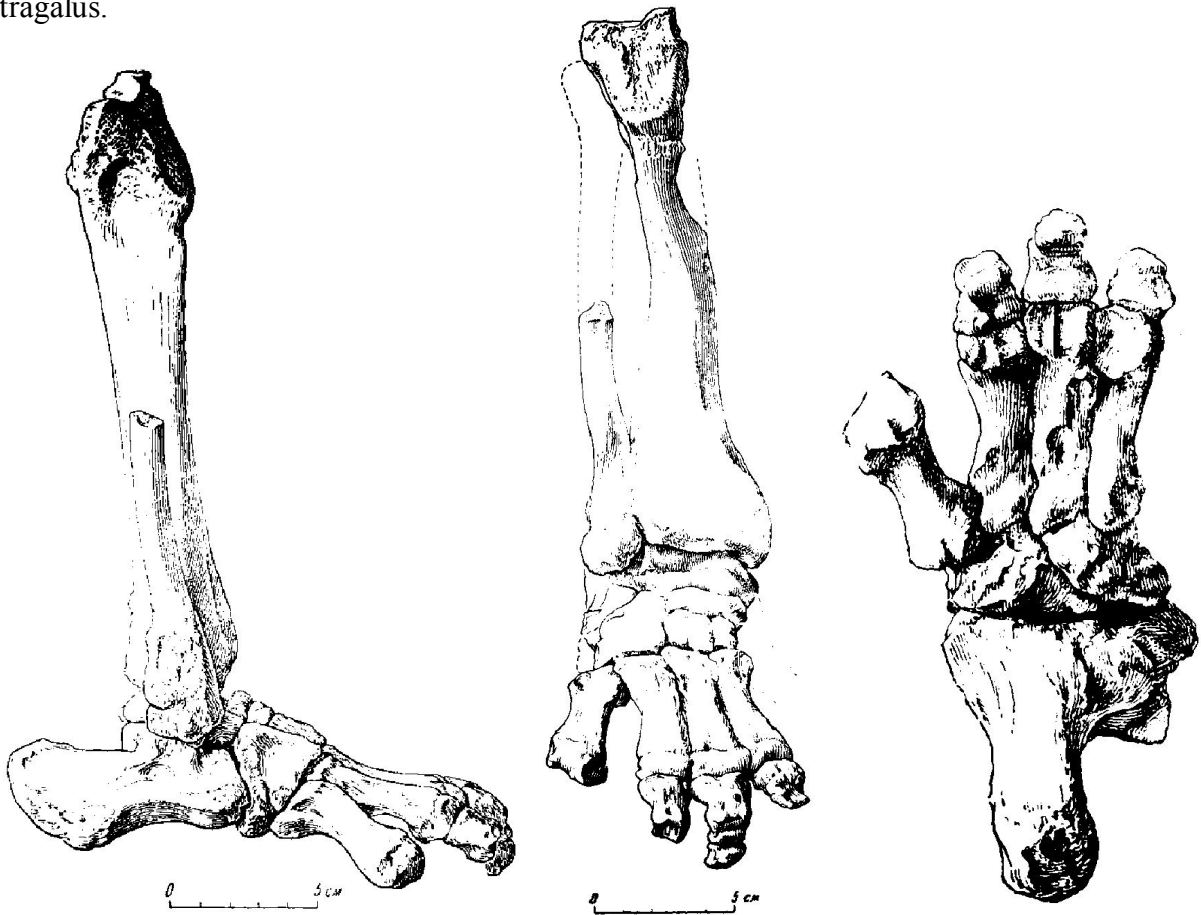


Рис. 20. *Mongolotherium efremovi*. Правая стопа. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–69. Вид с латеральной стороны

Рис. 21. *Mongolotherium efremovi*. Правая стопа. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–69. Вид спереди

Рис. 22. *Mongolotherium efremovi*. Правая стопа. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен. ПИН, № 534–69. Вид снизу

Плюсна (metatarsus) (рис. 20, 21, 22) удлинненная. Три средние метатарзальные кости плотно прилегают друг к другу по всей длине и имеют соответствующие

сочленовные поверхности на боковых сторонах, довольно глубоко вдавленные на наружных (латеральных) и выпуклые на внутренних (медиальных), соответственно входящие друг в друга. Таким образом, образовался замок, и вследствие этого метаподии были полностью, или почти полностью неподвижны по отношению друг к другу. Metatarsale V сочленялось с metatarsale IV только в проксимальной части, в области проксимальных эпифизов, и имело соответствующую сочленовную поверхность на внутренней стороне. Сочленение этих метаподий между собой плотное и указывает на то, что подвижность metatarsale V была также очень ограничена, несмотря на то, что кость соприкасалась с соседней только проксимальной частью; тело же и дистальный конец сильно отодвинуты латерально. Тело metatarsale V уплощенное, шире, чем у остальных. Все метатарзальные кости имеют в области проксимальных эпифизов хорошо выраженные задние бугры. Первая плюсневая (Mt I) отсутствует, но по фасетке на второй плюсневой (Mt II) видно, что они сочленялись друг с другом плотно проксимальной частью, и hallux был отведен, подобно пятому пальцу. Дистальные головки плюсневых костей несут большие суставные поверхности, заходящие далеко назад на нижние стороны головок. Небольшой средний гребень имеется только на нижней половине суставной поверхности, на верхней он отсутствует.

Вся стопа в целом довольно сильно аркообразно, продольно и поперечно, изогнута.

Видовой состав. К этому роду относится два вида: *Mongolotherium efremovi* sp. nov. и *Mongolotherium plantigradum* Flerow.

Местонахождение. Окрестности источников Наран-Булак и Улан-Булак, восточная часть хребта Цаган-Ула, Нэмэгэтинская котловина. Южная Гоби, Монголия.

Возраст. Нижний эоцен.

Mongolotherium efremovi sp. nova

Тип. Череп взрослого самца, ПИН № 534–47, окрестности источника Улан-Булак, восточная часть хребта Цаган-Ула, Нэмэгэтинская котловина, Южная Гоби, нижний эоцен.

Диагноз. Череп в роstralной части умеренной длины; расстояние от переднего края орбиты до переднего конца межчелюстных костей у взрослого самца около 145 мм. Диастема между клыком и P^2 меньше или равна задне-переднему диаметру клыка. Межчелюстные кости имеют переднюю, альвеолярную, часть несколько укороченную, ее длина от альвеолы клыка до переднего конца равна или меньше длины $M^2 + M^3$. Верхний носовой отросток межчелюстной кости узкий, его ширина (расстояние от переднего края в области схождения с носовыми костями до заднего края) меньше длины $M^2 + M^3$. Клык поставлен в челюсти относительно круто вниз и вперед. Альвеолярный гребень между клыком и P^2 низкий, много меньше длины P^2 .

Нижняя челюсть имеет передний отдел умеренной длины. Диастема между клыком и P_2 много короче длины $M_2 + M_3$. Предохранительные лопасти на нижней челюсти резко выражены, но обычно слабо выделены. Край нижней челюсти между клыком и вторым ложнокоренным сравнительно толст. Челюсть под этим краем не имеет глубокой впадины, ее наружная стенка вертикально спускается вниз.

Коренные и ложнокоренные зубы в плане округленно треугольные, обращенные суженной округленно-конической вершиной к лингвальной стороне; между лингвальными частями зубов глубокие острые промежутки, так как зубы соприкасаются друг с другом только наружными половинами. Самцы имеют в нижней челюсти первый ложнокоренной (P_1); зуб с одним корнем расположен приблизительно на середине расстояния между клыком и вторым ложнокоренным (P_2). P^2 относительно

мало повернут в челюсти, так что эктолоф P^2 образует широкий тупой угол с эктолофом P^3 . M^3 в плане ромбовидный с узкой пяткой (гипоконом); метакон не выдвинут наружу, так что ветвь протокон – метакон короче ветви протокон – паракон. M_3 со слабым перехватом между протоконидом и гипоконидом. Лингвальная сторона зуба выпукло-дугообразная без перехвата между параконидом и эндоконидом. Пятка узкая — гипоконид имеет гребни, направленные внутрь, наружу и слабо вперед.

Географическое распространение. Окрестности источника Улан-Булак, восточная часть хребта Цаган-Ула, Нэмэгэтинская котловина, Южная Гоби.

Возраст. Нижний эоцен, наранбулакская свита, горизонт с *Mongolotherium efremovi*.

Исследованный материал. Палеонтологический институт АН СССР. Колл. №№ 533 и 534. Сборы Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1940 – 1949 гг. Монголия, Южная Гоби, Нэмэгэтинская котловина, восточная часть хребта Цаган-Ула, окрестности источника Улан-Булак. Нижний эоцен.

Череп: № 534–47 неполный, отсутствует затылок, верхняя часть разрушена; № 534–78 — неполный, отсутствуют зубы и базальная часть, нестарый самец; № 534–79 почти полный, очень старого самца; № 534–112 верхняя часть разрушена, старый самец; № 534–118 — почти полный взрослого самца, к нему неполная нижняя челюсть № 534–119, 120; № 334–40 неполный. Фрагменты черепа — 10 шт. Нижние челюсти — 10 экземпляров от взрослых самцов; 2 экземпляра от самки. Фрагменты верхней челюсти — 6 шт. Верхние коренные зубы — 7; верхний клык самца — 1; самки — 1. Фрагменты нижних челюстей — 13. Нижние коренные и ложнокоренные зубы — 6; клыки — 3.

Посткраниальный скелет. Позвонки — 15; лопатки — 3 фрагмента; плечевые кости 6 шт.; лучевые кости — 5 фрагментов; локтевые кости — 2 полные и 2 фрагмента; таз — 6 фрагментов; бедренные кости — 21 (целые и фрагменты); большие берцовые — 5; малая берцовая — 1; patella — 2; пяточная кость — 1; нижняя конечность (почти полная стопа, большая и малая берцовые). 8 туловищных позвонков, таз, крестец и 7 хвостовых позвонков от одного экземпляра № 534–100.

Mongolotherium plantigradum Flerow, 1952

Mongolotherium plantigradum: К. К. Флеров, 1952. Доклады АН СССР, т. LXXXVI, № 5, стр. 1029.

Тип. Череп взрослого самца, ПИН № 533–117; окрестности источника Наран-Булак, восточная часть хребта Цаган-Ула, Нэмэгэтинская котловина, Южная Гоби, нижний эоцен.

Диагноз. Череп в ростральной части удлинён; расстояние от переднего края орбиты до переднего конца межчелюстных костей у взрослого самца около 160 мм. Диастема между клыком и P^2 больше задне-переднего диаметра клыка⁸. Межчелюстные кости имеют переднюю, альвеолярную часть несколько удлиненную, ее длина больше длины $M^2 + M^3$. Верхний носовой отросток межчелюстной кости широкий, его ширина, расстояние от переднего края в области схождения с носовыми костями до заднего края кости больше длины $M^2 + M^3$. Клык поставлен в челюсти

⁸ Череп № 534–32, принадлежащий молодому самцу, со слабо развитым гребнем и несросшимися швами имеет несколько более короткий рострум, но диастема между S и P^2 у него больше задне-переднего диаметра клыка.

относительно полого вперед и вниз. Альвеолярный гребень между клыком и P^2 высокий, его высота почти равна длине P^2 .

Нижняя челюсть соответственно также имеет более длинный передний отдел. Диастема между клыком и P_2 приблизительно равна длине $M_2 + M_3$. Предохранительные лопасти на нижней челюсти всегда хорошо отграничены, велики. Край нижней челюсти между клыком и вторым ложнокоренным (P_2) тонкий, заостренный, как гребень, отогнутый наружу; под ним, позади альвеолы клыка, глубокая впадина, так что наружная стенка нижней челюсти в области диастемы между C и P_2 наклонена внутрь.

Коренные и ложнокоренные зубы с внутренней, лингвальной стороны притупленные, иногда со слабо заметным раздвоением коронки у корня. Зубы в плане округло-треугольные или трапециевидные. Между лингвальными частями зубов нет глубоких промежутков, они соприкасаются друг с другом почти по всей ширине. Первый нижний ложнокоренный (P_1) отсутствует во взрослом состоянии у обоих полов, альвеола его зарастает. У молодых присутствует Pd_1 , с двумя корнями. P^2 относительно сильно повернут в челюсти, так что эктолоф P^2 образует тупой угол.

M^3 в плане трапециевидный с широкой пяткой (гипоконом). Воротничок в задне-наружной части зуба широкий. Метакон выдвинут наружу, так что ветви протокон — метакон и протокон — паракон почти равны, что и обуславливает трапециевидную форму зуба. M_3 имеет глубокий перехват между протоконидом и гипоконидом и менее глубокий между параконидом и эндоконидом. Пятка широкая — гипостилид имеет гребни, направленные внутрь, наружу и резко вперед.

Географическое распространение. Окрестности источников Наран-Булак и Улан-Булак, восточная часть хребта Цаган-Ула, Нэмэгэтинская котловина, Южная Гоби.

Возраст. Нижний эоцен, наранбулакская свита, горизонт с *Mongolotherium plantigradum*.

Исследованный материал. Палеонтологический институт АН СССР. Колл. №№ 533, 534. Сборы Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1946 – 1949 гг. Монголия, Южная Гоби, Нэмэгэтинская котловина, восточная часть хребта Цаган-Ула, окрестности источников Улан-Булак и Наран-Булак. Нижний эоцен.

Череп: № 534–33 — неполный, отсутствуют левая часть мозговой области и межчелюстные кости; № 533–80 — полный; взрослый самец; № 533–83 — неполный, отсутствует роstralная часть; взрослый самец; № 533–117 — почти полный, отсутствует левое intermaxillare; взрослый самец. Фрагмент черепа — 1. Фрагменты верхних челюстей — 5 шт. Нижние челюсти — 6 от взрослых самцов и 1 молодого экземпляра. Фрагменты нижних челюстей — 9 шт. Нижние и верхние резцы — 7; правый M_1 — 1; верхние ложнокоренные — 2; верхние клыки самцов — 4; нижний клык самца — 1;

Посткраниальный скелет. Позвонки: атланты — 2; туловищные позвонки — 5; хвостовые позвонки — 2; неполные ребра — 13; лопатки — 1 цельная и 5 фрагментов; плечевые кости — 4 фрагмента; лучевые кости — 4 фрагмента, локтевые кости — 13; таз — 1 полный с крестцом № 533–79 и 2 фрагмента; бедренная кость 1 цельная и 4 фрагмента; большая берцовая — 1 цельная и 3 фрагмента; малая берцовая — один нижний конец; patella — 1; таранные кости — 5; пяточная кость — 1; фаланги и кости стопы и кисти — 22.

СЕМЕЙСТВО UINTATHERIIDAE FLOWER, 1876

Tinoceridae: Marsh, 1872, Amer. J. Sci., ser. 3, vol. 4, p. 323.

Uintatheriidae: Flower, 1876, Nature, vol. 13, p. 387.

Eobasileidae: Cope, 1873, Sixth. Ann. Rept., U.S. Geol. Surv. Terr. (F. V. Hayden), p. 563.

Dinoceratidae: Zittel, 1893, Handbuch der Palaeontol. Abt. I, Palaeozool., Bd. IV, Vertebrata (Mammalia), S. 429.

Bathyopsidae: Osborn, 1898, Bulletin, Amer. Mus. of Natur. Hist., vol. X, p. 182⁹.

Диагноз. Крупные Dinocerata (до размеров несколько больше крупных африканских носорогов). Туловище удлинённое, конечности умеренной длины, иногда длинные, слоновобразные, все четыре ноги пальцеходные. Хвост умеренной длины, значительно короче одной трети всей длины позвоночника. Таз широкий, округленный (слоновобразный), крестец из четырех позвонков¹⁰. Череп высокий, с одной — тремя парами рогообразных выростов на верхней стороне черепа, на теменных гребнях, на верхнечелюстных, и самые маленькие на передней части носовых костей. Сагиттальный гребень не образуется, теменные гребни широко раздвинуты, между ними широкая вогнутая долина. Затылок четырехугольный. Мышечки изменчивы по степени выступа. Скуловые дуги умеренной ширины, округлены. Нёбная хоанальная вырезка округленная, без выступающего назад в области среднего шва отростка. Край хоаны без окаймляющего гребня. Сошник сзади не полностью окостеневший, глубоко вырезанный, не делящий задний вход хоаны.

Зубы: I 0/3; C 1/1; P 3/3; M 3/3 = 34. Верхние резцы отсутствуют. Верхние клыки очень велики, саблеобразны у самцов; у самок тоже саблеобразны, потоньше и короче, чем у самцов, иногда совсем малы. Нижние резцы одно- или двухлопастные. Нижние клыки у большинства малы, резцеобразны; только у одного наиболее древнего рода они относительно велики, конические. Первый нижний ложнокоренной отсутствует. Нижняя челюсть в области симфиза с большими выступающими вниз лопастями — предохранителями для верхних клыков.

Состав семейства. К этому семейству относятся рода: *Bathyopsis* Cope, 1881; *Elachoceras* Scott, 1886; *Uintatherium* Leidy, 1872; *Eobasileus* Cope, 1872.

Так как в состав этого семейства входят исключительно американские рода, хорошо известные и достаточно детально описанные, я не даю здесь их диагнозов.

СЕМЕЙСТВО GOBIATHERIIDAE FLEROW, 1952

Gobiatheriidae: К. К. Флеров, 1952. Доклады АН СССР, т. LXXXVI, № 5. 1952, стр. 1032.

Диагноз. Крупные Dinocerata (размеров носорога). Череп очень низкий, без рогообразных выростов на лбу и над клыками (рис. 23). Носовая область высоко аркообразно поднята посередине или разделена поднимающейся вверх парой маленьких рогов вероятно, половой признак, так же как и изогнутые костные выросты, соединяющие носовые кости с концами межчелюстных, укрепляющие носовую область.

⁹ Я оставляю наиболее распространенное название Uintatheriidae; однако сохранение этого названия должно быть впоследствии утверждено, согласно постановлению Зоологического конгресса в Копенгагене 1953 г.

¹⁰ Признаки посткраниального скелета по *Uintatherium* и *Eobasileus*

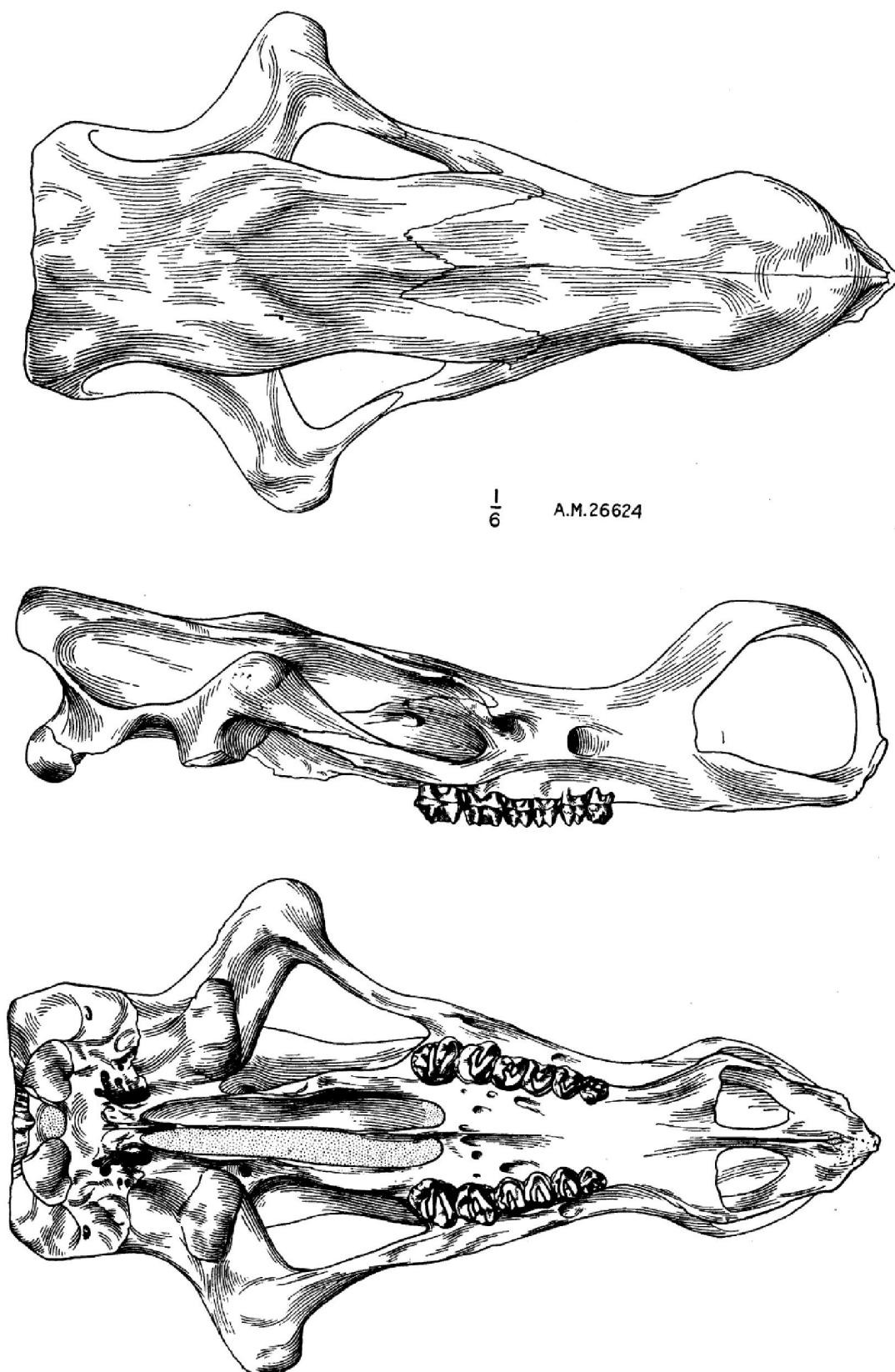


Рис 23. *Gobiatherium mirificum*. Череп сверху, сбоку и снизу. Тип. Верхний эоцен. Внутренняя Монголия. № 26624. Амер. Музей ест. истории. По Осборну и Гренджеру, 1932 (1/6 натуральной величины)

Сагиттальный гребень, не образуется, теменные гребни широко раздвинуты, пространство между ними плоское, за исключением небольшого вздутия на лбу посередине между орбитами и затылком. Затылок четырехугольный. Мышечки выступающие. Скуловые дуги очень широки, резко изогнутые в области сочленовных фасеток. Нёбная хоанальная вырезка с большим средним отростком, далеко выступающим назад; сошник полностью окостеневший и полностью разделяет задний хоанальный вход надвое, опираясь на задний средний отросток нёбных костей. Задние концы нёбных костей, ограничивающие с боков хоану, толсты, но не образуют гребня, окаймляющего хоанальный вход.

Зубы: I 0/3; C 0/1; P 3/3; M 3/3 = 32.

Верхние резцы и клыки отсутствуют. Нижние резцы двухлопастные. Нижние клыки, вероятно, низкие, резцеобразные. Первый нижний ложнокоренной, возможно, имеется у молодых (молочный), у взрослых отсутствует. Нижняя челюсть лопатообразная в области симфиза, неглубокая и широкая. Ramus поднимается высоко (выше, чем у *Uintatherium*). Предохранительные лопасти совершенно не развиты в связи с отсутствием верхних клыков. Скелет не полностью известен. Humerus и femur как у *Uintatherium*. Метоподии удлиненные и тонкие, задние конечности пальцеодные. astragalus без шейки.

Состав семейства. Сюда относится один род *Gobiatherium* Osborn et Granger, 1932.

Род *Gobiatherium*, Osborn et Granger, 1932

Gobiatherium: H. F. Osborn and W. Granger, 1932. Amer. Mus. Novitates, № 552

Тип рода — *Gobiatherium mirificum* Osborn et Granger, 1932, верхний эоцен, формация Ирдын Манга, Внутренняя Монголия, Китай.

Видовой состав. Род включает один вид *Gobiatherium mirificum* Osborn et Granger, 1932.

Географическое распространение. Известны из одного места, в двадцати пяти милях юго-западнее Ирэн Дабасу. Внутренняя Монголия.

Возраст. Формация Ирдын Манга, верхний эоцен.

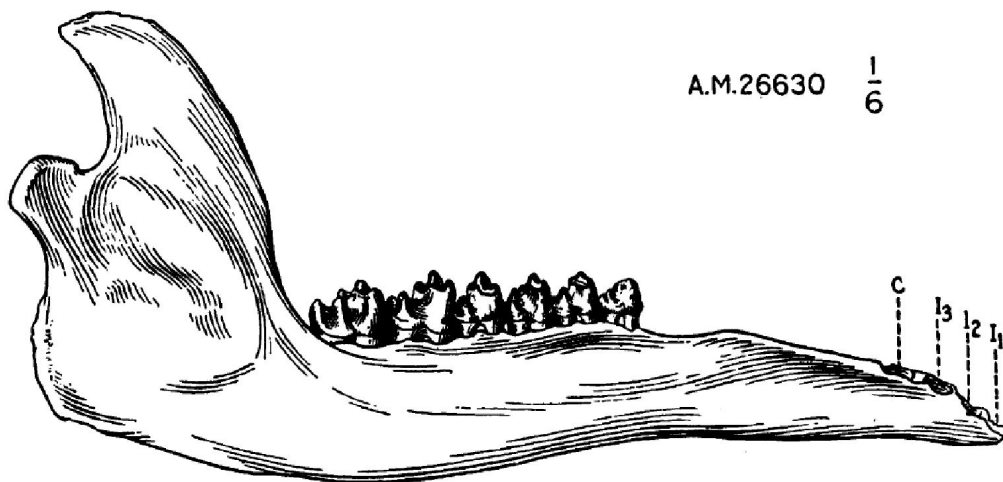


Рис. 24а. *Gobiatherium mirificum*. Нижняя челюсть сбоку. № 26630, Амер. музей ест. истории. По Осборну и Гренджеру, 1932 (1/6 натуральной величины) C — клык; I₃, I₂, I₁ — резцы

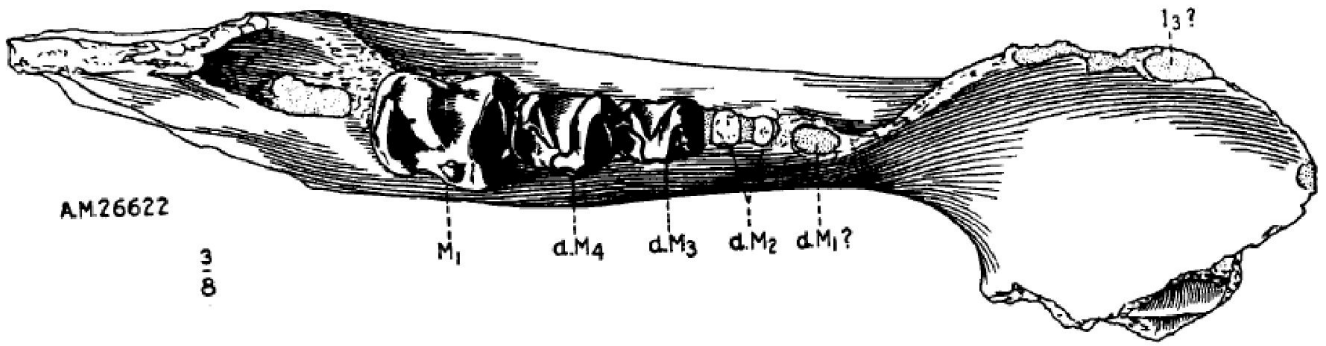


Рис. 24б. *Gobiatherium mirificum*. Нижняя челюсть сверху. № 26622, Амер. музей ест. истории. По Осборну и Гренджеру, 1932 (3/8 натуральной величины) M_1 — коренной; $d.M_4$, $d.M_3$, $d.M_2$, $d.M_1$ — молочные ложнокоренные; $I_3(?)$ — резец

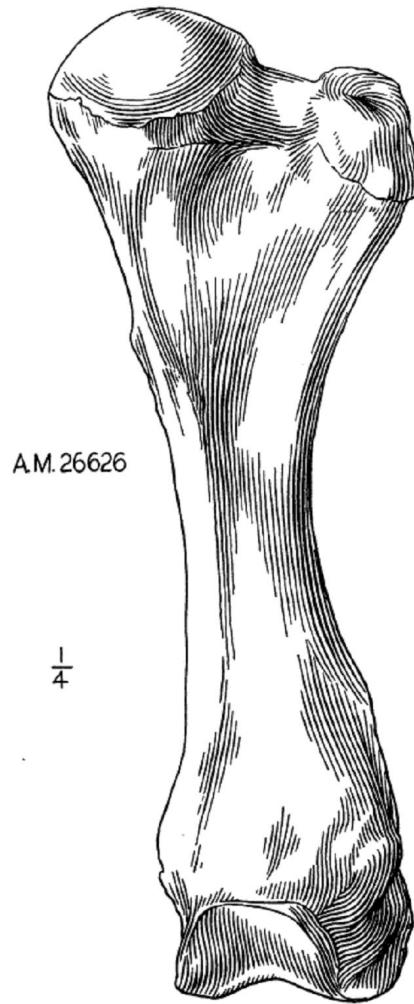


Рис. 25. *Gobiatherium mirificum*. Левое бедро спереди. № 26626. Амер. музей ест. истории. По Осборну и Гренджеру, 1932 (1/4 натуральной величины)

IV. ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИНОЦЕРАТ

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

О различиях в черепе у самцов и самок *Mongolotherium* нет настоящих данных, так как единственный череп, который может считаться принадлежащим самке, не имеет передней части, а поэтому об основных признаках (размеры клыков) судить нельзя. Имеющийся левый верхний клык, относительно длинный, но очень тонкий, изогнутый саблеобразно, структурно сходен с клыками самцов и имеет также передний и задний гребни (рис. 26).

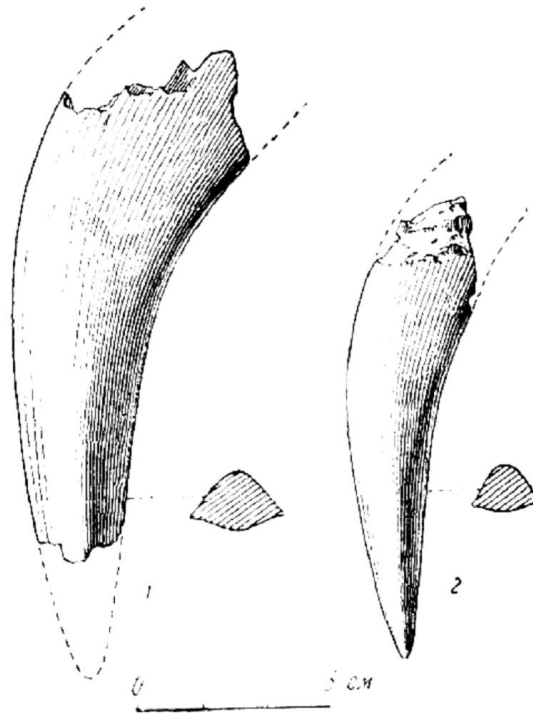


Рис. 26. *Mongolotherium efremovi*. Верхние клыки. ПИН. МНР, Улан-Булак. Нижний эоцен:
1 — № 534-83 (самец); 2 — № 534-84 (самка)

На основании строения и размеров клыка самки следует представить, что черепа самок ранних диноцерат (*Prodinoceratidae*) отличались от черепов самцов лишь меньшими размерами, более узким передним отделом и слабее развитыми гребнями мозговой области черепа. Строение нижних челюстей (имеется несколько не вполне целых) позволяет заключить, что клыки самок были значительно короче, чем у самцов — предохранительные лопасти очень малы, челюсть относительно много слабее, ее передний симфизный отдел значительно ниже и уже. Нижние клыки соответственно много меньше и слабее. Весь ряд коренных и ложнокоренных зубов при сравнении с одновозрастными челюстями самцов относительно короче чем у последних — приблизительно на длину P_2 . Нужно полагать, что самки мельче самцов, что явствует из размеров нижних челюстей и чем следует объяснять значительные колебания в размерах костей взрослых животных в одном и том же местонахождении.

У более поздних американских диноцерат (*Uintatheriidae*) самки резко отличаются от самцов, кроме перечисленных признаков, очень слабым развитием роговых выростов на верхней стороне черепа и очень маленькими клыками, которые мало

выступали из-под верхней губы. Поэтому и предохранительные лопасти на нижних челюстях почти отсутствуют. Различия в черепе самцов и самок *Gobiatherium* неизвестны. Весьма оригинальное различие самцов и самок дают резцы нижней челюсти. У самцов с широкой ложкообразной межклыковой частью все резцы поставлены в один прямой ряд и альвеолы их помещаются на одном уровне. В противоположность этому у самок альвеолы располагаются в шахматном порядке, что, вероятно, связано с узостью межклыковой части. Альвеола I_3 находится прямо впереди клыка, альвеола I_2 — прямо внутрь от альвеолы I_3 ; наконец, альвеола I_1 , помещена вперед и внутрь от I_2 ; таким образом, альвеолы средних резцов выдвинуты вперед (рис. 27).

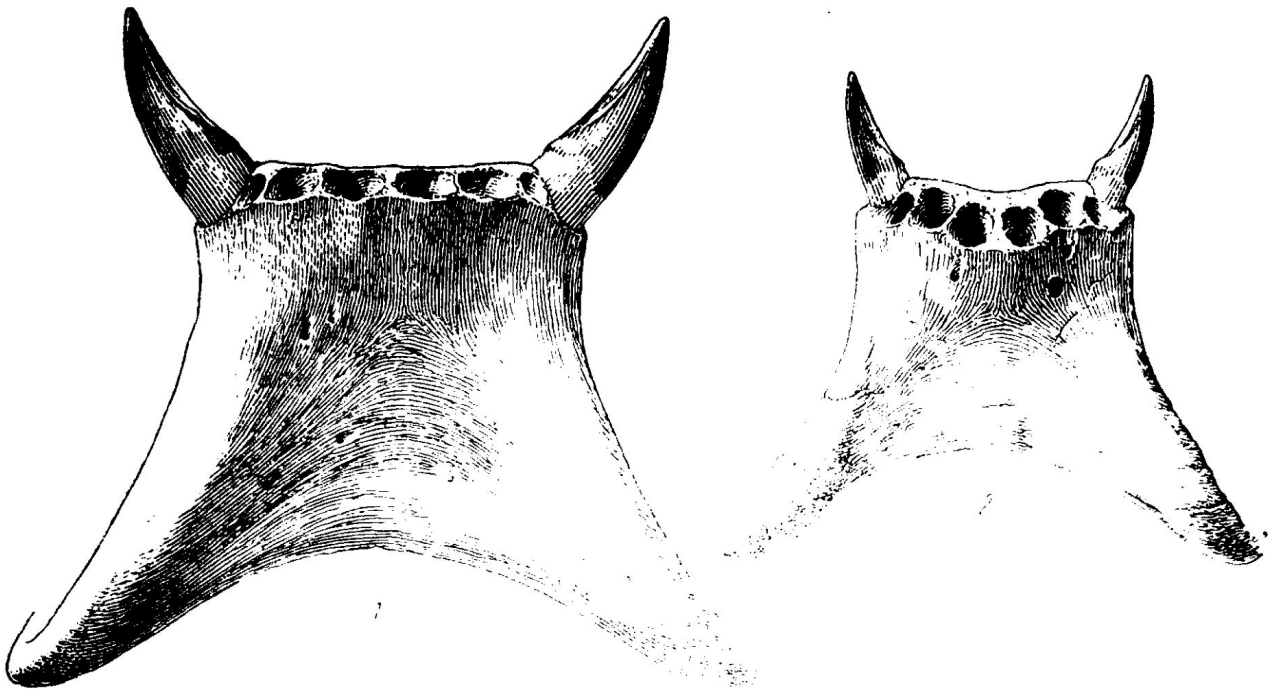


Рис. 27. Нижняя челюсть *Mongolotherium* спереди. Частичная реконструкция
1 — № 534-49 *M. plantigradum* (самец). МНР, Наран-Булак, нижний эоцен; 2 — № 534-1 *M. efremovi* (самка), МНР, Улан-Булак, нижний эоцен

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

С возрастом у *Mongolotherium* и, видимо, у других диноцерат происходит удлинение лицевой части черепа, удлинение диастемы между клыками и ложнокоренными, так что у средне-возрастных самцов она равна приблизительно длине $M_1 + M_2$, а у старых самцов превышает ее. Сообразно с увеличением размера клыков увеличивается и ширина всей носовой области. Чрезвычайно сильно разрастаются все гребни, и весь череп становится более массивным.

Предохранительные лопасти, отсутствующие у молодых животных, появляются с началом отрастания верхних клыков. Сначала начинает увеличиваться высота передней симфизной части челюсти, которая становится выше задней. Первоначально нижний край челюсти более или менее полого поднимается вперед, но с возрастом появляется обособление лопастей, начинается сравнительно резкое отделение их приблизительно на уровне P_3 .

Предохранительные лопасти на нижней челюсти развиты очень сильно у взрослых самцов, у самок много слабее, у молодых (неполовозрелых?) со сменяющимися зубами самцов совершенно отсутствуют (рис. 28). Из этого следует, что клыки становятся у самцов саблеобразными и вполне функционирующими только ко времени половой зрелости. Таким образом, верхние саблеобразные клыки диноцерат развились как оружие борьбы между самцами, а в противном случае они появились бы на самых молодых стадиях, и зачатки предохранительных лопастей были бы выражены значительно раньше смены молочных зубов на постоянные. У более старых самцов, со стертymi ложнокоренными и коренными зубами нижние клыки имеют обычно сточенную поверхность на передне-внутренней стороне. Стачивание начинается на средней части переднего гребня клыка. Это образование отсутствует у более молодых животных, у которых коренные еще не стерты. На имеющемся материале можно проследить разные степени возникновения подобного стачивания нижних клыков. Механика стачивания становится понятной при изучении смыкания и прикуса: с постепенным усилением стирания ряда коренных и уменьшением их высоты происходило и большее сближение челюстей при жевании, в силу чего третья пара верхних резцов начинала соприкасаться с передним краем нижних клыков, поставленных косо (их вершины направлены вверх и наружу). В дальнейшем верхние резцы все больше и больше стачивали клыки.

Воротничок, хорошо выраженный на M^3 вокруг всего зуба, с возрастом стирается и исчезает на лингвальной стороне, против протокона и гипокона. Приблизительно аналогичное явление наблюдается и на других коренных и ложнокоренных.

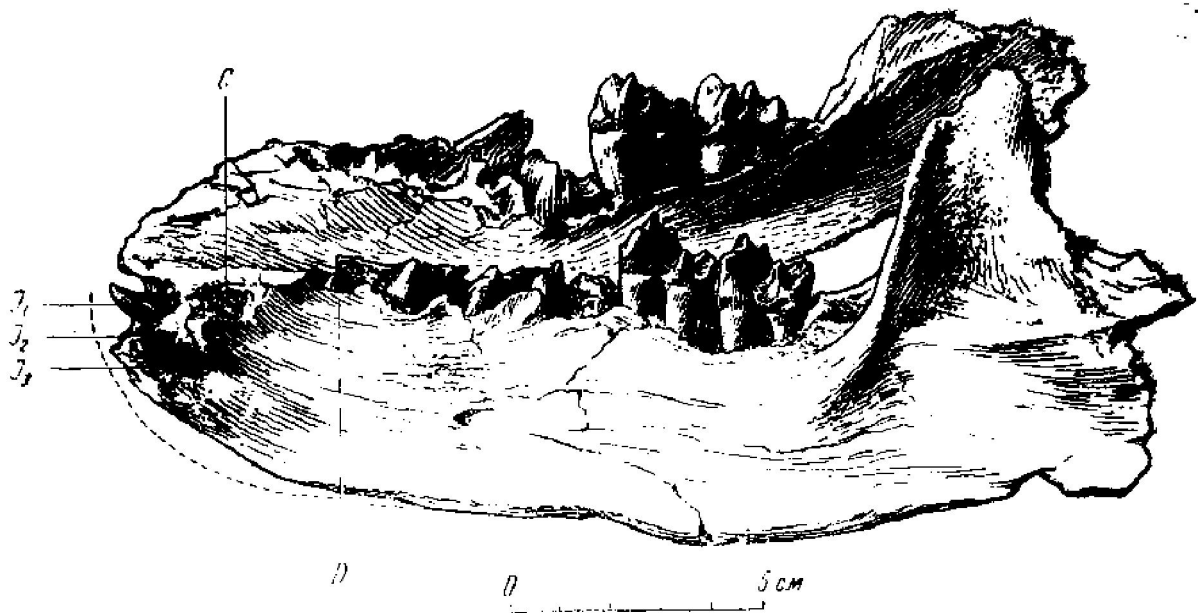


Рис. 28. *Mongolotherium plantigradum*. Нижняя челюсть молодого самца. МНР, Наран-Булак. Нижний эоцен, ПИН, № 533-77

C — клык; I₁, I₂, I₃ — резцы; D — молочный

V. СРАВНЕНИЕ *MONGOLOTHERIUM* С ДРУГИМИ ДИНОЦЕРАТАМИ

Скелет *Mongolotherium* характеризуется весьма специфическими чертами строения, как это видно из приведенного выше описания, что обуславливает значительное отличие его от американской группы диноцерат, входящих в состав семейства Uintatheriidae. Сейчас трудно говорить, будут ли основные отличия, характерные для монголотерия, свойственны всем представителям семейства Prodinoceratidae, но уже теперь мы можем довольно определенно предполагать, что в общих чертах все древние рода рассматриваемого отряда были весьма сходны и естественно объединялись в хорошо очерченную группу. Единственный сравнительно полно известный теперь род этой группы — *Mongolotherium* при сравнении его с другими родами Prodinoceratidae имеет ряд существенных отличий, которые, с одной стороны, охарактеризовывают его как хорошо ограниченный самостоятельный род, а с другой — совершенно отчетливо показывают его место в системе, как потомка ранних палеоценовых азиатских диноцерат.

Основные отличия скелета *Mongolotherium* от американских Uintatheriidae и *Gobiotherium* отчетливо видны из сравнения диагнозов семейств. Череп сходный с черепами ранних креодонтов и кондилартр, с большим сагиттальным гребнем, в противоположность плоскому черепу гобииатерия или вогнутому в мозговой области у уинтатериев. Всякие роговые образования на верхней стороне отсутствуют, за исключением едва заметных возвышений над заглазничными отростками лобных костей. В противоположность уинтатериям, монголотерий имеет верхние резцы. Нижние клыки у него большие, конические, а не резцеобразные, как у уинтатериев. От других родов Prodinoceratidae монголотерий отличается многими чертами строения зубов. Верхние коренные по размерам несколько крупнее, чем у *Prodinoceras* и *Probathyopsis*. Гипокон на M^3 в виде большой хорошо развитой вершины, вследствие чего длина зуба, смиренная по внутренней части (гипокон – протокон = 20,5), приблизительно равна длине измеренной по средней линии (20,7), у *Prodinoceras* (по рисункам) внутренняя длина меньше средней вследствие недоразвитости гипокона. M_3 имеет большой талонид (пятку) с высоким гипоконидом, от которого идет гребень вперед, внутрь и наружу (как у *Prodinoceras*), но задняя часть талонида (пятки) много сложнее, чем у названного рода — задняя вершина (средняя вершина талонида) хорошо выражена и сильно возвышена, от нее внутрь, наружу и вперед идут гребни.

Нижние клыки у самцов большие, в несколько раз превышающие диаметр резцов, сжатые с боков, относительно много крупнее, чем у *Probathyopsis*.

Нижняя челюсть отлична от челюстей *Probathyopsis*, *Bathyopsis* и *Bathyopsoides* и приближается к типу *Elachoceras*. Предохранительные лопасти резко выражены в виде хорошо обособленных V-образных выростов, в противоположность трем названным родам, у которых лопасти сзади слабо ограничены и челюсть постепенно суживается.

Нижний край ветвей челюсти прогнут вниз под коренными зубами. Processus angularis большой, лопастеобразный, сильно оттянутый назад, подобно более поздним Dinocerata. Processus coronoideus стоит вертикально и образует прямой угол с зубным рядом.

Диастема между C и P_2 длинная, много больше чем у *Probathyopsis*. Симфиз длинный, длиннее, чем у *Probathyopsis*. Ветви челюсти поставлены более или менее параллельно, как у поздних родов, а не как у *Probathyopsis*, у которого ветви расходятся V-образно. Общие очертания челюсти сверху сходны также с поздними Dinocerata.

Описания и изображения нижней челюсти *Prodinoceras* нет; в более поздней работе Симпсон (Simpson, 1929) глухо говорит, что *Prodinoceras* и *Probathyopsis* отличные, но близко родственные рода.

Различия в посткраниальном скелете с другими продиноцератами не могут быть установлены, так как скелет последних почти неизвестен. Что же касается уинтатериев и гобиатериев, то здесь мы видим очень значительное своеобразие. Так *Uintatherium* имеет короткие поясничные позвонки, у которых длина приблизительно равна высоте, снизу тела позвонков выпуклые; остистые отростки короткие, значительно короче длины тела позвонка, наклоненные назад. Те же позвонки монголотерия имеют удлинённые тела (длина больше высоты), снизу тела вогнутые, остистые отростки длинные, значительно длиннее тел, наклоненные вперед.

Особенно значительные отличия от уинтатериев наблюдаются в конечностях. Лопатка монголотерия значительно уже и длиннее, чем лопатка *Uintatherium*. Она менее слонообразна, не имеет столь резко выраженной треугольной формы. Гребень располагается более центрально, его свободный край больше уплощен и расширен. Акромион шире и длиннее. Гленоидная впадина более широкая. Коракоидный отросток имеет резко отличную форму — он длиннее, плоский и загнут в противоположность бугрообразному отростку *Uintatherium*.

В общем, следует сказать, что строение гребня и акромиона у диноцерат вообще и у *Mongolotherium* в особенности напоминает в очень большой степени строение их у медведей.

По сравнению с *Uintatherium* плечевая кость монголотерия короче, дельтовидный гребень массивней, головка и весь проксимальный отдел шире, бугры развиты сильнее, они выше и расположены на одном уровне с головкой, в то время как у *Uintatherium* бугры ниже и головка возвышается над ними. Дистальный блок более скошенный у монголотерия, так как его внутренний вал больше наружного. Гребень дельтовидной бугристости направлен больше вперед, а у уинтатерия больше наружу. Сгибательный медиальный надмышечок уинтатерия значительно слабее.

Uintatherium имеет локтевую кость с более коротким olecranon, полулунная вырезка много мельче и шире, а ограничивающие ее отростки значительно короче, чем у монголотерия. Лучевая вырезка находится ближе к середине кости. Площадка для соприкосновения с лучевой менее скручена, т. е. радиус располагается прямее. Лучевая кость монголотерия по сравнению с лучевой уинтатерия более тонкая и длинная, задне-передний диаметр ее проксимальной суставной поверхности больше.

Крестец монголотерия в противоположность уинтатерии состоит не из четырех, а из трех позвонков, причем третий позвонок сочленяется с ilium только передними частями своих поперечных отростков, что связано с тем, что крылья ilium широкие, но относительно короткие.

Таз монголотерия более длинный и выпрямленный в отличие от короткого слонообразного таза уинтатерия. Бедро уинтатерия имеет слонообразную форму: прямое, с головкой, располагающейся почти по оси кости, что понятно при большой массе животного и при необходимости поддержания его большого веса; большой трохантер значительно ниже головки; третий трохантер отсутствует, кость почти округлая. По сравнению с уинтатерием бедро монголотерия сильно отлично и больше приближается к бедру тех млекопитающих, у которых задние конечности несут не только опорную функцию, но имеют значительно большее разнообразие движений. Большое сходство в строении бедра монголотерий имеет с некоторыми аминоконтами.

Особенно велики отличия в строении стопы монголотерия от уинтатерия и гобиатерия. Монголотерий имеет стопоходную медведеобразную стопу в

противоположность сланообразной уинтатерия. Таранная кость совершенно отлична от таранной кости уинтатерия и напоминает медвежью или даже человеческую, в некоторых отношениях занимая промежуточное место между ними. Блок имеет слабо выраженные валики, меньшие чем у медведя, но более ясно выраженные, чем у человека. Шейка короткая, короче, чем у обоих последних. Вся кость более скошенная, чем у медведя.

Пяточная кость длиннее пяточной кости человека, но короче медвежьей. Пяточный отросток, сжатый с боков, а не расширенный, и имеет более ясно выраженное сужение в дорзо-вентральном направлении позади сочленовного отдела. Фасетка для astragalus направлена вверх и вперед, как у человека и медведя. Cuboideum сходно с медвежьим и ниже и шире, чем у человека.

Cuneiforme второе и третье, сросшиеся в противоположность *Uintatherium* имеющему все cuneiformia отдельные.

Naviculare сходно с медвежьим и очень сильно отличается от naviculare *Uintatherium*, у которого оно плоское.

Метатарзальные кости очень своеобразны и резко отличны от костей как пальцеходящего *Uintatherium*, так и стопоходящих млекопитающих.

В общем, посткраниальный скелет *Mongolotherium* характеризуется рядом черт, свойственных, с одной стороны, медведю, с другой — безусловно, близко напоминающих *Barylambda*, а также некоторых *Megalonychoidea*. Несомненно, что монголотерий обладал способностью подниматься и принимать вертикальное положение, хватаясь передними конечностями.

VI. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ И ОБРАЗ ЖИЗНИ ДИНОЦЕРАТ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ

Строение скелета *Mongolotherium*, во многом очень сходное с таковым некоторых хищников (Малеев, 1950) показывает архаичность диноцерат и вместе с тем позволяет сделать некоторые выводы о функциональных особенностях скелета. По строению затылочной области и шеи *Mongolotherium* и, вероятно, большинство других ранних диноцерат приближаются к медведям, отличаясь от них лишь большим наклоном головы по отношению к шее. Затылочные мышелки у *Mongolotherium* сильно выступают и направлены вниз, так что вертикальная ось их составляет с продольной осью черепа прямой угол. У ранних диноцерат — Prodinoceratidae выступание мышелков и, следовательно, постепенное увеличение наклона головы идет параллельно с увеличением затылочного и сагиттального гребнем. Параллельно с этим увеличивается наклон затылка назад (в связи с огромным развитием гребней, к которым прикрепляется мускулатура смыкания челюстей) и верхняя часть затылочной области все больше нависает над нижней. Постепенно образуется упомянутый выше прямой угол между продольной осью черепа и осью мышелков, приобретающих все более и более вертикальное положение. Вследствие этого увеличивается наклон головы по отношению к шее. В этом отношении наблюдается аналогия с современным африканским белым носорогом (*Ceratotherium simum*). Наиболее древние диноцераты — *Bathyopsoides* и *Prodinoceras* (у *Probathyopsis* неизвестно строение затылка) имели мышелки, выдвинутые назад; особенно сильно это выражено у *Bathyopsoides* и значительно слабее у *Prodinoceras*. У *Bathyopsoides* верхняя часть затылка почти не нависает над нижней, задний край затылочного гребня не выдается назад за мышелки. Гребни затылка относительно слабо развиты, мышелки направлены вниз и назад, и их дорзо-вентральная ось образует тупой угол с продольной осью черепа. *Prodinoceras*, череп которого неизвестен полностью, имеет мышелки более вертикальные и в этом отношении занимает как бы среднее положение между *Mongolotherium* и *Bathyopsoides*. Из этого следует, что диноцерата уже на ранних стадиях развития, в верхнем палеоцене, разделились на две ветви, и каждая шла в своем развитии по самостоятельному пути. При этом основные черты позднейших адаптивных особенностей ясно выражены даже на этих ранних стадиях, так что мы хорошо видим многие признаки будущих уинтатериид в черепе *Bathyopsoides*, в то время как *Prodinoceras* во многом очень близок к *Mongolotherium*.

Обратимся теперь к разбору мускулатуры головы монголотерия. Насколько можно судить, она была во многом своеобразна.

Masseler, как у хищных, видимо, делился на три слоя (рис. 29). Первый, поверхностный, занимал своим прикреплением почти всю нижнюю часть скуловой кости, на которой ясно видны ограниченные валиками места прикрепления, продольно разделенные спереди желобком, сзади — выступающим валиком. Длина местоприкрепления наружного слоя masseter к скуловой дуге около 10 см, ширина около 1 см; следовательно, мышца имела большую мощность. Шероховатость и большое развитие ангулярного отростка нижней челюсти, где крепился нижний конец наружного слоя masseter, допускали возможность прикрепления мышцы также значительной мощности.

Относительно много короче место прикрепления среднего слоя masseter, занимающее заднюю часть нижней поверхности скуловой дуги (на выросте чешуйчатой кости и небольшой части скуловой кости). Слабо выражены следы

прикрепления среднего слоя и на нижней челюсти, расположенные ниже ямки массетера.

Таким образом, средний слой массетера у монголотерия был сравнительно слаб. Нижний, третий слой имел, по-видимому, большую мощность — место прикрепления его на внутренней части скуловой дуги захватывает пространство длиной около 6 см и больше 1 см ширины. Массетерная ямка довольно велика по площади и глубока (длина 5 см, высота 6 см, глубина около 2 см).

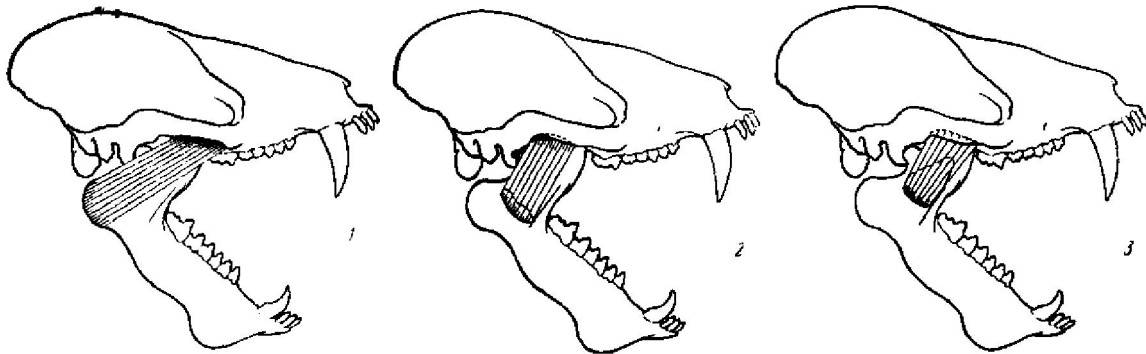


Рис. 29. Схема действия *musculus masseter Mongolotherium*:
1 — наружной порции; 2 — средней порции; 3 — внутренней порции

Чрезвычайной величины и мощности достигал *musculus temporalis* — мускул скорости сведения челюстей. Огромное развитие сагиттального и латеральных гребней создает большую площадь для крепления заднего и среднего отделов этой мышцы. На это указывает большая протяженность передней части височной впадины от заглазничных отростков до начала сагиттального гребня и большая ширина площади прикрепления переднего отдела *m. temporalis* (рис. 30).

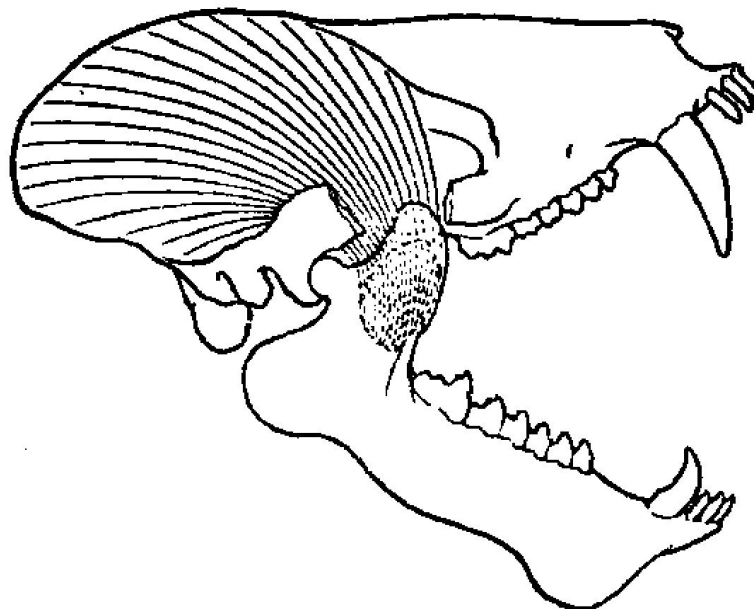


Рис 30. Схема действия *musculus temporalis Mongolotherium*

Подробно разобранная Ю. А. Орловым (1947) механика работы челюстного аппарата у *Perunium* в значительной мере перекликается с таковой у монголотерия в отношении приспособлений к захлопыванию челюстей. Однако направление действия здесь другое. Для монголотерия был важен «захват» и «удержание» вырывающегося противника и нанесение ему более существенных поражений, но, кроме того, «захват» и размельчение мягкой пищи.

Как показал Маринелли (Marinelli, 1931, 1938), и совершенно правильно развил ту же мысль Орлов (1947), сагиттальный гребень не только увеличивает площадь прикрепления волокон *m. temporalis*, но служит для увеличения прочности мозговой коробки и несет большую механическую нагрузку при толчках и сотрясениях, испытываемых черепом при передаче давления с лицевой части черепа на мозговую. Именно это и было у диноцерат при боях между самцами, и у самцов и самок при защите, когда они хватали противника клыками, а также при захвате пищи.

Соответственно очень большой величине височного мускула сильно развиты все образования для прикрепления его на нижней челюсти. Височный мускул имел прикрепление не только к верхнему краю венечного отростка, но захватывал и всю его внутреннюю поверхность. Мощный гребень, сильно выступающий непосредственно позади M_3 , и вертикальный гребень по средней линии места прикрепления мышцы указывают на сильное развитие сухожилий. Видимо, и весь мускул был пронизан сухожильными волокнами.

Двубрюшная мышца, несмотря на слабое развитие парокципитального отростка, была сильной — местоприкрепление ее на нижней челюсти занимает половину длины челюсти от симфиза назад до уровня переднего края M_3 (рис. 31 и 32). **Крыловой мускул** относительно велик — сильно выражены впадина и гребни на внутренней стороне углового отростка нижней челюсти. Верхний конец мышцы берет начало от крыловидной кости (на краях которой имеются специальные углубления позади крючочков и небных костей) и непосредственно на самой небной кости впереди крючочков. Этот мускул не делится на два слоя, он оканчивается на внутренней поверхности ангулярного отростка нижней челюсти. При низко расположенном нижнечелюстном блоке и при горизонтальных краях крыловидных отростков он имеет почти дорзо-вентральное направление. Поэтому работа мышцы в основном направлена на поднятие нижней челюсти вверх и выведение ее вперед возможно лишь, в самой слабой степени. В противоположность этому у растительоядных (особенно травоядных): лошадей, жвачных при высоком положении блока и сильном выступании вниз птеригоидных краев мышца делится на два слоя (рис. 33). Латеральный слой оканчивается на крыловой ямке её вдоль заднего края восходящей ветви нижней челюсти от блока до угла. Поэтому этот слой имеет почти задне-переднее направление и, следовательно, приспособлен, для выведения нижней челюсти вперед, что необходимо при перетирании пищи. Назначение медиального слоя, в данном случае у растительоядных, в основном — поднятие челюсти.

Таким образом, у монголотерия и диноцерат вообще функция птеригоидной мышцы сводится фактически к действию, аналогичному действию одного медиального слоя её у лошадей и жвачных. В общем же работа всего челюстного механизма направлена у монголотерия почти исключительно на сжатие челюстей и на раздавливание и разрезание пищи, а не на перетирание.

Лицевая мускулатура на имеющемся материале не может быть прослежена с достаточной степенью точности. Можно лишь отметить, что, в общем, она была сравнительно слаба и не позволяет предполагать большую подвижность носа и губ.

Впрочем, об этом говорит также и малый размер переднего носового входа, т. е. отсутствие большого хрящевого образования.

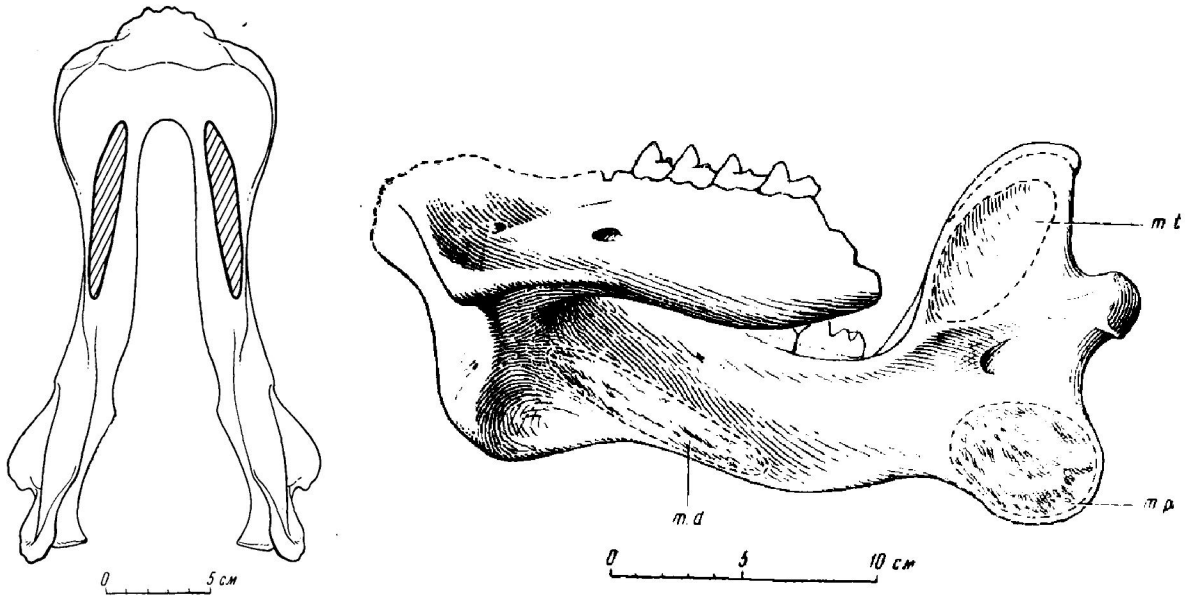


Рис. 31. Место прикрепления *m. digastricus* *Mongolotherium*. Вид снизу

Рис. 32. Место прикрепления *m. digastricus* (*m. d*), *m. pterygoideus* (*m. p*), *m. temporalis* (*m. p*) у *Mongolotherium*

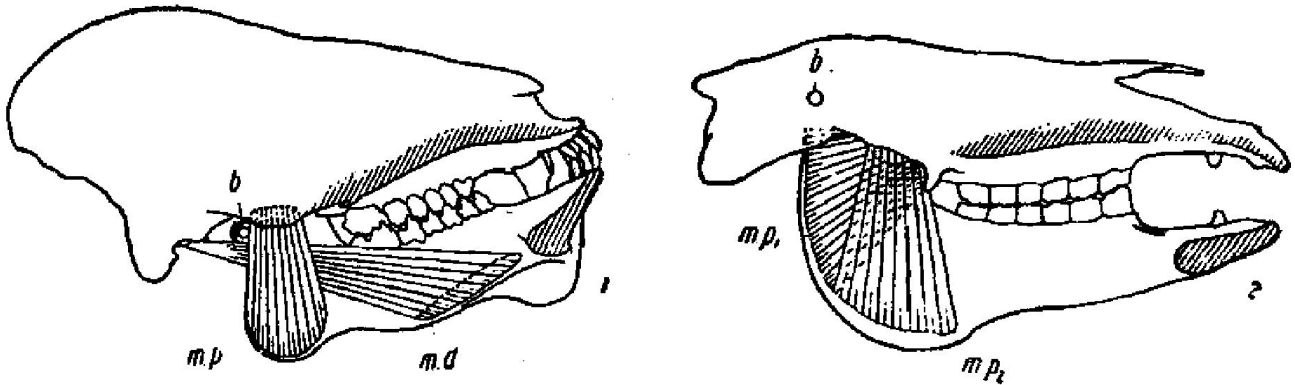


Рис. 33. Схема действия:

1 — *m. pterygoideus* (*m. p*) и *m. digastricus* (*m. d*) *Mongolotherium* (сагиттальный разрез черепа); 2 — *m. pterygoideus* *Equus* (сагиттальный разрез); *m. p*₁ — латеральный слой. *m. p*₂ — медиальный слой; *b* — блок нижней челюсти

Относительно слабая выйная впадина и небольшая мощность затылочной мускулатуры позволяют высказать предположение о малой работе головы у монголотерия по сравнению с саблезубыми кошками, у многих из которых, наоборот, были очень сильно развиты все затылочные образования, поддерживающие голову. Вполне естественно, что многие саблезубы, действовавшие клыками верхней челюсти, прокалыванием и прорезанием при открытой пасти, а не захлопыванием, имели и слабее выраженную, чем у монголотерия, мускулатуру смыкания челюстей. Последний, наоборот, работал верхними клыками захватом и смыканием, захлопывая челюсти, и поэтому у него слабее развиты образования, служившие для прикрепления связок и мускулатуры, поддерживающих голову; но зато он имел сильно развитую мускулатуру

поднятии нижней челюсти. Отсюда и огромные размеры *m. temporalis* и сильное развитие массетера у монголотерия.

Сочленовый челюстной аппарат монголотерия построен не по типу травоядных (олений, полорогих и др.), а приближается к таковому насекомоядных и некоторых хищных. Большой засуставной отросток, наличие очень маленького предсуставного и вогнутая суставная поверхность не допускают задне-передних движений нижней челюсти, необходимых при растирании растительной пищи. Поэтому при отсутствии и боковых движений нижней челюсти для диноцерат была исключена возможность питания твердыми растительными кормами, требующими перетирания.

Обращает на себя внимание низкое расположение челюстного сустава у монголотерия, который находится почти на уровне или лишь немного выше коронок, что, по исследованиям Маринелли (1929, 1931, 1938), соответствует такому движению коронок нижних зубов при смыкании челюстей, когда пища автоматически несколько подталкивается назад, и таким образом закрывание рта само собой помогает глотанию. Наклонное назад положение коренных и особенно ложнокоренных в нижней челюсти увеличивает эффективность такого подталкивания. Указанное приспособление свойственно преимущественно хищным, тогда как копытные и другие растительноядные имеют высоко расположенный сустав, и зубы нижней челюсти при её подъеме, при траектории, описываемой жевательными поверхностями, несколько подталкивают пищу вперед. Такая работа существенна для травоядных в связи с перетиранием пищи и вполне согласуется с деятельностью наружной части массетера, толкающей вперед нижнюю челюсть. Механика челюстного аппарата у куниц основательно разобрана Ю. Л. Орловым (1947). Таким образом, челюстной аппарат монголотерия оказывается хватательным, а не жевательным (по Кюльхорну, 1938) и, следовательно, вполне сочетается с зубным, приспособленным не к перетиранию, а к раздавливанию и разрезанию поперечными гребнями.

Низкое положение челюстного сустава в известной мере связано с саблезубостью, обуславливающей необходимость далекого откидывания нижней челюсти вниз. Однако у диноцерат необходимость сильного опускания челюсти значительно уменьшается наличием широко открытой гленоидной впадины, не замкнутой и не фиксированной, как у большинства саблезубых кошек. Это подтверждается еще и тем, что уинтатерий и эобазилеус с более резко выраженной саблезубостью, чем монголотерий, имеют более высокий челюстной сустав. У поздних диноцерат, видимо, и по строению челюстного сустава следует признать несомненным переход к более ясно выраженной растительноядности. Причем характерно, что все изменения, связанные с выработкой растительноядных приспособлений развивались параллельно друг другу.

Следует подчеркнуть большую разницу в строении всего сабельного аппарата у диноцерат и *Artiodactyla*, у которых нет костных предохранительных лопастей на нижних челюстях, клыки подвижны в альвеолах у живых животных, что предохраняет их от повреждения. У саблезубых кошек, сумчатых (*Thylacosmilus*) и диноцерат клыки неподвижны в альвеолах, поэтому нижние челюсти несут предохранительные лопасти. Парнокопытные работают клыками не открывая рта; у них нижние челюсти не откидываются далеко вниз, и рот открывается нормально. Саблезубы, *Thylacosmilus* и диноцераты работали клыками, раскрывая пасть; они отводили нижнюю челюсть далеко вниз, поэтому весь суставной аппарат нижней челюсти изменен. Клыки *Dinocerata* — обоюдоострые «лезвия» мелкопильчатые, несколько напоминающие клыки саблезубых кошек и пресмыкающихся (*Inostrancevia*, *Tyrannosaurus*). Такое сходство строения самих клыков и связанные с ними общие изменения нижней

челюсти у диноцерат и названных выше саблезубых животных указывают на функциональное сходство — прокалывание при сведении челюстей, что вызывает сильное развитие смыкающей мускулатуры. Парнокопытные режут и царапают противника клыками, а не колют — передний край клыков тупой, задний режущий. У видов с клыками умеренной длины, не выступающими ниже подбородка (*Tragulus*, *Hyaemoschus*, *Muntiacus*), клыки изогнуты саблеобразно и наружу, для большей эффективности нанесения удара, причем удар наносится одним клыком, правым или левым, сбоку. У *Moschus* и *Hydropotes* клыки длинные, выступающие ниже подбородка, изогнуты саблеобразно в одной плоскости — удар наносится сразу обоими клыками сверху вниз. Самцы поздних американских диноцерат в борьбе между собой, видимо, открывали пасть, и хватали друг друга, причем клыки прокалывали кожу противника, а не резали. У саблезубых кошек и у тилакосмилуса сабельное вооружение было приспособлением для убивания более крупной, чем сами хищники, добычи. Хищник, бросаясь на жертву, легко прокалывая толстую кожу крупных животных, разрывал шейные артерии. Высказанное А. П. Быстровым (1950) предположение, что саблезубый аппарат махайродов есть приспособление для вспарывания брюшной полости у павших животных и вытаскивания печени — несомненно ошибочно. Для взрезания брюха и вырывания печени не нужно столь сложного и мощного вооружения: гиены проделывают это без всяких специальных приспособлений. Узкие плоские клыки саблезубов могли только разрезать достаточно плотно прикрепленную печень крупных животных внутри брюшной полости, но никак не способствовали ее извлечению, что саблезубы могли проделывать лапами. Гиены извлекают печень и другие внутренности, захватывая их резцами и клыками. Эти зубы у гиен округлого сечения, конические, не способные резать внутренности, что, несомненно, было бы при работе плоских ножеобразных клыков саблезубов. Большое развитие крупных растительноядных животных — титанотериев, носорогов, хоботных — вызвало специальное приспособление среди хищников, выработав прекрасно адаптированный для охоты на них тип — саблезубых кошек. Эти последние не могли охотиться загоном, подобно собакам, а брали свою добычу накоротке. Бросаясь на крупных травоядных, они прокалывали мощными клыками толстую кожу и разрывали, как сказано выше, шейные сосуды. Аналогично этому охотились и иностранцевии, которые, нападая на малоподвижных растительноядных парейазавров, прорезали их толстую, снабженную костными бляшками, кожу. Пильчатые, конические, саблеобразные зубы карнозавров служили им страшным оружием при охоте на громадных растительноядных четвероногих динозавров (цератопсид, стегозавров), несших мощные панцирные шипы и пластины на верхней стороне тела для защиты от хватавших их сверху хищников. Диноцераты вместе с перечисленными другими млекопитающими и пресмыкающимися представляют прекрасный пример независимого приобретения сходной структуры в далеких неродственных группах животных в связи со сходством функции. Причем сходство морфологии, вызванное сходством функции, простирается очень далеко. Многие саблезубые кошки, сумчатые, диноцераты, горгонопсии и некоторые другие пресмыкающиеся, работающие клыками, открывая и смыкая рот, захватывая и прокалывая, имеют пильчатые края клыков, что помогает при резании и пропиливания толстой кожи. Все эти животные имели клыки неподвижно сидящие в альвеолах, а на нижних челюстях хорошо выраженные предохранительные лопасти — полуножны. Парнокопытные, которые царапают и режут клыками при закрытом рте, как сказано, имеют клыки с гладкими краями, подвижные в альвеолах и не имеют на нижних челюстях предохранительных лопастей.

Некоторые изменения, претерпеваемые диноцератами в отношении устройства всей системы мышц смыкания челюстей, поддержания головы и образований, к которым эта мускулатура крепилась, стоят в тесной связи со сменой механики действия верхних клыков и с добыванием пищи. Уинтатерии в этом отношении больше приближаются к саблезубам, так как, возможно, начинают действовать клыками на прокол при борьбе между самцами, поэтому и мускулатура захлопывания у них несколько ослабевает по сравнению с монголотерием. Вместе с тем тяжелая голова вызывала необходимость более сильной шейной мускулатуры.

Таким образом, огромное развитие сагиттального гребня у монголотерия и вообще мощных гребней мозговой и отчасти затылочной области черепа *Dinocerata* связано с очень сильной мускулатурой смыкания челюстей, а также с работой клыков. Наличие большого сагиттального гребня часто объясняется для опоссумов (*Didelphis*) и некоторых других архаических млекопитающих малыми объемами мозговой коробки и малой площадью для прикрепления *musculus temporalis*. Для некоторых млекопитающих, возможно, такое объяснение и может быть принято, но для диноцерат оно безусловно неверно. Общая площадь мест прикрепления мышц у них больше, чем у саблезубов, так что совершенно исключается предположение, что величина гребня диноцерат как бы компенсирует небольшую площадь места прикрепления, вызванную малыми размерами мозга и соответственно этому небольшой мозговой коробкой. Мозговая часть черепа диноцерат (особенно поздних) имеет, несмотря на малый мозг и соответственно маленькую мозговую полость, сравнительно большой внешний размер вследствие развития синусов и губчатой структуры костей (см. описание отряда). Она относительно велика у монголотерия по внешнему объему, узкая, но череп в мозговой части очень высок вследствие величины сагиттального гребня.

Огромное развитие гребней и мускулатуры сведения челюстей, большее, чем у всех саблезубов, у которых клыки значительно крупнее, вызывалось у диноцерат большим рычагом, так как и челюсти и весь передний лицевой отдел черепа у них длиннее. Кроме того, механика действия верхних клыков у диноцерат иная.

Если у многих саблезубов, при большей сравнительно с диноцератами работе зубов, длина лицевой части черепа (расстояния от середины гленоидной впадины до конца межчелюстных костей) превосходит длину мозговой (расстояние от середины гленоидной впадины до заднего края мышечков) приблизительно в полтора — три раза, то у *Mongolotherium* она превосходит приблизительно в три с половиной раза.

Такое отношение показывает насколько больше челюстной рычаг у диноцерат по сравнению с некоторыми саблезубами. Это вполне наглядно иллюстрирует необходимость мощной мускулатуры смыкания при столь значительном увеличении рычага, даже при менее сильной работе коренных и ложнокоренных зубов.

Нижняя челюсть у *Dinocerata* откидывается далеко вниз, клыки работают при открытом рте, происходит захват и затем прокалывание при захлопывании рта. У животных, работающих клыками, при захлопывании пасти, всегда в той или иной степени (в зависимости от развития клыков) увеличены мускулатура смыкания челюстей и гребни черепа, ее поддерживающие. Такой характер движения и действия челюстей вызывает сильное развитие *musculus temporalis* и других челюстных мышц, работающих на сжатие. У парнокопытных (*Artiodactyla*) гребни слабы, сагиттальный гребень, если и имеется, очень низок и короток, теменные гребни малы. Развитие, иногда значительное, гребней затылочной области связано у них с большими тяжелыми рогами, в то время как мускулатура смыкания челюстей никогда не бывает столь мощной, как у хищников и диноцерат. Это зависит оттого, что при работе клыков у

парнокопытных работает вся голова и шея, так как животное действует клыками при закрытом рте, и клыки режут и царапают.

Из сказанного следует, что диноцераты имели сильно выраженные гребни и очень большую мускулатуру смыкания челюстей в связи с работой клыков.

У парнокопытных, имеющих часто пищевой режим, состоящий из очень жёстких трав, и гипсодонтные зубы, не выработались в связи с этим ни большой сагиттальный гребень, ни мощная мускулатура смыкания, а — перетирающая жевательная мускулатура.

Коренные зубы имеют у *Dinocerata* только одну функцию раздавливания и очень слабого растирания мягкой нищи, при небольших движениях спереди назад, в то время как боковых перетирающих движений быть не могло. И коренные и ложнокоренные всех диноцерат очень мелки, слабы и имеют очень низкие коронки. Жевательная поверхность их очень мала, гребенчатая, и потому зубы не могли противостоять стиранию при жевании жесткой пищи и легко снашивались бы.

Сильное развитие *processus postglenoideus* означает, что при большом *musculus temporalis* было сильное движение нижней челюсти снизу вверх и назад, причем сильный *processus postglenoideus* служил упором, препятствующим соскальзыванию нижней челюсти.

Как уже было отмечено, многие саблезубые кошки, имеющие наиболее мощные и длинные клыки, действовали ими, открыв пасть и вонзая их, например: *Smilodon*, *Eusmilus*, а также и *Thylacosmilus*. Некоторые из саблезубов, не имеющие предохранительных лопастей на нижней челюсти, видимо, могли действовать клыками и при закрытом рте (*Smilodon*, *Machaerodus*). С другой стороны, *Eusmilus* и *Thylacosmilus*, конечно, были способны колоть клыками только открывая рот, так как предохранительные лопасти у них очень велики. У тех саблезубых млекопитающих, у которых клыки очень длинные, суставная область черепа сильно выдвинута вниз, и нижняя челюсть откидывается далеко вниз и даже назад. Поэтому животное имело возможность свободно вонзать к клыки. Саблезубые кошки с умеренной длиной клыков (махайроды, *Dinictis*, *Nimravus*), вероятно, прокалывали кожу своей жертвы клыками, захлопывая пасть. У них не было надобности в столь большом отведении нижней челюсти, и суставной аппарат у них близок к нормальному для хищных. Механика действия у этого последнего типа вполне аналогична диноцератам, во всяком случае, ранним.

У саблезубов с очень большими клыками, наносивших удары сверху вниз при разверзстой пасти, работала вся голова и шея, поэтому у них более мощно была развита шейная мускулатура. Диноцераты же и саблезубы с более короткими клыками, действовавшие челюстями на сжатие, имели сильную челюстную мускулатуру.

Перехожу к обзору механики действия конечностей (рис. 34). Из приведенного описании костей передних конечностей видно, что у *Mongolotherium* были сильно развиты сгибатели и разгибатели плеча и локтя, а также аддукторы и абдукторы — *m. supraspinatus*, *m. infraspinatus*, *m. deltoideus*, трехглавый плеча (*m. triceps brachii*), двухглавый плеча (*m. biceps brachii*) и *m. brachialis*, *m. teres brachii*, *m. anconeus*, *m. subscapularis*. Степень развития медиального и латерального надмышцелков плеча связана с той или иной степенью развития сгибателей и разгибателей кисти, поэтому можно предполагать довольно значительную мощность этой мускулатуры у монголотерия. Хорошо выраженные следы прикрепления *m. supinator*, *m. pronator teres* и особенно *m. pronator quadratus* заставляют допустить возможность довольно хорошего развития этих мышц и значительной подвижности кисти не только в задне-

переднем направлении, т. е. сгибания и разгибания, но также и некоторых вращательных движениях, отведения и приведения ее.

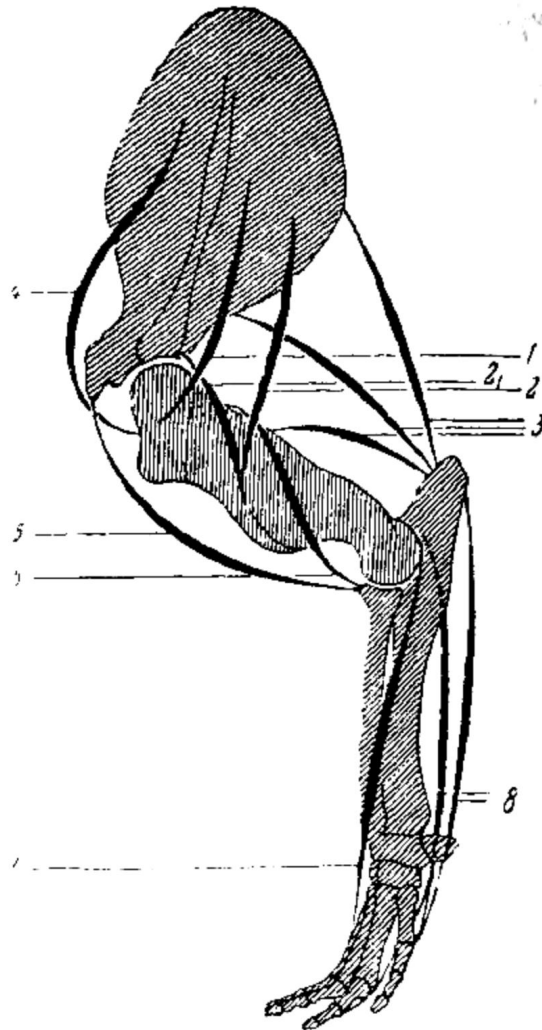


Рис. 34. Схема мускулатуры передней конечности *Mongolotherium*:

1 – *m. infraspinatus*; 2 – *m. deltoideus*, лопаточная порция; 2₁ – *m. deltoideus*, акромиальная порция; 3 – *m. triceps brachii*; 4 – *m. supraspinatus*; 5 – *m. biceps brachii*; 6 – *m. brachialis*; 7 – разгибатели кисти; 8 – сгибатели кисти

Сильное развитие коракоидного отростка позволяет предполагать присутствие мощной мускулатуры разгибания плечевого сустава (*m. biceps brachii*, *m. supraspinatus*, *m. coracobrachialis*), а большой гребень — значительной силы отведении (*m. infraspinatus*); *m. deltoideus* состоит из двух частей: акромиальной и лопаточной и представляет сильный сгибатель.

В общем, передние конечности характеризуются способностью значительного сгибания в плечевом и локтевом суставах и мощным развитием мускулатуры сгибания и разгибания. Среднее положение плечевой кости более наклонное, чем у *Uintatherium*, т. е. много менее слонообразное. Принимая во внимание способность значительного отведения и приведения, следует констатировать очень хорошую общую подвижность передних конечностей монголотерия. Несомненно, она была значительно большей, чем у *Uintatherium* и слонов, несмотря на весьма значительную степень отведения и приведения у последних по сравнению с лошадью и многими жвачными.

В некотором отношении можно отметить известное сходство строения и, видимо, механики движения с такими роющими млекопитающими, как *Myospalax*, хотя у монголотерия отсутствует столь резко выраженное роющее адаптирование. Во всяком случае, способность рытья передними конечностями вполне могла быть свойственна некоторым ранним диноцератам. Мощность мускулатуры плеча и локтя, большое сгибание этих суставов были, безусловно связаны с частыми наклонами передней части тела при добывании пищи, которую продиноцераты могли брать или прямо с земли, или даже разрывая хотя бы частично почву. В противоположность этому уинтатерии, вероятно, питались частями растений, находившимися на некоторой высоте над землей, и не имели надобности в частых наклонах передней части тела.

Лучевая и локтевая кости у монголотерия плотно прилегают друг к другу почти по всей длине, оставляя небольшое межкостное пространство только в верхней четверти лучевой. На всем остальном протяжении локтевая кость прилегает к специальной поверхности лучевой. Однако лучевая значительно слабее локтевой. У собак и гиен локтевая и лучевая тоже прилегают плотно друг к другу, но у них радиус или почти равен локтевой или сильнее. У медведей локтевая и лучевая сходны по размерам, но соприкасаются друг с другом только верхней третью и дистальными концами. Нужно предполагать, что подвижность, вращение лучевой около локтевой у монголотерия была, не очень велика, и хватательной способностью монголотерий обладал в меньшей степени, чем медведь.

Однако известная возможность вращения передних конечностей все же связана, несомненно, со способностью хватания, утрата которой выражается в изменении и частичной редукции локтевой кости, например у большинства копытных, у которых конечность песет только опорную функцию.

Развитие мускулатуры, вращающей и сгибающей кисть, вполне подтверждает то предположение, что монголотерий обладал способностью хватания при довольно значительной, по сравнению с поздними диноцератами, подвижности кисти.

Короткий слонообразный таз уинтатериид, с близким к вертикальному положению ilium выработался у них в связи с увеличением общего веса животных и необходимостью усиления поддерживающей функции конечностей. Длинный прямой таз монголотерия, имевший близкое к горизонтальному положение ilium, нес в значительно меньшей степени функцию поддерживания и в большей поступательную, что вполне понятно при меньших общих размерах и весе монголотерия по сравнению с *Uintatherium* и *Eobasileus*. Вполне вероятно, что монголотерии обладали способностью сравнительно быстрого бега. Однако весьма характерной чертой в строении таза нужно считать сильную развернутость крыльев ilium и вытянутый узкий исхио-пубиальный отдел. В известной мере нечто подобное мы находим у *Barylambda* и некоторых примитивных *Megalonychoidea*.

Крестец у *Mongolotherium* состоит только из трех позвонков в противоположность крестцу *Uintatherium*, состоящему из четырех, кроме того, третий позвонок у *Mongolotherium* сочленяется с ilium только передней частью поперечных отростков. *Mongolotherium* имеет пять поясничных (свободных от ребер) позвонков, *Uintatherium* — четыре. Видимо, в связи с увеличением нагрузки на задние конечности при увеличении размеров животных и с переходом от стопоходности к пальцеходу произошло присоединение пятого поясничного позвонка к крестцу. Параллельно с этим происходило укорочение и расширение таза, приобретающего слонообразную форму и положение.

Стопа монголотерия построена по совершенно своеобразному типу, не имеющему близких аналогий среди других млекопитающих. Монголотерий был стопоходящим. Некоторые черты сходства можно найти в строении стопы монголотерия со стопой вомбата (*Phascodomys*). У последнего I и V пальцы также отодвинуты в стороны. Metatarsalia II, III и IV прилегают друг к другу только боковыми сторонами проксимальных головок, средние метаподии свободно подвижны. Cuneiformia I и II срастаются.

Не требует никаких доказательств, что стопа и вся задняя конечность монголотерия не имеет ни морфологически, ни функционально ничего общего со слоновидной пальцеходной стопой уинтатериев. У монголотерия стопа была сводообразная, видимо, были сильно развиты связки, поддерживающие свод. Животное опиралось на пальцы и на основание пятки. Но наибольшая опора была на наружную сторону и на пятый палец — подобно *Megalonychoidea* и *Homalodotherium*. Подобный тип строения наиболее резко выражен у *Mylodon* и некоторых других *Megalonychoidea* и отчасти у *Barylambda*, т. е. у животных, поднимавшихся и сидевших на задних конечностях. Так как три средние метаподии у монголотерия плотно прилегают друг к другу по всей длине, они у живых животных были малоподвижны по отношению друг к другу. Metatarsale V сочленялось с соседней Mt IV только в проксимальной части, в области проксимальных эпифизов. Однако сочленение это было плотным; оно указывает на то, что подвижность metatarsale V была невелика. Дистальная часть этой кости была сильно отодвинута латерально.

В связи с малой подвижностью трех средних метаподий cuneiforme II и III были сросшиеся, но на них ясно видны следы сращения, и cuneiforme II ниже (более плоское), чем cuneiforme III. Дистальные головки метатарзальных костей имеют у монголотерия большие суставные поверхности, заходящие далеко на задние стороны головок. Небольшой средний гребень имеется на задней половине суставной поверхности, в области сочленения сесамойдов. Такое строение суставных головок допускает большую подвижность фаланг в направлении спереди назад. Разгибание и отгибание пальцев, возможно, было также довольно значительное.

Таким образом, при относительно малоподвижных метатарзальных костях у монголотерия пальцы могли двигаться довольно сильно.

У человека на метатарзальных костях отсутствуют средние гребни, фиксирующие движение сесамойдных, за исключением большого (1-го), на который при ходьбе происходит наибольший нажим. Наличие у монголотерия направляющих гребней на всех метатарзальных костях указывает на сильный нажим на все пальцы.

Подобное строение заставляет предполагать, что стопа монголотерия выдерживала большую нагрузку. В этом отношении наблюдается значительное сходство со стопой медведя.

Очевидно, стопа монголотерия была приспособлена к выдерживанию значительной нагрузки при вставании на задние конечности, и вместе с тем животное могло прочно цепляться при лазании по склонам.

ОБ ОБРАЗЕ ЖИЗНИ ДИНОЦЕРАТ

В течение истории жизни диноцерат происходили значительные изменения условий обитания и в способе добывания пищи при относительно малом изменении типа самой пищи в отношении ее твердости. Ранние диноцераты имели почти полную зубную систему.

На основании имеющихся данных о развитии зубов диноцерат можно предполагать, со значительной степенью вероятности, что ранние формы были всеядны, последующие — растительноядны. Коренные и ложнокоренные зубы всех диноцерат не приспособлены к растиранию, о чем сказано выше, как по строению самих зубов, так и нижних челюстей. V-образные зубы с высокими гребнями и бугорками при смыкании образуют плотный замок, подобно зубам хищных, насекомоядных и рукокрылых, исключая возможность задне-передних движений и сколько-нибудь значительных боковых, в противоположность всем травоядным и вообще настоящим растительноядным млекопитающим, зубы которых приспособлены для растирания пищи. Как уже говорилось, сильное развитие постгленоидного отростка, малая относительно поверхность самой гленоидной плоскости и наличие очень маленького прегленоидного отростка указывают, что нижние челюсти диноцерат не могли делать больших задне-передних движений.

Таким образом, основными движениями были дорзо-вентральные, при очень сильной мускулатуре смыкания челюстей. Следовательно, пережевывание пищи было давящим и режущим, а не растирающим. Вся серия коренных зубов диноцерат в равной мере может быть пригодна для раздавливания и разрезания, при помощи поперечных гребней, мягкой растительной и животной пищи (червей, слизняков, насекомых, корневищ, плодов и т. п.). Сходство в основных чертах зубов диноцерат с некоторыми насекомоядными и ранними Creodonta указывает, что древние представители этого отряда сохраняли общий с их предками тип питания.

Мелкие архаические представители Dinocerata палеоцена и эоцена обладали верхними и нижними резцами с большими коническими свинообразными нижними клыками. Строение резцов и прикус их свидетельствуют о том, что при смыкании срезание происходило не так, как у лошади (рис. 35). У диноцерат нет такого режущего аппарата, как у млекопитающих с настоящими режущими резцами. Видимо, основная функция была захватывание и обрывание, а срезание в малой степени. Сильно развитые нижние клыки конической формы должны были служить для захвата животных и для подрезания и подъема корневищ и стеблей.

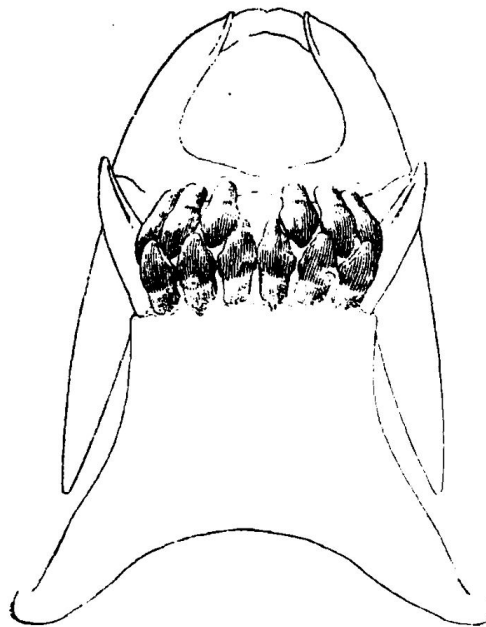


Рис. 35. Резцы верхней и нижней челюстей *Mongolotherium* при сомкнутом положении челюстей (предполагаемый вид)

Передние конечности были пальцеходящие, задние — стопоходящие, т. е. достаточно адаптированные для передвижения по разнообразным грунтам, подобно медвежьи.

В дальнейшем с потерей верхних резцов нижние клыки приобретают резцеобразную форму: образуется общая система зубов по типу жвачных с мягкой эластической подушкой на межчелюстных костях, служащей антагонистом для нижних резцов. Однако ни по форме, ни по функции они не соответствуют зубам жвачных и, несомненно, сохраняют совершенно иное функциональное назначение — захвата, разминания и обрывания, так как они имеют особую форму — вытянутую в переднезаднем направлении коронку с двумя вершинами; большой передней и меньше пяточной¹¹.

Уинтатерииды, несомненно, были уже настоящими растительноядными животными, перешедшими на питание листвой и, возможно, отчасти травянистой растительностью. Об этом говорит исчезновение верхних резцов, потерявших значение, как и у жвачных, приобретение нижними клыками формы и функции резцов, в то время когда они перестали быть нужными для захвата добычи и появилась надобность в большей серии резцеобразных зубов для обрывания большого количества листвы и трав.

Коренные зубы *Uintatherium* и *Eobasileus* несколько усложнены, они приобретают дополнительную вершинку на M^3 выше талона, т. е. происходит упрочнение, образование более противостоящего стиранию зуба, связанное с поеданием этими наиболее поздними из американских диноцерат родами более жесткой растительной пищи. С этим же связано и сокращение *singulum*, который у названных форм не полный на M^2 и M^3 , он исчезает на наружных частях зубов.

Диноцераты переходят к питанию только мягкой растительностью (вероятно, подобному большинству листоядных жвачных), о чем свидетельствуют описанные выше изменения зубной системы. Как сказано, наиболее поздние диноцераты, видимо, включают в свой пищевой режим несколько более твердые корма, так как M^3 у них усложняется путем приобретения дополнительной вершинки у гипокона. Однако этот путь образования более противостоящих стиранию зубов, видимо, оказался недостаточно эффективным, и млекопитающие с настоящими селенодонтными зубами приобрели по сравнению с диноцератами большие преимущества. Вообще диноцерат, видимо, следует рассматривать как формы, сделавшие первую попытку в выработке приспособлений к листо- и травоядению, но не достигших такой высокой адаптации, как жвачные.

Нужно полагать, что из числа известных родов диноцерат *Gobiatherium* был настоящим водным, вернее амфибиальным животным. Строение переднего отдела нижней челюсти, лопатообразно расширенного, заставляет предполагать в нем специфическое приспособление, несколько напоминающее *Platybelodon*. Поднятость передней части носового отдела (отчасти сходная с *Embolotherium*) связана с погружением морды в воду при добывании пищи, причем ноздри оставались над водой. За это говорит и то, что известные черепа, различающиеся деталями строения, вероятно, отличающимися самцов от самок, все имеют одинаково поднятый носовой отдел. Широкие двухлопастные резцы также указывают на приспособление для захвата большого количества мягкой болотной пищи. Несомненно, что низкий череп должен был принадлежать водному животному.

¹¹ Резцы диноцерат несколько напоминают по форме и, вероятно, функции резцы некоторых пресмыкающихся из группы тапиноцефалов (*Tapinocephalidae*).

Характерное строение заднего входа хоаны — чрезвычайная вытянутость его и далёкое простираение назад — заставляет предполагать связь с водным образом жизни. В связи с ним и изменением функции симфизного отдела нижней челюсти исчезли и верхние клыки.

Зубы *Gobiatherium* не приобрели характерных признаков, свойственных *Uinatherium* и *Eobasileus*, — дополнительных бугорков на талоне, что вместе с довольно ясно выраженной гребенчатостью заставляет предполагать, что это животное питалось водными растениями, подобно тапирам.

Видимо, в связи с амфибиальным образом жизни гобиатерий имел более длинные и тонкие метаподии, и кисть и стопа его имели, подобно бегемотам, пальцы, способные широко раздвигаться, создавая большую площадь опоры на тонких почвах.

Таким образом, все диноцераты представляются как животные, питавшиеся мягкими кормами. Вначале они были всеядны или даже поедали животную пищу, подобно насекомоядным и креодонтам. Впоследствии постепенно переходили на растительные корма, а уинтатерииды и гобиатерии были уже настоящими растительноядными. Общий состав всей зубной системы у поздних диноцерат говорит о том, что способ срывания корма был у них аналогичен со жвачными — нижние резцы подрезали мягкие растительные части, а антагонистом им служили при этом плотные эластические подушки на верхних челюстях, на межчелюстных костях, как у оленей, полорогих и др.

Что касается ландшафта нижнего эоцена в районе обитания продиноцерат в Монголии, то пока у нас нет достаточных сведений для суждения о его характере. Находимые вместе с *Mongolotherium* черепахи, триониксы и *Dermatochelidae* показывают, что и это время в Южной Гоби были многочисленные широкие долины рек, озер, большого простираения водоемы, эстуарии с обильной растительностью, не заиленные и не заторфованные. Климат должен был быть влажным и тёплым.

VII. ИСТОРИЯ ДИНОЦЕРАТ

ИЗМЕНЕНИЯ СКЕЛЕТА ДИНОЦЕРАТ В ПРОЦЕССЕ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

Древнейшие из известных находок целых черепов диноцерат принадлежат азиатскому роду *Mongolotherium* и американскому *Bathyopsoides*. О строении черепа большинства других ранних форм можно иметь лишь самое общее суждение по тем фрагментарным остаткам, которые до настоящего времени были найдены в Северной Америке и Азии. Однако тот богатый материал по черепам монголотириев, который был собран Монгольской палеонтологической экспедицией Академии наук СССР позволяет теперь наметить основные пути, по которым шли изменения черепа всех диноцерат, начиная с самых ранних моментов жизни этого отряда, а также позволяет сделать некоторые заключения о родственных связях этих удивительных животных с другими группами древних млекопитающих.

Главнейшими изменениями черепа диноцерат архаического типа следует считать следующие. В связи с увеличением верхних и нижних клыков, вызывавшим необходимость образования более мощной мускулатуры сведения челюстей, было увеличение гребней, поддерживающих эту мускулатуру, и сообразно этому большое развитие приспособлений для прикрепления больших мышц в мозговой части черепа. Этим обуславливается чрезвычайно сильное развитие сагиттального и затылочных гребней, увеличивавшихся параллельно с увеличением клыков. Об этом процессе мы можем судить по остаткам *Probathyopsis* и *Prodinoceras*. Нижняя челюсть *Probathyopsis* и *Prodinoceras* имеет очень маленькую диастему между клыком и ложнокоренными и очень слабо выраженные предохранительные лопасти, симфиз очень короткий по сравнению с *Mongolotherium*.

У *Mongolotherium* лицевой отдел удлинняется, становятся длиннее диастема и симфиз; вместе с тем увеличивается рычаг смыкания челюстей, что вызывает усиление соответствующей мускулатуры и поддерживающего ее аппарата.

Дальнейшее развитие и изменение черепа азиатской группы неизвестно. Американская же с увеличением роста приобрела совершенно своеобразный череп, описанный выше в обзоре отряда, причем более или менее отчетливо прослеживаются все последовательные изменения от ранних форм до сложного причудливого черепа *Uintatherium* и *Eobasileus*.

Общее направление развития зубов в процессе истории диноцерат в общих чертах дано в обзоре отряда. Сейчас обратимся к деталям последовательных изменений, происходивших на протяжении длительного периода геологической истории этой замечательной группы. Общее направление изменений шло в сторону приобретения большей жвачнообразности всей зубной системы — потери верхних резцов и приобретения нижними клыками резцеобразной формы и функции. Что касается ложнокоренных, то здесь изменения шли по линии моляризации. P^1 и P_1 присутствуют у древних диноцерат и у ранних эоценовых. У *M. plantigradum* всегда есть Pd_1 (см. рис. 28), а у более древнего вида (*M. efremovi*) и P_1 (см. рис. 5). Второй верхний ложнокоренной (P^2) верхнепалеоценового *Probathyopsis praecursor* из Кларк-Форк (Вайоминг) вытянут, стоит параллельно продольной оси черепа (рис. 36); протокон стоит против задней половины эктолофа и соединен маленьким гребнем только с серединой эктолофа, V-образная складка совершенно отсутствует у *Probathyopsis successor* из раннего эоцена Парк-Каунти (Вайоминг). P^2 повернут внутрь почти на 45° к продольной оси, зуб короче, протокон стоит против середины эктолофа, гребень,

соединяющий паракон и протокон, выражен хорошо; V-образная складка не образуется. К *Probathyopsis successor* очень близок *Prodinoceras martyr* из верхнего палеоцена Монголии (Гашато) в отношении постановки и общей формы P², который имеет эктолоф с двумя гребнями, хорошо развитый передним и зачаточным задним, соединяющим метакон с параконом. Образуется V-образная складка, окружающая маленькую долинку. Таким образом, *P. successor* несколько специализованнее *P. praecursor*, но примитивнее *Prodinoceras martyr*, несмотря на то, что последний несколько древней по возрасту. Отсюда следует заключить, что американская и азиатская ветви диноцерат разделились в верхнем палеоцене, и эволюция азиатской ветви шла в нижнем эоцене быстрее.

P² *Mongolotherium* близок к таковому *Prodinoceras*, но зуб еще короче и шире, и долинка, окруженная V-образной складкой, обширней. У более поздних диноцерат заметна еще большая моляризация P².

Наблюдается постепенное сокращение воротничка на P² от *Probathyopsis praecursor* до *Mongolotherium*. У последнего он исчезает на наружной стороне зуба против эктолофа.

P² и P³ у ранних родов, включая *Mongolotherium*, имеют еще замкнутые долинки вследствие значительного развития гребня эктолофа, причём можно заметить сокращение этого гребня от *Probathyopsis* к *Mongolotherium*, большее разделение протокона и метакона и постепенное сокращение замкнутости долинки. Почти полной моляризации и раскрытия долинки достигают ложнокоренные *Uintatherium*, *Eobasileus* и *Gobiatherium*.

В развитии M³ можно установить следующие основные изменения (рис. 37). Гипокон у *Probathyopsis praecursor* мал, приближен к протокону и лежит несколько дальше к наружной стороне зуба (между протоконом и метаконем). *Prodinoceras* имеет гипокон также маленький, но лежащий ближе к внутренней (лингвальной) части зуба, чем протокон. У обоих родов гипокон не образует дополнительной лопасти — талона. *Mongolotherium* в этом отношении значительно отличен и более прогрессивен; M³ у *Mongolotherium* более сложный — гипокон в виде хорошо выраженного бугорка, лежащего прямо позади протокона; он образует хорошо выраженную заднюю дополнительную лопасть — талон. Подобную же форму имеет M³ у американских *Bathyopsis* и *Elachoceras*, тогда как у *Uintatherium* и *Eobasileus* мы видим продолжение усложнения зуба: появляется дополнительная вершинка, прилегающая к гипокону с наружной стороны. M³ у *Gobiatherium* не приобретает этой дополнительной и вершинки, т. е. зуб не усложняется, что свидетельствует о том, что пищевой режим не изменился в сторону включения более твердых элементов.

Исторические изменения посткраниального скелета в основном были направлены по линии перехода от простой пятипалой передней и стопоходной задней конечности к возникновению слоновобразных пальцеходящих. В связи с общим увеличением размеров и веса животных происходило значительное увеличение мощности всего посткраниального скелета, образование широкого слоновобразного таза, поддерживаемого более мощным крестцом из четырех, а не трех позвонков, как то имело место первоначально. Значительно укорачивается хвост. Медведеобразные стопоходные задние конечности приобретают все характерные черты слоновобразной стопы. Астргал *Prodinoceratidae*, с ясно выраженной шейкой у *Uintatherium*, приобретает укороченную блокообразную форму, характерную для хоботных, так же как и кальканеум, вначале имевший длинную пятку в дальнейшем ее укорачивает.

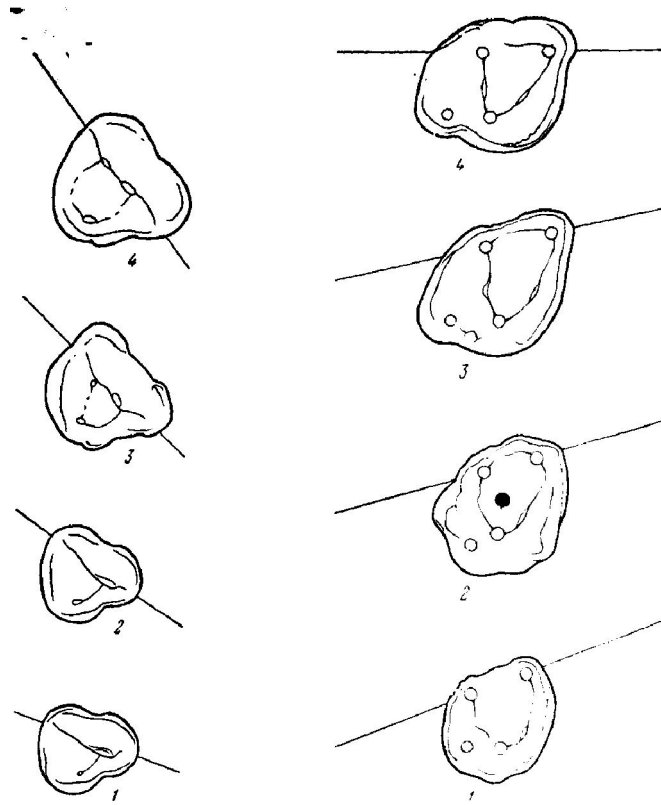


Рис. 36. Изменение второго ложнокоренного зуба в ряду Prodinoceratidae: 1 — *Probathyopsis praecursor*; 2 — *Probathyopsis successor*; 3 — *Prodinoceras martyri*; 4 — *Mongolotherium*

Рис. 37. Изменение третьего верхнего коренного зуба в ряду Prodinoceratidae: 1 — *Probathyopsis praecursor*; 2 — *Prodinoceras martyri*; 3 — *Mongolotherium efremovi*; 4 — *Mongolotherium plantigradum*

Такова картина изменения посткраниального скелета американской ветви, тогда как на основании некоторых немногих имеющихся данных для азиатской ветви мы должны представить значительно менее существенные морфологические преобразования. Последний факт вполне понятен — азиатские диноцераты продолжали существовать в прежних условиях, в то время как американские попали в новые условия и заняли новые экологические ниши.

В общем, основные направления морфологических изменений у диноцерат могут быть резюмированы следующим образом¹².

1. Увеличение роста и веса, происходившее непрерывно от самых ранних до наиболее поздних; каждый последующий род делается крупнее и массивнее своего предшественника.

2. У ранних родов (семейство Prodinoceratidae) череп сходный с черепом креодонтов, стреловидный гребень постепенно увеличивается у азиатской ветви, а у американской постепенно исчезает, крыша черепа становится слегка вогнутой, потом превращается в глубокую впадину, достигающую до затылочного гребня. У своеобразных азиатских диноцерат семейства Gobiatheriidae, генетически, несомненно, связанных с уинтатериями, образуется плоская крыша.

3. Американские диноцераты семейства Uintatheriidae приобретают вначале маленькие возвышения на верхней стороне черепа, которые постепенно

¹² По Скотту (1937) с изменениями и дополнениями.

увеличиваются, пока не превращаются в три пары костных выростов, напоминающих рога.

4. У позднего азиатского *Gobiatherium* образуется чрезвычайно низкий, плоский череп с аркообразно поднятыми передними концами носовых костей.

5. Нёбо, почти плоское у *Prodinoceratidae*, становится уже, происходит углубление вдавления в области клыков, диастемы и передних ложнокоренных у *Uintatheriidae*. Появляется гребень, делящий нёбо по средней линии в области вдавления по среднему шву.

6. Верхние резцы, большие, хорошо развитые и функционирующие у ранних *Prodinoceratidae*, исчезают, вся зубная система приобретает облик, сходный с таковой у жвачных.

7. Верхние клыки саблеобразные у ранних форм, становятся относительно все больше и сильнее изогнутыми, достигая максимума своего развития у *Eobasileus*.

8. Нижние клыки, вначале функционирующие, подобные кабаньим, впоследствии постепенно редуцируются, уменьшаются в размерах на каждой последующей стадии параллельно с увеличением верхних клыков, пока не приобретают форму и функцию резцов, делая зубную систему еще более сходной со жвачными.

9. Нижняя челюсть, сначала очень высокая впереди, имеющая нижний край, наклоненный вперед без выделения обособленных лопастей, становится ниже позади предохранительных лопастей, которые делаются более резко выделенными. У самок, наоборот, лопасти постепенно уменьшаются почти до полного исчезновения. Лопастей исчезают также у *Gobiatherium*, потерявшего верхние клыки.

10. Весь посткраниальный скелет, у древних вначале несколько приближающийся по общему характеру к креодонтам, приобретает сходство со скелетом слонов у американских *Uintatheriidae* и азиатских *Gobiatheriidae*.

11. Задние конечности, вначале стопоходные, у *Uintatheriidae* и *Gobiatheriidae* превращаются в слоновобразно пальцеходные (рис. 38).

12. Таз из прямого вытянутого становится широким слоновобразным. Крестец, вначале состоящий из трех позвонков, в дальнейшем у *Uintatherium* включает четыре позвонка. Хвост постепенно укорачивается.

13. С достижением животными определенного размера и веса костные полости, заполненные губчатой костной массой даже у ранних форм, увеличиваются, как у других очень крупных и массивных копытных (хоботные, бронотерии).

ФИЛОГЕНИЯ ДИНОЦЕРАТ

Палеонтологическая история диноцерат охватывает довольно значительный промежуток времени от верхнего палеоцена до конца эоцена. Наиболее древние известные остатки принадлежат верхнепалеоценовым *Probathyopsis newbilli* и *Bathyopsoides harrisorum* из отложений Плато Валлей и Колорадо в слоях с *Barylambda*.

Далее следуют *Probathyopsis praecursor* из Кларк Форк в Вайоминге и, наконец, *Probathyopsis successor* из Парк-Каунти (Вайоминг) и *P. lysitensis* из Винд-Ривер должны быть отнесены уже к раннеэоценовому времени. На этом заканчивается первый этап истории ранних диноцерат (*Prodinoceratidae*) в Америке. Он охватывает мелких, мельче тапира, животных с черепом, имевшим еще сходную с креодонтами форму, коренные и ложнокоренные зубы у них были сходны с более поздними диноцератами, резцы присутствовали в верхней и нижней челюстях, верхние и нижние клыки были более или менее равной величины.


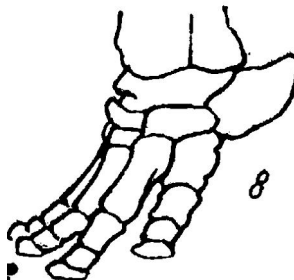
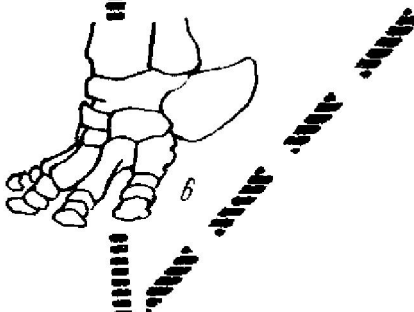
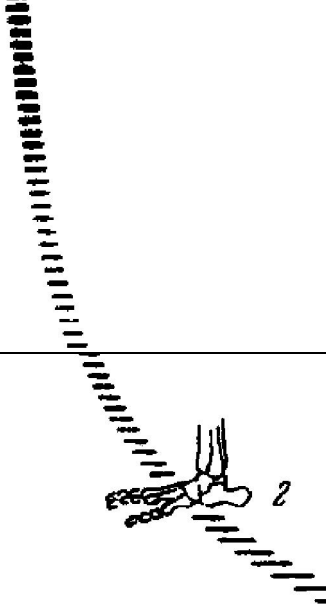
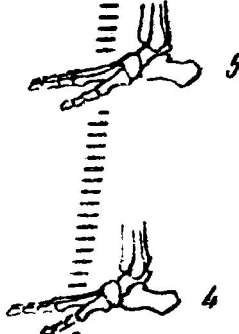

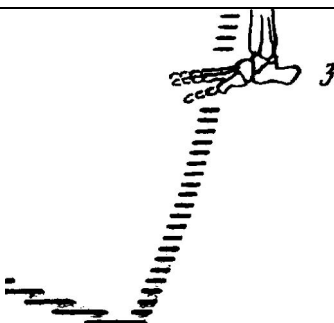

		Америка	Азия
Эоцен	верхний		
	средний		
	нижний		
Палеоцен	верхний		
	средний		

Рис. 38. Схема развития стопы диноцерат:

1 – исходная гипотетическая форма; 2 – американская верхнепалеоценовая (предположительная); 3 – *Prodinoceras*; 4,5 – *Mongolotherium*; 6 – *Uintatherium*; 7 – *Eobasileus*; 8 – *Gobiatherium*

Род *Probathyopsis* включает несколько упомянутых выше видов, из которых *P. praecursor* наиболее примитивен из всех известных до сих пор диноцерат. Этот вид мельче всех остальных диноцерат по размерам (M_3 — 21,7 мм) и имеет наиболее архаическое строение зубов. P^2 , вытянутый продольно, стоит в челюсти прямо, параллельно всему зубному ряду; протокон находится против задней половины эктолофа, соединен маленьким гребнем с серединой эктолофа, V-образная складка совершенно отсутствует.

Второй вид *P. successor* имеет более короткий P^2 ; зуб повернут в челюсти почти на 45° к продольной оси; протокон стоит против середины эктолофа, гребень, соединяющий паракон с протоконом, выражен хорошо, но V-образная складка также не образуется. Этот вид занимает как бы промежуточное место между *Probathyopsis praecursor* и *Prodinoceras martyr*.

Probathyopsis newbilli очень слабо изучен. Отложения Плато Валлей несколько древнее отложений Кларк-Форк, поэтому *P. newbilli*, вместе с найденным в той же формации *Bathyopsoides harrisorum*, видимо, должны считаться самыми древними из всех диноцерат. *P. newbilli* быть может не прямой предок *P. praecursor*, так как он имеет зубы несколько крупней, чем у последнего, что впрочем, может быть отнесено за счет индивидуальной или возрастной изменчивости. Однако, несомненно, он примитивнее, чем *Prodinoceras* или *Mongolotherium*, так как имеет не только молочный, но и постоянный P_1 . Был ли P_1 у *Probathyopsis praecursor* — неизвестно, так как единственная нижняя челюсть этого вида повреждена, но по расстоянию между альвеолой P_2 и С можно полагать, что P_1 присутствовал. Позднее в Лизит Мембер, Винд-Ривер жил *P. lysitensis*. Этот последний или близкий к нему вид, по мнению описавших его авторов, мог быть предком *Bathyopsis*.

В дальнейшем история американской ветви диноцерат связана с развитием семейства Uintatheriidae, наиболее древний представитель которого *Bathyopsis* был найден в верхней части нижнеэоценовых отложений Алкали-Крик в Вайоминге. Это животное не крупнее тапира, с черепом, имеющим широкую вдавленную крышу, со слабо поднятыми окружающими гребнями. В зачаточном виде у *Bathyopsis* появляется средняя и задняя пары рогообразных возвышений, носовая же, видимо, отсутствовала, что, однако не вполне установлено. Неизвестно, утерял ли уже этот род верхние резцы или нет; что же касается клыков, то они были велики как в верхней, так и в нижней челюстях, причем нижние значительно крупнее резцов и еще не приобрели резцеобразной формы. Первые ложнокоренные возможно присутствовали: все ложнокоренные несколько меньше и проще, чем коренные (моляризация не полная). Нижняя челюсть особой формы, передняя часть ее очень глубока в области симфиза, образует предохранение для верхних клыков, но не представляющее обособленных лопастей (как то имеет место у более поздних американских родов и у взрослых самцов *Mongolotherium*): нижний край челюсти восходит непрерывно к переднему углу. По строению черепа *Bathyopsis* должен быть отнесен к семейству Uintatheriidae, хотя, как видно из описания, сохраняет еще довольно много архаических черт, свойственных Prodinoceratidae, особенно в строении зубов.

Этот род несомненный предок *Elachoceras*, который жил в Америке во время нижнего Бриджера и найден в тех же отложениях, что и *Uintatherium*. *Elachoceras* значительно крупнее *Probathyopsis*, но мельче и менее специализирован, чем *Uintatherium*. Скотт (1937) предполагает, что это род представляет несомненный пережиток раннего Бриджера, из отложений которого пока неизвестно никаких ископаемых. Единственный известный до сих пор вид рода *Elachoceras parvum* почти вполнину меньше, чем обыкновенные виды *Uintatherium*. Носовые рогообразные

возвышения у него были очень малы или может быть, отсутствовали, этот вопрос нельзя точно разрешить, так как концы носовых костей сломаны. Средняя пара выростов представляет простые низкие выпуклости, а задняя пара — едва заметные утолщения на гребне, которые окаймляют крышу черепа с трех сторон. Гребень много ниже, чем у настоящих *Uintatherium*, и поэтому впадина крыши черепа неглубокая. Верхние резцы отсутствуют. Верхние клыки саблеобразные, но меньше, чем у *Uintatherium* и *Eobasileus*. Известный фрагмент нижней челюсти указывает на присутствие хорошо выраженных предохранительных лопастей.

Все имеющиеся пока данные об *Elachoceras* заставляют считать его непосредственным предком *Uintatherium*. Этот последний хорошо известен не только по черепам, но и по скелету (Marsh, 1886). Череп *Uintatherium* сравнительно короток и широк, особенно в мозговом отделе. Передние выросты небольшие, сходные с роговыми основаниями парноногих носорогов *Diceratherium*. Средняя и задняя пары выростов велики. Верхние клыки большие, сравнительно мало изогнутые, иногда даже прямые, и имеют конец в виде наконечника копья. На нижних резцах задняя вершина много меньше передней и часто совсем отсутствует.

Самый поздний род американских диноцерат *Eobasileus* из Уинта и верхнего Бриджера (Вашаки) сильно отличается от своего предшественника уинтатерия. Он имел очень длинный и низкий череп, несколько изменявшийся по форме у разных видов. Передняя носовая пара костных выростов резко отличается от рогов *Uintatherium*: они широки и сильно нависают впереди, так что трудно предположить, что они могли поддерживать какие-нибудь роговые образования. Верхние клыки очень длинные и сильно загнуты, конические. Нижние резцы двухлопастные с двумя вершинами почти равных размеров, поставленными одна за другой. Имеющиеся данные о скелете *Eobasileus* — этого крупнейшего из всех диноцерат, показывают, что он мало отличался от *Uintatherium*.

Азиатская ветвь диноцерат пока известна, как сказано выше, только с позднего палеоцена. Самый ранний азиатский представитель *Prodinoceras martyr* из Хашиату (Гашато) — мелкое животное, видимо, мельче тапира, по большинству черт строения сходное с американским *Probathyopsis*.

В Азии мы пока не знаем диноцерат из горизонтов, соответствующих Плато Валлей и Кларк-Форк. Формация Гашато, содержащая *P. martyr*, должна быть отнесена к более молодому возрасту и она, вероятно, даже несколько моложе, чем Кларк-Форк. Отношение Наран-Булакского *Mongolotherium* (нижний эоцен) к *Prodinoceras* приблизительно таково же, как у *Probathyopsis* к *Bathyopsis*, но в некоторых отношениях монголотерий стоит ближе к стадии *Elachoceras*. Монголотерий значительно специализованнее *Prodinoceras*. Признаки, характеризующие его, свидетельствуют о значительно большей продвинутой по сравнению с позднепалеоценовым *Prodinoceras*. Вместе с тем те же признаки с несомненностью говорят о том, что *Prodinoceras* есть прямой предок монголотерия.

Материал по диноцератам, собранный в окрестностях источника Улан-Булак, происходит из разных костеносных горизонтов, залегающих непосредственно один над другим. Черепа и нижние челюсти из нижних костеносных горизонтов значительно отличаются от тех, которые были раскопаны в верхних горизонтах нижнеэоценовой Улан-булакской толщи. С ними вполне сходны черепа из соответствующих горизонтов местонахождения в окрестностях источника Наран-Булак. Отличия, характеризующие монголотериев из нижних горизонтов, очерчивают их как более короткорылых (рис. 39), со слабо развитой диастемой между клыками и ложнокоренными, с менее выраженными предохранительными лопастями на нижних челюстях; на нижней

челюсти взрослого самца (единственной с сохранившейся не поврежденной соответствующей частью) имеется незакрытая альвеола первого ложнокоренного, маленького с одним корнем.

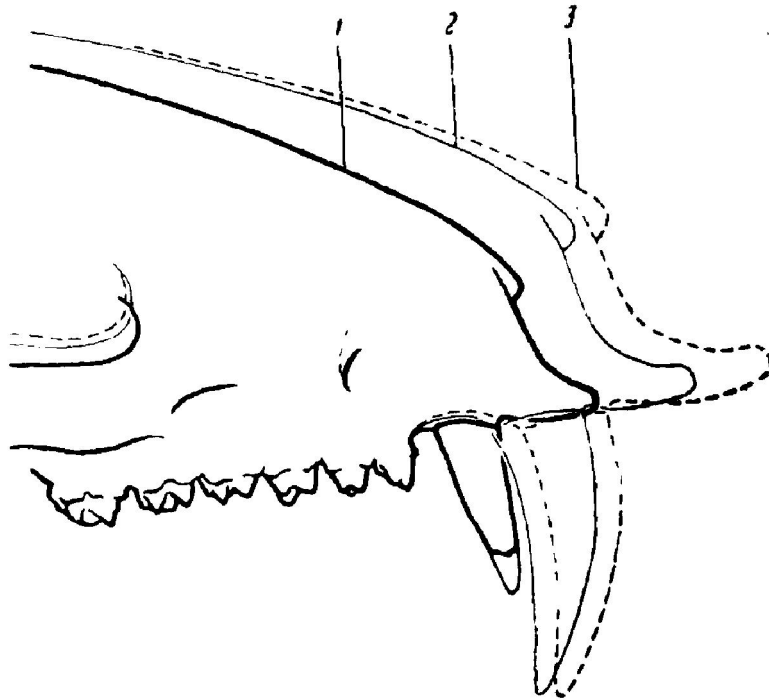


Рис. 39. Лицевая часть черепа:

1 – *Prodinoceras*; 2 – *Mongolotherium efremovi*; 3 – *Mongolotherium plantigradum*

В противоположность этому черепа монголотериев из верхних частей толщи принадлежат животным более длиннорылым, с более длинной диастемой, с хорошо выраженными предохранительными лопастями на нижней челюсти и постоянно отсутствующими у взрослых P_1 . Все перечисленные черты, свойственные экземплярам из верхних горизонтов, свидетельствуют о более высокой стадии их развития по сравнению с теми, которые найдены в нижних. Для диноцерат характерно именно удлинение роstralной части черепа в процессе их эволюции, возникновение и потом увеличение диастемы, увеличение клыков и связанное с ним увеличение предохранительных лопастей на нижней челюсти. Совершенно последовательны и различия в строении коренных и ложнокоренных зубов. Как это видно из приведенного выше описания, M^3 и M_3 у *Mongolotherium efremovi* более просто устроены, чем соответствующие зубы *M. plantigradum*. То же наблюдается и в общей форме других зубов, которые расширяются и приобретают более адаптированную структуру для растительной пищи. Таким образом, мы должны констатировать, что монголотерий Улан-булакского и Наран-булакского местонахождений, представляющие четко разграниченные виды, дают очень ясно выраженную картину развития признаков в определенном приспособительном направлении — увеличения адаптации к питанию растительной пищей. Причем более ранний вид *M. efremovi* стоит ближе к *Prodinoceras*, в то время как более поздний *M. plantigradum*, его непосредственный и близкий потомок, уже более прогрессивен.

В дальнейшей истории азиатских диноцерат имеется большой пробел — нам совершенно неизвестны представители среднеэоценового времени. Вновь появляются диноцераты в верхнеэоценовых отложениях Внутренней Монголии, где в отложениях Ирдын Манга найден чрезвычайно своеобразный представитель отряда *Gobiatherium*. Это животное достигало размеров носорога и имело удивительно уплощенный череп, с плоской крышей, с аркообразно поднятыми передними частями носовых костей, на которых образовывались иногда рогообразные выросты; верхние резцы и клыки отсутствовали. Нижняя челюсть была совершенно лишена предохранительных лопастей, но ее симфизный отдел был ложкообразно расширен, нижние клыки резцеобразны; конечности слоновобразно-пальцеобразные. *Gobiatherium*, видимо, был последним представителем этой группы в Азии, так же как *Eobasileus* в Америке.

Следует считать установленным, что *Gobiatherium* из формации Ирдын Манга филогенетически связан не с азиатской группой продиноцерат, а с американскими уинтатериями. Основные черты строения черепа (плоская крыша, зубы и пр.) и посткраниального скелета (humerus, femur, метаподии) достаточно отчетливо указывают на большую морфологическую и филогенетическую близость гобиатерия с уинтатериями. Вполне вероятно, что азиатские диноцераты вымерли в нижнем или среднем эоцене и вновь появились в Азии только в верхнем эоцене, когда сюда мигрировали уинтатерииды, давшие начало столь своеобразной группе, как гобиатерий.

Uintatheriidae безусловно произошли от более ранних форм, чем монголотерий. Последний образует особую ветвь развития и приспособлений. Он имеет cuneiformia II и III сросшиеся, тогда как у *Uintatherium* они все разделены.

Поэтому следует полагать, что азиатская и американская ветви диноцерат дивергировали очень рано, не позднее верхнего палеоцена и в эоцене проделали совершенно самостоятельный и независимый путь развития.

У монголотерия cuneiformia II и III сросшиеся, но следы сращения ясно видны; кроме того, cuneiforme II ниже cuneiforme III. Это указывает на сравнительно недавнее геологически возникновение сращения. Вполне вероятно, что верхние палеоценовые представители (*Prodinoceras*) имели еще менее специализованное строение стопы, и что дивергенция азиатских и американских диноцерат произошла в верхнем палеоцене на стадии *Probathyopsis* — *Prodinoceras*. Это разделение не могло произойти позднее, так как диноцераты из нижнего костеносного горизонта Улан-Булака (*Mongolotherium efremovi*), т. е. самых низов эоцена, уже имели четко выраженную специализованную структуру стопы, свойственную *Mongolotherium*.

Перечисленная выше последовательность родов, несомненно, представляет настоящие филогенетические линии развития диноцерат, которые должны быть поставлены в следующий ряд: *Probathyopsis* — *Bathyopsis* — *Elachoceras* — *Uintatherium* — *Eobasileus* в Америке и *Prodinoceras* — *Mongolotherium* в Азии (рис. 40).

Вопрос о том, откуда ведут свое начало диноцераты, при настоящем состоянии знаний об этом отряде, не разрешим. Предположение Скотта (1937) о том, что диноцераты возникли в Северной Америке и очень рано мигрировали в Азию, следует считать пока беспочвенным — до сих пор мы не знаем в Азии соответствующих отложений среднего палеоцена или нижних частей верхнего. Теоретически же следует считать как раз обратное, что диноцераты азиатского происхождения и мигрировали позднее в Америку. В пользу такого предположения говорит тот факт, что архаический тип (*Prodinoceratidae* в лице *Mongolotherium*) сохранился в Азии дольше, чем в Америке.

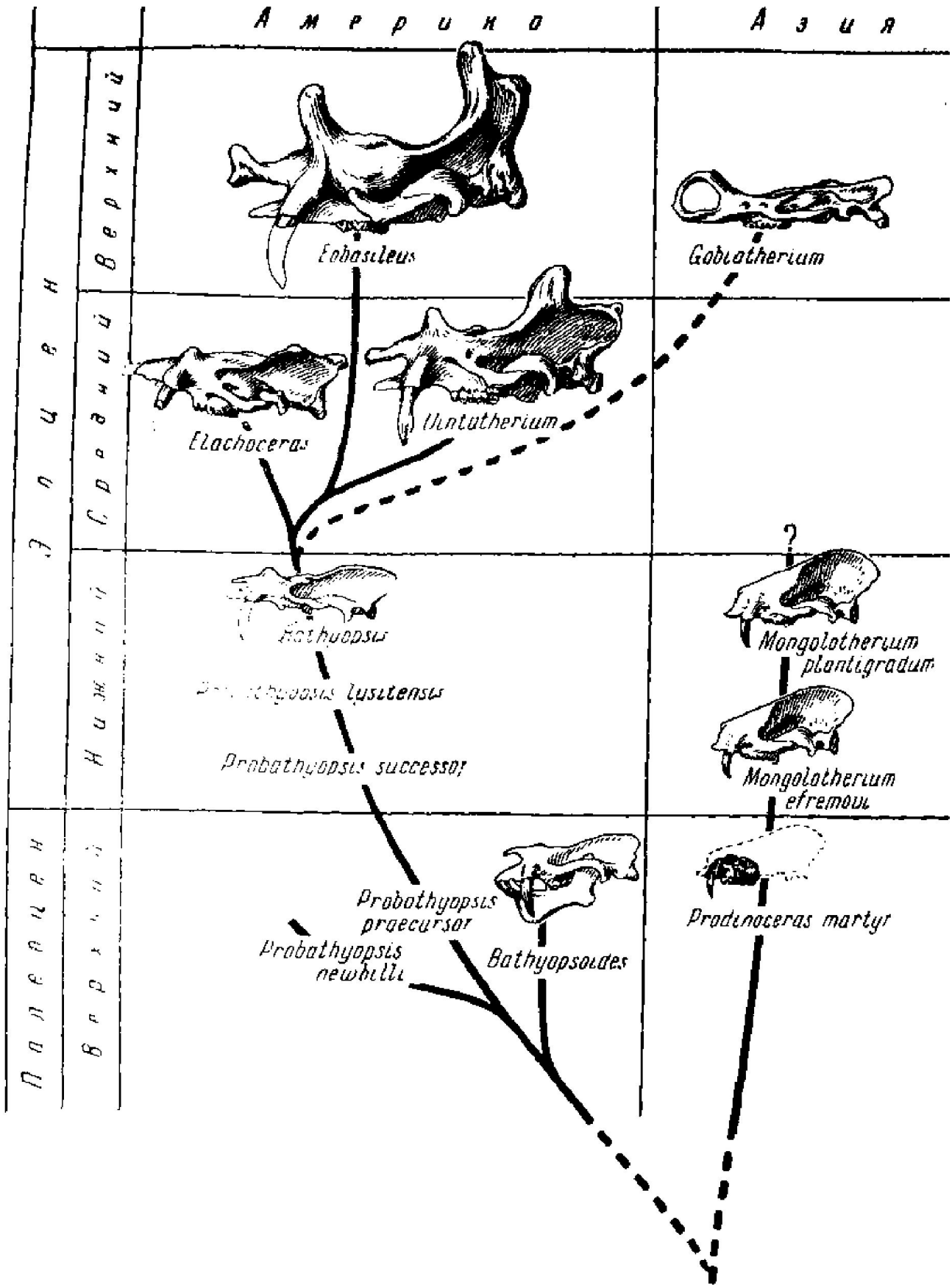


Рис. 40. Схема родственных отношений Dinocerata

Теперь, благодаря работам Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР, с большой ясностью развернулась картина истории развития диноцерат. В общих чертах она рисуется следующим образом. Возникшие в нижнем палеоцене древние предки диноцерат с палеоазиатского континента распространились в Америку в средне - или верхнепалеоценовое время. Азиатские, продолжая существовать в тех же сравнительно мало изменявшихся условиях, сами мало изменялись и в нижнем эоцене сохранили очень сходный с их палеоценовыми предками облик. Американские же, попав в совершенно новую среду, начали быстро перестраиваться, приспособляясь к новым условиям и приобретая новые адаптации. Можно полагать, что в среднеэоценовое время от американской ветви, уже приобретшей в строении своего посткраниального скелета значительные черты сходства со слонами, отделилась группа, вновь вернувшаяся на азиатский материк. Здесь она приспособилась к новым условиям и превратилась в амфибиальную форму, каковой следует считать *Gobiatherium*. В самом деле, если разобрать основные морфологические черты гобиатерия то становится ясно, что он никоим образом не может быть потомком нижнеэоценовых монголотириев. Уплощенный череп имеет плоскую крышку и не несет никаких следов сагиттального гребня, но сохраняет носовые рогообразные выросты. *Numerus* и *ferug* имеют сланообразные черты и чрезвычайно сходны с соответствующими костями уинтатериев, не имея ничего общего с бедром и плечом *Mongolotherium*. Вот почему приходится признать наличие в Азии двух самостоятельных ветвей: одной автохтонной, представляющей потомков ранних *Prodinoceratidae*, возникших и прошедших всю свою историю в Азии, и другой, охватывающей потомков переселившихся в Америку продиноцератид, давших начало уинтатериям, от которых и возникли вновь вернувшиеся на свою первоначальную родину гобиатерии.

VIII. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ВЫМИРАНИЕ ДИНОЦЕРАТ

О происхождении диноцерат, так же как и о многих других древних отрядах млекопитающих, нет до сих пор никаких данных, которые позволили бы подойти к конкретному разрешению этого вопроса. Древнейшие известные остатки диноцерат и пантодонт принадлежат животным, хотя и резко отличным по многим морфологическим чертам черепа и посткраниального скелета от более поздних представителей этих отрядов, но, тем не менее, они представляют уже совершенно отчетливо выраженные и очень мало впоследствии изменяющиеся группы. Строение позвоночника *Prodinoceras* и *Mongolotherium* уже имеет отчетливо выраженные характерные особенности, свойственные уинтатериям. То же следует сказать о *Pantolambda*, отношение ее к корифодомам приблизительно таково же, как ранних продиноцератид к уинтатериям и гобиатериям, хотя в общем пантоламбда стоит ближе к своим потомкам, чем древние диноцераты к своим. Пантоламбда краниологически меньше отличается от ранних корифодонов (*Coryphodon wortmani* Osborn), чем монголотерий от уинтатерия. У пантоламбды череп имеет меньше сходства с ранними кондилартрами; у нее уже намечен ряд признаков, по которым можно ближе проследить основные черты в направлении возникновения корифодонов, в то время как череп *Prodinoceras* и *Mongolotherium* сохраняет очень большое сходство с насекомоядными, ранними *Condylarthra* и *Creodonta*, и лишь в самой малой степени заметны некоторые сдвиги в сторону образования черепа уинтатериев.

Таким образом, нужно констатировать, что хотя оба отряда известны сейчас в виде весьма резко различных групп внутри них, но, тем не менее, наиболее древние известные их формы имеют уже все характерные особенности, свойственные представителям этих отрядов. Тот факт, что оба отряда со среднего или верхнего палеоцена известны как настоящие диноцераты и пантодонты, несомненно, показывает, что они до этого времени прошли большую и сложную эволюцию в формировании своих приспособлений, в образе жизни и заняли совершенно определенное место среди других древних млекопитающих в отношении своей жизненной ниши.

Если для некоторых других групп млекопитающих могут быть довольно хорошо прослежены пути их развития, то для двух названных отрядов, ни корни их, ни ранняя история не известны. Прямая последовательность, а часто даже преемственность относительно хорошо выясняются для сумчатых и насекомоядных, начиная от самых архаических меловых и даже юрских групп (*Pantotheria*). Отсюда более или менее ясно можно представить возникновение и историю современных насекомоядных, рукокрылых, приматов и хищных. Копытные же в этом отношении, безусловно, недостаточно изучены. Оговариваюсь, что термин «копытные» мною не принимается как название какой-нибудь определенной таксономической категории, связанной общим происхождением, как, например, хищные — *Carnivora*. Под копытными я подразумеваю растительноядных и всеядных млекопитающих с конечностями, обычно имеющими пальцы, одетые копытами, из разных отрядов, имеющих совершенно разные корни и свою самостоятельную историю, развивавшиеся конвергентно и параллельно, но иногда морфологически близко напоминавшие друг друга (например *Dinocerata*, *Pantodonta*, *Notoungulata*, *Condylarthra*, *Litopterna*, *Perissodactyla* и многие другие). Многие копытные известны нам, подобно диноцератам и пантодонтам, как уже вполне отчетливо сложившиеся группы. Однако корни и возникновение их неясны, и все рассуждения об их происхождении и родственных связях в значительной мере спекулятивны и основаны на догадках и косвенных доказательствах. Конечно, такое

выпадение определенных стадий развития следует объяснять недостаточной изученностью диноцерат и отсутствием в открытых пока местонахождениях более древних представителей.

Единственный путь, которым можно сейчас приблизиться к разрешению вопроса о происхождении рассматриваемого отряда, — это сравнительно-морфологическое изучение скелета. При ближайшем рассмотрении структуры зубов и черепа выясняется ряд моментов, позволяющих сделать определенные выводы о генетических связях этого архаического отряда, быть может, первого из всех млекопитающих, более поздние представители которого могут быть названы копытными, и одного из первых, которые «сделали попытку» перейти к настоящей растительной пище.

Возникновение растительной пищи у наземных позвоночных имеет очень давнюю историю, и различные адаптации в этом направлении имели место в самых разнообразных группах. Растительная пища пресмыкающихся имела характерные, но коренным образом отличные от млекопитающих адаптации зубов. У них наблюдается несколько основных типов приспособлений к растительным кормам: зубы резцеобразные для срезания и срывания мягких растений (парейазавры, зауроподы); зубы мелкие плоские для раздавливания также мягкой пищи (растительная пища дейноцефалы — *Moschops*, *Tapinocephalus*, *Ulemosaurus*) и, наконец, сложная зубная система утконосных и рогатых динозавров, приспособленная для растирания более жесткой пищи, состоящая из нескольких сотен зубов, постоянно нарастающих и образующих как бы один большой зуб, занимающий всю челюсть. В некотором отношении этому типу зубов аналогичны зубы *Hydrochoerus*.

Древнейшие млекопитающие *Multituberculata* и *Triconodonta* известны уже как весьма специализированные формы. Первая группа, представляющая как бы аналога грызунов, с сильно развитыми резцами, имеет коренные зубы, функционально несколько напоминающие растительную пищу пресмыкающихся, составляющие систему бугорчатых давящих зубов, приспособленных для питания плодами и корой (вероятно, цикадовых и хвойных). *Triconodonta* обладали зубами трехвершинными и, видимо, были настоящими хищными, а не насекомоядными. Однако эти древнейшие млекопитающие, так же, как и *Symetrodonta*, не могут сейчас считаться предками позднейших групп (по строению зубов) и были, вероятно, уклоняющимися боковыми ветвями.

Гораздо вероятнее, что основной тип зубов, из которого могли развиваться зубы остальных млекопитающих, имели пантотерии (*Pantotheria*). Именно эта группа по современным воззрениям и дала основу сумчатым и плацентарным.

Можно считать теперь доказанным, что первые сумчатые и плацентарные млекопитающие были приспособлены к питанию животной пищей (насекомые, черви и другие беспозвоночные и мелкие позвоночные) и лишь частично мягкой растительной (плоды).

Этот ранний тип приспособлений сохранился для многих млекопитающих в течение всей истории их развития, как, например, для некоторых сумчатых, из которых именно хищные (*Didelphis*) наиболее близки к древнейшим формам этого отряда. То же нужно сказать о насекомоядных и отчасти хищных.

Таким образом, следует признать, что настоящая растительная пища для млекопитающих представляет более позднюю стадию развития, приспособление в этом направлении вызвало изменение и значительное усложнение первоначального трикубкулярного типа коренных и ложнокоренных зубов. В то время как у насекомоядных и хищных этот тип зубов в основном сохраняется очень долго, у

растительоядных он претерпевает значительные изменения и часто совершенно скрывает первоначальные структуры.

Первые настоящие приспособления к питанию растительной пищей у млекопитающих появляются только в палеоцене, во время которого и возникают такие группы, как кондилартры, пантодонты и диноцераты. Причём несомненно, что корни всех настоящих растительоядных групп находятся среди древних насекомоядных (Insectivora) и плотоядных или всеядных, какими были ранние Creodonta и Condylarthra.

У трех названных групп (Condylarthra, Pantodonta и Dinocerata) впервые в истории развития млекопитающих появляются гребенчатые зубы и возникают складки, напоминающие лофы и селенодонтные складки более высоко специализованных копытных.

Наиболее вероятно, что Condylarthra, древнейшие формы которых (такие, как *Desmatoclaenus*) с трудом отличимы от некоторых Creodonta (например, *Protogonodon*), имели в раннем палеоцене (Пуэрко) общих предков с последними. Можно считать более или менее определённым отделение от насекомоядных в конце мелового периода ствола древних Creodonta, который в нижнем палеоцене разделяется на две ветви. Одна из них продолжала специализоваться в направлении развития хищнических приспособлений; другая — перешла к преимущественному питанию растительной пищей и была исходной для всех позднейших групп копытных, в том числе Pantodonta, и может быть Dinocerata. Однако для последних, как будет видно из последующего изложения, это еще спорно.

Для понимания происхождения диноцерат приходится в первую очередь обратиться к строению их зубов. Прежде всего, следует отметить очевидный факт, что, в противоположность мнению многих исследователей между зубами диноцерат и пантодонт нет никакого сходства, и пытаться вывести тех и других из общего корня совершенно нет оснований. В самом деле, коренные и ложнокоренные зубы всех диноцерат сохраняют основную форму простых тритуберкулярных зубов. В то же время зубы пантодонт, даже самых ранних (*Pantolambda*), имеют в своей основе более сложное строение. Если можно согласиться, что пантодонты родственны Periptychidae и ведут свое начало от каких-то раннепалеоценовых представителей этого семейства (Osborn, 1898), то для диноцерат это предположение должно быть исключено. Скотт (1913) считает, что диноцераты и пантодонты две параллельные, но независимые ветви. По мнению Вуда (Wood, 1923), *Pantolambda* есть идеальный предок корифодонов, но слишком специализованная форма, чтобы она могла дать начало диноцератам. Он говорит, что отношение *Pantolambda* к диноцератам такое же, как *Palaeotherium* к лошадям. Осборн (1898) объединял пантодонт и диноцерат в один отряд Amblypoda и, разбирая некоторые вопросы происхождения их, безусловно, впал в ряд ошибок, гомологизуя зубы обеих групп и, пытаясь вывести их из зубов Periptychidae.

Сравнение зубов Dinocerata с зубами некоторых Insectivora показывает, что здесь имеет место не только внешнее сходство. Коренные и ложнокоренные *Mongolotherium* как верхние, так и нижние, имеют в основном совершенно сходное строение со многими Leptictidae (например *Prodiacodon*) Centetidae и Solenodontidae. Верхние зубы диноцерат приобретают более сильно выраженные гребни, соединяющие три основных бугорка; нижние же сохраняют ещё большее сходство с зубами Leptictidae — передняя колонка (параконид — протоконид — метаконид) высокая, значительно выше задней (метастилид — гипоконид — эндоконид). Основные отличия сводятся к образованию более крупных лофов, соединяющих протоконид — метаконид, и сокращению размеров параконида.

Сходными, но несколько отличными путями шли изменение и специализация зубов в направлении выработки хищнических приспособление, приведшие к возникновению древних хищных Creodonta, от которых позднее, вероятно, отделилась ветвь Condylarthra.

Таким образом, следует констатировать несомненную связь диноцерат с ранними насекомоядными и установить, что изменения зубов, происходившие у представителей этого отряда, были направлены в сторону приспособления от всеядно-насекомоядного типа питания к растительноядному (начальная лофодонтность). Причем развитие это шло непосредственно от насекомоядных, минуя креодонт, в противоположность другим растительноядным копытным, которые произошли от кондилартр — потомков этих древних хищных¹³. Однако диноцераты в отношении выработки растительноядных приспособлений в строении зубов не достигли такой высокой специализации, как корифодоны, зубы которых приобрели более тапиroidный тип, приспособленный к мягкой водной растительности (*Eudinoceras*, *Hypercoryphodon*). Но не следует забывать, что палеонтологическая история Pantodonta охватывает много более длительное время, чем история диноцерат, а наиболее «тапиroidобразные», т. е. наиболее лофодонтные, зубы развились у поздних, олигоценовых корифодонов.

Интересные данные о генетических отношениях Dinocerata дает исследование твердого нёба. Изучение костного нёба, и особенно заднего хоанального входа млекопитающих показывает, что структура его имеет ряд весьма характерных закономерностей, которые до сих пор совершенно не были разработаны. *Echidna* и *Myrmecophaga* имеют очень длинное нёбо, так что хоана открывается непосредственно впереди foramen magnum. Совершенно аналогично устроено нёбо у беззубых китов. Такое строение находится в прямой зависимости с прямым заглатыванием мелкого корма и с отсутствием зубов для пережевывания нищи. Иная картина наблюдается у всех зубатых китов и вообще у млекопитающих, пережевывающих в той или иной степени (давление, разрывание, перетираание, хватание зубами и т. д.) пищу. Нёбо у них короче, хоана удалена вперед от foramen magnum на то или иное расстояние. Между обоими типами существует полный ряд переходов, связанный с тем или иным количеством зубов, их функцией и степенью пережевывания. Особенно резко оба эти типа и переходы между ними наблюдаются у китообразных: начиная от дельфинов с полной зубной системой, через кашалотов к беззубым китам. По этому признаку Dinocerata, само собой, разумеется, принадлежат ко второму типу, имеющему короткое нёбо и хоану, открывающуюся вблизи центра черепа.

Далее мы можем установить следующие направления изменений. Сумчатые в большинстве случаев имеют резко выраженную поперечную перегородку, выступающую над хоаной и как бы прикрывающую её. Степень окостенения задней части нёба различна. Обычно оно прободено одной-двумя парами отверстий, иногда очень крупными (например, у *Phalanger*), захватывающими все нёбо на уровне коренных зубов, так что задний край нёба представляет лишь тонкую перемычку. Все это отчасти признаки ещё не совершенного строения — наследие пресмыкающихся, а отчасти — специфические приспособления к прикрыванию хоаны при заглатывании пищи (у хищных и насекомоядных сумчатых — *Didelphis*). У растительноядных сумчатых мы находим не поперечную перегородку, а округленное окаймление хоаны в виде валика, развитого в той или иной степени. Иногда это окаймление у наиболее

¹³ Аналогичные соображения о развитии зубов *Pantolambda* из инсективорно-карниворного основного типа высказывает Грегори (Gregory, 1951, стр. 420).

высоко адаптированных к растительноядному типу питания (некоторые Macropodidae) совсем отсутствует.

Близкий к последнему тип наблюдается у насекомоядных. У них присутствует валикообразное окаймление (напоминающее окаймление у *Petrogale* или *Phascolarctos*) — несомненное наследие предков, но, безусловно, функционирующее. У некоторых Insectivora это окаймление выражено сильно и очень сходно с таковым у Dinocerata. Из таких форм в первую очередь следует назвать *Solenodon*, некоторых Tenrecidae и *Synocephalus* из Dermoptera. У водных насекомоядных (*Potamogale*) окаймление отсутствует. Интересно, что из всех насекомоядных наиболее близкое к сумчатым (таким, как *Didelphis*) строение нёба с поперечным ограждением хоаны имеет *Echinosorex* (Gymnura), наиболее архаический из ныне живущих представитель Erinaceidae, сохранивший в образе жизни и питании общие черты с опоссумами. Этот факт показывает, что при наличии сходной функции древний признак может сохраниться у более высокоорганизованных форм очень длительное время. Подобное явление имеет место и у Dinocerata, сохранивших окаймление хоаны от своих древних предков — насекомоядных. Это окаймление, свойственное многим древним млекопитающим, сохранялось у некоторых ранних Creodonta (например, *Deltatherium*), но исчезло у Condylarthra и более поздних копытных, а также у других более совершенных млекопитающих, которые имеют иное строение нёба с хоаной лишенной окаймления.

Два слова о строении перегородки vomer. У диноцерат сошник полностью окостеневший, делящий хоану надвое. Этот признак резко изменчив у разных групп млекопитающих и функционально пока не объяснен. Из групп, близких к насекомоядным, он наиболее сильно выражен у *Synocephalus*, у которого перегородка vomer выступает назад много дальше заднего края твердого нёба, и делит весь хоанальный вход надвое, назад дальше уровня hamuli pterygoidei. Вообще же перегородка наблюдается и у сумчатых (например *Phascolumys*), у некоторых насекомоядных и даже у парнокопытных (олени, буйволы), поэтому она не дает оснований для каких-либо филогенетических заключений. Несомненно, что если мы находим в верхнем палеоцене уже совершенно сложившуюся группу, с ясно очерченными признаками в строении зубов и скелета, то предков ее следует искать среди значительно более ранних млекопитающих. Тогда как пантодонты уже в среднем палеоцене были представлены вполне сформированными представителями в лице *Pantolambda*, диноцераты этого возраста неизвестны. Может показаться на первый взгляд, что это говорит о большей древности пантодонт. Однако из предыдущего видно, что причины этого явления иные. Диноцераты более древни, или вернее произошли от более древних и архаических предков, чем Pantodonta. Пантодонты имеют более совершенное нёбо, чем диноцераты, зубы их более сложного строения, поэтому вполне вероятно их происхождение от более совершенных предков, каковыми можно думать были Periplychidae. С другой стороны, эти последние по строению нёба и зубов больше удалены от древних Insectivora и Creodonta, чем диноцераты, и поэтому не могли быть предками последних.

Процесс формирования столь сложных и относительно высоко адаптированных для своего времени групп млекопитающих должен был занять длительное время. В начале развития и становления млекопитающих, также как и любых других животных, темпы развития были более медленные, чем в более позднее время, когда возникли уже сформированные группы, и темпы развития нарастали. Поэтому совершенно очевидно, что от мелового периода — эпохи древних млекопитающих, до момента возникновения

относительно высоко приспособленных отрядов, какими были в палеоцене и эоцене диноцераты, должен был пройти значительный промежуток времени.

При современном состоянии знаний об истории древних млекопитающих следует предполагать самостоятельное развитие обособленных ветвей диноцерат и креодонтов, отделившихся в самом конце мелового периода или в раннем палеоцене от *Insectivora*. Обе ветви шли параллельно и независимо. Диноцераты специализовались сравнительно быстро, однако в конце эоцена они вымерли, вероятно, вследствие малой активности, объяснявшейся малым размером головного мозга. Относительно медленные темпы развития креодонт и отделившихся от них позднее кондилартр обусловили более позднее появление от более высоко организованных предков других копытных, достигших высокой по сравнению с диноцератами специализации в развитии головного мозга и активности и тем самым оказавшихся более приспособленными и жизнеспособными. Поэтому понятно, что пантодонты, происшедшие от уже сравнительно высоко адаптированных к растительной пище кондилартр, с более усовершенствованными в этом отношении зубами, имели и более длительную жизнь — до середины олигоцена. Мелкие же, сравнительно слабые зубы диноцерат были приспособлены только к раздавливанию и разрезанию и лишь в самой слабой степени перетиранию мягких кормов и, несомненно, послужили одной из основных причин вымирания.

Почти все раннетретичные млекопитающие имеют сравнительно маленький мозг с маленькими и более простыми извилинами больших полушарий, чем современные формы; но есть особые группы крупных млекопитающих, которые имеют исключительно маленький мозг, непропорциональный размерам тела и головы и приближающийся к рептильному по относительным размерам. Такой маленький мозг имели энтелодоны и бронтотерии, третья группа подобного типа — *Dinocerata*. Замечательно, что каждая из них вымерла после сравнительно короткой жизни и не оставила потомков.

Таким образом, другой причиной вымирания был малый мозг, обуславливавший малую активность и жизнедеятельность, особенно в сравнении с вновь возникшими группами новых млекопитающих, высоко активных хищников и растительноядных.

Изложенное поясняет тот путь, каким современная палеонтология, базируясь на данных функциональной морфологии, может приблизиться к толкованию основных пластических изменений скелета в истории развития позвоночных и дать отправные точки для понимания происхождения и дивергенции архаических позвоночных. Этот путь должен иметь в своей основе исследование морфологических структур современных и ископаемых форм, их экологических обоснований и зависимостей и пролегать в направлении изучения сравнительно экологической, исторической смены функций и форм, из них вытекающих. Это направление исторической, экологической морфологии даже вне зависимости от конкретных исторических данных палеонтологии может дать важнейшие основы для выяснения развития и формирования различных биологических типов позвоночных: всеядных, насекомоядных, хищных, плодоядных, травоядных и пр. Оно может разъяснить те сложнейшие и совершенно недоступные пока для разрешения вопросы, которые не могут быть раскрыты прямым исследованием последовательной исторической цепи, вследствие её большой отрывочности.

IX. О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ЗАХОРОНЕНИЯ И ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВОЗРАСТЕ МОНГОЛЬСКИХ ДИНОЦЕРАТ

О ЗАХОРОНЕНИИ

Среди обширных материалов по *Dinocerata*, собранных в Наран-Булаке и Улан-Булаке, почти все остатки принадлежат взрослым самцам, имеющим сильно развитые клыки. Такое, на первый взгляд, странное явление, однако, может быть объяснено разными причинами. Ведь «капризы тафономии» всегда имеют какую-нибудь серьезную основу. Но всегда забывают, что мы имеем дело не с «окаменелостями», а с некогда жившими животными, которые, так же как и современные, имели разные потребности, — ходили, бегали, питались, — и именно в особенностях образа жизни часто кроются странности захоронения, при поверхностном взгляде необъяснимые.

В Павлодаре (Казахстан) и Тараклии (Молдавия) при раскопках гиппарионовых фаун найдены массы оленей, и все черепа принадлежат самцам! В чем дело? Первое объяснение: черепа самок оленей находятся редко, потому что они хуже сохраняются. У взрослых самцов сохраняются обычно лобные части с основаниями рогов, так как они много более прочны, чем соответствующие кости у безрогих самок и молодых. То же, возможно, было и при захоронении *Dinocerata*. Самцы, обладавшие большими клыками, имели значительно более прочный череп в связи с очень сильным развитием гребней, поддерживавших мускулатуру смыкания челюстей в мозговой области черепа, что и придавало ему значительную прочность; у самок и молодых самцов черепа много слабее — у них нет больших клыков, кости тоньше, гребни слабы, и поэтому весь череп значительно легче разрушается. Кроме того, возможно другое объяснение: может быть, причина кроется в образе жизни диноцерат. Вполне вероятно, что самцы, самки и молодые диноцераты в разные сезоны составляли разные группы, как, например, это имеет место у многих современных копытных. Кабаны-самцы в Таджикистане часть года проводят в прибрежных болотах и зарослях, самки с молодыми держатся по горным склонам в фисташковых лесах; самки с молодыми составляют отдельные группы от старых самцов, которые жиреют и на вид делаются более коротконогими и массивными; самки и молодежь в горах более тощи и высоконоги (отсюда вечные сказки местных охотников «у нас два вида кабанов — горные и болотные, одни высоконогие и т. д.»). То же происходит у оленей; у кряковых уток после брачного периода самки садятся на гнезда, самцы держатся в крепях, где линяют. Вполне понятно, что даже в случае стихийных катастроф — ливней, наводнений, пожаров и т. д. — каждая из этих временных биологических групп захороняется отдельно и в разных местах.

В рассматриваемом случае с диноцератами, вероятно, играли роль обе причины. Диноцераты растительноядные животные, самцы которых обладали «турнирным» оружием, несомненно, были стадными и в равные сезоны года образовывали разные группы. Старые и взрослые самцы держались отдельно в период отела и на время кормления, соединяясь с самками только перед временем спаривания и в самый период гона, который не мог быть продолжителен. Поэтому, естественно, что, проводя большую часть года отдельно от самок и молодых, самцы захоронялись в других местах. Кроме того, как сказано, черепа самцов диноцерат значительно прочнее и легче сохраняются в ископаемом состоянии. Свойственная всем диноцератам губчатая структура костей мозговой части черепа и развитие синусов, облегчающих вес черепа, выражена и у монголותרия. Именно этим объясняется то, что черепа их легко

деформируются в мозговой области, и редко находятся экземпляры, не искаженные сдавливанием.

О ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВОЗРАСТЕ МОНГОЛЬСКИХ ДИНОЦЕРАТ

Схема стратиграфического распределения Dinocerata

		АЗИЯ		СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА	
ЭОЦЕН	Верхний	Ирдын Манга	<i>Gobiatherium mirificum</i>	Бриджер Е	<i>Eobasileus</i>
				Уинта А, В	
	Средний			Бриджер С, D	<i>Elachoceras Uintatherium</i>
				Вашаки А	
	Нижний	Наран-Булак	Верхний горизонт	<i>Mongolotherium plantigradum</i>	Винд-Ривер
Нижний горизонт					
				Бриджер А, В	? <i>Elachoceras</i>
ПАЛЕОЦЕН	Верхний	Хашиату (Гашато)	<i>Prodinoceras martyr</i>		
				Кларк-Форк	<i>Probathyopsis praecursor</i>
				Плато Валлей	<i>Probathyopsis newbilli, Bathyopsoides</i>

Известные до сих пор Dinocerata Монголии были найдены в Гашато и в Ирдын-Манга, т. е. в верхнем палеоцене и верхнем эоцене. *Prodinoceras martyr* — форма, очень близко родственная *Probathyopsis praecursor* из формации Кларк-Форк (палеоцен США) и лишь очень немного более продвинутая. Оба рода представляют близкие филогенетические стадии, один американской, другой азиатской ветви ранних Dinocerata. Поэтому наиболее вероятно позднепалеоценовое происхождение отложений Гашато. Тем более что об этом свидетельствуют и другие представители фауны млекопитающих, найденные в Гашато (Matthew and Granger, 1925; Matthew, Granger and Simpson, 1929). *Mongolotherium*, как следует из приведённых выше данных, значительно более высокоорганизованная форма, чем *Prodinoceras*, несомненный

потомок последнего, и филогенетически представляет следующие нижнеэоценовые стадии, однако еще близкородственные палеоэоценовому *Prodinoceras*.

Отложения Наран-Булака и Улан-Булака распадаются на два костеносных горизонта: нижний и верхний.

По найденным в них видам *Dinocerata* эти горизонты отличаются друг от друга: нижнему горизонту свойствен *Mongolotherium efremovi*, верхнему — *M. plantigradum*. Поэтому следует считать, что костеносные горизонты всей толщи Улан-Булака и Наран-Булака соответствуют разным стадиям нижнего эоцена. Известные из верхнего эоцена Монголии *Dinocerata* — *Gobiatherium* представляют высокоспециализованную, чрезвычайно сильно измененную форму, видимо, очень узко адаптированную. *Gobiatherium* — это, по-видимому, последний род диноцерат в Азии, потерявший в черепе большую часть архаических черт строения. В то время как *Mongolotherium* может быть аналогизирован с американскими раннеэоценовыми *Bathyopsis*, а *Gobiatherium* — с верхнеэоценовыми *Eobasileus*, формы типа среднеэоценовых американских *Elachoceras* и *Uintatherium* в Азии неизвестны.



Таблица I. *Mongolotherium plantigradum*. Череп. МНР, Наран-Булак, Нижний эоцен.
ПИН, № 533–117. Вид сверху.



Таблица II. *Mongolotherium plantigradum*. Череп. МНР, Наран-Булак, Нижний эоцен. ПИН, № 533-80. Вид снизу.

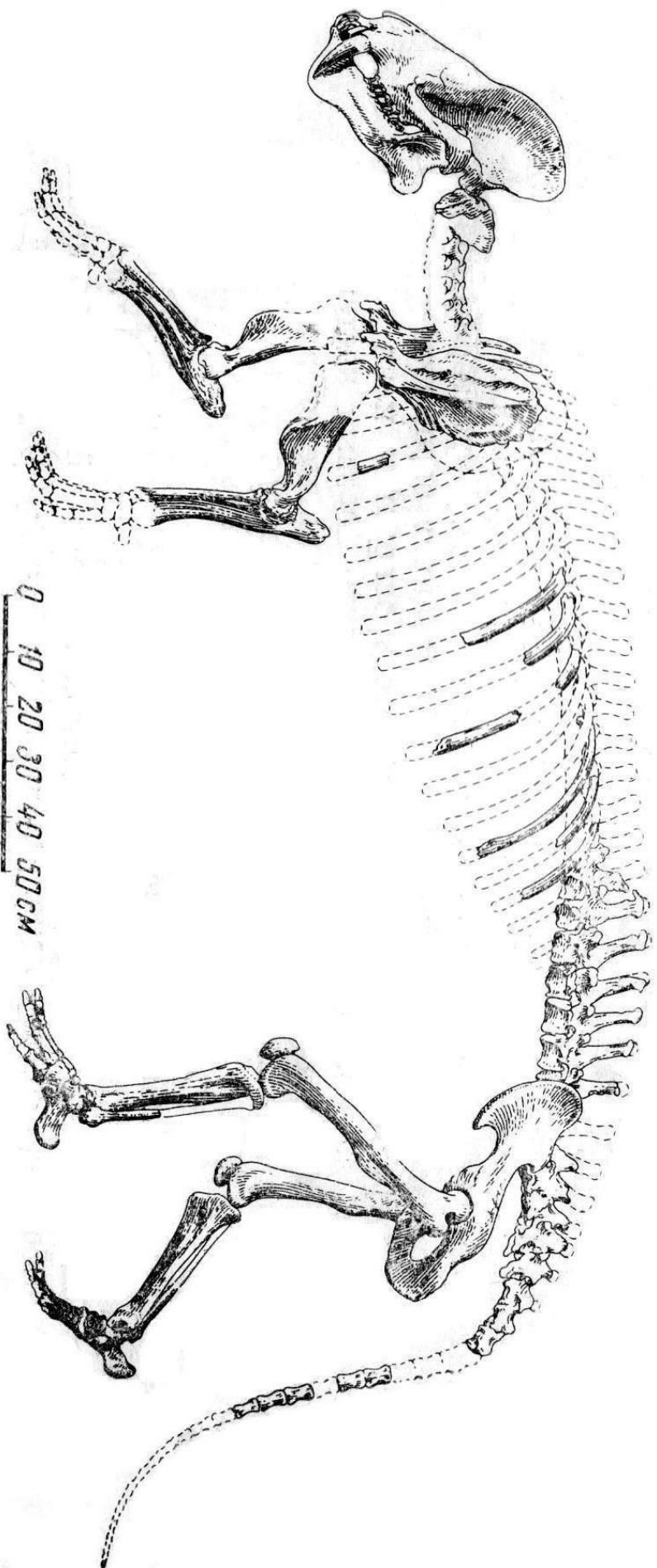


Таблица III. Монголын хөвдөг рүүнгийн Скелет. Реконструкция

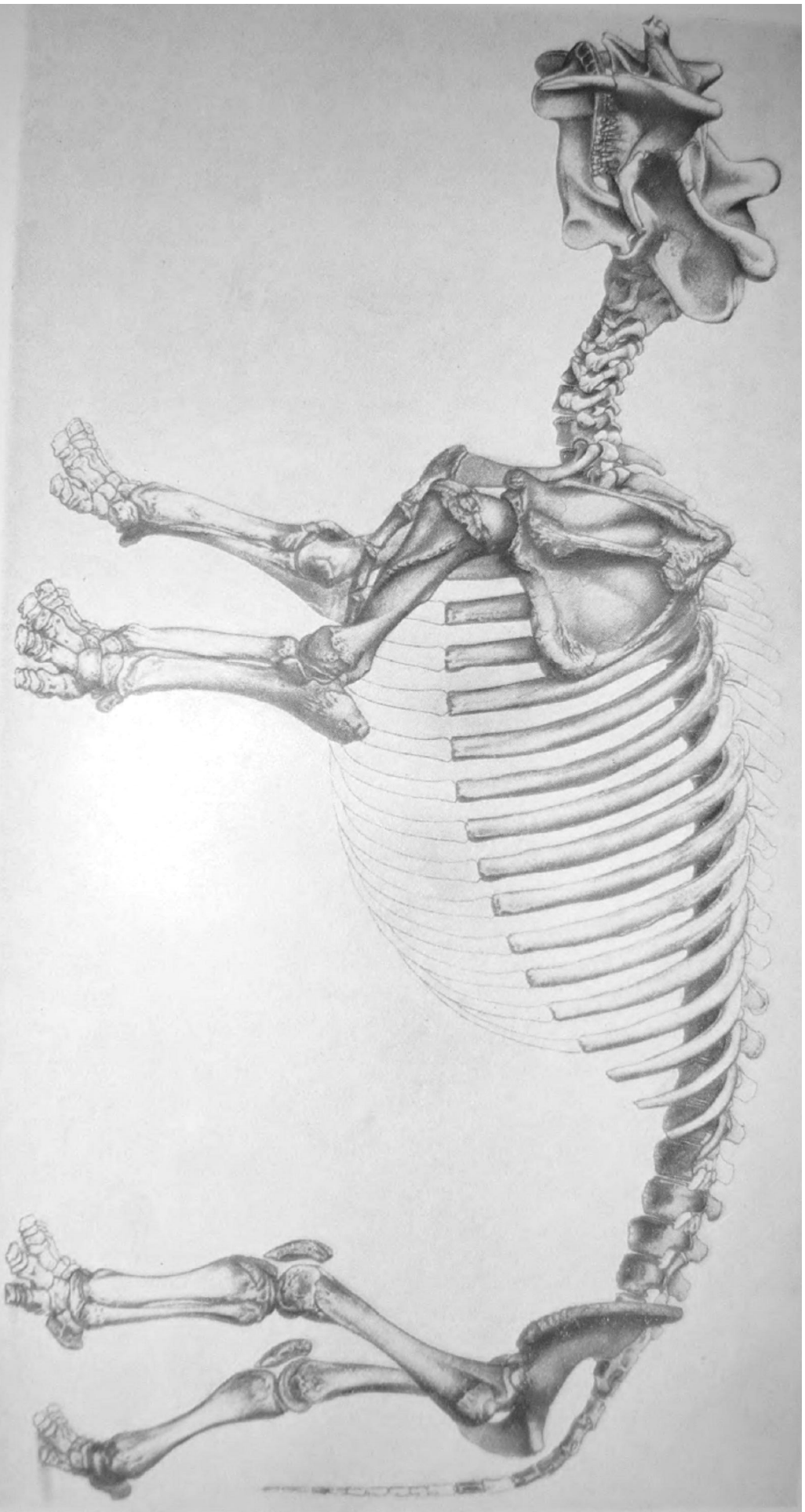


Таблица IV. *Uta stansburiana* Marsh. Крейер (по Mapuy, 1886)

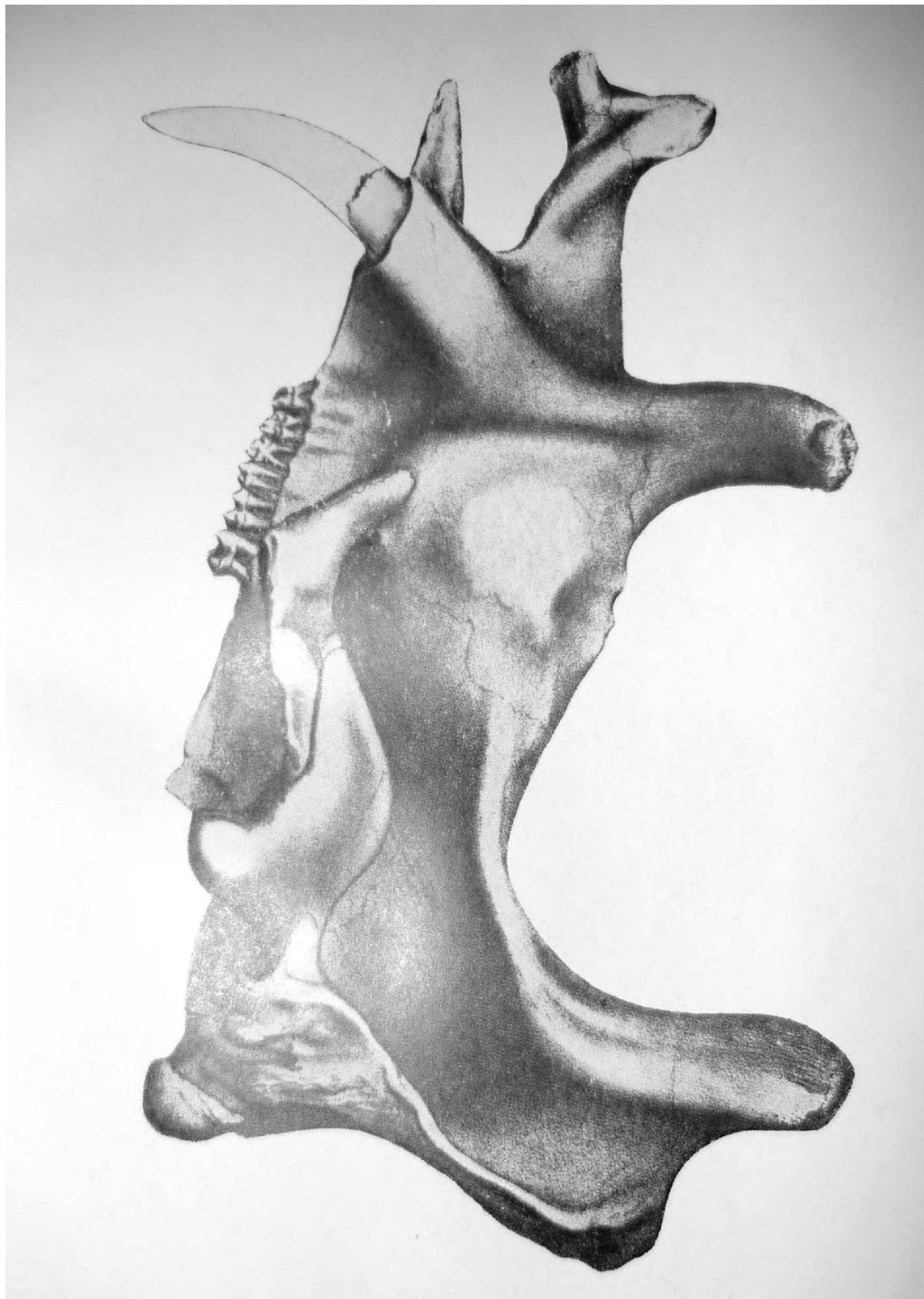


Таблица V. *Eobasileus*. Череп сбоку (по Маршу, 1886)

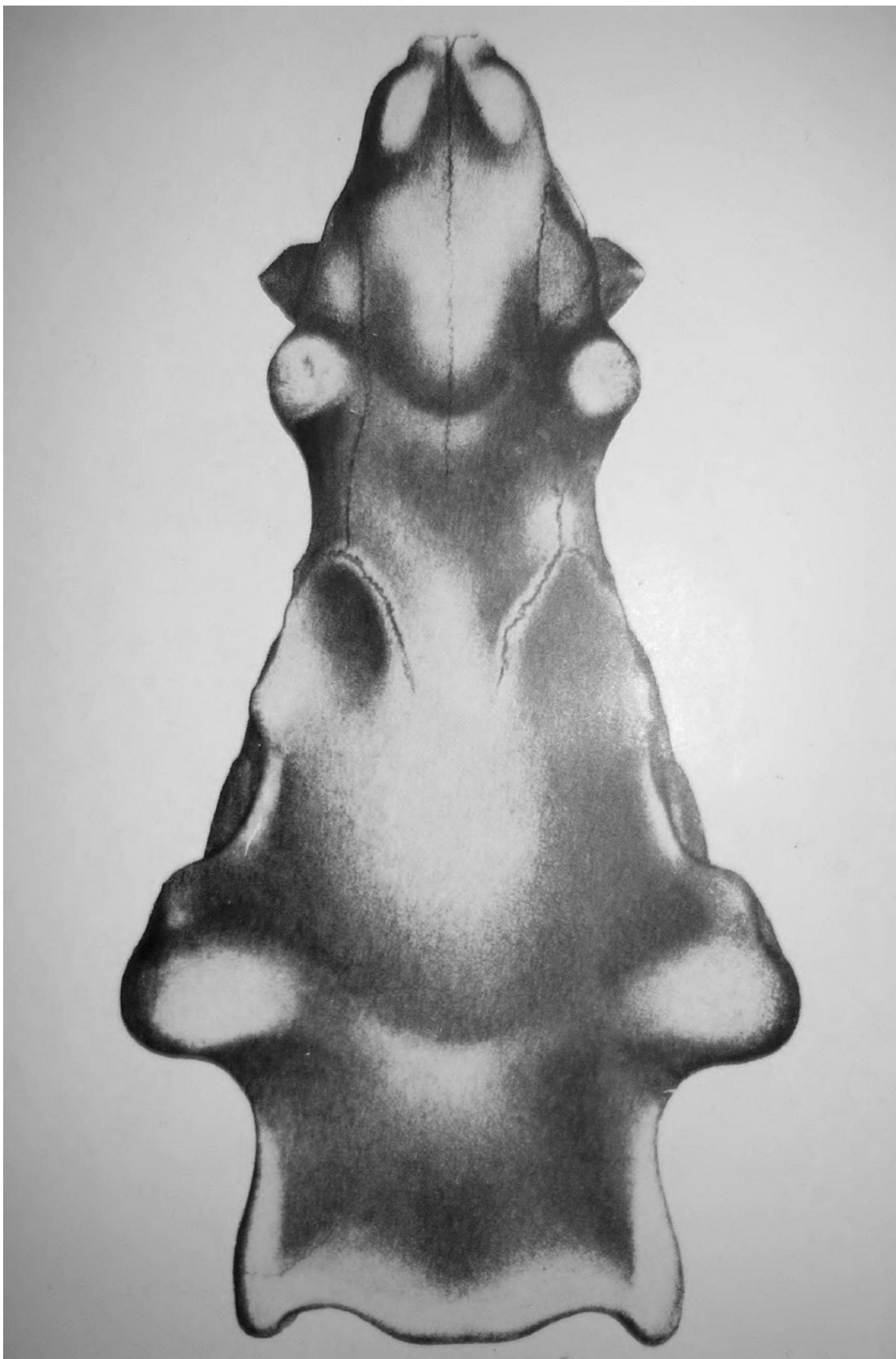


Таблица VI. *Eobasileus*. Череп сверху (по Маршу, 1886)