



В. Ю. РЕШЕТОВ

РАННЕТРЕТИЧНЫЕ
ТАПИРООБРАЗНЫЕ
МОНГОЛИИ
И СССР

АКАДЕМИЯ НАУК МНР

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ

БНМАУ – ЫН ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

ГЕОЛОГИЙН
ХУРЭЭЛЭН

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE MPR

GEOLOGICAL
INSTITUTE

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ

ЗСБНХУ – ЫН ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

ПАЛЕОНТОЛОГИЙН
ХУРЭЭЛЭН

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR

PALEONTOLOGICAL
INSTITUTE

В. Ю. РЕШЕТОВ

МОНГОЛ БА СССР-ИЙН ТУРУУ ГУРАВДАГЧ ГАЛАВЫН ТАПИРУУД

ЗӨВЛӨТ - МОНГОЛЫН ХАМТАРСАН
ПАЛЕОНТОЛОГИЙН ЭКСПЕДИЦИ

(Бүтээл, цуврул 11)

ЭРХЛЭХ ЗӨВЛӨЛ:

Р. Барсболд, Э.И. Воробьева, Монголын ШУА-ийн сурвалжлагч гишүүн Б. Лувсанданзан,
ЗХУ-ын ШУА-ийн сурвалжлагч гишүүн Л.П. Татаринов, Б.А. Трофимов (хариушлага),
В.Ю. Решетов Б.Б. Родендорф, М.А. Шишкин



«НАУКА» ХЭВЛЭЛИЙ ГАЗАР

Москва 1979

В. Ю. РЕШЕТОВ

РАННЕТРЕТИЧНЫЕ ТАПИРООБРАЗНЫЕ МОНГОЛИИ И СССР

СОВМЕСТНАЯ СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКАЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

(Труды, вып. 11)

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Р. Барсболд, Э.И. Воробьева, чл. – корр. АН МНР Б. Лувсанданзан,
чл. – корр. АН СССР Л.П. Татаринов, Б.А. Трофимов (ответственный редактор),
В.Ю. Решетов, Б.Б. Родендорф, М.А. Шишкин



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1979

V. Yu. Reshetov

EARLY TERTIARY TAPIROIDEA OF MONGOLIA AND THE USSR

THE JOINT SOVIET-MONGOLIAN
PALEONTOLOGICAL EXPEDITION

(Transactions, vol. 11)

EDITORIAL BOARD:

R. Barsbold, E.L. Vorobjeva,

corresp. member of the MPR Acad. of Sci *B. Luvsandansan,*

corresp. member of the USSR Acad. of Sci *L.P. Tatarinov,*

B.A. Trofimov (editor-in-chief), *V. Yu. Reshetov,* *B.B. Rodendorf*, *M.A. Shishkin*

Решетов В.Ю. Раннетретичные тапирообразные Монголии и СССР. М.: Наука, 1979, 144 с.

В книге рассматриваются представители четырех семейств раннетретичных непарнопалых – тапирообразных из эоценовых отложений Монголии и СССР. Проведена ревизия систематики тапирообразных, описываются новые их виды. Обсуждаются проблемы происхождения, адаптивной радиации, распространения и причин вымирания раннетретичных тапирообразных Азии. Специальная глава посвящена географическому и стратиграфическому распространению групп. Проведена корреляция горизонтов, содержащих остатки тапирообразных из различных районов Азии, Северной Америки и Европы.

Монография представляет интерес для широкого круга исследователей – палеонтологов, зоологов-морфологов, геологов-стратиграфов.

Табл. 31, ил. 43, библи. 174 назв.

ВВЕДЕНИЕ

Тапироиды — примитивная группа непарнопалых подотряда *Ceratomorpha*, были широко распространены в палеогене в Европе, Северной Америке и Азии. Наибольшего расцвета эта группа достигла в эоцене Азии. Эоцен — время бурной радиации млекопитающих, особенно отряда *Perissodactyla* (Matthew, 1928; Osborn, 1910; Radinsky, 1969).

Начиная с 20-х годов нынешнего столетия и до настоящего времени на территории Азии обнаружено и раскопано много местонахождений с фауной эоценовых позвоночных.

Несмотря на то, что континентальные эоценовые отложения, содержащие остатки позвоночных, имеют в Азии широкое распространение, их биостратиграфия и фаунистические связи изучены еще сравнительно слабо. Определенную роль в корреляции азиатских эоценовых фаун может сыграть изучение тапирообразных. Другой аспект, привлекающий внимание к этой группе, — ее систематическое положение и роль в филогении *Ceratomorpha*.

Тапирообразные, известные наряду с халикотеридами и лошадиными, с начала эоцена быстро дифференцировались и уже ко второй половине его достигли максимального расцвета. В олигоцене группа резко сократилась, а с конца его известно только одно семейство *Tapiridae*, представители которого дожили до современности.

Ранние тапирообразные, которым был присущ быстрый темп эволюции, в ряде случаев сочетали примитивные черты наряду с ярко выраженной специализацией (например, конечностей и зубной системы у *Lophialetidae* в сочетании с примитивным строением мозговой части черепа). В некоторых чертах специализации тапироиды как бы предвосхитили другие группы непарнопалых, в частности носорогов и, в некоторых случаях, даже более прогрессивных парнопалых (например, некоторых олигоценых жвачных).

Сведения о раннетретичных тапироидах Азии до последнего времени основывались прежде всего на находках из Китая, Кореи, Пакистана и Бирмы. Сравнительно скудные сведения имелись о древних тапироидах Монголии и Азиатской территории СССР.

Многочисленные материалы, полученные за последние годы совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией (1969—1973) из Монголии, а также экспедициями, работавшими в 60-х и в первой половине 70-х годов на Азиатской территории СССР, заслуживали детального изучения, что и побудило автора начать их обработку.

Работа выполнена в лаборатории млекопитающих Палеонтологического института АН СССР под руководством заведующего лабораторией старшего научного сотрудника, кандидата биологических наук Б.А. Трофимова. Многие вопросы, связанные с темой исследования, автор неоднократно обсуждал с сотрудницей лаборатории Е.И. Беляевой. Препарирование основных материалов проводилось М.Ф. Лукьяновой, И.И. Лукьяновым и Ю.С. Слободенюком. Рисунки выполнены художниками К.П. Мешковым, Т.Д. Раковой, фотографии — В.А. Пресняковым. Всем указанным лицам автор выражает искреннюю благодарность.

ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ В ТЕКСТЕ:

ПИН – Палеонтологический институт АН СССР

АМЕИ – Американский музей естественной истории

СКПЭ – Советско-Китайская палеонтологическая экспедиция

ССМПЭ – Совместная Советско-Монгольская палеонтологическая экспедиция

ЦАЭАМЕИ – Центральнo-Азиатская экспедиция Американского музея естественной истории.

Знания о древних тапирообразных пополнялись соответственно расширению палеонтологических исследований в целом. Так, например, в Европе первые научные сведения о третичных тапирообразных появились еще в трудах Ж. Кювье в начале прошлого века (Cuvier, 1804a,b). В Северной Америке впервые описал тапироидов из третичных отложений Южной Дакоты Лейди в 1868 г. (Leidy, 1868).

В Азии палеонтологические исследования раннетретичных континентальных отложений начались лишь в первой четверти 20-го столетия. Среди находок млекопитающих в Казахстане, Китае и Монголии оказались и остатки представителей *Tapiroidea*.

Первые сведения о тапирообразных Азии были получены А.А. Борисяком (1918). Он описал фрагмент верхней челюсти с P^4-M^3 лофиодонтной формы из олигоценых отложений Тургайской депрессии — *Colodon orientalis* из семейства *Helaletidae* (Борисяк, 1918). С началом работ ЦАЭАМЕР в 20-х годах появился большой новый материал по азиатским тапирообразным из отложений олигоцена и эоцена Монголии и, главным образом Китая. Из Монголии американскими палеонтологами был определен представитель гелалетид подсемейства *Colodontinae*—*Colodon inceptus* (Matthew, Granger, 1925b; Radinsky, 1965a). Из эоценовых местонахождений Северного Китая (Ирдын-Манга, Улан-Ширэ) были добыты материалы по новым представителям подсемейства *Helaletinae*—*Helaletes mongoliensis* (*Desmatotherium mongoliensis*) (Osborn, 1923; Matthew, Granger, 1925c; Radinsky, 1965a) и *Helaletes fissus* (= *Desmatotherium fissum*) (Matthew, Granger, 1925c; Radinsky, 1965a), а также остатки представителя подсемейства *Hugachiinae*, включенного теперь в состав *Helaletidae* (Radinsky, 1965a, 1967). Из эоцена Северного Китая также описаны новые роды мелких тапирообразных — *Schlosseria*, *Lophialetes*, *Breviodon* и *Rhodopagus*, объединенные Радинским в семейство *Lophialetidae* (Matthew, Granger, 1925c, 1926; Radinsky, 1965a). К этому же семейству Радинский отнес мелкого тапироида *Pataeops parvus* из эоцена Монголии (Холболджи). Два эоценовых рода азиатских тапироидов средних и крупных размеров из местонахождений Северного Китая — *Deperetella* и *Teleolophus* — также объединены Радинским в новое семейство *Deperetellidae* (Radinsky, 1965a). К этому семейству отнесены отдельные находки тапирообразных из эоцена Бирмы (Pilgrim, 1925; Colbert, 1938), Пакистана (Dehm T., Oettingen-Spielberg, 1958) и различных местонахождений Китая (Zdansky, 1930; Young, 1937; Young, Bien, 1939; Bien, 1940; Chow et al., 1974).

В недавнее время из нижнеэоценовых отложений Китая был описан представитель семейства *Isectolophidae*—*Homogalax wutshensis* и примитивный гелалетид *Heptodon niushanensis* (Chow, Li, 1965). На присутствие представителей семейства *Isectolophidae* в верхнеэоценовых отложениях Китая указывалось ранее (Zbansky, 1930). Основные сведения о раннетретичных тапироидах Китая, Кореи и юга Восточной Азии приведены и ревисованы в монографии Радинского (1965a).

В начале 70-х годов текущего столетия появились работы индийского палеонтолога А.Р. Рао, описавшего из эоценовых отложений Северной Индии (штат Джамму и Кашмир) три новых формы тапирообразных. Автор отнес две из них — *Kalakotia simplicidentata* Rao, 1972 и *Aulaxolophus quabrangularis*, Rao 1972 к семейству *Lophialetidae* и сближает их с известными из Центральной Азии *Lophialetes* и

Schlosseria. Третью форму – *Hyrachyus asiaticus* Rao, 1973 А.Р. Рао отнес к широко распространенному в эоцене семейству *Helaletidae* (Rao, 1972, 1973).

До недавнего времени сравнительно мало сведений имелось о тапирообразных из нижнетретичных отложений азиатской части СССР и Монголии. ЦАЭАМЭИ был найден в нижнем олигоцене Монголии вышеуказанный гелалетид *Colodon inceptus*, а из эоцена (местонахождение Холболджи) лофиалетид *Pataeops parvus* (Radinsky, 1965a). Описанные В.И. Громовой (1952, 1960) остатки посткраниального скелета непарнопалых из Монголии и Казахстана и отнесенные ею к тапирообразным рода *Ergilia* при дальнейшем рассмотрении оказались принадлежащими семейству *Hyracodontidae* (Radinsky, 1965a). В начале 60-х годов появились сообщения о крайне фрагментарных находках тапирообразных из эоцена Средней Азии и Казахстана. Л.К. Габуния (1961) дал описание M^3 представителя семейства *Helaletidae* – *Vergromovia desmatotheroides*, а также остатков M^1 или M^2 , принадлежавших семейству *Isectolophidae* из обайлинской свиты Зайсанской депрессии. Е.И. Беляева (1962) описала P^2 представителя семейства *Deperetellidae* из среднеэоценовых отложений Киргизии – *Deperetella ferganica* (= *Teleolophus? ferganica* по Радинскому, 1965a). Появляются отдельные сообщения о находках деперетеллид из эоценовых отложений Иссык–Кульской впадины (Тарасов, 1968), а также сведения о присутствии представителей семейства *Lophialetidae* и *Deperetellidae* в аналогичных отложениях Южного Казахстана (Кожамкулова, Орловская, 1971; Диденко-Кислицина, Бирюков, Бейбулатова, 1971). М.Д. Бирюковым описаны деперетеллид *Teleolophus belajevi* и лофиалетид *Eoletes gracilis* из местонахождения эоценовых позвоночных Шинжалы в предгорьях Джунгарского Алатау (Бирюков, 1974а,б).

Основные сведения о новых материалах по раннетретичным тапирообразным СССР и Монголии, а также ревизия их систематики приводятся в статьях В.Ю. Решетова (Решетов, 1973, 1975), в которых автором выделяются три подсемейства *Breviodontinae* Reshetov, 1975, *Rhodopaginae* Reshetov, 1975 и *Lophialetinae* Matthew et Granger, 1925 в пределах семейства *Lophialetidae* Matthew et Granger, 1925.

К настоящему времени из нижнетретичных отложений Азии известны представители четырех семейств и девятнадцати родов тапирообразных, многие из которых найдены в СССР и Монголии*.

* В недавнее время из раннепалеогеновых отложений Южной Гоби, местонахождение Цаган-Хушу обнаружены остатки тапироида рода *Nomogalax* (Dashseveg, inpress.)

II

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили коллекции, собранные в 60-х годах и первой половине 70-х годов нашего столетия на территории СССР и Монголии. Наиболее многочисленные и разнообразные находки поступили из Монголии. Сборы материалов в СССР проводились под руководством Б.А. Трофимова и автора. В МНР основная часть остатков *Tarigoidea* добыта из южных районов, где в течение ряда лет работал Южно-Гобийский отряд Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции под руководством автора. Значительная часть остатков (в особенности зубов и фрагментов челюстей) мелких тапирообразных была получена в результате больших промысловых работ на местонахождениях юга Монголии (Хайчин-Ула) и в СССР в Киргизии (Андарак). Отмывка костей проводилась по методике, предложенной американским палеонтологом М. Маккена (McKenna, 1962).

Основной материал происходит из следующих местонахождений:

1. Местонахождения азиатской территории СССР (эоцен)

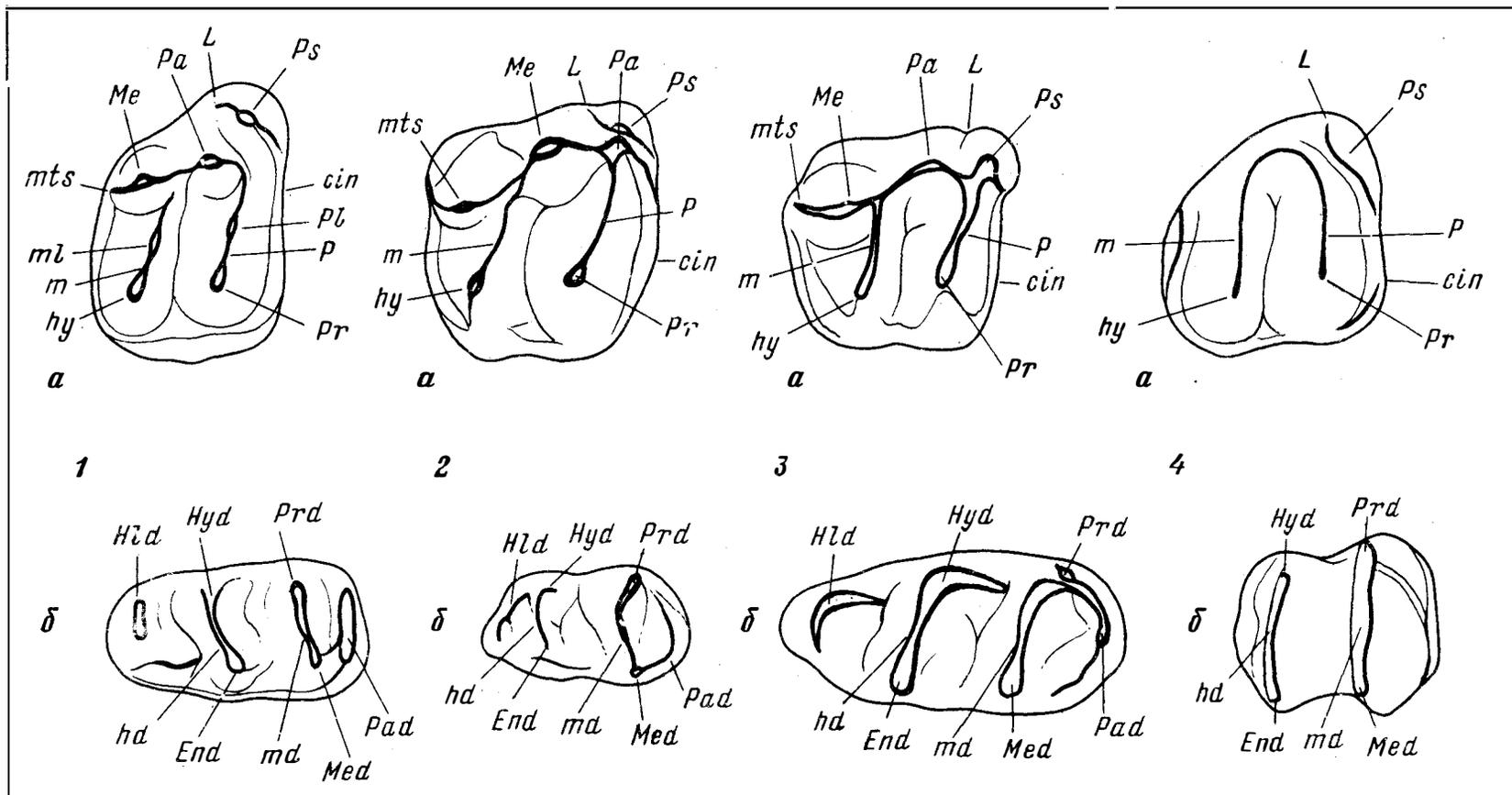
Обайла (Восточный Казахстан, обайлинская свита)
Шинжалы (Южный Казахстан, колпаковская свита)
Тору-Айгыр (Киргизия, коктурпакская свита)
Андарак (Киргизия, алайский ярус)

2. Местонахождения в Монголии

Хайчин-Ула II, III (Заалтайская Гоби, эоцен, свита хайчин)
Холболджин-Нур I (Долина Озер, эоцен, свита холболджи)
Хоёр-Дзан (Восточная Гоби, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо)
Джавхалант-Ула (Восточная Гоби, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо)

В качестве дополнительных и сравнительных материалов использованы сборы по раннетретичным тапирообразным Китая из коллекции СКПЭ, хранящихся в ПИН АН СССР, слепки челюстей тапирообразных из местонахождений Шинжалы (Казахстан), из коллекции лаборатории Палеобиологии АН КазССР, любезно присланы М.Д. Бирюковым, а также многочисленные слепки материалов по раннетретичным *Tarigoidea* Центральной Азии и Северной Америки из АМЕИ. Помимо этого были изучены остеологические материалы по современным тапирам, хранящиеся в Зоологическом институте АН СССР, где автором также отпрепарированы основные мышцы, сосуды и нервы головы современного тапира (*Tarirus terrestris*). Наиболее тонкая препаровка черепных швов и отверстий костей черепа проводилась автором с использованием бинокля МБС-1. Методика промеров костей и вычисления индексов в данной работе принята по В.И. Громовой (1959, 1963) и Ю.А. Орлову (1947). Расчет индексов отношения длины конечностей принят по В. Грегори (Gregory, 1912). В качестве справочных работ использовались атласы Анатомии сельскохозяйственных животных (Автократов, 1931; Попеску, 1963; Ellenberger-Baum, 1943; Nickel, Schummer, Seiferle, 1961; Dobberstein, Hoffmann, 1961).

Систематика и диагнозы приняты в основном по Радинскому (1965а), в ряде случаев дополнены и изменены. Для обозначения элементов верхних и нижних коренных зубов принята номенклатура, указанная для *Seratomorpha* Громовой (1959) и для *Tarigoidea* К. Фишером (Fischer, 1964).



и с. 1. Схема строения верхнего и нижнего коренных зубов представителей надсемейства Tapiroidea

а – верхний коренной зуб; б – нижний коренной зуб

1 – семейство Isectolophidae; 2 – семейство Helaletidae; 3 – семейство Lophiactidae; 4 – семейство Deperetellidae (принятые обозначения см. на стр. 11)

Принятые обозначения (рис. 1):

Верхние коренные зубы

Положение	Название
наружный гребень	эктолоф
передний конус, вошедший в состав наружного гребня	паракон (Pa)
задний конус, вошедший в состав наружного гребня	метакоп (Me)
передний поперечный гребень	протолоф (P)
промежуточный конус переднего гребня	протоконуль (Pl)
внутренний конус переднего гребня	протокоп (Pr)
задний поперечный гребень	металоф (M)
промежуточный конус заднего гребня	метакопуль (Me)
внутренний конус заднего гребня	гипокоп (Hy)
выступ (конус) переднего края эктолофа	парастиль (Ps)
складка спереди и позади парастилиа	парастильная складка (L—)
выступ (конус) заднего края эктолофа	метастиль (Mts)
кайма, окружающая основание коронки зуба	воротничок (Cin)

Нижние коренные зубы

передний гребень или полулуние	металофид (md), состоит из передней, наружной и задней ветвей
передний конус, входящий в состав передней ветви металофида	паракопид (Pad)
наружный конус, входящий в состав наружной ветви металофида	протокопид (Prd)
внутренний конус, входящий в состав задней ветви металофида	метакопид (Med)
задний гребень или полулуние	гиполофид (hd), состоит из наружной и задней ветвей
наружный конус, входящий в состав наружной ветви гиполофида	гипокопид (Hyd)
внутренний конус, входящий в состав задней ветви гиполофида	энтокопид (End)
добавочный гребень (полулуние) или пятка зуба (на М ₃)	гипокопулид (Hid)

III

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

О Т Р Я Д PERISSODACTYLA OWEN, 1848

ПОДОТРЯД CERATOMORPHA WOOD, 1937

НАДСЕМЕЙСТВО ТАПИРОИДЕА GILL, 1872

СЕМЕЙСТВО ISECTOLOPHIDAE PETERSON, 1919

Типовой род. *Isectolophus* Scott et Osborn, 1887.

Д и а г н о з. Тапироиды мелких и средних размеров. Зубная формула полная. Диастема короткая, либо не развита. Переднекоренные зубы не моляризованы. Паракон резко обособлен от метакона, оба конуса одинаковой высоты, их вершинки округлены. Воротничок хорошо развит. Третий верхний коренной зуб имеет трапециевидную форму, его металоф равен по длине протолофу. На M_3 развит гипоконулид. Полный череп не известен. Носовые вырезки не увеличены. Кисть четырехпалая.

С о с т а в. Два рода *Homogalax* Hay, 1899, *Isectolophus* Scott et Osborn, 1887.

С р а в н е н и е. От остальных семейств Тапироидеа изэктолофиды резко отличаются примитивностью зубной системы. Конусы коренных зубов сильно разделены и слабо слиты в поперечные гребни. Эти признаки сближают *Isectolophidae* с раннеэоценовыми *Hugacotheriidae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. С нижнего до позднего эоцена Северной Америки и в эоцене Азии.

Род *Isectolophus* Scott et Osborn, 1887

Parisectolophus: Peterson, 1919, p. 121.

Schizolophodon: Peterson, 1919, p. 122.

Homogalax: Troxell, 1922, p. 289, 291 (nec Hay).

Isectolophus: Scott, Osborn, 1887, p. 260.

Т и п о в о й в и д. *Isectolophus annectens* Scott et Osborn, 1887; верхний эоцен Северной Америки, формация Уинта.

Д и а г н о з. Изэктолофиды средних и крупных размеров (для семейства). Зажывковая диастема отсутствует. P^3 немольризован или субмольризован. Протоконуль и метакоуль M^{1-3} полностью слиты с протолофом и металофом. На P_{2-3} тригонид низкий, а металофид — высокий.

С о с т а в. Три вида: *I. annectens* Scott et Osborn, 1887; *I. latidens* Osborn, Scott et Speir, 1878; *I. bogdulensis* Reshetov, sp. nov.

С р а в н е н и е. От представителей *Homogalax* Hay, 1899 отличаются более крупными размерами, более длинными и узкими M^{1-3} , а также большей лофодонтностью коренных зубов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний и поздний эоцен Северной Америки и эоцен Азии.

Название вида от монгольского названия вершины гобийского Алтая – Богд-Ула.

Г о л о т и п – № 3181-2, ПИН. Левый M^2 , Монголия, Долина Озер. Холболджи-Нур I, свита холболджи.

М а т е р и а л. Помимо голотипа № 3181-1, ПИН, третий верхний переднекоренной зуб правой стороны, сборы ССМПЭ (табл. I, фиг. 2).

Д и а г н о з. Тапироиды средних размеров (для рода). Коронки верхних зубов относительно короткие и широкие. Индекс отношения длины и ширины для P^3 – 81,3, для M^2 – 86,6. P^3 немольаризован.

О п и с а н и е. Правый P^3 без корней. Гребни и бугорки зуба не стерты. Коронка асимметрична, почти квадратной формы. Ее передняя сторона при пересечении с эктолофом образует почти прямой угол, задняя образует несколько изогнутую, скошенную в лингвальной части линию. Парастиль ниже паракона, его вершина свободна и поднимается над ниспадающей поверхностью эктолофа; парастильная складка глубокая. Оба конуса четко выражены в базальной части. Паракон конической формы с заостренной вершинкой. Метакон более уплощен. Складка эктолофа между параконем и метаконем глубокая. Воротничок развит на наружной стороне зуба и в задней его части образует хорошо заметный метастиль. На лингвальной стороне зуба развит только один бугорок-протокон, равный по высоте паракону и метакону. Вершинка протокона свободна. Протолоф резко ниспадает от вершины протокона к лингвальному основанию паракона. Металоф почти не развит, представлен в виде очень узкого и низкого гребня, соединяющего передне-лингвальный край метакона с внутренней стороной протокона, окаймляя вместе с протолофом асимметричную У-образную долину. Хорошо развитый воротничок опоясывает переднюю, лингвальную и заднюю поверхность зуба, причем сзади он ограничивает небольшую металофную долинку. В передне-лабиальном углу зуба воротничок переходит в хорошо обособленный парастиль, в задне-лабиальном – в слабее выраженный метастиль. Наибольшая длина зуба (по основанию эктолофа) – 7,4 мм, наибольшая ширина (лабио-лингвальная) – 9,1 мм.

M^2 крупнее P^3 . Его максимальная длина 10,4 мм, ширина -- 12,0 мм. Зуб квадратной формы со слегка скошенными лингвально боковыми сторонами. Коронка широкая. Бугорки и гребни слегка стерты. Паракон обособлен от метакона, конической формы с заостренной вершиной. Метакон несколько уплощен и смещен лингвально по отношению к паракону. Оба конуса одинаковой высоты. Парастиль – высокий конус, отделенный от паракона. Его вершинка долотообразно заострена. На задне-лабиальном крае зуба имеется слабо развитый метастиль. Протокон и гипокон слиты в поперечный гребень, причем гипокон немного выше протокона. Протолоф и металоф слегка изогнуты, расположены параллельно друг к другу и скошены под углом к линии эктолофа. Протолоф ниспадает к передне-лингвальной части к основанию паракона, металоф – соответственно к метакону. Протолоф немного длиннее металофа. Протоконуль и метаконуль не выражены. Воротничок опоясывает весь зуб и особенно хорошо выражен на его лабиальной и боковых сторонах.

С р а в н е н и е. От *I. annectens* Scott et Osborn, 1887 описываемая форма отличается немольаризованными последними передне-коренными зубами, а также меньшими размерами (примерно на 20% мельче). Ближе *I. bogdulensis* к *I. latidens* Osborn, Scott et Speir, 1878, известному из отложений среднего эоцена Северной Америки. Однако у описываемой формы несколько больше развит металоф на переднекоренном зубе. Сравнение с M^1 или M^2 , относимыми Л.К. Габуния к *Isectolophidae* из Обайлы (Восточный Казахстан), затруднительно ввиду фрагментарности этих материалов. Также трудно сравнить описываемую форму с P^4 – M^1 из позднеэоценовых отложений Северного Китая (Хэнань), которых Зданский отнес к *Isectolophidae* (Zdansky, 1930) из-за сильной стертости коронок зубов из Китая.

З а м е ч а н и я. Факт нахождения в эоценовых отложениях Монголии представителя наиболее примитивного семейства тапирообразных весьма интересен и побудил описать столь неполные объекты. Немногочисленные пока находки представителей Isectelophidae на территории Азии указывают на вероятность существования в эоцене азиатской ветви этого примитивного семейства.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Эоцен, свита холболджи.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Монголия, Убур-Хангайский аймак, левый берег р. Туин-Гол, в 4 км к северу от оз. Орок-Нор, Холболджи-Нур I.

С Е М Е Й С Т В О HELALETIDAE OSBORN, 1892

Т и п о в о й в и д. *Helaletes* Marsh, 1872

Д и а г н о з. Размеры от мелких до крупных. Заклыковая диастема длинная. Верхние переднекоренные зубы имеют тенденцию к моляризации. Паракон и метакон на коренных слиты с образованием эктолофа. Метакон M^1-M^2 уплощен, короткий и смещен лингвально. M^3 длиннее и уже, чем M^2 ; на котором метакон редуцирован. На верхних коренных зубах металоф короче протолофа, воротничок развит. P_1 присутствует только у раннеэоценовых форм. P_{2-4} имеют тенденцию к моляризации, однако гиполофид на них еще не сформирован. Металофид и гиполофид расположены почти параллельно. На M_3 гипоконулид обычно короткий и узкий или не развит. Носовые кости в той или иной степени укорочены, носовые вырезки увеличены у всех представителей кроме раннеэоценовых. Конечности удлиненные, сравнительно тонкие. Кисть четырехпалая или трехпалая (у подсемейства Colodontinae).

С о с т а в. Четыре подсемейства – Helaletinae Osborn, 1892; Colodontinae Wortman et Early, 1893; Hyrachyinae Osborn, 1892; Chasmotheriinae Viret, 1958 (in Radinsky, 1967).

С р а в н е н и е. Гелалетиды отличаются от представителей Isectelophidae и Lophialetidae большей степенью билофодонтности зубной системы, а также частичной моляризацией перед рочен и смещен лингвально, а на M^3 редуцирован. Однако они не достигли степени билофонтии зубов семейства Deperetellidae.

З а м е ч а н и я. В Азии известно два подсемейства: Helaletinae и Colodontinae, представленные четырьмя родами: Neptodon Cope, 1882; Helaletes Marsh, 1872; Veragromovia Gabunia, 1961; Colodon Marsh, 1890. Возможно присутствие в эоценовых отложениях Китая и Индии представителей семейства Hyrachyinae Osborn, 1892 – Hyrachyus Leidy, 1871.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эоцен-олигоцен. Северная Америка, Европа и Азия.

ПОДСЕМЕЙСТВО HELALETINAE OSBORN, 1892

Т и п о в о й р о д. *Helaletes* Marsh, 1872

Д и а г н о з. Размеры от мелких до средних (для гелалетид). Резцы долотообразные. P_1 у поздних форм отсутствует. Переднекоренные зубы проявляют тенденцию к моляризации. M_1-M_3 у большинства представителей имеют слабо развитый гипоконулид. Носовые кости укорочены у наиболее поздних форм. Кисть функционально четырехпалая.

С о с т а в. Включает роды Neptodon Cope, 1882; Selenaletes, Radinsky, 1966; Helaletes Marsh, 1872; Dilophodon Scott, 1883; Veragromovia Gabunia, 1961.

С р а в н е н и е. От остальных представителей семейства Helaletidae тапироиды этого подсемейства отличаются меньшими размерами, слабой тенденцией к моляризации переднекоренных зубов, наличием слабо развитого гипоконулида на M_3 . Гелалетин отличает от колодонтин функционально четырехпалая конечность, слабее выраженная редукция носовых костей черепа. От представителей подсемейства Hyrachyinae гелалетиды отличаются большей степенью билофодонтности коренных зубов.

Распространение. Ранний и средний эоцен Северной Америки; ранний, средний и, вероятно, начало позднего эоцена Азии.

Род *Helaletes* Marsh, 1872

Lophiodon: Marsh, 1871 (nec Cuvier) p. 37.

Desmatotherium: Scott, 1883, p. 46.

Chasmotheroides: Wood, 1934, p. 187.

Helaletes: Marsh, 1872, p. 218.

Helaletes: Radinsky, 1963a, p. 40.

Типовой вид. *Helaletes nanus* Marsh, 1871; средний эоцен Северной Америки, формация Бриджер.

Диагноз. Тапироиды мелких и средних (для гелалетид) размеров. Клыки маленькие. P^2-P^4 имеют тенденцию к моляризации. Металоф развит слабее протолофа. Имеется тенденция к разделению гипокона и протокона. Метаконы на M^1-M^2 несколько укорочены и смещены лингвально. На M^3 металоф несколько укорочен, а метакон редуцирован умеренно (для гелалетид). P_1 отсутствует. На M_3 присутствует гипоконулид. На P_3-P_4 имеется маленький энтоконид. Носовые вырезки увеличены, и носовые кости соответственно укорочены.

Состав. Четыре вида: *Helaletes nanus* Marsh, 1871; *Helaletes intermedius* Osborn, Scott, Speir, 1878; *Helaletes mongoliensis* Osborn, 1922; *Helaletes fissus* Matthew et Granger, 1925.

Сравнение. Тапироиды рода *Helaletes* отличаются от представителей рода *Heptodon*

(пенью билофодонтии, субмоляризованными переднекоренными зубами), а также увеличенными носовыми вырезками и, соответственно, укороченными носовыми костями. От раннеэоценового рода *Selenaletes* Radinsky, 1966 гелалетес отличаются значительно более крупные размеры, более билофодонтные коренные зубы и большая степень моляризации переднекоренных зубов. Присутствие гипоконулида на M_3 и меньшая степень билофодонтии зубов отличает представителей *Helaletes* от *Dilophodon* Scott, 1883.

Распространение. Средний эоцен Северной Америки, эоцен Азии.

Helaletes mongoliensis (Osborn, 1923)

Табл. I, фиг. 4

Desmatotherium mongoliense: Osborn, 1923, p. 2.

Desmatotherium mongoliense: Matthew, Granger, 1925 c, p. I, fig. 1, 2.

Helaletes mongoliensis: Radinsky, 1965a, p. 227, fig. 16, 17.

Голотип — № 19161 АМЕИ, правая верхняя челюсть с I^1-P^1 альвеолами и P^2-M^2 , формация Ирдын-Манга, эоцен.

Материал. № 2432-97, ПИН; изолированный M^1 или M^2 левой стороны (табл. I, фиг. 4).

Диагноз. Тапироиды крупных размеров (для подсемейства). Метаконы на M^1-M^3 короткие (короче, чем у *H. intermedius*), коронки P_4-M_2 относительно короткие и широкие.

Описание. Наибольшая длина M^1 ($M^2?$) 14,0 мм, наибольшая ширина — 15,1 мм. Парастиль обособлен в виде отдельного конуса, парастильная складка глубокая и почти отделяет парастиль от паракона. Паракон высокий с заостренной вершиной. Парастиль и паракон значительно выдвинуты в переднелабиальном направлении, в то время как метакон смещен лингвально, метакон более плоской формы и ниже паракона. На лабиальной поверхности метакона в его базальной части развит воротничок. Метакон короткий в виде выпуклого конуса. Металоф короче протолофа. Протокон и гипокон входят соответственно в состав протолофа и металофа. На передней и задней сторонах зуба хорошо развит воротничок, который слабо выражен на лингвальной поверхности.

С р а в н е н и е. *H. mongoliensis* отличается от *H. intermedius* несколько укороченными метаконами коренных зубов, а от среднеэоценового *H. nanus* значительно большими размерами, относительно большей степенью биллофодонтности, меньшей моляризацией переднекоренных зубов.

З а м е ч а н и е. Находка представителя *Helaletes mongoliensis* в отложениях обайлинской свиты Зайсанской котловины сближает обайлинский фаунистический комплекс с эоценовыми фаунами Северного Китая и Северной Америки. Среди признаков, сближающих его с американским *H. intermedius*, наиболее существенны следующие: 1) парастиль крупный и почти обособлен; 2) парастиль и паракон продвинуты в переднелабиальном направлении, а метакон смещен лингвально; 3) метакон плоский, укорочен и несет воротничок на лабиальной поверхности. От *H. mongoliensis* из Ирдын-Манга описываемая находка отличается лишь несколько большими размерами, что, вероятно, не выходит за пределы внутривидовой изменчивости.

Род *Veragromovia Gabunia, 1961*

Veragromovia: Габуния, 1961, стр. 711.

Veragromovia: Габуния, 1962, стр. 20.

Veragromovia: Radinsky, 1965a, p. 234.

Т и п о в о й в и д. *Veragromovia desmatotheroides Gabunia, 1961*; Восточный Казахстан, Зайсанская котловина, р. Обайла, отложения обайлинской свиты, эоцен.

Д и а г н о з¹. Один из наиболее мелких представителей подсемейства. М³ субтреугольной формы, метакон значительно смещен внутрь, парастиль хорошо развит и сильно выдается вперед. Металоф укорочен. Долинка, разделяющая протолоф и металоф, глубокая и широкая. Нижние коренные зубы с отчетливо намечающейся и значительно выступающей вперед параконидной ветвью.

С о с т а в. *Veragromovia desmatotheroides Gabunia, 1961*.

С р а в н е н и е. От других родов подсемейства *Veragromovia* отличается относительно более широкой долилкой, разделяющей протолоф и металоф и сильно смещенным внутрь метаконном М³.

З а м е ч а н и е. Наиболее близка обсуждаемая форма тапиридам рода *Helaletes*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эоцен. Восточный Казахстан, Зайсанская котловина, отложения обайлинской свиты.

Veragromovia desmatotheroides Gabunia, 1961

Рис. 2, фиг. 1

Veragromovia desmatotheroides: Габуния, 1961, стр. 711.

Veragromovia desmatotheroides: Габуния, 1962, стр. 22.

Veragromovia desmatotheroides: Radinsky, 1965a, p. 234.

Г о л о т и п—№ 3—В, ИПАН ГССР, М³ правый. Восточный Казахстан, Зайсанская котловина, обайлинская свита, эоцен.

Д и а г н о з. Тот же, что и для рода.

З а м е ч а н и е. Наиболее близок, а возможно, и идентичен настоящий вид с *Helaletes nanus* из среднего эоцена Северной Америки, на что указывал и Л. Радинский (Radinsky, 1965a, стр. 234), весьма вероятно, что в дальнейшем это предположение подтвердится новыми материалами.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Эоцен, обайлинская свита.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Восточный Казахстан, Зайсанская котловина, р. Обайла, отложения обайлинской свиты.

В коллекции из отложений обайлинской свиты имеется зуб, по некоторым чертам строения напоминающий Р⁴ *Helaletes intermedius* или Р³ *H. mongoliensis*, однако ряд особенностей отличают его от известных гелалетид. За неимением дополнительного материала эта находка отнесена к подсемейству *Helaletidae* без уточнения ее родовой принадлежности. Ниже приводится ее краткое описание.

¹ Диагнозы и сравнения составлены по работе Л.К. Габуния (1962).

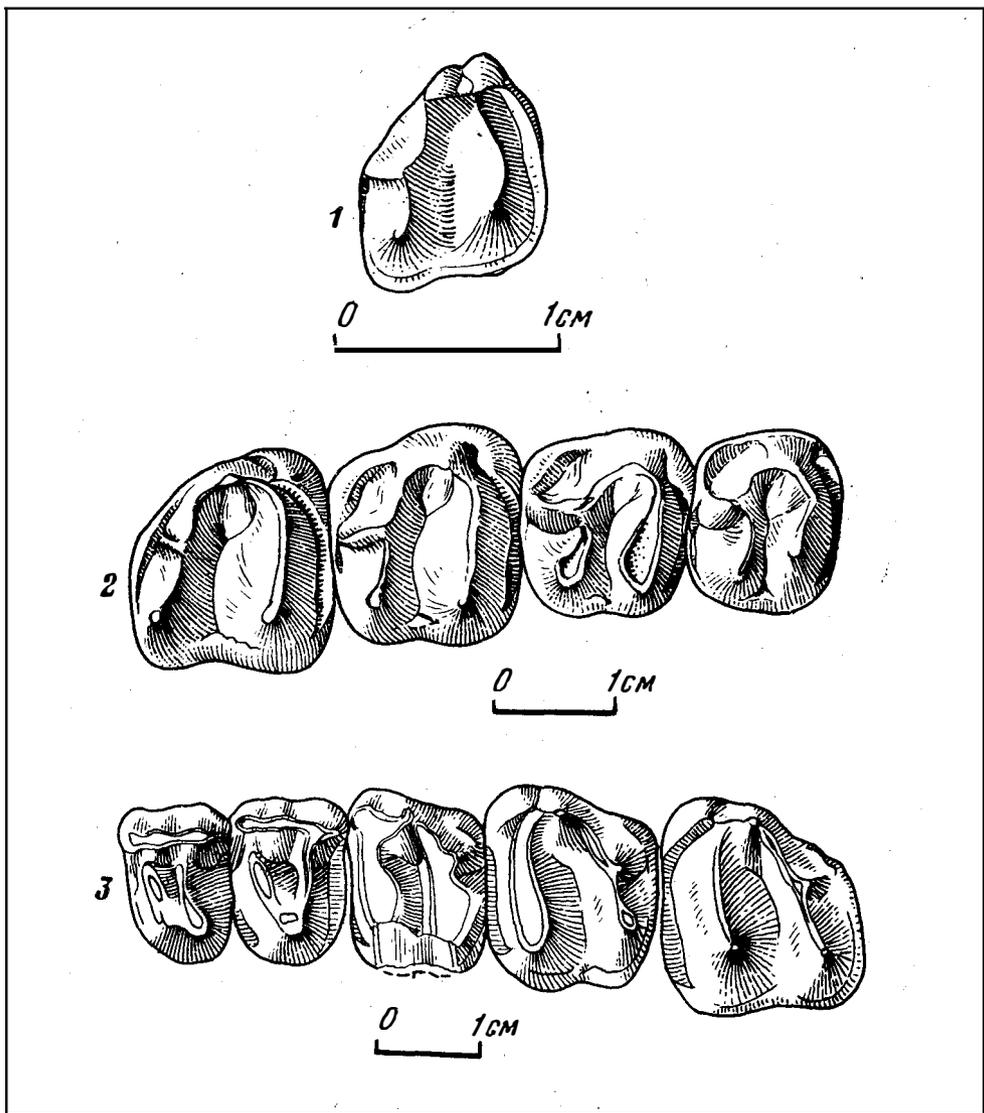


Рис. 2: 1 – *Veragromovia desmatotheroides*. Gabunia, 1962, № 3–13, ИП ПН ГССР, правый M^3 , Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, отложения обайлинской свиты, эоцен
 2 – *Colodon orientalis* Borissiak, 1918, № 1442–99, ПИН, фрагмент верхней челюсти с P^4 – M^3 правой стороны, Центральный Казахстан, район оз Челкар-Тениз, средний олигоцен
 3 – *Colodon inceptus* Matthew et Granger, 1925, № 20357, АМЕИ, фрагмент верхней челюсти с P^3 – M^3 левой стороны, Монголия, Эргилийн-Дзо, отложения свиты эргилийн-дзо, нижний олигоцен

Helaletidae gen.

Материал. № 2432–98, ПИН. Правый P^3 или P^4 (табл. I, фиг. 3).

Описание. Максимальная длина зуба 12 мм, ширина – 16 мм. Зуб сильно стерт. Парастиль широкий, отделен неглубокой парастильной складкой от паракона. Паракон и метакон хорошо выражены, разделяющая их складка глубокая. На задне-лабиальном окончании эктолофа имеется небольшой слабо выраженный метастиль. На лингвальном конце зуба развит один конус, протокон с мощной базальной частью. Протолоф соединяет парастиль с протоконом, последний полностью слит с протолофом. Металоф короткий и резко ниспадает от переднелингвального края метакона к основанию протокона, ограничивая с последним и протолофом

прерывистую U-образную долинку. Зуб опоясывает развитый воротничок.

С р а в н е н и е. Крупные размеры зуба, слабое развитие металофа, присутствие на лингвальном окончании единственного конуса-протокона отличает описываемую форму от *Herpodon* и *Helaletes*. В то же время зуб немольризован, что отличает его от представителей подсемейства *Colodontinae*.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Эоцен, обайлинская свита.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Восточный Казахстан, юго-восточная часть Зайсанской котловины вблизи пос. Майкапчигай, р. Обайла, обайлинская свита.

ПОДСЕМЕЙСТВО COLODONTINAE WORTMAN ET EARLY, 1893

Т и п о в о й р о д. *Colodon* Marsh, 1890

Д и а г н о з. Размеры от средних до крупных (для гелалетид). Верхние переднекоренные зубы проявляют тенденцию к мольризации, нижние переднекоренные немольризованы. Диастема $C-P^1$ длинная. I_3 и P_1 отсутствуют. Носовые кости черепа сильно укорочены. Кисть функционально трехпалая. Пятый палец значительно укорочен. Фаланги сильно удлинены.

С о с т а в. *Colodon* Marsh, 1890

С р а в н е н и е. От других представителей семейства колодонтины отличаются функционально трехпалой передней конечностью и большей степенью редукции носовых костей черепа. От *Helaletinae*, помимо перечисленных особенностей, колодонтины отличаются отсутствием I_3 и более крупными размерами. Значительно большая биллодонтность коренных зубов отличает *Colodontinae* от *Hyrachyinae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний эоцен-олигоцен Азии и Северной Америки.

Род *Colodon* Marsh, 1890

Lophiodon: Leidy, 1868 (nec Cuvier), p. 232.

Desmatotherium: Hough, 1955 (nec Scott), p. 31.

Desmatotherium: Gazin, 1956 (nec Scott), p. 17.

Colodon: Marsh, 1890, p. 524.

Colodon: Radinsky, 1963a, p. 57.

Т и п о в о й в и д. *Colodon occidentalis* (Leidy), 1868; Нижний олигоцен Северной Америки, формация Чадрон.

Д и а г н о з. Клыки маленькие, либо отсутствуют. P^1 имеет лингвальный бугорок. Протокон и гипокон на P^{2-4} в большей или меньшей степени разделены. Металоф хорошо развит и достигает гипокона. Метакон на M^{1-2} уплощен, сильно смещен лингвально и укорочен. P_{2-4} обладают широким талонидом, энтоконид крупный. Носовые вырезки сильно увеличены.

С о с т а в. *C. orientalis* Borissiak, 1918; *C. inceptus* Matthew et Granger, 1925; *C. hodosimai* Takai, 1939; *C. ?grangeri* (Tokunaga, 1933), *C. occidentalis* (Leidy), 1868; *C. kayi* (Hough), 1955; *C. woodi* (Gazin), 1956; *C. ? cingulatus* Douglass, 1901; *C. hancocki* Radinsky, 1963.

З а м е ч а н и е. В Азии четыре вида *C. orientalis* Borissiak, 1918; *C. inceptus* Matthew et Granger, 1925; *C. hodosimai* Takai, 1939; *Colodon ? grangeri* (Tokunaga, 1933). Два из них — *C. orientalis* и *C. inceptus* происходят из олигоценовых отложений СССР и Монголии. Краткие диагнозы их приводятся ниже.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний эоцен-олигоцен Азии и Северной Америки.

Colodon orientalis Borissiak, 1918

Рис. 2, фиг. 2

Colodon orientalis: Борисяк, 1918, стр. 27, рис 1.

Colodon orientalis; Громова, 1960, стр. 93.

Colodon orientalis: Radinsky, 1965a, p. 233.

Г о л о т и п — № 1442—99, ПИН, P^1-M^3 правой стороны, Центральный Казахстан, Челкар-Тениз, олигоцен.

Диагноз¹. Р⁴ значительно моляризован, его метакон отодвинут внутрь от наружной стенки зуба (слабее, чем на коренных зубах). Воротничок в задней части эктолофа развит сильно, вырастая в подобие метастила.

Сравнение. От остальных представителей рода *C. orientalis* отличается сильно моляризованным Р⁴ и развитым воротничком на задней части эктолофа. От американских форм, помимо перечисленных выше особенностей, *C. orientalis* отличаются более крупными размерами.

Геологический возраст. Средний олигоцен.

Местонахождение. Центральный Казахстан, Челкар-Тениз.

Colodon inceptus Matthew et Granger, 1925

Рис. 2, фиг 3

Colodon inceptus: Matthew et Granger, 1925a, p. 4, fig. 4.

Paracolodon curtus: Matthew et Granger, 1925a, p. 4.

Colodon inceptus: Radinsky, 1965a, p. 231.

Голотип — № 20357, АМЕИ, фрагмент верхней челюсти с Р³—М³ левой стороны, Монголия, свита эргилийн-дзо, нижний олигоцен.

Диагноз². О¹ присутствует. Р¹ относительно длинный с хорошо разделенными параконем и метаконем. Р⁴ немольризован, его протолоф и метолоф полностью слиты. М³ субтреугольной формы. Метастиль слабо развит.

Сравнение. От *C. orientalis* обсуждаемая форма отличается немольризованным Р⁴, слабо развитым метастилем и строением М³. От американских форм *C. hodოსimai* и *C. grangeri* — более крупными размерами. От *C. occidentalis* его отличают более развитые носовые вырезки.

Геологический возраст. Нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Местонахождение. Монголия, Эргилийн-Дзо.

СЕМЕЙСТВО LOPHIALETIDAE MATTHEW ET GRANGER, 1925

Типовой род. *Lophialetes* Matthew et Granger, 1925.

Диагноз. Тапироиды средних и мелких размеров. На верхней и нижней челюстях имеется заклыковая диастема. Переднекоренные зубы не моляризованы. Ряд переднекоренных равен или короче ряда коренных. Гребни на коренных зубах скошены по отношению к эктолофу. Паракон и метакон слиты в удлиненный эктолоф. На верхних коренных зубах метакон уплощен и удлинен, на нижних коренных металофид и гиполофид высокие. На М₃ обычно развит (кроме подсемейства *Rhodopaginae* Reshetov) длинный, узкий гипоконулид. Общий тип строения коренных зубов лофодонтный. Полный череп и посткраниальный скелет известны только для подсемейства *Lophialetinae* Matthew et Granger.

Состав. Включает только азиатские подсемейства: *Lophialetinae* Matthew et Granger, 1925; *Breviodontinae* Reshetov, 1975 и условно отнесенные к этому семейству *Rhodopaginae* Reshetov, 1975.

Сравнение. Главными признаками, отличающими представителей *Lophialetidae* от других семейств *Tapiroidea* являются сильно уплощенный, удлиненный эктолоф и лофодонтный тип строения коренных зубов.

Замечание. Мэтью и Гренжер (Matthew et Granger, 1925, стр. 7) выделили особую ветвь азиатских тапироидов — подсемейство *Lophialetinae*, в которое первоначально входил один род *Lophialetes*, включив его в состав европейских эоценовых тапироидов семейства *Lophiodontidae*. При ревизии азиатских тапироидов Радинский (Radinsky, 1965a, стр. 188) возвел эту группу в ранг семейства и отнес к ней роды *Schlosseria* Matthew et Granger, 1965 и условно два рода *Rhodopagus* Radinsky, 1965 и *Pataecops* Radinsky, 1965.

¹ Диагноз составлен по работам А.А. Борисяка (1918) и В.И. Громовой (1960).

² Диагноз составлен по работам Matthew et Granger (1925a), В.И. Громовой (1960) и Radinsky (1965).

Однако при рассмотрении новых материалов по этой группе отчетливо видны различные направления, по которым шла специализация зубной системы внутри семейства, среди которого представляется возможность выделить три подсемейства.

Распространение. Эоцен Азии.

ПОДСЕМЕЙСТВО LOPHIALETINAE MATTHEW ET GRANGER, 1925

Типовой род. *Lophialetes* Matthew et Granger, 1925.

Диагноз. Размеры средние. Ряд переднекоренных зубов почти равен или несколько короче ряда коренных. Метакон уплощен и удлинён на коренных и переднекоренных зубах. На переднекоренных зубах металоф и протолоф развиты одинаково, и, смыкаясь, ограничивают V-образную долину. Зубной ряд, как правило, полный на верхней и нижней челюстях. У отдельных экземпляров P_1 может отсутствовать. На M_3 присутствует гипоконулид. Носовые вырезки увеличены. Конечности удлинены. Кисть и стопа трехпалые.

Состав. *Lophialetes* Matthew et Granger, 1925; *Schlosseria* Matthew et Granger, 1926; *Kalakotia* Rao, 1972; *Auloxolophus* Rao, 1972; *Eoletes* Birjukov, 1974.

Сравнение. *Lophialetinae* отличаются от представителей *Breviodontinae* крупными размерами и более полной зубной формулой (в некоторых случаях отсутствует только P_1), присутствием металофа на переднекоренных зубах, что отличает их также от *Rhodopaginae*. Лофодонтность зубной системы и присутствие гипоконулида на M_3 также отличает лофиалетин от родопагин.

Распространение. Эоцен Центральной Азии.

Под *Lophialetes* Matthew et Granger, 1925

Lophialetes: Matthew et Granger, 1925a, p. 5.

Lophialetes: Radinsky, 1965a, p. 189.

Типовой вид. *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925; средний-верхний эоцен Центральной Азии.

Диагноз. Тапироиды крупных (для семейства) размеров. Ряд переднекоренных зубов несколько короче ряда коренных. Метаконы на переднекоренных зубах удлиненной и плоской формы. Поперечные гребни относительно высокие, их вершины заострены. Передние коренные зубы немолляризованы. M^{2-3} имеют сравнительно длинные и узкие коронки. P_1 отсутствует на некоторых экземплярах. Череп удлинённый, носовые кости укорочены и не контактируют с межчелюстными, носовые вырезки увеличены. Сильно развиты сагиттальный и затылочный гребни. Кисть и стопа трехпалые.

Состав. Один вид — *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925.

Сравнение. Представители рода *Lophialetes* Matthew et Granger отличаются от *Schlosseria* Matthew et Granger, 1926 более специализированными коренными зубами, более укороченными носовыми костями черепа и соответственно увеличенными носовыми вырезками. От представителей рода *Eoletes* Birjukov, 1974 лофиалетесы также отличаются строением зубной системы, в особенности M^3 , который у *Eoletes* субтреугольной формы с сильно редуцированной заметалофной частью эктолофа. Более короткие *nasalia* и увеличенные носовые вырезки также отличают *Lophialetes* от *Eoletes*. От *Kalakotia* Rao, 1972 и *Aulaxolophus* Rao, 1972 лофиалетес отличается большей степенью молляризации молочных переднекоренных зубов, присутствием лингвального воротничка на нижних резцах, более скошенными по отношению к эктолофу поперечными гребнями на коренных зубах, относительно менее развитым гипоконулидом на M_3 , менее разделенными парастилем и параконем на коренных зубах.

Замечания. Основные признаки представителей этого рода описаны в работах Мэтью и Гранжера (Matthew, Granger, 1925b) и Радинского (Radinsky, 1956b). В сборах ССМПЭ имеются массовые остатки (черепа, челюсти, фрагменты посткраниального скелета), принадлежащие *Lophialetes expeditus* Matthew et

Granger. Поэтому здесь описание этого вида опущено и более подробно освещено в главе IV.

Распространение. Эоцен Китая, Монголии, СССР — в Киргизии, местонахождения Ирдын-Манга, Улан-Ширэ, Хайчин-Ула II (верхний горизонт, свита хайчин) и Хайчин-Ула III (свита хайчин), Холболджи-Нур I и Торуйагыр.

Под *Eoletes* Birjukov, 1974

Eoletes: Бирюков, 1974, стр. 57.

Типовой вид. *Eoletes gracilis* Birjukov, 1974, средний эоцен, колпаковская свита, Казахстан, Северная Джунгария.

Диагноз¹. Тапироиды крупных (для семейства) размеров. Заклыковая диастема короткая. P^{2-4} немолляризованы, с одним внутренним бугорком. M^3 субтреугольной формы, метакон сильно смещен лингвально. Гипоконулид M^3 слабо развит. Носовые кости длинные, носовые вырезки небольшие. Межчелюстные кости контактируют с носовыми. Кисть и стопа трехпалые.

Сравнение. От *Lophialetes* эта форма отличается длинными носовыми костями, слабо развитыми носовыми вырезками, причем в отличие от *лофиалетесов* у *Eoletes* межчелюстные кости контактируют с носовыми. От *Lophialetes* и *Shlosseria* эолетес отличает строение M^3 , который у него субтреугольной формы, а у первых двух он субквадратной формы.

Состав. *Eoletes gracilis* Birjukov, 1974.

Распространение. Средний эоцен Казахстана, Северная Джунгария.

Eoletes gracilis Birjukov, 1974

Рис. 3, фиг. 1, 2

Eoletes gracilis: Бирюков, 1974, стр. 58, рис. 1.

Голотип — № 5088–69–Чж, Институт зоологии АН КазССР, череп с полными передними и задними коренными зубами, Северная Джунгария, правый берег р. Шинжалы, колпаковская свита, средний эоцен.

Диагноз. Тот же, что и для рода.

Геологический возраст. Средний эоцен, колпаковская свита.

Местонахождение. Казахстан, Северная Джунгария, правый берег р. Шинжалы, отложения колпаковской свиты.

ПОДСЕМЕЙСТВО BREVIDONTINAE RESHETOV, 1975

Типовой род. *Breviodon* Radinsky, 1965.

Диагноз. Очень мелкие тапироиды. Ряд переднекоренных зубов сильно укорочен по сравнению с рядом коренных. Метакон уплощен и удлинён на коренных и переднекоренных. Имеет место частичная редукция верхних и нижних переднекоренных зубов (P^1 , P_1 и P_2). На верхних переднекоренных зубах отсутствует металоф.

Состав. *Breviodon* Radinsky, 1965 и *Parabreviodon* Reshetov, 1975.

Сравнение. Очень сильная редукция переднекоренных зубов и отсутствие металофа на них резко отличает *Breviodontinae* от других *Lophialetidae*.

Распространение. Эоцен Центральной Азии.

Под *Breviodon* Radinsky, 1965

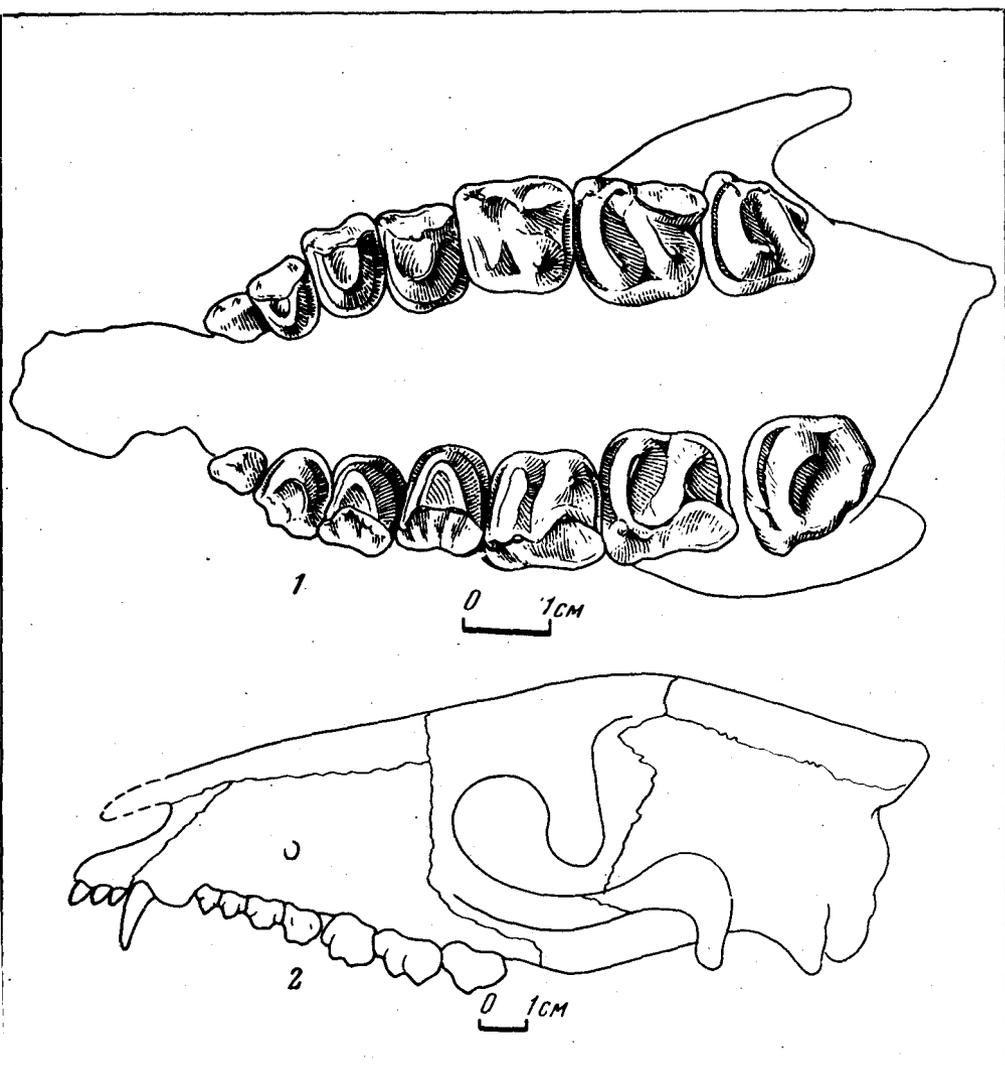
Breviodon: Radinsky, 1965a, p. 203.

Breviodon: Решетов, 1975, стр. 28.

Типовой вид. *Breviodon minutus* Matthew et Granger, 1925; средний-верхний эоцен, Центральная Азия.

Диагноз. Очень мелкие тапироиды. Верхние и нижние коренные зубы на 20—

¹ Диагноз составлен по работе М.Д. Бирюкова (1974а).



Р и с. 3. *Eoletes gracilis* Virjukov, 1974; Северная Джунгария, Казахстан, правый берег р. Шинжа-
лы, колпаковская свита, средний эоцен

1 – № 5088–69–4ж, верхняя челюсть с P^1 – M^3 правой и левой стороны

2 – схематическое изображение черепа

30% меньше, чем у *Lophialetes* и *Shlosseria*, однако строение их чрезвычайно близко. Отсутствуют P^1 , P_1 и P_2 . Переднекоренные зубы верхней челюсти очень мелкие по сравнению с коренными. На верхних переднекоренных зубах отсутствует мета-лоф. Нижняя челюсть сравнительно короткая и высокая, ее симфизная часть широкая, заклыковая диастема длинная. Клыки относительно крупные. Венечный отросток челюсти невысокий по сравнению с сочленовными.

С о с т а в. Два вида *Breviodon minutus* Matthew et Granger, 1925; *Breviodon sahoensis* Chon, Chang, Ting, 1974.

С р а в н е н и е. Представители рода *Breviodon* Radinsky, 1965 отличаются от тапироидов рода *Parabreviodon* Reshetov, 1975 относительно более длинными и узкими коронками верхних коренных зубов, большей степенью слияния паракона и метакона коренных зубов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эоцен Китая, Монголии и СССР – Восточный Казахстан.

Lophialetes minutus: Matthew, Granger, 1925b, стр. 7, фиг. 8.

Breviodon? minutus: Radinsky, 1965a, p. 204-205, fig. 6.

Breviodon acares: Radinsky, 1965a, p. 203-204, fig. 5, pl. I, fig. 1.

Breviodon minutus: Решетов, 1975, стр. 28, рис. 6.

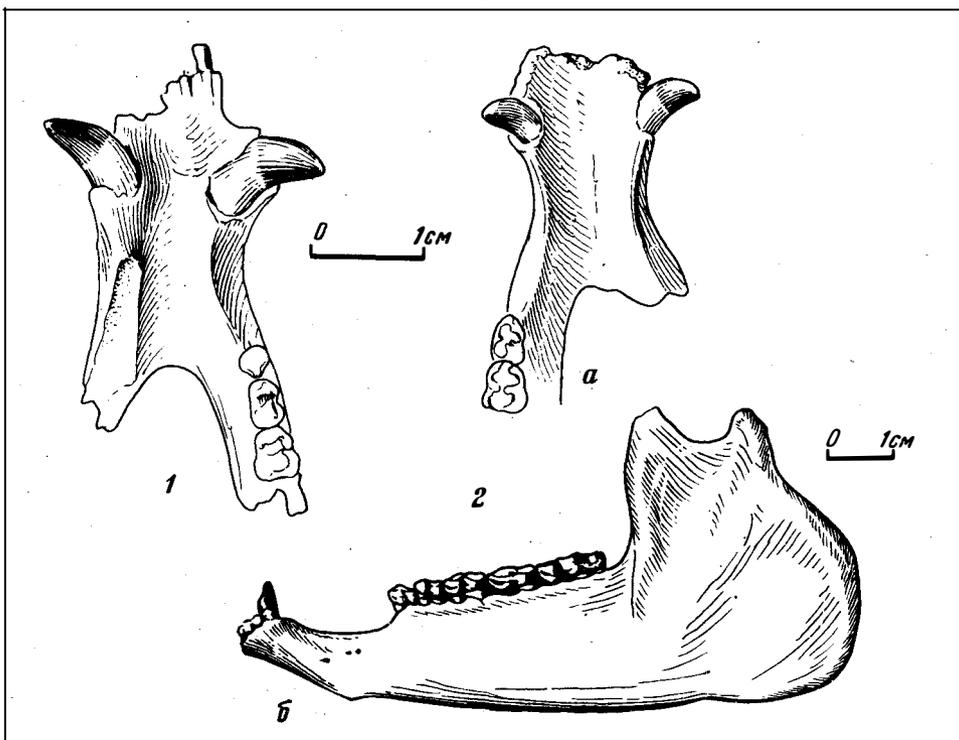
Голо тип — колл. № 20139, АМЕИ; изолированный М¹ или М². Северный Китай, формация Ирдын-Манга; средний-верхний эоцен; Matthew, Granger, 1925b, стр. 7, фиг. 8.

Лек т о т и п — колл. № 26113, АМЕИ; почти полная нижняя челюсть без восходящих ветвей с I₃ C₁ P₄-M₃; Северный Китай, формация Улан-Ширэ; средний-верхний эоцен; Radinsky, 1965a, стр. 203-204, фиг. 5, табл. I, фиг. 1.

М а т е р и а л. Колл. № 3107-32, ПИН; верхняя челюсть с левыми P²-M³ и правыми P³-M³ (табл. 2, фиг. 5); колл. № 3107-31, ПИН; левая половина верхней челюсти с P⁴-M³; колл. № 3107-26, ПИН (табл. II, фиг. 4); нижняя челюсть с симфизной частью и левой горизонтальной и восходящей ветвью (рис. 4, фиг. 2, 3, табл. II, фиг. 7), колл. № 3107-28, ПИН; правая ветвь нижней челюсти с разрушенным симфизом и восходящей ветвью, зубы нестертые (табл. II, фиг. 6). Сборы ССМПЭ.

Д и а г н о з. Тапиroidы мелкого размера (для рода в целом). Длина P²-P⁴ — 14,6 мм, M¹-M³ — 25,7 мм, P²-M³ — 39,5 мм, P₃-P₄ — 9,0 мм, M₁-M₃ — 24,1.

О п и с а н и е. Верхняя челюсть. Переднекоренные зубы намного меньше коренных. P² треугольной формы. На лабиальной поверхности этого зуба развит единственный бугорок-паракон. Протокон в виде крошечного, намечающегося бугорка.



Р и с. 4. 1 — Breviodon minutus Matthew et Granger, № 3107-27; ПИН; симфизный отдел нижней челюсти, с P₂-P₄ правой стороны, Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, свита хайчин, эоцен

2 — Breviodon minutus Matthew et Granger, № 3107-26, ПИН; а — симфизный отдел нижней челюсти с P₃-P₄ левой стороны; б — нижняя челюсть с P₃-M₃ левой стороны, вид сбоку; Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, свита хайчин, эоцен

Таблица 1

Размер верхних зубов *Breviodon minutus* Matthew et Granger, мм. Колл. № 3107–31, 32, ПИН, Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, свита хайчин, средний – низы верхнего эоцена

Промеры	P ²		P ³		P ⁴		M ¹	
	прав.	лев.	прав.	лев.	прав.	лев.	прав.	лев.
1. Длина коронки (лабиальная)	—	4,0	4,5	4,4	5,5	5,5	8,2	8,2
2. Ширина коронки (лабиально-лингвальная)	—	3,5	6,0	6,0	—	7,8	9,5	9,5
Индекс (%)								
Длина		114,6	75	73,3	—	70,5	86,3	86,3
Ширина								

Таблица 1 (окончание)

Промеры	M ²		M ³		P ⁴	M ¹	M ²	M ³
	прав.	лев.	прав.	лев.	лев.	лев.	лев.	лев.
1. Длина коронки (лабиальная)	9,4	9,4	9,0	9,0	5,9	7,2	8,9	9,1
2. Ширина коронки (лабиально-лингвальная)	10,0	10,0	9,5	9,5	7,4	8,3	9,1	9,3
Индекс (%)								
Длина	94,0	94,0	94,7	94,7	79,7	86,8	97,8	97,8
Ширина								

Протолоф едва намечается. Металоф не развит. P³ по очертаниям близок к прямоугольнику. Парастиль низкий и слит с эктолофом. Паракон четко выступает в виде конуса, его вершина заострена, метакон отсутствует на левом зубе, а на правом P³ едва различим. Протокон хорошо выражен, верхинка его заострена, по высоте почти равен паракону. Протолоф несколько ниспадает от вершины протокона к передне-лабиальному углу паракона. Металоф не развит.

P⁴ несколько крупнее, чем P³. Парастиль P⁴ низкий, но более отчетливо выражен на эктолофе, имеется парастильная складка. Паракон хорошо развит, метакон выделяется более четко, чем на P³. Протокон несколько ниже паракона. Протолоф высокий, металоф слабо намечается в виде двух, сходящихся под углом гребней, расположенных соответственно на лабиальной стенке протокона и лингвальной стороне метакона. Оба гребня, ниспадая, образуют в профиле V-образную фигуру намечающегося металофа.

M¹ значительно крупнее, чем P⁴. Его строение близко к строению аналогичного зуба у *Lophialetes* и *Shlosseria*.

M² близок к M¹, но несколько крупнее его.

На M³ более длинный эктолоф, на лингвальной поверхности паракона отсутствует гребень. Основные черты строения M³ сходны у *Breviodon minutus*, *Lophialetes expeditus* и *Shlosseria magister*.

Нижняя челюсть. Диастема длинная, симфизный отдел низкий, горизонтальная ветвь челюсти высокая, восходящая ветвь сравнительно низкая, широкая, несет на латеральной поверхности ряд шероховатостей для прикрепления жевательной мускулатуры. Сочленовный отросток низкий, суставной валик длинный и несколько наклонен к внутренней стороне. Венечный отросток несколько выше сочленовного, имеет треугольную форму. В базальной части широкий и полого сужается к вершине. Задний край челюсти закругленно выступает назад и загнут медиально. Резцы разрушены. Клыки треугольные в сечении, сравнительно крупные. P₁ и P₂ редуцированы.

Т а б л и ц а 2

Размеры (мм) и индексы (%) нижней челюсти *Breviodon minutus* Matthew et Granger. Колл. № 3107-26, ПИН, Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, свита хайчин, средний — низы верхнего эоцена

Промеры	
1. Длина челюсти от передней точки симфиза до венечного отростка	73,0
2. То же до сочленовного отростка	82,8
3. Длина симфиза	22,2
4. Наибольшая ширина симфизного отдела	14,0
5. Наименьшая ширина симфизного отдела	10,0
6. Длина диастемы	16,3
7. Высота горизонтальной ветви против P_3	14,3
8. То же против P_4-M_1	16,0
9. Высота восходящей ветви до вершины венечного отростка (неполная из-за повреждения)	42,2
10. Высота восходящей ветви до вершины сочленовного отростка	40,8
11. Ширина восходящей ветви	22,3
12. Ширина выемки между отростками восходящей ветви	6,7
13. Длина P_3-P_4	9,0
14. Длина P_3-M_3	33,1
15. Длина M_1-M_3	
Индексы (%)	
1. Длина симфиза (3)	30,4
? Длина челюсти (1)	
2. Длина симфиза (3)	25,8
Длина челюсти (2)	
3. Наименьшая ширина симфизного отдела (5)	71,4
Наибольшая ширина симфизного отдела (4)	
4. Наименьшая ширина симфизного отдела (5)	45,0
Длина симфиза (3)	
5. Наибольшая ширина симфизного отдела (4)	63,1
Длина симфиза (3)	
6. Высота восходящей ветви (9)	57,8
Длина челюсти (1)	
7. Высота восходящей ветви (9)	50,9
Длина челюсти (2)	
8. Длина диастемы (6)	72,1
Длина симфиза (3)	
9. Длина P_3-P_4 (13)	27,2
Длина P_3-M_3 (14)	
10. Длина P_3-P_4 (13)	37,3
M_1-M_3 (15)	
11. Длина диастемы (6)	49,2
Длина P_3-M_3 (14)	

P_3 удлинённой формы, узкий, его талонид значительно ниже тригонид и слабее развит. Параконид очень низкий, почти не развит; протоконид заострен и высоко поднят над поверхностью зуба; метаконид ниже протокониды, смещен по отношению к нему несколько назад и почти слит с ним. Гипоконид в виде едва заметного бугорка, по высоте равен паракониду.

P_4 значительно крупнее и относительно шире, чем P_3 . Талонид и тригонид почти равны по размерам, но первый значительно ниже. Параконид почти не развит. Протоконид и метаконид слиты в металофид и почти равны по высоте. Металофид несколько скошен спереди назад. Гипоконид слит с низким, ниспадающим лингвально гиполофидом. Энтоконид слит с гиполофидом. Внешняя ветвь гиполофида начинается от задне-лингвальной стороны протокониды и идет назад к гипокониду, образуя с задней ветвью почти прямой угол.

Строение M_1-M_3 соответствует таковому на экземпляре № 26113, АМЕИ, описанному Радинским (Radinsky, 1965a, стр. 204, фиг. 5), весьма близко к строению зубов у *Lophialetes*.

С р а в н е н и е. От *B. sahoensis* представители *B. minutus* отличаются меньшими размерами, а также относительно более длинной диастемой и симфизом нижней челюсти.

З а м е ч а н и я. В 1925 г. Мэтью и Гренжер (Matthew, Granger, 1925a) описали единственный верхний коренной зуб очень мелкого тапироида из местонахождения Ирдын-Манга под названием *Lophialetes minutus*. Радинским (Radinsky, 1965a) был описан новый род и вид лофиалетид *Breviodon acares* по нижней челюсти с сокращенным рядом переднекоренных зубов, найденной в Улан-Ширэ. В то же время Радинский отнес предположительно к роду *Breviodon* и *Lophialetes minutus*. Новые находки из Монголии позволили сопоставить верхние и нижние челюсти с полными зубными рядами и сделать вывод об идентичности *Breviodon acares* и *Breviodon*? (= *Lophialetes*) *minutus*. Поскольку приоритет в описании принадлежит Мэтью и Гренжеру, следует объединить оба вида в один, оставив первоначальное видовое название *Breviodon minutus* (Matthew et Granger).

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Эоцен. Формации Ирдын-манга, Улан-ширэ, свита хайчин.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт (свита хайчин). Северный Китай, местонахождения Ирдын-Манга, Улан-Ширэ.

Ниже приводятся описания материалов, относящихся условно к виду *Breviodon minutus* и к роду *Breviodon*, но вместе с тем имеющие ряд особенностей, которые не позволяют точно определить их систематическую принадлежность.

Breviodon minutus?

Табл. II, фиг. 8, 9; рис. 4, фиг. 1

М а т е р и а л. Колл. № 3107–27, ПИН. Симфизный отдел нижней челюсти, I_2 с обломанной коронкой, имеются оба клыка, сохранился фрагмент правой ветви с P_2-P_4 и M_1-M_2 (рис. 4, фиг. 1, табл. II, фиг. 8). Колл. № 3107–29430, ПИН, два экземпляра нижних челюстей с dP_2 . Челюсти без восходящих ветвей, симфизная часть разрушена (табл. II, фиг. 9). Сборы ССМПЭ.

О п и с а н и е. Симфиз широкий. Его максимальная ширина 17,2 мм. Диастема длинная. Клыки крупные, массивные, в сечении треугольные. P_2 очень мелкий с одним корнем и почти нестертый. Наибольшая его длина 2,5 мм, ширина — 1,6 мм. Коронка имеет форму лезвия, с сильно развитой средней вершинкой. P_3 слабо стерт. Максимальная длина зуба 5 мм, ширина — 3 мм. На P_4 энтоконид отчетливо выступает в виде маленького бугорка. Длина зуба 5,2 мм, ширина — 4,5 мм.

З а м е ч а н и я. Данный экземпляр отличается от вышеописанного нижней челюсти *Breviodon minutus* и от лектотипа из колл. № 26113, АМЕИ большей массивностью, несколько более развитым энтоконидом на P_4 и наличием P_2 , который, видимо, слабо функционировал, поскольку его коронка практически не стерта. Возможно, что этот экземпляр принадлежал крупной особи, самцу, а наличие P_2 может быть половым признаком. Однако за неимением дополнительного материала этот экземпляр можно отнести к *B. minutus* только предположительно.

В нижних челюстях с dP_2-dP_4 и M_1 и M_2 диастема относительно короче, челюсти несколько ниже, чем у типовых экземпляров. dP_2 очень мелкий, совершенно нестертый, максимальная длина его — 3,5 мм, максимальная ширина — 2,0 мм. Параконид и гипоконид почти не различимы. Сильно развита одна вершинка — протоконид. На лабиальной поверхности имеется воротничок. Зуб имеет два корня. dP_3 и dP_4 сильно стерты, значительно моляризованы. M_1 и M_2 соответствуют таковым зубам *B. minutus*.

Радинский (Radinsky, 1965a, стр. 205) описал нижнюю челюсть мелкого тапироида с альвеолой для dP_2 и $dP_3-M_1-M_2$ (колл. № 26115, АМЕИ) из местонахождения Улан-Ширэ, указывая, что dP_2 имел два корня. Он отнес этот экземпляр к

роду *Breviodon*, отмечая, что наличие dP_2 отличает его от *B. minutus*, не имеющего P_2 . Однако присутствие dP_2 само по себе еще не может служить поводом для выделения нового вида, поскольку при смене зубов возможна его утрата. По-видимому, описанные выше экземпляры идентичны экземпляру coll. № 26115, АМЭИ, из Улан-Ширэ. Условно эти фрагменты отнесены к *B. minutus* и в случае новых находок, возможно, будут переведены в другой вид.

Геологический возраст. Эоцен, свита хайчин.

Местонахождение. Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, свита хайчин.

Breviodon sp.

Табл. II, фиг. 3

Материал. Колл. № 2432–99, ПИН. M_2 правый.

Описание. Размеры и строение зуба соответствуют таковому у *B. minutus* (максимальная длина — 8,5 мм, ширина — 5,3 мм). Его вершинки и гребни нестертые. Параконид низкий, ниспадающий лингвально. Протоконид и метаконид имеют заостренные вершинки, которые несколько возвышаются над поверхностью металофида. Гипоконид и энтоконид совершенно слиты и не выделяются на гиполофиде.

Замечания. Для более точного определения систематического положения этой находки необходим дополнительный материал. Присутствие остатков представителей подсемейства *Breviodontinae* в эоценовых отложениях зайсанской котловины заслуживает внимания, так как эти находки связывают обайлинский фаунистический комплекс с монгольским и северокитайским.

Геологический возраст. Эоцен, обайлинская свита.

Местонахождение. Восточный Казахстан, Зайсанская котловина, отложения обайлинской свиты.

ПОДСЕМЕЙСТВО RHODOPAGINAE RESHETOV, 1975

Типовой род. *Rhodopagus* Radinsky, 1965.

Диагноз. Очень мелкие тапироиды. Коронки зубов относительно высокие. Ряд переднекоренных короче ряда коренных зубов. На нижней челюсти нет P_1 . На верхних переднекоренных зубах металоф слабо выражен, эктолоф очень плоский, парастильная складка выражена. На верхних коренных зубах хорошо выделены выдающиеся вперед и лабиально парастиль и паракон. В то время как метакон уплощен и сильно смещен лингвально. Зубы по строению близки к бифофодонтным. P_{2-4} имеют тенденцию к моляризации. На нижних коренных зубах редуцированы металофид и паралофид. На M_3 нет гипоконулида.

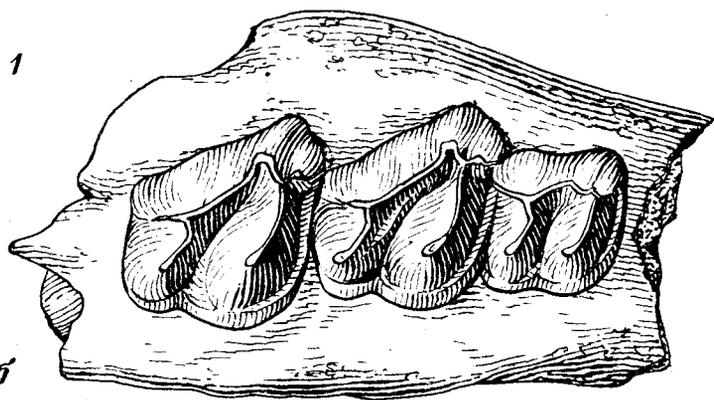
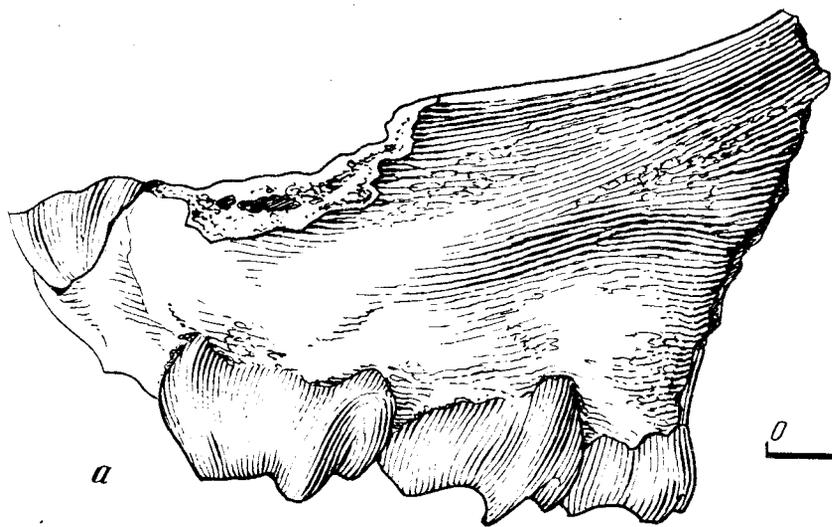
Родовой состав. *Rhodopagus* Radinsky, 1965; *Pataeops* Radinsky, 1965.

Сравнение. В строении зубов родопагин проявляется тенденция к развитию бифофодонтности, что отличает *Rhodopaginae* от *Lophialetinae* и *Breviodontinae*.

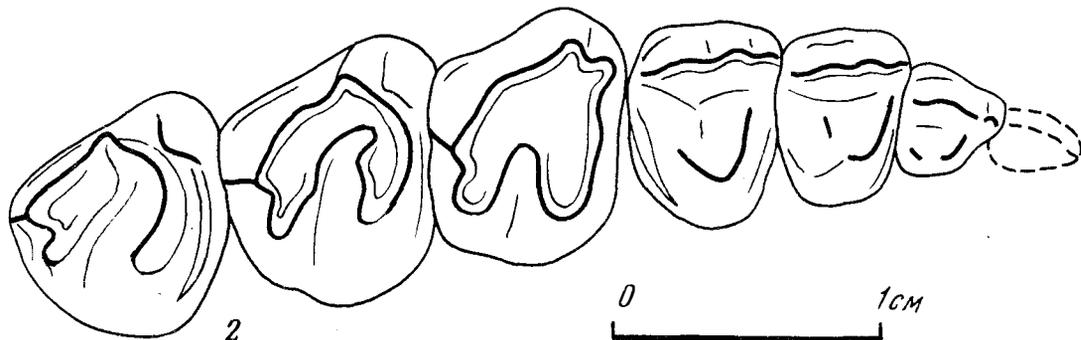
Замечания. Признаком, объединяющим этих тапироидов с лофиалетидами, является не свойственный другим тапирообразным удлинённый эктолоф. Таким образом, тапироиды, выделяемые здесь в отдельное подсемейство, объединяют в себе признаки двух семейств — *Lophialetidae* и *Helaletidae*. Радинский (Radinsky, 1965a, стр. 207–214) подробно описал два новых рода мелких тапироидов из эоценовых отложений Северного Китая и Монголии: *Rhodopagus* и *Pataeops*, условно включив их в семейство *Lophialetidae*. Однако признаки строения зубов у представителей обоих родов в достаточной степени указывают на особое направление их развития. Поэтому оба рода нами объединены в особое подсемейство *Rhodopaginae*, а со временем не исключено их выделение в семейство. Однако пока за неимением достаточно полного материала, они условно отнесены к лофиалетидам.

Распространение. Эоцен Азии, Монголия.

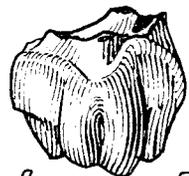
Местонахождение. Холболджи-Нур, Китай — Улан-Ширэ, Ирдын-Манга, возможно, Северная Хэнань, Мянчи; СССР — Обайла, Андарак.



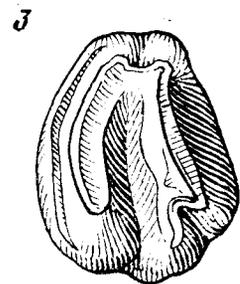
0 7MM



0 1CM



0 5MM



Rhodopagus: Radinsky, 1965a, p. 207.

Типовой вид. *Rhodopagus pygmaeus* Radinsky, 1965; средний-поздний эоцен, центральная Азия.

Диагноз. Размеры очень мелкие. Ряд переднекоренных зубов значительно короче ряда коренных. Диастема длинная. Коронки P^{3-4} короткие и широкие. Металоф меньше протолофа. На M^{1-3} параконны относительно высокие, с острыми вершинками. Протолоф и металоф искривленной формы, метакон уплощен, на M^3 замето-лофная часть эктолофа сильно редуцирована. Симфизный отдел нижней челюсти длинный и узкий. Нет P_1 . P_{2-4} субмоляризованы. M_{1-3} с поперечными гребнями, на которых редуцированы металофид и паралофид. Носовые вырезки не увеличены.

Сравнение. От другого рода подсемейства Pataeocops представители *Rhodopagus* отличаются следующими особенностями: 1) меньшей степенью биллофондонтности коренных зубов; 2) строением M^3 , на котором сохраняется укороченная замето-лофная часть эктолофа; 3) более коротким рядом переднекоренных по отношению к ряду коренных зубов.

Состав. Три вида *Rhodopagus pygmaeus* Radinsky, 1965; *Rhodopagus* ? *minimus* Matthew et Granger, 1925 и *Rhodopagus minutissimus* Reshetov, sp. nov.

Распространение. То же, что и для подсемейства.

Rhodopagus minutissimus Reshetov, sp. nov.

Рис. 5, фиг. 1а,б

Название от латинского *minutissimus* – самый маленький.

Голотип – колл. № 3486–1, ПИН, фрагмент верхней челюсти с dP^4 M^{1-2} правые. СССР, Киргизия, местонахождение Андарак, средний эоцен.

Материал. Только голотип.

Диагноз. Самые мелкие представители рода. Размеры на 20% меньше, чем у *Rhodopagus pygmaeus* Radinsky, 1965. Коронка коренных зубов субквадратной формы, причем парастиль и паракон сильно выдвинуты в переднелабиальном направлении.

Описание. dP^4 . Зуб субквадратной формы, моляризован полностью. Длина зуба – 5,0 мм, ширина 5,8 мм. Парастиль и паракон разделены глубокой складкой и умеренно выдвинуты в переднелабиальном направлении. Протолоф и металоф развиты в одинаковой степени и слегка скошены по отношению к эктолофу. Метакон умеренно смещен в заднелингвальном направлении. Воротничок развит только на лингвальной стороне зуба.

M^1 . Длина зуба 5,9 мм, ширина 6,8 мм. Эктолоф сильно смещен в заднелингвальном направлении в области развития метакона, тогда как парастиль и паракон выдвинуты вперед и лабиально. Парастиль ниже паракона и отделен от последнего глубокой складкой. Заметалофная порция эктолофа короткая. Воротничок развит на переднелингвальной стороне зуба.

M^2 . Длина зуба 7,0 мм, ширина 7,5 мм. Заметалофная часть эктолофа сильно редуцирована. Воротничок развит на передней и лабиальной сторонах зуба.

Сравнение. От *Rh. pygmaeus* Radinsky, 1965 описываемая форма отличается значительно меньшими размерами. Коронки коренных зубов у *Rh. minutissimus* относительно длиннее и уже, чем у *Rh. pygmaeus*. Сравнение с *Rh. ? minimus* затруд-

Рис. 5. 1 – *Rhodopagus minutissimus* Reshetov, sp. nov. № 3486–1, ПИН; фрагмент верхней челюсти с P^4 M^{1-2} правыми;

а – вид сбоку, б – вид снизу; Киргизия, Андарак II, средний эоцен, алайский ярус
2 – *Pataeocops ragvus* Radinsky, 1965, № 21747, АМЕИ; фрагмент верхней челюсти с P^2 – M^3 правой стороны; Монголия, Холболджи-Нур I, свита холболджи, эоцен

3 – *Pataeocops microdon* Reshetov, sp. nov., № 3486–2, ПИН; левый M^3 ;

а – вид сбоку, б – вид снизу; Киргизия, Андарак II, средний эоцен, алайский ярус

нено, так как эта форма представлена лишь фрагментами нижних челюстей. Однако *Rh. minutissimus* судя по размерам верхних зубов, также значительно мельче последнего.

Геологический возраст. Эоцен, алайский ярус.

Местонахождение. СССР, Киргизия, Андарак II, отложения алайского яруса.

В коллекции ПИН АН СССР имеются изолированные зубы (M^1 или M^2 из Монголии из местонахождения Холболджи и P^2 или P^3 из Восточного Казахстана), без сомнения принадлежащие роду *Rhodopagus*, однако, за неимением дополнительных материалов, пока трудно определить их видовую принадлежность. Тем не менее находки эти весьма гажны, так как дают представление о распространении представителей рода в Азии и помогают связать локальные азиатские фауны в единый комплекс. Ниже приводятся описания этих материалов.

Rhodopagus sp. I

Табл. II, фиг. 2

Материал. Колл. № 3181–3, ПИН. Изолированный M^1 или M^2 левой стороны. Сборы ССМПЭ.

Описание. Максимальная длина зуба – 8,5 мм, его ширина 9,9 мм. Парастиль крупный, заметно отделен глубокой парастильной складкой от паракона. Паракон высокий, с заостренной вершиной. Оба конуса сильно выдвинуты в переднелинвальном направлении. Метакон сравнительно низкий и уплощенный, смещен в заднелинвальном направлении. Протокон и гипокон с острыми вершинками. Протолоф и металоф параллельны, скошены по отношению к эктолофу и несколько изогнуты. Заметалофная часть эктолофа очень короткая и почти параллельна металофу.

Сравнение. Описываемая форма несколько крупнее, чем *Rhodopagus rugmaeus* Radinsky, у которого средняя длина $M^1-M^2 = 7,0-7,8$ мм, а ширина – 8,5–9 мм (Radinsky, 1965, стр. 208, табл. 8), однако, детали строения обеих форм весьма близки, что позволяет отнести описываемый экземпляр к роду *Rhodopagus*. Сравнение с *Rh. minimus* затруднено, потому что этот вид известен только по фрагменту нижней челюсти.

Геологический возраст. Эоцен, свита холболджи.

Местонахождение. Монголия, Долина Озер, правый берег р. Туин-Гол, в 4 км к северу от оз. Орок-Нур, Холболджи-Нур I.

Rhodopagus sp. II

Табл. II, фиг. 1

Материал. Колл. № 2432–12, ПИН; изолированный P^2 или P^3 правой стороны, почти нестертый зуб.

Описание. Зуб очень мелких размеров, его максимальная длина – 4 мм, ширина – 5,1 мм. Зуб почти прямоугольной формы. Эктолоф уплощен, хорошо заметна парастильная складка, паракон выступает в виде полуконуса. Метакон почти незаметен. Протокон массивный, с заостренной вершинкой, по высоте равен паракону. Протолоф несколько ниспадает от вершины протокона к переднелинвальному краю паракона. Металоф не развит. Однако на лингвальной поверхности переднего края почти не выраженного метакона имеется заостренный гребень, исчезающий, не доходя до основания протокона. На латеральной и лингвальной сторонах зуба развит воротничок.

Замечания. Описываемая форма отличается от представителей рода *Breviodon* наличием уплощенного эктолофа и общими очертаниями коронки. В то же время она отнесена к подсемейству *Rhodopaginae* на основании следующих признаков: 1) эктолоф уплощенной формы, метакон почти не выражен; 2) на лингвальном конце зуба развит единственный конус-протокон; 3) металоф не выражен, но

на переднслинговальном конце слабо обозначенного метакона выделяется острый гребень, не достигающий до основания протокона.

Геологический возраст. Эоцен, обайлинская свита.

Местонахождение. Восточный Казахстан, Юго-восточная часть Зайсанской котловины, р. Обайла, вблизи пос. Майкопчигай, отложения обайлинской свиты.

Род *Pataecops Radinsky, 1965*

Pataecops: Radinsky, 1965a, p. 212

Типовой вид. *Pataecops parvus* Radinsky, 1965; Центральная Азия, Монголия, средний-верхний эоцен, свита холболджи.

Диагноз. Тапироиды очень мелких размеров. Ряд переднекоренных зубов несколько короче ряда коренных. Металофы на верхних коренных зубах значительно редуцированы, а удлинённые эктолофы значительно смещены лингвально. Воротничок на коренных и переднекоренных зубах умеренно развит. На M^3 заметалофная часть эктолофа почти редуцирована.

Состав. Два вида *Pataecops parvus* Radinsky, 1965 и *Pataecops microdon* Reshetov, sp. nov.

Сравнение. От представителей другого рода подсемейства *Rhodopagus* Radinsky, 1965 *Pataecops* отличается более специализированная зубная система, а именно — большая редукция металофа, сильнее смещённый лингвально и удлинённый эктолоф. Вместе с тем у представителей *Pataecops* в отличие от *Rhodopagus* ряд переднекоренных зубов по длине почти равен ряду коренных. M_1 относительно уже, обладает более коротким протолофидом, а протоконид и метаконид разделены более явно.

Распространение. Эоцен. Монголия, местонахождение Холболджи-Нур I; СССР — Киргизия, местонахождение Андарак.

Pataecops parvus Radinsky, 1965

Рис. 5, фиг. 2

Pataecops parvus: Radinsky, 1965a, p. 212, fig. 11, pl. 2, fig. 4–5.

Голотип — № 21747, АМЕИ, фрагмент верхней челюсти с разрушенным P^1 и P^2 — M^3 ; эоцен Монголия, Холболджи, отложения свиты холболджи.

Диагноз. Ряд переднекоренных по длине почти равен ряду коренных зубов. Эктолофы коренных зубов относительно удлинены (для представителей рода). Коронки зубов сравнительно невысокие (для представителей рода).

Сравнение. *Pataecops parvus* отличается от *P. microdon* Reshetov sp. nov. более крупными размерами, относительно низкими коронками зубов и удлинёнными эктолофами.

Возраст. Эоцен, свита холболджи.

Местонахождение. Монголия, Холболджи-Нур I, отложения свиты холболджи.

Pataecops microdon Reshetov, sp. nov.

Рис. 5, фиг. 3а,б

Название от греческого *micro* — мелкий и *odus* — зуб.

Голотип — колл. № 3486—2 ПИН, изолированный левый M^3 , СССР, Киргизия, местонахождение Андарак, средний эоцен.

Материал. Помимо голотипа. Колл. № 3486—3, ПИН, изолированный M^3 правый, колл. № 3486—4, ПИН, изолированный M^1 ? левый и колл. № 3486—5, ПИН, изолированный M^2 ? левый.

Диагноз. Самые мелкие представители семейства *Lephialetidae*, размеры коренных зубов на 25% мельче, чем у *Pataecops parvus* Radinsky, 1965. Коронки зубов

относительно высокие (для представителей рода в целом). Эктолоф сильно смещен лингвально, но относительно короткий (для представителей рода).

О п и с а н и е. М¹? левый. Коронка зуба относительно высокая; длина зуба 5,7 мм, ширина — 6,3 мм. Парастиль четко выделяется и несколько ниже паракона, оба конуса сильно продвинуты в переднелабиальном направлении и разделены глубокой складкой. Эктолоф плоский и резко смещен в заднелингвальном направлении. Протокок по высоте почти равен паракону, метакон значительно ниже протокона. Металоф значительно редуцирован и почти параллелен эктолофу. Ворончик хорошо развит на передней стороне зуба, он почти исчезает на эктолофе и вновь появляется на задней и лингвальной стенках зуба.

М²? Длина зуба — 5,7 мм, ширина — 6,2 мм. Отличается от предыдущего большей степенью редукции металофа.

М³. Длина зуба 5,2 мм, ширина — 6,2 мм. Зуб субтреугольной формы. Эктолоф резко смещен лингвально, чем на предыдущих зубах. Металоф редуцирован почти полностью.

С р а в н е н и е. От *Pataecops parvus* Radinsky, 1965 описываемая форма отличается значительно меньшими размерами (в среднем на 25%), относительно высокими коронками зубов, сравнительно более короткими эктолофами на коренных зубах.

З а м е ч а н и я. Исключительно мелкие размеры описываемой формы, а также относительная гипсодонтность зубов указывают на некоторую специализацию *Pataecops microdon* по сравнению с *P. parvus*.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Эоцен, алайский ярус.

М е с т о н а х о ж д е н и е. СССР, Киргизия, местонахождение Андарак II, отложения алайского яруса.

С Е М Е Й С Т В О DEPERETELLIDAE RADINSKY, 1965

Т и п о в о й р о д. *Deperetella* Matthew et Granger, 1925.

Д и а г н о з. Тапиroidы средних и крупных размеров. Зубной ряд полный. Имеется заклыковая диастема. На I₃ имеется задняя лопасть. Переднекоренные зубы разной стадии моляризации — от субмоляризованных до моляризованных. Р₁ имеет два корня. Коренные зубы билофодонтные и обладают высокими для тапиroidов коронками. Протолоф, паракон и металоф ограничивают U-образную долинку. На М¹⁻² метакон сильно редуцирован и смещен лингвально по отношению к паракону. Метакон М³ полностью редуцирован. На нижних коренных зубах два параллельных поперечных гребня. Паралофид и металофид редуцированы. На М₃ нет гипоконулида. Кисть трехпалая.

С о с т а в. Только азиатские роды: *Teleolophus* Matthew et Granger, 1925 и *Deperetella* Matthew et Granger, 1925.

С р а в н е н и е. Семейство *Deperetellidae* было выделено Радинским на основании особенностей строения зубной системы у *Teleolophus* и *Deperetella*. Признаки, отличающие *Deperetellidae* от семейства *Helaletidae*, к которому они были ранее отнесены, по Радинскому следующие: 1) коронки зубов более гипсодонтные, с высокими и заостренными гребнями; 2) переднекоренные зубы моляризованы в большей степени; 3) Р₁ имеет два корня. Переднекоренные зубы сравнительно узкие и длинные; 4) клыки относительно крупные, на I₃ имеется задняя лопасть.

Крайняя степень билофодонтности коренных зубов и особенности, отмеченные выше, отличают *Deperetellidae* от изэктолофид и лофиалетид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эоцен и ранний олигоцен Азии.

Род *Teleolophus* Matthew et Granger, 1925

Teleolophus: Matthew et Granger, 1925d, p. 3.

Teleolophus: Radinsky, 1965a, p. 215.

Teleolophus: Решетов, 1975, стр. 38.

Т и п о в о й в и д. *Teleolophus medius* Matthew et Granger, 1925; (Центральная Азия, средний-верхний эоцен, формация Ирдын-Манга, свита хайчин.

Д и а г н о з. Ряд переднекоренных зубов короче ряда коренных. Индекс (в %) отношения $\frac{P_1 - P_4}{M_1 - M_3}$ меньше 100. Переднекоренные зубы субмоляризованы. На P^{2-4} выдающийся паракон, а метакон несколько смещен лингвально и почти слит с эктолофом. Металоф и протолоф соединены на лингвальной стороне зуба. P_{3-4} обладают маленьким, обособленным энтоконидом. На зубах имеются следы цемента.

С о с т а в. *Teleolophus medius* Matthew et Granger, 1925; *T. magnus* Radinsky, 1965; *Teleolophus beliajevi* Birjukov, 1974.

С р а в н е н и е. Представители рода *Teleolophus* отличаются от рода *Deperetella* тем, что у них немольризованы верхние переднекоренные зубы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний-верхний эоцен, нижний олигоцен Азии.

Teleolophus medius Matthew et Granger, 1925

Teleolophus medius: Matthew et Granger, 1925d, p. 3, fig. 4.

Teleolophus medius: Radinsky, 1965a, p. 218.

Teleolophus medius: Решетов, 1975, стр. 39, рис. 14.

Табл. I, фиг. 7

Г о л о т и п — колл. № 20166, АМЕИ. Нижняя челюсть с $P_1 - M_3$; эоцен, Северный Китай, Ирдын-Манга.

М а т е р и а л. Колл. № 3107—33, ПИН. P^1 левый, почти не стертый зуб. Сборы ССМПЭ.

Д и а г н о з. Тапироиды средних размеров (для рода в целом). Переднекоренные зубы субмоляризованы. На P^1 протокон отделен от эктолофа. Индекс отношения

$$(в \%) \frac{P_1 - P_4}{M_1 - M_3} = 80.$$

О п и с а н и е. P^1 сравнительно длинный и узкий. Его максимальная длина — 11,9 мм, ширина — 9,8 мм. Парастиль едва заметен. Паракон очень широкий и расположен в центральной части эктолофа, это наиболее крупный бугорок зуба. Метакон удлиненной формы, слабо выделяется. Протокон удлиненной формы, четко выступает и расположен почти параллельно эктолофу. Его длина 5,2 мм, ширина — 1,5 мм. Протолоф не развит. Гипокон также удлиненной формы, соединен с переднелингвальным краем метакона невысокой перемычкой (металофом?). Зуб окружен воротничком, хорошо развитым на лабиальной и лингвальной сторонах. Зуб имеет два хорошо развитых корня. На его коронке видны следы цемента.

С р а в н е н и е. От *Teleolophus magnus* отличается меньшими размерами. На P^1 *T. medius* протокон отделен от эктолофа, тогда как у *T. magnus* он касается лингвальной стенки эктолофа. *T. medius* отличается от *T. beliajevi* меньшими размерами и более высокими коронками зубов.

В о з р а с т. Эоцен, свита хайчин, формации Ирдын-Манга, Улан-Ширэ.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Южная Монголия, Хайчин-Ула П, верхний горизонт, свита хайчин; северный Китай, Ирдын-Манга, Улан-Ширэ.

Teleolophus magnus Radinsky, 1965

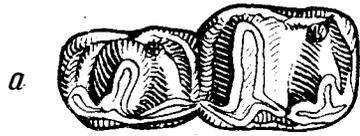
Рис. 6, фиг. 1 а, б, в, г

Teleolophus magnus: Radinsky, 1965a, p. 220, pl. 3, fig. 2, 3.

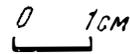
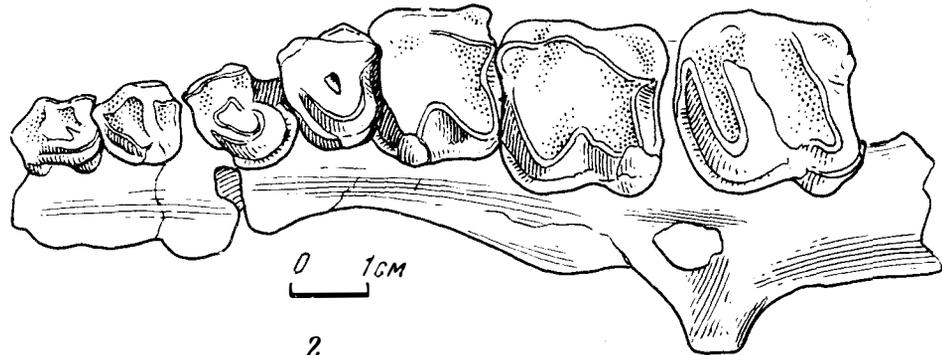
Г о л о т и п — колл. № 26063, АМЕИ. Верхняя челюсть с $C^1 - P^1 - P^1$, $P^3 - M^3$ и нижняя челюсть с $C_1 - M_2$. Нижний олигоцен, Северный Китай, "Улан-Гошу".

М а т е р и а л. Колл. № 3110—209, ПИН, правый M_2 , левый M_3 с фрагментом челюсти. Изолированные зубы с фрагментом нижней челюсти. Сборы ССМПЭ.

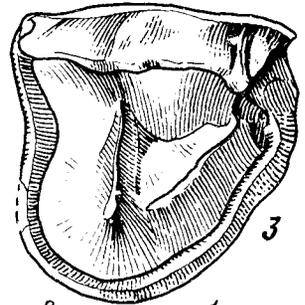
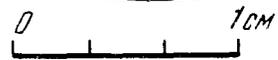
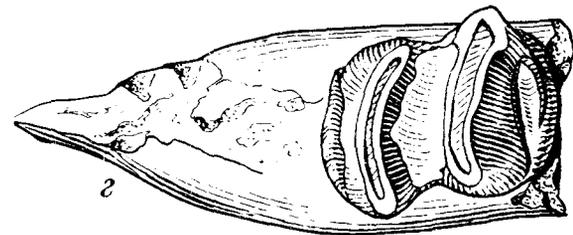
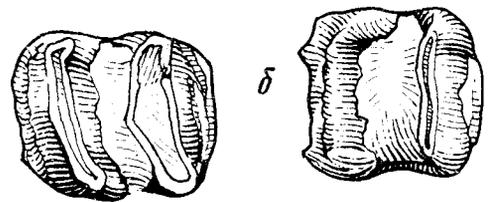
Д и а г н о з. Тапироиды крупных размеров (для семейства в целом). Диастема короткая. Клыки утолщенные. Передне-коренные зубы субмоляризованы. На P^1 протокон соединен с лингвальной стенкой эктолофа. Индекс длины ряда переднекоренных зубов к длине ряда коренных $\frac{P_1 - P_4}{M_1 - M_3}$ менее 100%, но больше 80,0.



1



2



3

О п и с а н и е. P_3 малостертый зуб. Длина зуба — 18 мм, ширина — 12,8 мм, параконид и протоконид слиты в единый гребень и соединены с металофидом. Гипоконид слит с металофидом и представлен в виде низкой и прямой шпору. Гиполофид не развит. Энтоконид — маленький, слабообозначенный обособленный бугорок, отделен от гипоконида широкой долинкой. Сильно развитый воротничок опоясывает зуб.

P_4 , малостертый зуб. Длина зуба — 19,0 мм, ширина — 15,0 мм. Параконид сильно редуцирован. Металофид — в виде высокого гребня. Гипоконид образует низкую и прямую шпору, присоединенную к задней и внешней стороне металофида.

Энтоконид — мелкий и обособленный бугорок, отделенный от гипоконида широкой долинкой. Зуб опоясывает сильно развитый воротничок.

M_2 , умеренно стертый зуб. Длина зуба 26,0 мм, ширина — 20,0 мм. Поверхности стирания ориентированы назад. Металофид и гиполофид почти параллельны друг другу, разделяющая оба гребня долина заполнена цементом. Воротничок чрезвычайно слабо развит на лабиальной стороне зуба.

M_3 , умеренно стертый зуб. Длина зуба 28,0 мм, ширина — 22,6 мм. Металофид более мощный гребень по сравнению с гиполофидом и несет большую площадку стирания. Долина между гребнем заполнена цементом. Воротничок едва заметен на лабиальной стороне зуба.

С р а в н е н и е. *T. magnus* отличается от *Teleolophus medius* более крупными размерами и строением P^1 , на котором протокон присоединен к эктолофу. Соотношение длины $\frac{P_1 - P_4}{M_1 - M_3}$ у *T. magnus* несколько больше, чем у *T. medius* (90% у *magnus* и 80 у *medius*). От *T. beliajevi* *T. magnus* отличается более крупными размерами.

Геологический возраст. Нижний олигоцен.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Монголия, местонахождения Хоер-Дзан, Джавхалант-Ула. Северный Китай, "Улан-Гошу" (?).

В коллекции из монгольского местонахождения Хайчин-Ула II имеется небольшой материал с долей условности, определяемый здесь как *T. magnus*?, описание его приводится ниже.

Teleolophus magnus?

Табл. I, фиг. 5, 6, табл. 3

М а т е р и а л. Колл. № 3107—34, ПИН. Фрагмент правой верхней челюсти с P^1 — P^3 . P^1 стерт в большей степени, чем последние зубы. Колл. № 3107—35, ПИН. Нижняя челюсть с симфизным отделом и деформированными горизонтальными ветвями без восходящих ветвей. Сборы ССМПЭ.

О п и с а н и е. P^1 длинный и узкий. Его длина — 16,0 мм, ширина — 11,5 мм. Парастиль слабо развит, очень широкий. В центре эктолофа выделяется широкий и сравнительно высокий с сильно стертой вершиной паракон. Метакон почти не выражен. Протокон в виде очень длинной и узкого гребня длиной 9,1 мм, шириной — 2,0 мм, расположенного почти параллельно эктолофу и связанного с ним гребнем, едва выступающим над поверхностью зуба. Гипокон сильно стерт и, по-видимому,

Р и с. 6. 1 — *Teleolophus magnus* Radinsky, 1965,

а — № 3402—1, ПИН; P_{3-4} левые; Монголия, Джавхалант-Ула, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо; б — № 3110—209, ПИН; M_2 правый; Монголия, Хоер-Дзан, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо; в — № 3402—2, ПИН; M_3 левый; Монголия, Джавхалант-Ула, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо; г — № 3402—3, ПИН; M_3 с фрагментом нижней челюсти; Монголия, Джавхалант-Ула, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо

2 — *Teleolophus beliajevi* Vîrjukov, 1974, колл. № 4847/68—4ж; P^1 — M^3 левые; Казахстан, Шинжалы, средний эоцен, колпаковская свита

3 — *Deperetella ferganica*, № 1996—1, ПИН; P^2 правый; Киргизия, Андарак I, средний эоцен, алайский ярус

Т а б л и ц а 3

Размеры (мм) и индексы (%) нижней челюсти и зубов *Teleiopterus magnus?*, колл. № 3107–35, ПИН, Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, свита хайчин, средний–низы верхнего эоцена

Промеры	
1. Наибольшая ширина симфизного отдела	37,7
2. Наибольшая длина симфизного отдела	51,2
3. Наибольшая длина диастемы (правая)	20,1
4. Высота горизонтальной ветви челюсти против P_1	34,7
5. То же против $P_4 - M_1$	37,1
6. То же против M_3	37,1
7. Длина $P_1 - M_3$	113,5
8. Длина $P_1 - P_4$	51,5
9. Длина $M_1 - M_3$	62,0
Индексы	
1. Наибольшая ширина симфизного отдела (1)	73,4
Наибольшая длина симфизного отдела (2)	
2. Наибольшая длина диастемы (3)	39,2
Наибольшая длина симфизного отдела (2)	
3. Наибольшая длина диастемы (3)	17,7
Длина $P_1 - M_3$ (7)	
4. Длина $P_1 - P_4$ (8)	46,2
Длина $P_1 - M_3$ (7)	
5. Длина $P_1 - P_4$ (8)	83
Длина $M_1 - M_3$ (9)	

был соединен с лингвальной стороной эктолофа. Весь зуб опоясывает сильно развитый воротничок.

P^2 крупнее, короче и шире предыдущего зуба. Его максимальная длина — 13,3 мм, ширина — 16,0 мм. Парастиль низкий и нечетко выступает на эктолофе. Парастильная складка как таковая отсутствует, но в верхней части на эктолофе заметно вдавливание, оттеняющее парастиль. Паракон широкий и наиболее высокий, конус слегка выдающийся на плоскости эктолофа. Метакон почти не выделен. Протокон удлиненной формы, направлен под углом к плоскости эктолофа и соединен с переднелингвальным концом паракона низким, ниспадающим лабиально протолофом. Гипокон также удлиненной формы, расположен под более крутым углом, чем протокон по отношению к эктолофу. Он связан с переднелингвальной стороной едва заметного метакона очень низким, ниспадающим лабиально металофом, который соединяется с эктолофом под углом, близким к прямому. Протокон и гипокон расположены близко друг к другу, но не слиты, между ними — узкий вход в срединную долинку. Весь зуб окружает воротничок, менее развитый на его передней и задней поверхностях.

P^3 крупнее, чем P^2 . Его длина 13,9 мм, ширина — 18,7 мм. Эктолоф рельефный, парастиль низкий и относительно широкий, парастильная складка выражена в верхней части в виде широкого вдавления. Паракон — хорошо развит, имеет вид широкого и высокого конуса. Метакон низкий, слабо выделяется, смещен несколько к внутренней стороне зуба по отношению к паракону. На заднелабиальном конце эктолофа имеется слабо выраженный маленький вырост (возможно, метастиль). Паракон и гипокон полностью слиты с гребнями. Протолоф, низкий в переднелабиальной части, закруглен лингвально и присоединен к гипокону. Внутреннее окончание гипокона несколько выступает лингвально. Металоф соединен с эктолофом под прямым углом. Воротничок сильно развит, однако, он слабее с боков.

Нижняя челюсть. Резцы и клыки и восходящие ветви не сохранились. Симфизный отдел относительно широкий, короткий; заклыковая диастема небольшая.

Горизонтальные ветви деформированы (см. рис. 16). Ряд предкоренных короче ряда коренных зубов (промеры в табл. 3). На зубах имеются следы цемента.

P_1 имеет два корня. Зуб узкий с заостренной верхинкой. Задняя его часть не сохранилась.

P_2 — P_3 разрушены на обоих ветвях челюсти.

P_4 прямоугольной формы. Паралофид очень маленький. Металофид хорошо развит. Метаконид выше протоконид, оба конуса слиты. Гипоконид — крупный бугорок с закругленной вершиной. Очень низкий знтоконид слабо выражен. Гипоконид и знтоконид обособлены и не связаны поперечным гребнем.

M_1 крупнее P_4 с хорошо развитыми металофидом и гиполофидом. Гребни расположены параллельно и несколько скошены в заднелингвальном направлении. Паралофид редуцирован.

M_2 сходен по строению с M_1 , но крупнее.

M_3 близок к M_2 , однако его гребни несколько изогнуты назад в верхней своей трети.

З а м е ч а н и я. Радинский выделил новый вид *T. magnus*, отличающийся от ранее известного *T. medius* главным образом более крупными размерами и строением P^1 . Однако материал, описанный Радинским (фрагменты верхней и нижней челюстей), не имел точной геологической привязки, что дало повод предположить о более позднем возрасте *T. magnus* по сравнению с *T. medius*, происходящим из Ирдын-Манга и Улан-Ширз. Если описываемая форма действительно относится к *T. magnus*, то оба вида, по-видимому, могли сосуществовать. С другой стороны, красноцветы формации Улан-Гошу, из которых предположительно происходит *T. magnus*, датированные нижним олигоценом, возможно, требуют более тщательного расчленения. Возможно, что толща, из которой происходит *T. magnus*, более древнего возраста. На экземпляре, описанном Радинским, отсутствовал второй переднекоренной зуб. Как видно (по новому материалу), этот зуб *T. magnus*? имеет необычное для рода *Teleolophus* строение, поскольку на нем протокон и гипокон разделены. Однако P^3 описываемой формы более примитивен, на этом зубе оба гребня соединены. Таким образом, в ряде переднекоренных зубов *T. magnus*? имеет место частичная моляризация, что отделяет его от более примитивного *T. medius*.

Геологический возраст. Эоцен, свита хайчин.

Местонахождение. Монголия, Заалтайская Гоби, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, отложения свиты хайчин.

Teleolophus beliajevi Birjukov, 1974

Рис. 6, фиг. 2

Teleolophus beliajevi: Бирюков, 1974, стр. 78, рис. 1—3.

Г о л о т и п — № 4847—68—4ж, Институт зоологии АН КазССР, фрагмент верхней челюсти с P^1 — M^3 левой стороны. Средний эоцен, Казахстан, Северная Джунгария, правый берег р. Шинжалы.

Д и а г н о з¹. Переднекоренные зубы немольаризованы. Протолоф и металоф коренных зубов смещены назад под углом около 10° по отношению к эктолофу. Коронки зубов относительно низкие (для *Teleolophus*).

С р а в н е н и е. Представители *T. beliajevi* крупнее *T. medius*, но мельче, чем *T. magnus*. От обоих видов *T. beliajevi* отличается немольаризованным P^4 , более низкими коронками зубов и сильнее скошенным протолофом и металофом по отношению к эктолофу.

Геологический возраст. Средний эоцен, колпаковская свита.

Местонахождение. Казахстан, Северная Джунгария, правый берег р. Шинжалы, отложения колпаковской свиты.

¹ Диагноз составлен по работе М.Д. Бирюкова (1974).

Род *Deperetella* Matthew et Granger, 1925

Deperetella; Matthew et Granger, 1925c, p. 6.

Cristidentinus; Zdansky, 1930, p. 32.

Diplolophodon; Zdansky, 1930, p. 35.

Deperetella; Radinsky, 1965a, p. 222.

Типовой вид. *Deperetella cristata* Matthew et Granger, 1925; Центральная Азия, верхний эоцен.

Д и а г н о з. Ряд переднекоренных зубов длиннее ряда коренных. Индекс отношения (в %) $\frac{P_1-P_4}{M_1-M_3}$ больше 100. Передние коренные зубы на верхней челюсти

моляризованы. P_1 и P_2 удлинненной формы и узкие. P_3-P_4 обладают хорошо развитыми гиполофидами. На зубах нет следов присутствия цемента. Кисть трехпалая.

С о с т а в. *Deperetella cristata* Matthew et Granger, 1925; *Deperetella depereti* Zdansky, 1930; *Deperetella similis* Zdansky, 1930; *Deperetella birmanicum* Pilgrim, 1925; *Deperetella ferganica* Beliajeva, 1962; *Deperetella dianensis* Chow, Chang, Ting, 1974; *Deperetella khaitchinulensis* Reshetov, sp. nov.

С р а в н е н и е. От тапироидов рода *Teleolophus* Matthew et Granger, 1925 представители рода *Deperetella* Matthew et Granger, 1925 отличаются отношением длины ряда переднекоренных зубов к ряду коренных, а также значительно большей моляризацией преднекоренных зубов. На зубах представителей рода *Deperetella* отсутствует цемент, характерный для *Teleolophus*.

З а м е ч а н и е. Представители рода *Deperetella* Matthew et Granger, 1925 имеют широкое распространение в эоценовых местонахождениях Азии. Однако в большинстве случаев они представлены чрезвычайно фрагментарными находками, что и обуславливает большое число видов, описанных в составе рода. Вероятно, с появлением новых более полных материалов часть описанных форм будет сведена в синонимы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Эоцен Азии.

Deperetella ferganica Beliajeva, 1962

Рис. 6; фиг 3

Deperetella ferganica: Беляева, 1962, стр. 144, рис 1.

Teleolophus? ferganica: Radinsky, 1965a, p. 221.

Deperetella ferganica: Решетов, 1975, стр. 42.

Г о л о т и п — № 1996—1, ПИН, P^2 правый; средний эоцен, Киргизия, Андарак I, алайский ярус.

Д и а г н о з¹. Парастиль на P^2 в виде конического бугра, отделенного от эктолофа узкой щелью (кроме основания). Гипокон — крупный конический бугор, слитый с протолофом. Металоф направлен почти перпендикулярно к эктолофу.

С р а в н е н и е. От *D. cristata* *D. ferganica* отличается: 1) строением парастилия, отделенного щелью от эктолофа, тогда как у *D. cristata* парастиль на P^2 слит с эктолофом и граница между ними определяется бороздкой по наружной стороне эктолофа; 2) положением металофа, направленного почти перпендикулярно к продольной оси коронки у *D. ferganica* и под углом у *D. cristata*; 3) слиянием гипокона с протолофом почти по всей высоте у *D. ferganica*, в то время как у *D. cristata* они не полностью слиты.

От остальных представителей рода *D. ferganica* отличается отделенным парастилем и немольризованным P^2 .

З а м е ч а н и е. Радинский (Radinsky, 1965a) предположительно отнес эту находку к роду *Teleolophus*, указывая, что P^2 из Киргизии отличается от такового у *Deperetella*, поскольку его протолоф и металоф не разделены и зуб не моляризован. Ссылаясь на то, что строение P^2 *T. magnus* неизвестно, Радинский предположительно перевел находку из Андарака в этот род. Судя по новым данным, следует отметить, что P^2 деперетиллида из Киргизии отличается от такового у описанного

¹ Диагноз и сравнение составлены по работе Е.И. Беляевой (1962).

T. magnus?. В то же время крупные размеры и более плоский, чем у *Teleolophus* эктолоф, ставят P^2 из Андарака ближе к *Deperetella*. Если принять во внимание более древний возраст эоценовых отложений Андарака (средний эоцен), чем отложения Ула-Усу (верхний эоцен), откуда происходит *Deperetella cristata* Matthew et Granger, можно предположить, что P^2 из Киргизии принадлежит более примитивному представителю рода, у которого еще не произошла моляризация переднекоренных зубов. По-видимому, следует оставить за этой находкой первоначальное название *Deperetella ferganica*. В случае поступления новых материалов возможно дальнейшее уточнение ее систематического положения.

Геологический возраст. Средний эоцен. Алайский ярус.
Местонахождение. Киргизия, Андарак I.

Deperetella khaitchinulensis Reshetov sp. nov.

Рис. 7 а, б

Название вида от монгольского местонахождения Хайчин-Ула (*Khaitchin-ula*).

Голотип — колл. № 3107—104, ПИН. Фрагмент нижней челюсти с симфизной частью и полным левым зубным рядом без восходящей ветви. Резцы и клыки не сохранились. Монголия, Заалтайская Гоби, местонахождение Хайчин-Ула П, верхний горизонт, свита хайчин, средний-поздний эоцен.

Материал. Только голотип, сборы ССМПЭ.

Диагноз. Размеры средние (для представителей рода). Длина P_1-M_3 116,5 мм. По длине ряд переднекоренных зубов незначительно превосходит ряд коренных.

Индекс отношения $\frac{P^1-P^4}{M_1-M_3} = 106,0$. На лабиальной стороне коренных зубов развит воротничок.

Описание. Симфиз челюсти умеренно широкий и относительно длинный, диагема короткая, горизонтальная ветвь невысокая — постепенно повышается от P_1 к M_3 .

P_1 — узкий и длинный, коронка лезвиеобразная. Воротничок опоясывает зуб с лингвальной и лабиальной стороны.

P_2 гораздо шире предыдущего. Параконид и протоконид слиты в небольшой, но четко обозначенный гребень, соединенный с металофидом. Тригонид выше талонида. Металофид соединен с гиполофидом. Воротничок сильно развит на лингвальной и лабиальной сторонах зуба.

P_3 значительно длиннее предыдущего. Поперечные гребни сильнее развиты.

P_4 — параконид редуцирован, протоконид в виде короткой выступающей вперед шпоры, гиполофид и металофид соединены прямым коротким гребнем. Воротничок развит на лингвальной и лабиальной сторонах зуба.

M_1 значительно шире предыдущего (абсолютно и относительно). Металофид и гиполофид расположены под некоторым углом относительно друг друга, расходятся назад. Воротничок развит только на лабиальной стороне зуба.

M_2 крупнее предыдущего, поперечные гребни зуба параллельны друг другу. Воротничок развит на лабиальной стороне зуба.

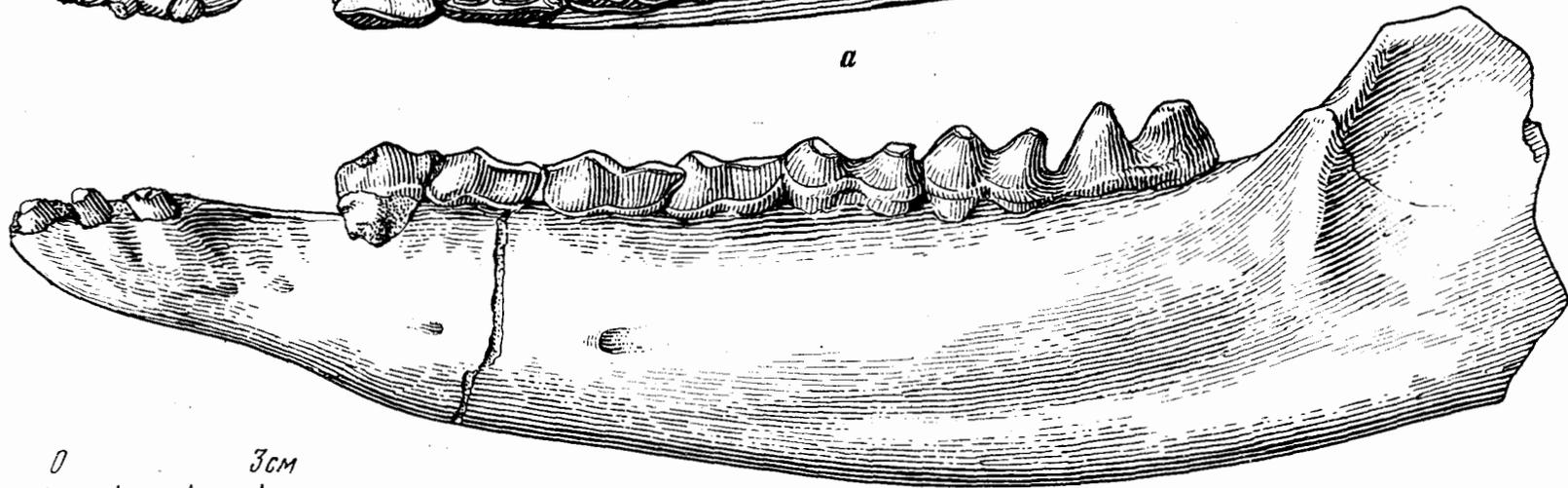
M_3 крупнее предыдущего, гипоконид отсутствует полностью. Долинка между металофидом и гиполофидом шире, чем на M_2 . Воротничок почти не развит.

Сравнение. От *Deperetella cristata* описываемая форма отличается меньшими размерами (примерно на 20%), относительно менее специализированными переднекоренными зубами, и соотношением длины ряда переднекоренных зубов к ряду коренных, которое у *D. khaitchinulensis* ближе к таковому у *Teleolophus* (106,0), а у *D. cristata* 113,0 (в %). От *D. depereti* Zdansky, 1930 известной из верхнеэоценовых отложений Китая (Хэнань) описываемая форма отличается меньшими размерами (длина M_1-M_3 у *D. depereti* — 62,5 мм, а у *D. khaitchinulensis* — 56,5 мм). К сожалению, более подробное сравнение невозможно ввиду крайней фрагментарности материала по *D. depereti* (нет передней части нижней челюсти с P_1-P_3). Также затруднительно сравнение новой формы с *D. ferganica* из эоцена

Р и с. 7. *Deperetella khaitchinulensis* Reshetov, sp. nov., № 3107–104, ПИН; нижняя челюсть с левыми P_{1-4} – M_{1-3} ;
а – вид сверху, б – вид сбоку; Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, средний эоцен – низы верхнего эоцена, свита хайчин



а



б

Т а б л и ц а 4

Размеры зубов нижней челюсти *Deperetella khaitchinulensis* Reshetov, sp. nov.

<i>Deperetella khaitchinulensis</i> Reshetov, sp. nov.			<i>Deperetella cristata</i> Matthew et Granger, 1925	
Зуб	Длина L	Ширина W	Длина L	Ширина W
P ₁	14,0	6,7	17,0–17 + M17,2	7,8–81M7,95
P ₂	16,0	8,5	20,3–21,6M20,95	10,3–11,2M10,75
P ₃	17,2	9,6	20,3–21,7M21,0	13,8–14,2M14,0
P ₄	14,5	10,0	18,1–19,4M18,75	14,1–15,6M14,85
M ₁	17,4	13,0	20,0–20,0M20,0	15,7–16,7M16,20
M ₂	18,9	15,3	21,2–22,3M21,07	17,9–18,9M18,30
M ₃	22,0	17,0	23,0–27,0M24,56	19,5–21,6–20,44

Т а б л и ц а 5

Некоторые размеры (мм) и индексы (%) нижней челюсти *Deperetella khaitchinulensis* Reshetov, sp. nov., колл. ПИН, № 3107

Промеры	
1. Длина симфиза	57,3
2. Наибольшая ширина симфизного отдела	34,0
3. Наименьшая ширина симфизного отдела	27,0
4. Длина диастемы	18,0
5. Высота горизонтальной ветви против P ₃	33,0
6. То же против P ₄ –M ₁	34,1
7. То же против M ₃	40,0
8. Длина P ₁ –P ₄	60,0
9. Длина M ₁ –M ₃	56,5
10. Длина P ₁ –M ₃	116,5
Индексы	
1. Наименьшая ширина симфизного отдела (3)	79,7
Наибольшая ширина симфизного отдела (2)	
2. Наименьшая ширина симфизного отдела (3)	47,1
Длина симфиза (1)	
3. Наибольшая ширина симфизного отдела (2)	59,3
Длина симфиза (1)	
4. Длина диастемы (4)	31,5
Длина симфиза (1)	
5. Длина P ₁ –P ₄ (7)	51,5
Длина P ₁ –M ₃ (10)	
6. Длина P ₁ –P ₄ (8)	106,0
Длина M ₁ –M ₃ (9)	
7. Длина диастемы (4)	31,5
Длина P ₁ –M ₃ (10)	

Киргизии, описанной по изолированному P², с *D. similis* и *D. dianensis* (эоцен Китая), представленными верхними зубами. От *Deperetella birmanicum* Pilgrim, 1925 описываемая форма отличается более крупными размерами (*D. birmanicum* – длина M¹–M³ – 41,3 мм), а также присутствием слабозаботанного воротничка на коренных зубах.

З а м е ч а н и е. Ближе всего к *D. khaitchinulensis* относится форма, известная по нижней челюсти с P₂–M₃ (АМЕИ № 81807), определенная Л. Радинским как *Deperetella* sp. (Radinsky, 1965a, p. 225) и происходящая из слоев "Хоулджин-Гревеле" в семи милях к западу от точки Кэмп Мэргет (см. Radinsky, 1964). Соотношение длины ряда переднекоренных и коренных зубов у *Deperetella* sp. из Кэмп Мэргет близко к 100. Однако этот экземпляр по размерам ближе к *D. cristata*, что может быть объяснено и более поздним возрастом деперетеллы из Кэмп Мэргет. Находки представителей рода *Deperetella* из более ранних горизонтов эоцена,

нежели Шара-Мурун (поздний эоцен) свидетельствуют о том, что тапироиды этого рода сосуществовали с представителями рода *Teleolophus* Matthew et Granger, 1925.

Геологический возраст. Эоцен, свита хайчин.

Местонахождение. Монголия, Заалтайская Гоби, Хайчин-Ула, II, верхний горизонт, отложения свиты хайчин.

В заключение приводится список тапирообразных, существовавших в эоцене и олигоцене Монголии и азиатской части СССР и представленных четырьмя семействами, двенадцатью родами и не менее, чем семнадцатью видами.

Отряд *Perissodactyla* Owen, 1848

Подотряд *Ceratomorpha* Wood, 1937

Надсемейство *Tapiroidea* Gill, 1872

Семейство *Isectolophidae* Peterson, 1919

Род *Isectolophus* Scott et Osborn, 1887

Isectolophus bogdulensis Reshetov, sp. nov.

Семейство *Helaletidae* Osborn, 1892

Подсемейство *Helaletinae* Osborn, 1892

Род *Helaletes* Marsh, 1872

Helaletes mongoliensis (Osborn, 1892)

Род *Veragromovia* Gabunia, 1961

Veragromovia desmatotheroides Gabunia, 1961

Подсемейство *Colodontinae* Wortman et Early, 1893

Род *Colodon* Marsh, 1890

Colodon orientalis Borissiak, 1918

Colodon inceptus Matthew et Granger, 1925

Семейство *Lophialetidae* (Matthew et Granger, 1925)

Подсемейство *Lophialetinae* Matthew et Granger, 1925

Род *Shlosseria* Matthew et Granger, 1926

Shlosseria magister Matthew et Granger, 1926

Род *Lophialetes* Matthew et Granger, 1925

Lophialetes expeditus Matthew et Granger, 1925

Род *Eoletes* Birjukov, 1974

Eoletes gracilis Birjukov, 1974

Подсемейство *Breviodontinae* Reshetov, 1975

Род *Breviodon* Radinsky, 1965

Breviodon minutus (Matthew et Granger, 1925)

Подсемейство *Rhodopaginae* Reshetov, 1975

Род *Rhodopagus* Radinsky, 1965

Rhodopagus sp. I

Rhodopagus sp. II

Rhodopagus minutissimus Reshetov, sp. nov.

Род *Pataecops* Radinsky, 1965

Pataecops microdon Reshetov, sp. nov.

Pataecops parvus Radinsky, 1965

Семейство *Deperetellidae* Radinsky, 1965

Род *Teleolophus* Matthew et Granger, 1925

Teleolophus medius Matthew et Granger, 1925

Teleolophus magnus Radinsky, 1965

Teleolophus beliajevi Birjukov, 1974

Род *Deperetella* Matthew et Granger, 1925

Deperetella ferganica Beliajeva, 1962

Deperetella khaitchinulensis Reshetov, sp. nov.

IV

МОРФОЛОГИЯ ЧЕРЕПА И ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА *LOPHIALETES EXPEDITUS* MATTHEW ET GRANGER, 1925

Редкость находок хорошо сохранившихся черепов и элементов посткраниального скелета азиатских тапирообразных обуславливает весьма слабую изученность их морфологии. Лучше известны в этом отношении раннетретичные *Tarigoidea* Западной Европы и Северной Америки (Fisher, 1964; Radinsky, 1965b). Описание скелета раннезоценового североамериканского гелалетида *Heptodon posticus*, выполненное Л. Радинским (1965b), до сих пор наиболее полное для третичных тапирообразных.

Значительно менее детально описаны Л. Радинским (1965a) череп и части скелета (в основном кисть и стопа) азиатского тапироида *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger.

Ранее, в 20-х годах нашего столетия, были описаны кости, кисти и стопы другого представителя *Lophialetidae* — *Shlosseria magister* Matthew et Granger, 1926 (Matthew, Granger, 1926). Также известны краткие описания отдельных костей посткраниального скелета, относимых с долей условности к деперетеллидам (Radinsky, 1965a), колодонам (Громова, 1960) и лофиалетидам (Бирюков, 1974a). Между тем изучение морфологии древнейших непарнопалых, в том числе и тапирообразных, важно для понимания ранних этапов адаптивной радиации группы в целом, а также конкретных филогенетических связей внутри отдельных семейств. В.О. Ковалевский отмечал необходимость изучения скелета копытных не только для развития эволюционных и морфологических представлений, но и для филогенетической систематики отдельных групп, "... так как умножение ископаемых форм, основанное лишь на признаках зубов, без соответственного знания скелета, скорее препятствует развитию палеонтологии, чем помогает ее прогрессу..." (В.О. Ковалевский, 1960, т. III, стр. 8).

В настоящее время получен новый более полный материал по *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925 из Монголии (Решетов, 1974b, 1976; Reshetov, 1977), описание которого приводится ниже.

ЧЕРЕП

Материалом для описания послужили два черепа с нижней челюстью хорошей сохранности, принадлежащие взрослым экземплярам (колл. ПИН, № 3403-1-2) и один полный череп ювенильной особи (колл. ПИН, № 3403-5a,б). Все материалы происходят из местонахождения Хайчин-Ула III.

Череп *Lophialetes expeditus* (рис. 8-12; табл. 6, ба) удлинненной формы, сравнительно низкий и узкий. Сагиттальный и затылочный гребни развиты сильно. Передний край орбиты у взрослых экземпляров расположен над M^3 . Носовые кости сильно укорочены. Мозговой отдел удлиненный, хорошо выражено посторбитальное (височное) сужение. Мозговой отдел превосходит по длине лицевой отдел. Надглазничные отростки хорошо развиты, имеется фронто-париентальное вдавление, глазницы большие, округлой формы.

Л и ц е в о й о т д е л. Граница лицевого и мозгового отделов черепа проводится по переднему краю орбиты. Длина лицевого отдела в среднем 90 мм. Носовая полость сравнительно широкая и высокая. Носовые вырезки широкие и далеко уходят назад, закругляясь над M^2 у взрослых особей. Роstralная часть в области

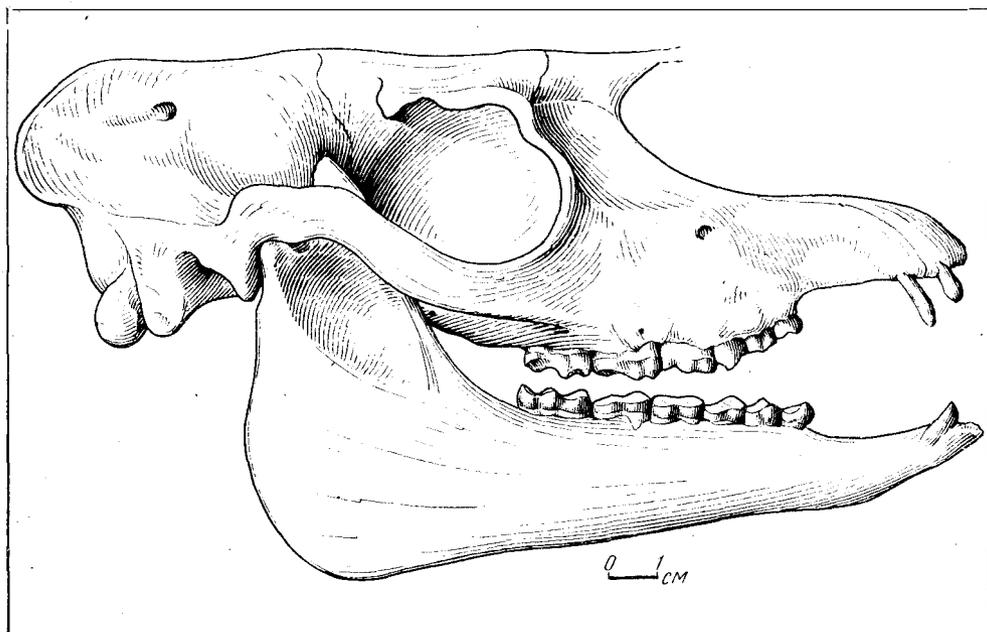


Рис. 8. *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, череп с нижней челюстью. № 3403-1а, б; ПИН; вид сбоку; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

Таблица 6

Размеры (мм) черепов *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925. Монгольская Народная Республика, местонахождения Хайчин-Ула III, средний-низы верхнего эоцена

Измерения	Колл. ПИН № 3403-1а	Колл. ПИН № 3403-2а	Колл. ПИН № 3403-5а
1. Длина от prosthion до заднего края condylus occipitale	184,0	190,0	?134,0
2. Длина от prosthion до нижнего края foramen occipitale	173,5	177,5	?127,0
3. Длина от prosthion до переднего края орбиты (лицевой отдел)	86,0	90,0	60,0
4. Длина от переднего края орбиты до заднего края condylus occipitale (мозговой отдел)	98,0	100,0	?74,0
5. Длина от переднего края nazalia до заднего края crista sagittalis (неполная)	138,0	—	—
6. Наименьшая ширина (в височном сужении)	30,0	30,0	30,0
7. Наибольшая ширина (на уровне скуловых дуг)	79,0	79,0	60,0
8. Высота над P ²	19,0	18,0	—
9. Высота над M ³	58,0	?51,0	—
10. Высота затылка от Basion до вершины crista occipitale	51,0	51,5	—
11. Ширина черепа на уровне processus jugularis	38,5	40,0	—
12. Ширина между латеральными краями condyli occipitale	30,0	32,0	—
13. Длина диастемы между I ³ и C	4,5	5,0	—
14. Длина диастемы между C и P ¹	16,2	15,1	—
15. Длина P ¹ -M ³	761,0	61,5	—
16. Длина P ¹ -P ⁴	—	25,5	—
17. Длина M ¹ -M ³	36,0	36,0	—

Размеры (мм) и индексы (%) нижней челюсти

Lophialetes expeditus Matthew et Granger, 1925, колл. ПИН 3403–16, Монгольская Народная Республика, местонахождение Хайчин-Ула III, средний – низы верхнего эоцена

1. Длина от передней точки симфиза до венечного отростка	124,0
2. То же до сочленованного отростка	139,0
3. Длина симфиза	32,5
4. Наибольшая ширина симфизного отдела	18,2
5. Наименьшая ширина симфизного отдела	14,9
6. Длина диастемы	29,0
7. Высота горизонтальной ветви под P_2	17,0
8. То же под P_4-M_1	20,1
9. Высота восходящей ветви до вершины венечного отростка (неполная из-за повреждения)	81,0
10. То же до вершины сочленованного отростка	66,0
11. Ширина восходящей ветви	49,0
12. Ширина выемки между отростками восходящей ветви	4,5
13. Длина P_2-P_4	23,0
14. Длина P_2-M_3	61,9
15. Длина M_1-M_3	38,9

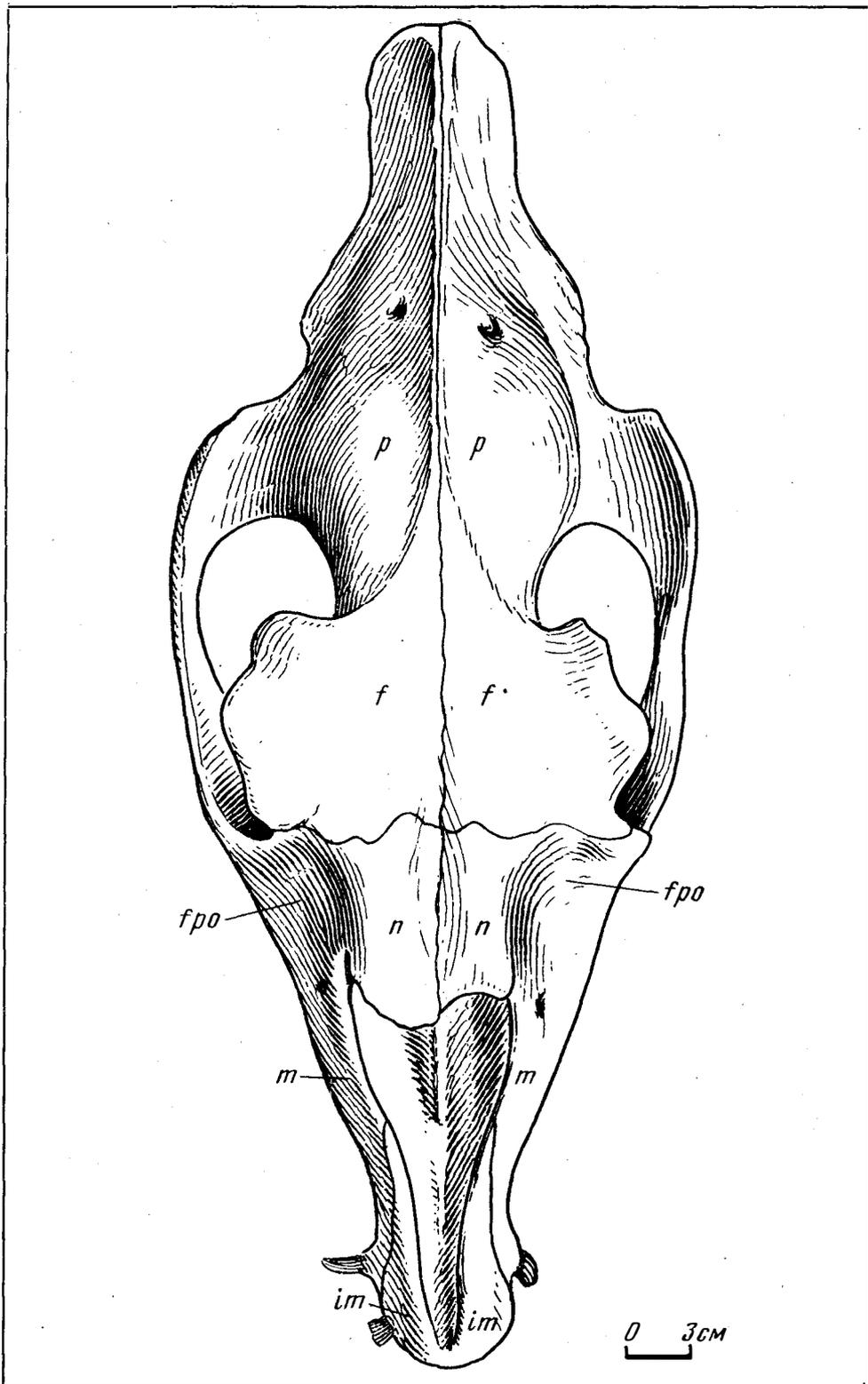
Индексы (%)

1. Длина симфиза (3)	26,2
Длина челюсти (1)	.
2. Длина симфиза (3)	23,4
Длина челюсти (2)	
3. Наименьшая ширина симфизного отдела (5)	81,9
Наибольшая ширина симфизного отдела (4)	
4. Наименьшая ширина симфизного отдела (5)	45,8
Длина симфиза (3)	
5. Наибольшая ширина симфизного отдела (4)	56,0
Длина симфиза (3)	
6. Высота восходящей ветви (9)	65,3
Длина челюсти (1)	
7. Высота восходящей ветви (9)	58,9
Длина челюсти (2)	
8. Длина диастемы (6)	89,8
Длина симфиза (3)	
9. Длина P_2-P_4 (13)	38,1
Длина P_2-M_3 (14)	
10. Длина P_2-P_4 (13)	57,9
Длина M_1-M_3 (15)	
11. Длина диастемы (6)	46,0
Длина P_2-M_3 (14)	

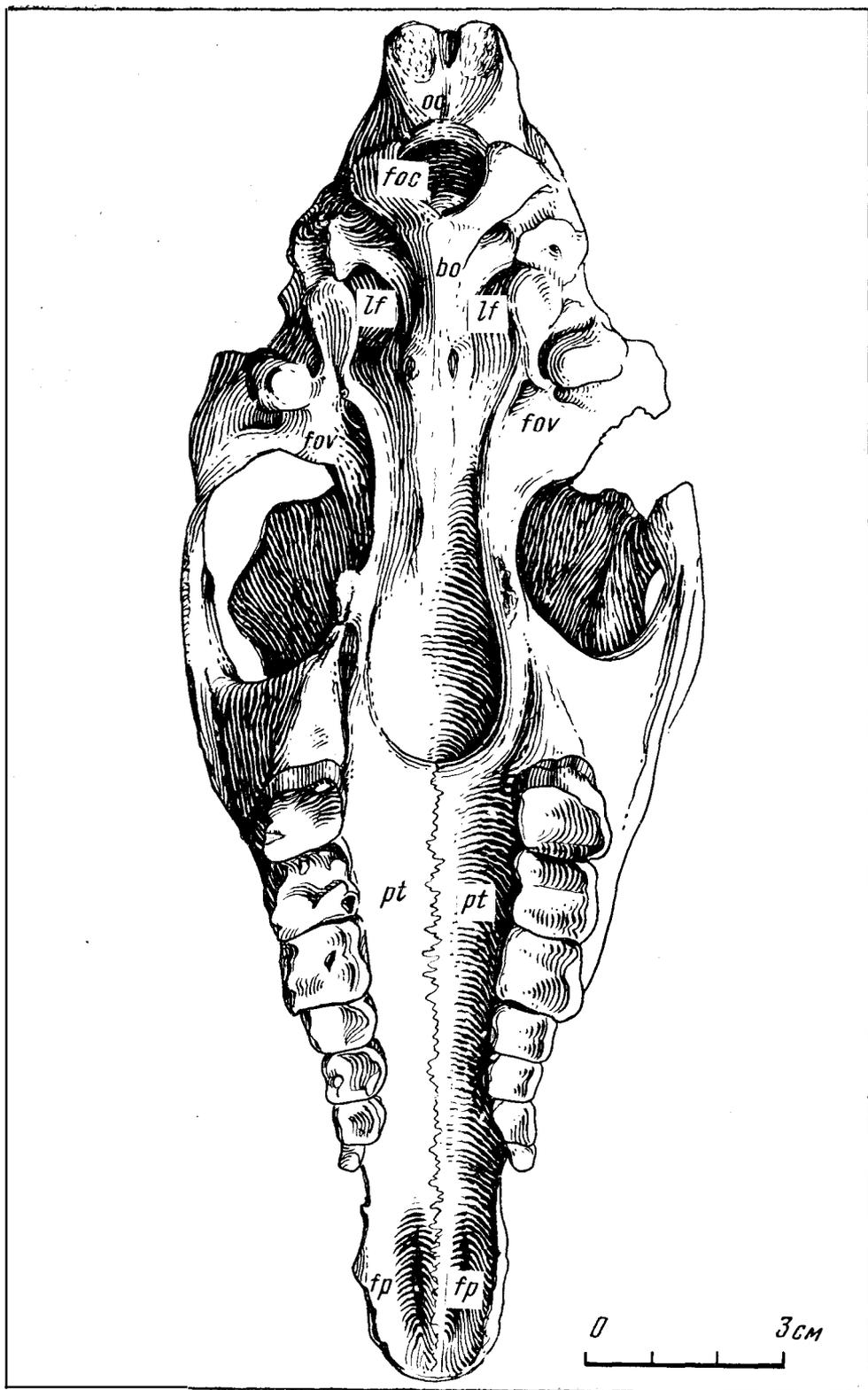
диастемы суживается, резцовая область несколько расширена. Ширина черепа по передним краям орбит 65 мм, над диастемой 22 мм, над I^3 – 23,5 мм. Высота максиллы над M^3 58 мм. У ювенильных форм лицевой отдел еще более укорочен по сравнению с мозговым (63 мм), максимальная высота лицевого отдела (над P^4-M^1) – 41,5 мм, ширина над диастемой – 18,0 мм, над I^3 – 19,5 мм. Верхнечелюстные кости изогнуты в дорзальном направлении, что придает черепу несколько "бульдогообразное" очертание.

Межчелюстная кость (*os intermaxillare*). Несросшаяся, низкая, вытянутая, парная кость. В передней части несет по три резца, распространяется назад до уровня P^2 , постепенно сужаясь. Максимальная высота (над I^3) – 14 мм. У молодых особей *intermaxilla* имеет более округлое очертание. Ее максимальная длина 27,5 мм, высота – 11 мм (над I^3) и она окаймляет переднюю конечность *fissura palatina*.

Верхнечелюстная кость (*os maxillare*). Относительно высокая кость. Наибольшая высота над задней стенкой M^2 – 47 мм, наибольшая длина 99 мм.



Р и с. 9. *Lophialetes exorditus* Matthew et Granger, 1925, череп, № 3403-1a, ПИН; вид сверху; р — теменные кости, f — лобные кости, fpo — предглазничная ямка, n — носовые кости, m — верхнечелюстные кости, im — межчелюстные кости; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен



Р и с. 10. *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, череп, № 3403-2а, ПИН; вид снизу;

fr – небная щель; pt – небная кость, bo – основание затылочной кости, fac – отверстие затылочной кости, oc – затылочная кость, fov – овальное отверстие, lf – рваное отверстие; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

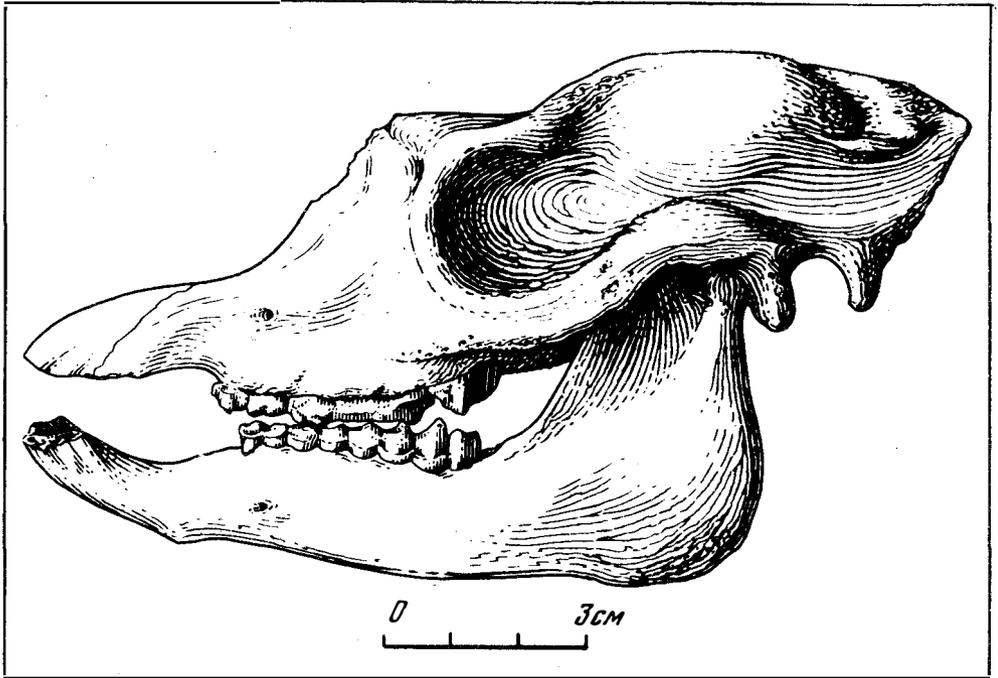
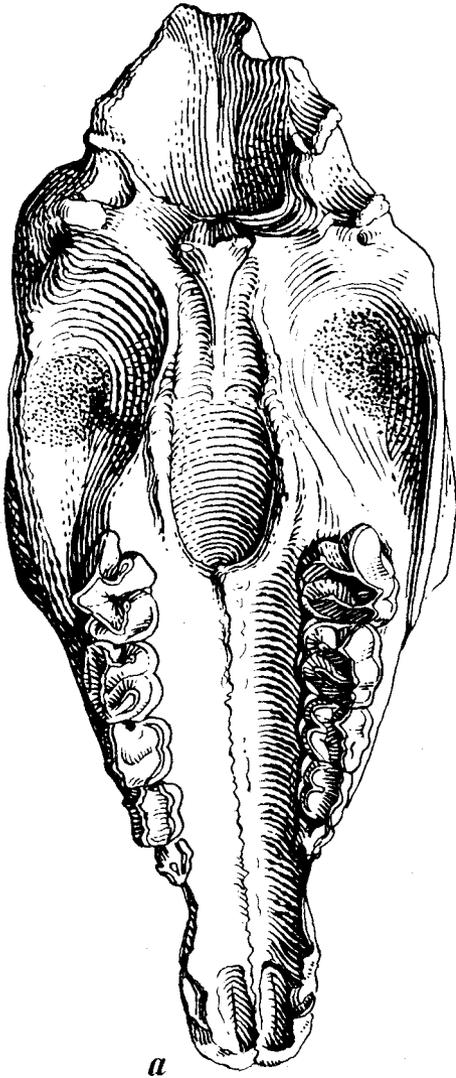


Рис. 11. *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, череп с нижней челюстью ювенильного экземпляра, № 3403-5 а, б; ПИН; вид сбоку; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

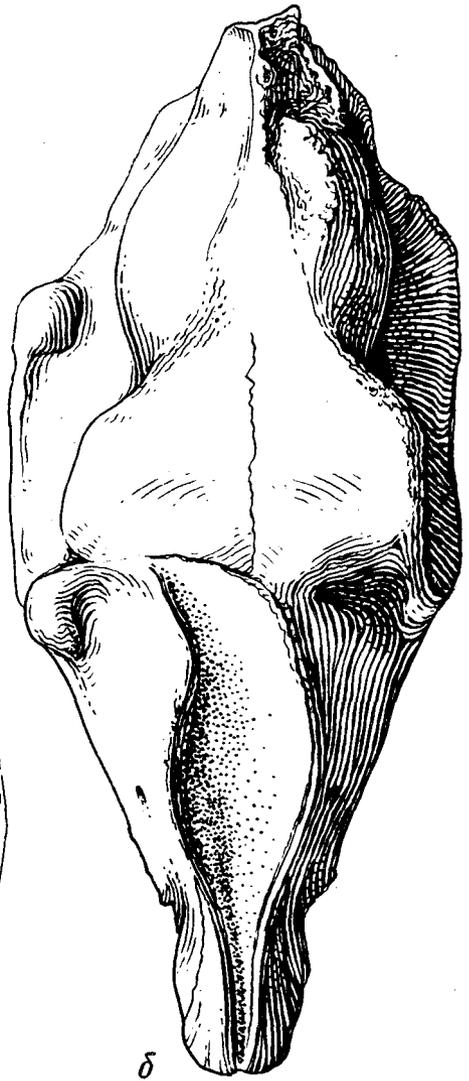
Foramen infraorbitalis расположено над передним краем M^1 , относительно крупное отверстие. Crista facialis полого выступает в средней, наиболее высокой части maxilla, он постепенно сходит на нет на уровне M^1-M^2 . Верхняя часть кости вместе с ossae lacrimale frontale и nasale образуют хорошо выраженную fossa praeorbitalis и намечающуюся продолговатую впадину — дивертикулом, где начинается musculus levator labii maxillaris proprius. Надальвеолярная часть maxilla очень шероховатая, здесь ясно выражены места прикрепления musculus masseter и губных мышц (m. buccalis). Поверхность костного неба гладкая и плоская. Костное небо почти не образует свода. Fissura palatina длинная и узкая, наибольшая длина 15,5 мм, ширина не более 4 мм. Хоаны открываются на уровне M^3 . У молодых особей os maxilla относительно более высокая (max. высота 37,5 мм) и короткая (max. длина 61,0 мм). Foramen infraorbitale расположено над задним краем dP^2 . Fissura palatina относительно более короткая и широкая. Хоаны открываются на уровне M^1 .

Н о с о в а я к о с т ь (os nasale). На экземпляре лучшей сохранности передние их концы обломаны (колл. ПИН, № 3403, 1а, рис. 5-6). Однако видно, что носовые кости сильно укорочены, и их передние края, по-видимому, не простирались далее переднего окончания P^2 . Носовые вырезки очень крупные, задние края их расположены над M^2 , носовые кости ориентированы несколько дорзально, что особенно подчеркивается фронто-париетальным вдавлением. Носовая полость обширная, однако, ее внутренняя структура не сохранилась. Предглазничная ямка (fossa praeorbitalis) глубокая, слегка вытянутая в дорзо-вентральном направлении, расположена выше переднего края орбиты. По линии шва, разделяющего обе nasalia, проходит глубокая долинка. Горизонтальная и вертикальная плоскости носовой кости расположены относительно друг друга почти под прямым углом.

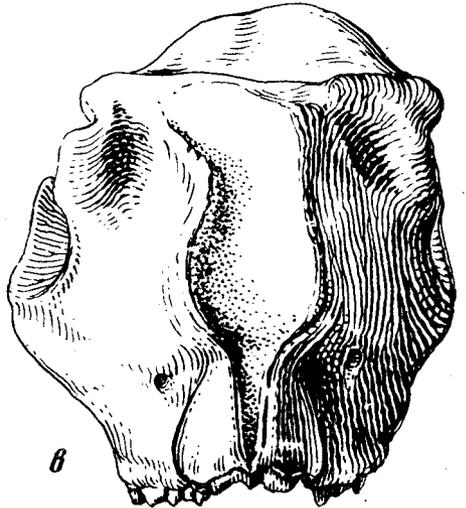
Рис. 12. *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, череп ювенильного экземпляра, № 3403-5а, ПИН; а — снизу, б — сверху, в — спереди; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен



a



b



b

0 3cm

Слезная кость (os lacrimale). Расположена на границе лицевого и мозгового отделов черепа, занимает довольно обширную область на передней части орбиты. *Processus lacimalis* относительно крупный трапецевидной формы, прикрывает глазницу с передне-дорзальной стороны.

Мозговой отдел. Черепная коробка сравнительно низкая, удлинённой формы. Мозговая полость умеренно развита, занимает объем примерно в 1,5 раза меньший, чем у собак такого же размера. Орбиты крупные, сильно развит *processus supraorbitalis*. Череп чрезвычайно узок в посторбитальном сужении (ширина — 30,0 мм). Скуловые дуги неширокие (максимальная ширина между крайними точками — 79 мм). Сильно развиты затылочный и стреловидный гребни. Отношение длины лицевого и мозгового отделов у взрослых экземпляров 88%. У молодых — около 80%.

Скуловая кость (os zygomaticum). Нижний край скуловой кости образует острый, шероховатый гребень — место прикрепления *musculus masseter*. Скуловой отросток длинный и неширокий.

Лобная кость (os frontale) крупная с сильно развитым *processus supraorbitalis*, закрывающим орбиту с дорсальной стороны. *Os frontale* занимает значительную часть орбиты, образуя в ней трапецевидную фигуру, ограниченную спереди слезно-лобным швом, сзади фронто-париетальным и вентрально — сфено-фронтальным. Дорзальная сторона лобной кости сильно изогнута, в задней трети ее четко выделяется *crista frontalis externa* — линия прикрепления передне-дорзальной порции *musculus temporalis*. *Crista frontalis externa* сходится к основанию сагиттального гребня. Лобно-теменной шов четко виден на экземпляре № 3403—2а.

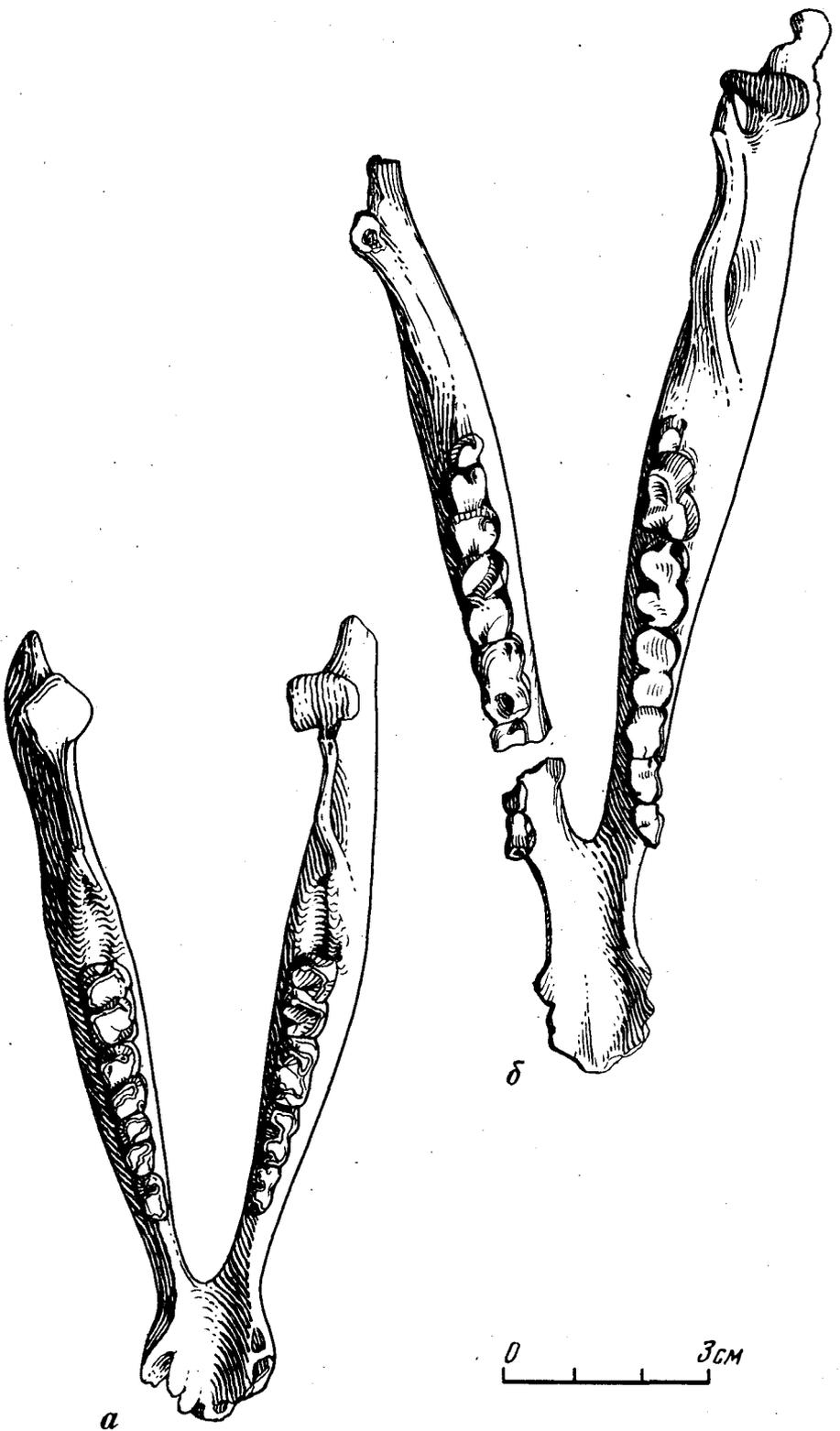
Теменная кость (os parietale) занимает значительное пространство, ограниченное спереди хорошо видимым лобно-теменным швом, латерально-горизонтально проходящим височно-теменным швом и позади окципито-париетальным швом. Место соединения париетальных костей образует сагиттальный гребень, увеличивающийся назад. На задне-дорзальной поверхности теменной кости открывается круглое парное отверстие для сосудов и четко выраженные борозды и шероховатости для прикрепления височной мышцы (*m. temporalis*).

Чешуйчатые височные кости (squamae ossae temporalis) вертикально подняты, но не заходят высоко ввиду сильного развития теменной области. Скуловой отросток височной кости неширокий и относительно короткий; он поднимается круто вверх, образуя с височной областью небольшую, но глубокую ложбинку. *Fossa mandibularis* относительно глубокая и узкая в передне-заднем (антеро-постериальном) направлении, слегка поднята дорзально, в латеральной части широкая и крупная. *Processus retroarticularis* ограничивает спереди слуховой отдел. Височный гребень (*Crista temporalis*) сильно развит и ограничивает вентрально область распространения височной мышцы (*m. temporalis*). В передней части он переходит в скуловой отросток чешуйчатой кости, в задней части сливается с затылочным гребнем (*crista occipitalis*). *Pars mastoidea* массивная и бугристая.

Затылочная кость (os occipitale) (рис. 11б) характеризуется сильно развитым *crista occipitalis*, соединяющимся дорзально с *crista sagittalis*, а латерально с *crista temporalis*. Сагиттальный, затылочный и височный гребни четко ограничивают площадь распространения *musculus temporalis*. Затылочный и сагиттальный гребни в профиле наклонены сильно вентрально. На внутренней поверхности *crista occipitalis* четко обозначена площадка для прикрепления (*m. rectus capitis*). Затылочная поверхность черепа в плане напоминает треугольник с острым дорзальным углом. Затылочные мыщелки (*Condylus occipitale*) узкие, удлинённой формы, направлены назад и вентрально. *Foramen occipitale* крупное. *Processus jugularis* массивный и короткий. С вентральной стороны открывается парное крупное отверстие *foramen nervus hypoglossus* для XII пары нервов — *nervus hypoglossus*.

Рис. 13. *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, нижняя челюсть;

а — ювенильного экземпляра, № 3403—5б, ПИН; б — взрослого экземпляра, № 3403—2б, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен



Basioccipitale относительно длинная, **Tuberculi pharyngei** крупные и сильно выдаются вентрально, что свидетельствует о развитии соответствующей мышцы. Граница **basioccipitale** проходит на уровне переднего края **fossa mandibularis**.

Слуховая область. Слуховые кости полукруглые с латеральной стороны, плоские. **Porus acusticus externa** очень крупное.

Bullae tympanici не развиты. **Processus muscularis** с широким основанием, конец его разрушен.

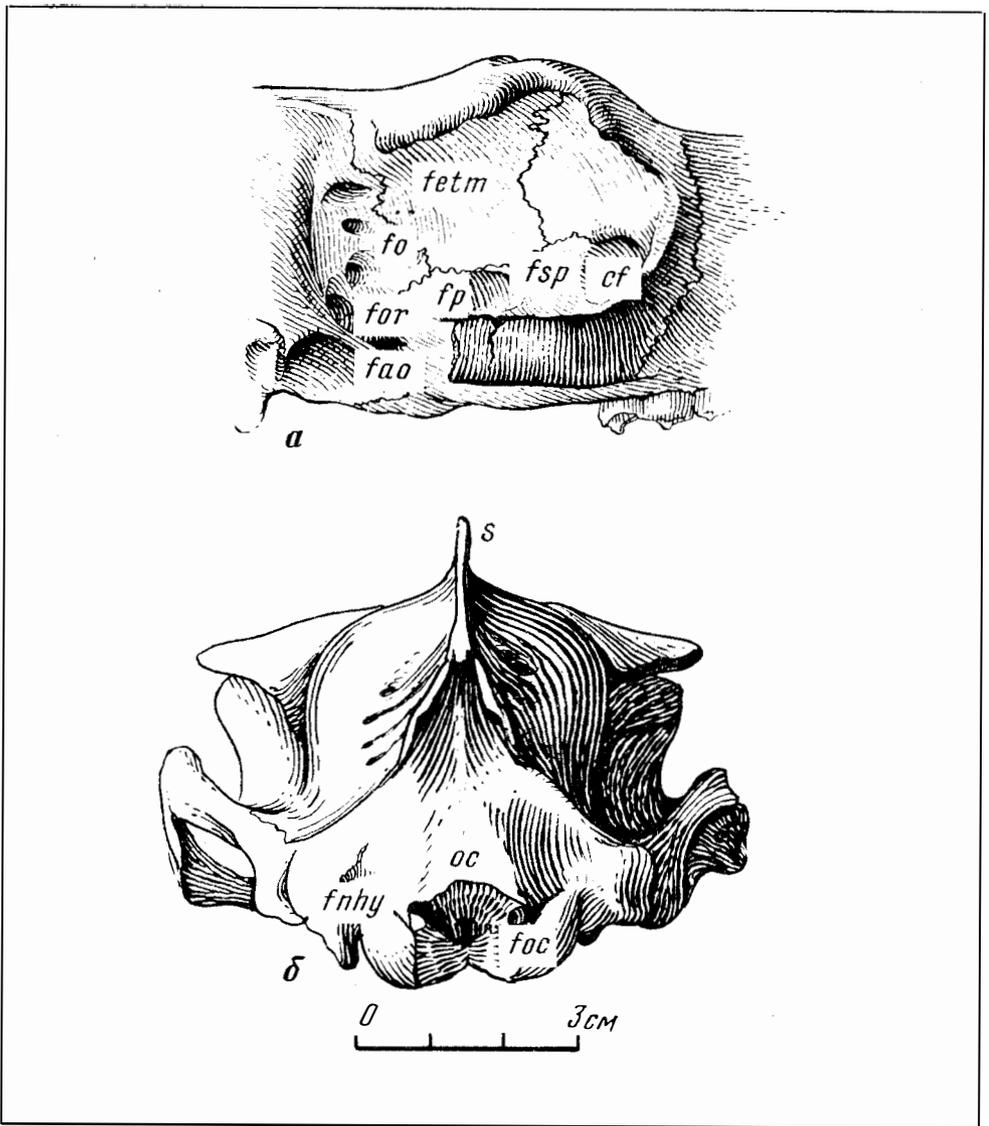
Нижняя челюсть (mandibula) хорошо представлена на экземпляре 3403 - 16, 3403-56 (рис. 13, табл. изм. 6а). Первое описание было дано Л. Радинским (Radinsky, 1965a, 238-239). Горизонтальная ветвь челюсти сравнительно низкая, постепенно уменьшающаяся от M_1 к P_1 . Диастема сравнительно длинная и узкая с расширенной симфизной частью. Симфиз несколько удлинен. На уровне диастемы и под P_2 расположены два маленьких отверстия. Восходящие ветви широкие в основании. Задний угол челюсти округлой формы, плавно выдается назад по отношению к верхней части восходящей ветви. **Fossa masseterica** глубокая, четко выделяется и занимает около 1/3 латеральной поверхности восходящих ветвей, что свидетельствует о сильном развитии внутренней порции **musculus masseter**. Сочленованный отросток низкий, суставной валик удлиненный, наклонен к внутренней поверхности челюсти. Венечный отросток значительно выше сочленовного, равномерной ширины на всем протяжении и в верхней трети отклонен назад. Задние края челюсти несколько загнуты медиально, ограничивая с внутренней поверхности обширную площадь, где прикрепляется задняя порция **musculus pterygoideus**. Нижние челюсти молодых особей имеют относительно более низкие и вздутые горизонтальные ветви.

Зубы. I^{1-3} с расширенными, уплощенными коронками. I^3 не увеличен сравнительно с другими резцами. Клык - С - отделен от резцов небольшой диастемой в 4-5 мм; он треугольной формы, плоский с острой вершинкой. P^1-P^4 немольаризованы, P^1 - треугольной формы, P^2 - субквадратной. Воротничок хорошо развит на переднекоренных зубах. Протолоф и металоф образуют V-образную фигуру. M^1-M^2 - квадратной формы. Эктолоф удлинен. Парастиль ниже паракона, отделен от него глубокой складкой. Метакон слегка смещен лингвально, что придает очертаниям коронки почти квадратную форму. Воротничок хорошо развит на передней стенке на M_1 и M_2 , а также четко выделяется в области метакона на эктолофе. Протолоф и металоф несколько скошены по отношению к эктолофу. M^3 имеет более короткую заднюю стенку сравнительно с M^{1-2} . Металоф относительно и абсолютно короче, чем у предыдущих. Парастиль некрупный, достаточно четко обособлен. Метакон хорошо развит и уплощен, I_{1-3} с уплощенными расширенными коронками, I_3 слегка крупнее, чем I_{1-2} . Диастема между С и резцами не развита. Клык треугольный, округлый зуб. P_1 отсутствует на некоторых экземплярах. Коронки P_{2-4} прямоугольной формы. M_{1-3} обладают относительно высокими и острыми протолофидами и гиполофидами. Паралофиды металофиды удлиненной формы. На M_3 развит гипоконулид.

Молочные зубы. dP^1 близок по строению коронки к P^1 , а dP_1 к P_1 , и по предложению Л. Радинского (Radinsky, 1965a, p.191) dP^1 , возможно, не сменяются у *L. expeditus*, dP^2 субмоляризован, dP^{3-4} моляризованы полностью. dP_2 подобен P_2 , но меньших размеров, dP_3 субмоляризован, dP_4 моляризован полностью.

ОТВЕРСТИЯ ДЛЯ ПРОХОЖДЕНИЯ ОСНОВНЫХ СОСУДОВ И НЕРВОВ ГОЛОВЫ

В области орбиты (рис. 14а) открываются последовательно очень крупное внутреннее отверстие **canalis infraorbitalis**, сквозь которое проходит **arteria infraorbitalis**, и ответвление второй ветви у пары черепно-мозговых нервов - **nervus infraorbitalis**. Ниже, на границе области распространения орбитальной части **os sphaenoideum** открываются очень крупное, овальной формы **foramen sphaenopalatinum** и, следующее за ним, более мелкое **foramen palatinum**, служащие для прохождения соответствующих сосудов и нервов. На задней части орбитальной порции лобной кости открываются **foramina ethmoidea**, через которые проходят **nervus**

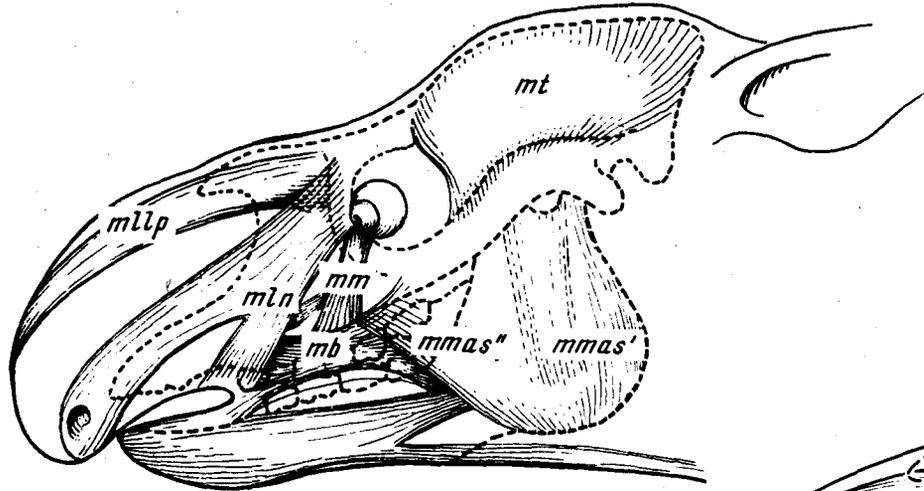


Р и с. 14. Отверстия для прохождения основных сосудов и нервов головы

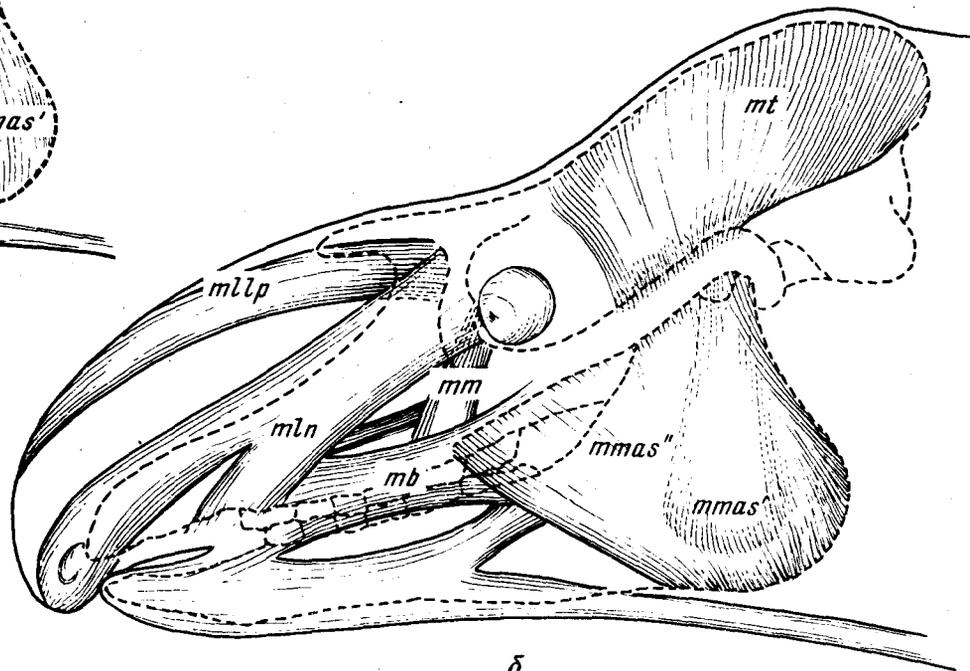
а – область орбиты: fo – отверстие для зрительного нерва, cf – лицевой канал, fsp – отверстие сфенопалатинум, fp – отверстие небной кости, for – глазничная щель, fao – переднее отверстие крыловидного канала, fetm – решетчатое отверстие; б – затылочная область: s – стреловидный гребень, oc – затылочный гребень, foc – затылочное отверстие, fohy – отверстие для языкоглоточного нерва

ethmoidalis и arteria ethmoidalis. В задней трети орбиты, в области распространения орбитальной части os sphaenoides, последовательно открываются округлое foramen opticum для nervus opticus и далее расположено вентральное большое, вытянутое в дорзо-вентральном направлении отверстие, соответствующее по своему местоположению fissura orbitalis, через которую проходят нервы III пары (n. oculomotorius), IV пары (n. trochlearis) и у V пары (n. trigeminus), а также VI пары (n. abducens). Здесь также открывается маленькое отверстие (f. rotundum), служащее для прохождения ветви тройничного нерва. Вентрально по отношению к fissura orbitalis открывается foramen alare orale – вход в canalis alaris, через который проходит крупная arteria maxillaris.

В базальной части черепа расположено заднее отверстие крыловидного канала



a



δ

(foramen alare aborale). Далее с латеральной стороны basioccipitale открывается foramen lacerum, служащее для прохождения IX, X и XI пар нервов (nervus glossopharyngeus, nervus vagus, nervus accessorius), а также здесь подходит к мозгу крупная arteria carotica interna. Примерно в 7 мм впереди и латеральнее последнего расположено foramen ovale, через которое проходит третья ветвь (nervus mandibularis) V пары нервов (nervus trigeminus). С вентральной стороны от затылочных мышцелков открывается относительно крупное foramen nervus hypoglossi, служащее для прохождения XII-й пары нервов (n. hypoglossus).

ОСНОВНЫЕ МЫШЦЫ ГОЛОВЫ

При реконструкции мускулатуры ископаемых позвоночных, как указал Ю.А. Орлов, исследователь сталкивается с двумя основными затруднениями: "... одно из них заключается в некоторой неустойчивости мест начала и окончания одних и тех же мускулов у разных млекопитающих; это ведет к неуверенности при реконструкции мускулатуры на ископаемом материале и некоторой гадательности самих реконструкций. Другой, в принципе устранимый момент — далеко не всегда достаточная изученность современного сравнительного материала..." (Орлов, 1947, стр. 44). Известны немногие работы, посвященные анатомии головы современных тапиров (Cuvier, 1835, 1849; Murie, 1872; Bressou, 1961). Автором проведена также препаровка основных мышц современного *Tapirus terrestris* из коллекций ЗИН АН СССР. Однако строение черепа *Lophialetes exeditus* значительно отличается от такового у современного тапира, а следовательно, первое положение, выдвинутое Ю.А. Орловым относительно реконструкции мускулатуры, здесь справедливо. Реконструкции подвергаются, как правило, две группы — наиболее крупные мышцы лицевого отдела и жевательные мышцы. Они реконструируются лишь по отпечаткам на костях черепа. Более детальная реконструкция для древнейших представителей позвоночных, включающая и реконструкцию более поверхностных мышц, как правило, граничит с вымыслом. К этому положению, разумеется, не относится опыт более детальной пластической реконструкции лица человека, где применяется иная методика (реконструкция не по отдельным мышцам, а по толщине тканей) и имеется колоссальный сравнительный материал (Герасимов, 1956).

Мышцы лицевого отдела. Наиболее явные отпечатки в области лицевого отдела черепа (рис. 15) указывают на сильное развитие носовых и губных поднимателей. Предглазничная ямка у *L. eseditus* хорошо развита и поднята под передним краем орбиты. Ее стенки испещрены следами прикрепления сильного поднимателя верхней губы — *m. levator labii maxillaris proprius*; у современного тапира этот мускул шнуровидной формы и имеет довольно компактную область прикрепления над орбитой. На черепе у *L. eseditus* заметна довольно обширная зона для прикрепления этого мускула, что позволяет предположить его относительно сильное развитие. Отчетливые шероховатости на переднем крае орбиты позволяют реконструировать и зону отхождения носогубного поднимателя — *m. levator nasolabialis*, который у современного *Perissodactyla* разделяется в рыльной части на две части — одна из них прикрепляется на уровне диастемы, другая над передним краем межчелюстных костей. Развитие шероховатости на *processus lacrimalis* указывает на место прикрепления *m. malaris*. Также благодаря развитию шероховатости в нижней трети преорбитальной зоны; возможно установить (с некоторой долей условности) место прикрепления этой мышцы. Надальвеолярная часть *maxilla* бугристая и шероховатая. Здесь угадываются места прикрепления губных мышц — *m. buccalis*, вероятно, сильно развитый у *L. exeditus*. Весьма трудно что-либо предположить об окончаниях перечисленных мышц, не имеющих отпечатков на кости. Однако,

Р и с. 15. Реконструкция мышц головы *Lophialete exeditus* Matthew et Granger, 1925

а — ювенильная особь; б — взрослая особь

mlpr — подниматель верхней губы, mln — носогубный подниматель, mm — *m. malaris*, mb — щечные мышцы, mt — височная мышца, mmas' — глубокая порция жевательной мышцы, mmas'' — поверхностная порция жевательной мышцы

судя по площади прикрепления на костях черепа, глубокая мускулатура лицевого отдела черепа у *L. exeditus* была чрезвычайно подвижна, в особенности мышцы, связанные с движениями области верхней губы и носа.

Жевательная мускулатура. Сильно развитые стреловидный, затылочный и височный гребни, а также испещренная бороздами и шероховатостями область поверхности черепа, ограниченная этими гребнями, свидетельствует о сильном развитии височной мышцы — *m. temporalis*. Следует отметить значительное развитие этой мышцы и у современного тапира (Murie, 1872; Bressou, 1961). Глубокая и обширная *fossa masseterica* на нижней челюсти свидетельствует о сильном развитии глубокой части жевательной мышцы (*m. masseter*). Нижний край скуловой кости у *L. exeditus* шероховатый, он ограничивает спереди область прикрепления поверхностной части *m. masseter*. Задняя часть *m. masseter* крепится на округленном заднем крае нижней челюсти, где видны четкие следы прикрепления мышцы. Таким образом, область распространения поверхностной части *m. masseter* весьма обширна — она начинается примерно над M^2 и продолжается вплоть до заднего края нижней челюсти. Углубление в торце восходящей ветви над M^3 — указывает на прикрепление в этом месте *m. depressor labii mandibularis*. Обширная депрессия на внутренней поверхности в базальной части восходящих ветвей нижней челюсти ограничивает область распространения *m. pterygoideus (medialis)*, верхняя треть которой (*m. pterygoideus*) крепится на отростках крыловидной кости черепа.

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕРЕПА

Как отмечал еще В.О. Ковалевский, среди современных непарнокопытных одним из наиболее примитивных являются тапиры (Ковалевский, 1960, т. III). Однако череп современного тапира существенно отличается от черепа эоценовых гелалетид — предковых форм для всех *Tapiridae*. Как показал Л. Радинский (Radinsky, 1965a), изменения, происшедшие в течение 50 млн лет в строении черепа у представителей надсемейства тапирообразных от раннеэоценовых галалетид до современного *Tapirus* происходили по трем основным направлениям: 1) развитие хобота; 2) усиление специализации жевательного аппарата; 3) сравнительное увеличение объема мозга. Это повлекло ряд изменений в костях черепа и черепной мускулатуре.

Развитие хобота связано с существенными перестройками лицевого отдела черепа. Носовые вырезки современного тапира увеличены и подняты над глазами. Носовые кости сильно укорочены и не достигают уровня P^1 . Развитие лобных пазух (фронтального синуса) и высоко приподнятые носовые кости у *Tapirus* также отличают его от древних предковых форм. Дивертикулум (хрящевой мешочек, открывающийся в носовой канал) расположен у *Tapirus* не в носовой вырезке, а вынесен в длинную широкую ложбинку, которая расположена над восходящим отростком верхней челюсти и протягивается наверх вдоль заднего края носовой вырезки, спирально закружляясь в заднем углу носовых костей (Murie, 1872; Bressou, 1960; Radinsky, 1965b). По данным Л. Радинского (Radinsky, 1965b), у раннеэоценового гелалетиды *Heptodon posticus* подобная борозда, либо ямка отсутствует, что указывает на крайне малую степень развития дивертикулума у раннеэоценовых тапиридов. У *Heptodon* дивертикулум помещался, по-видимому, в носовой вырезке, почти неразвитой у этой формы, подобно современным лошади и носорогам. Развитие хобота у тапира повлекло также и общее укорочение лицевого отдела черепа, смещение назад носовой полости и перемещение вперед области орбит. *Lamina cribrosa* у *Tapirus* расположена на уровне заднего края глазниц, и носовая полость с лабиринтом располагается между глазами. В то же время межчелюстные кости у тапира значительно вытянуты. I^3 у *Tapirus* крупнее предыдущих и функционирует как небольшой бивень, с чем связано, по-видимому, и усиление межчелюстной кости.

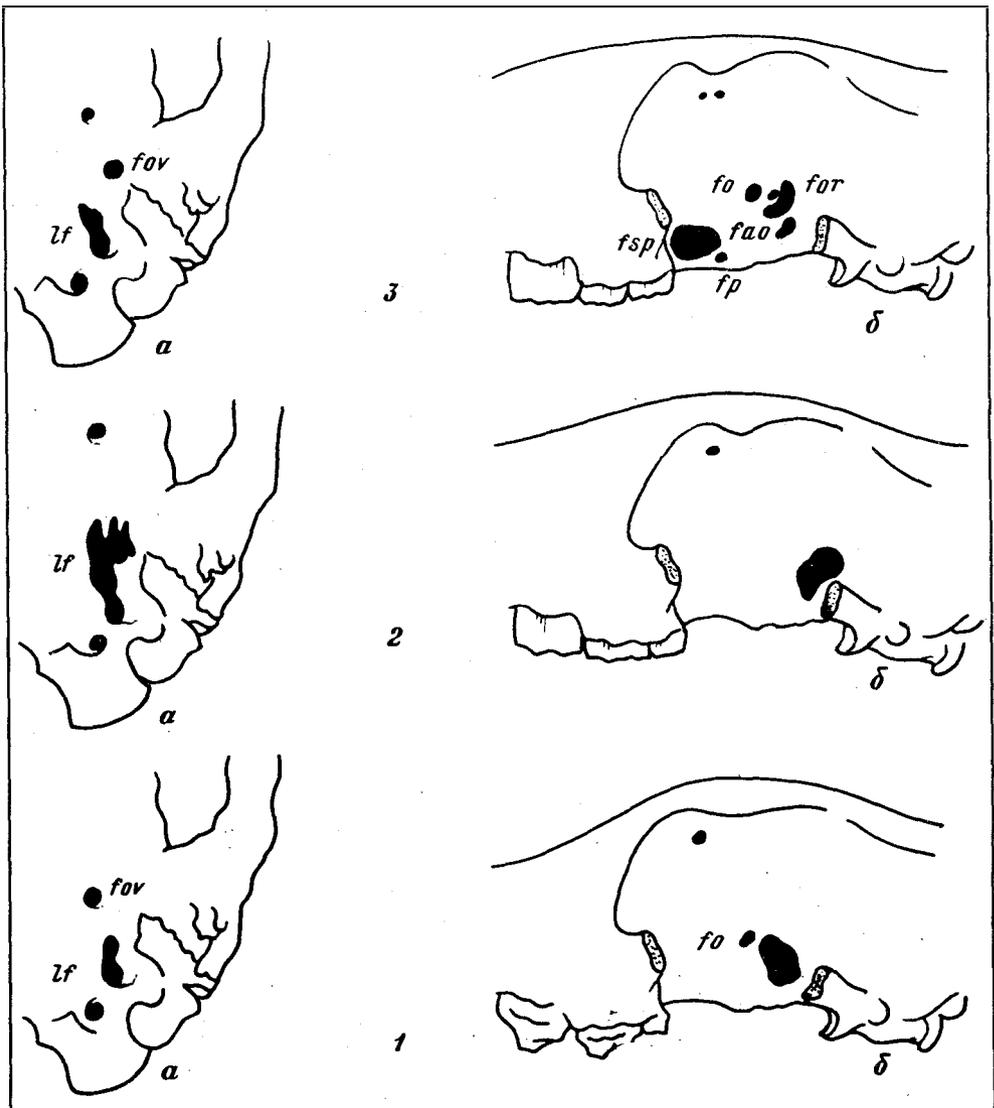
Изменения, связанные с жевательным аппаратом, обусловлены в основном перестройкой зубов, а соответственно и изменением способа пережевывания пищи. Если зубная система у *Heptodon* еще довольно примитивна, то у современных тапиров зубы в значительной степени специализированы — биллофодонтны. Метакон

смещен лабиально, металоф удлиннен, эктолоф относительно короче, паралофид и мегалофид редуцированы, на M_3 утрачен гипоконулид. Если у раннеэоценового *Heptodon posticus* коренные зубы в большей степени стираются между лингвальной стороной эктолофа на верхних зубах и лабиальной стороной паралофида и металофида на нижних, причем одинаково на верхних и нижних поперечных гребнях, то у *Tarirus* стирание происходит вдоль поперечных лофов, причем стираются передние стороны протолофа и металофа на верхних зубах и соответственно задние стороны протолофида и гиполофида на нижних. Вместе с тем происходит моляризация переднекоренных зубов, причем у *Heptodon* эти зубы немольаризованы вовсе, а у современных представителей *Tarirus* первые два переднекоренных зуба субмоляризованы, третий и четвертый моляризованы полностью. Результатом моляризации явилось увеличение площади жевательной поверхности у современных тапиров. По-видимому, в связи с этими изменениями зубной системы, передний край *m. masseter* у *Tarirus* смещен вперед и располагается над M^1 , в то время как у *Heptodon* он располагался над M^2 . Функционально такое перемещение усиливает жевательную мышцу, поскольку увеличивает рычаг *m. masseter* (расстояние от переднего края прикрепления до сочленения нижней челюсти).

Наконец, в перестройке черепа отразилось и увеличение объема мозга в ряду *Heptodon—Tarirus*. У *Tarivoidea*, так же как и у лошадиных, основным изменением в эволюции мозга было увеличение полушарий и относительное уменьшение в размерах *bulbus olfactorius* (Edinger, 1948; Radinsky, 1965b). Если у *Heptodon* (по данным Радинского) обонятельные доли мозга сравнительно крупные и занимали большую часть фронтальной области черепа, располагаясь на одном уровне (горизонтально) по отношению к мозгу, то у современных тапиров *B. olfactorius* сравнительно короче и занимает лишь третью часть лобной области черепа, а также смещены несколько вниз. Вследствие того, что носовая полость у *Tarirus* сильно увеличена, а носовые кости приподняты и чрезвычайно короткие, носовые камеры расположены под передним окончанием лобных костей, а внешние и внутренние стенки лобных костей разделены полностью (фронтальным синусом). Благодаря увеличению размеров полушарий мозга у современных тапиров, черепная коробка стала относительно шире, а сагиттальный и затылочный гребни ниже и не отклонены назад, как у современных форм. Увеличение площади покровных костей черепа обеспечивает достаточно места для прикрепления височных мышц, однако уменьшение размеров черепных гребней может свидетельствовать об ослаблении функции *m. temporalis*. Слияние овального и рваного отверстий у современных тапиров, так же как у современных лошадей и носорогов, может быть лишь отчасти объяснено большим развитием мозга у современных *Perissodactyla*, по сравнению с древнейшими представителями отряда. Изменения, которым подвергался череп тапироидов в линии *Heptodon—Tarirus*, отражают самые общие тенденции для всех *Tarivoidea*, причем в различных их группах, существовавших в палеогене, могли проявляться только некоторые из них.

Особенности черепа *L. expeditus* позволяют высказать предположения об их функциональном значении и наметить основные направления морфологических преобразований у *Lophialetinae*.

Череп *Lophialetes expeditus* во многом близок к раннеэоценовому американскому тапироиду из семейства *Helaletidae—Heptodon posticus* Cope, 1882 (Radinsky, 1965b). Однако череп *L. expeditus* имеет черты специализации, отличающие его от первоначального примитивного типа, характерного для всех ранних непарнопалых, например, *Hyracotherium* и *Heptodon* (Kitts, 1956; Radinsky, 1965b). В первую очередь, эти отличия относятся к лицевому отделу — у *L. expeditus* он укорочен (у *Heptodon* лицевой отдел превосходит по длине мозговой), носовые кости сильно редуцированы по сравнению с таковыми у *Heptodon* и *Hyracotherium* (у *Heptodon* носовые кости простираются вперед до уровня симфиза и контактируют с межчелюстными). Соответственно увеличены и носовые вырезки, в то время как у *Heptodon* задние края носовых вырезов расположены над P^1 , а у *Lophialetes expeditus* — над M^2 . У *L. expeditus* также сильнее развиты *fossa praeorbitalis*. Пе-



Р и с. 16. Схематическое изображение расположения основных отверстий черепа у различных представителей древнейших копытных (по Edinger, Kitts, 1954 с изменениями и дополнениями): а – область основания черепа, б – область орбиты
 1 – кондилартры семейства Rhinacodontidae; 2 – лошадеобразное гиракотерий; 3 – раннетрехотичные тапирообразные;
 fo – отверстие для зрительного нерва, fsp – отверстие сфенопалатинума, fp – отверстие небной кости, for – глазничная щель, fao – переднее отверстие крыловидного канала, fov – овальное отверстие, lf – рваное отверстие

редний край *crista facialis* расположен у него над M^2-M^3 , тогда как у *Heptodon* над M^1 . Также различно у сравниваемых форм строение затылочного отдела. Стреловидный и затылочный гребни у *L. exeditus* развиты в большей степени, чем у *Heptodon*. Оба гребня также у него сильнее отклонены вентрально. Расположение черепных отверстий у *L. exeditus* близко к таковому у *Heptodon* (рис. 16). Однако оно отличается от их расположения у наиболее древних представителей *Perissodactyla* – *Rhinacotherium* (Kitts, 1956). У *Rhinacotherium* в задней части орбиты расположено единое крупное отверстие для прохождения *n. opticus*, *n. oculomotorius*, *n. trochlearis*, *n. abducens* и двух ветвей *n. trigeminus* (Kitts, 1956; Simpson, 1952). В то же время у *Rhinacotherium* наблюдается слияние *foramen ovale* с *foramen*

lacerum (Edinger, Kitts, 1954). Общее отверстие для прохождения сосудов и нервов орбиты наблюдается и у предков непарнопалых – Condylarthra (например, у Phenacodus). Однако nervus opticus у них проходил, по-видимому, через отдельное отверстие. Foramen ovale и foramen lacerum у кондилартр расположены отдельно. Подобное их расположение первоначально было свойственно всем плацентарным, однако, в процессе эволюции у различных групп произошло слияние обоих отверстий. У непарнопалых в разных надсемействах наблюдается слияние рваного и овального отверстий (рис. 17) – у лошадеобразных, по-видимому, на самых ранних стадиях развития, вероятно, в конце палеоцена, у тапироидов – в олигоцене, у носорогов – в плиоцене, бронтотерии и халикотерии сохраняли овальное отверстие в течение существования всей группы (Edinger, Kitts, 1954).

По-видимому, у всех эоценовых тапирообразных foramen ovale было отделено от foramen lacerum.

Лицевой отдел черепа *L. exeditus* короче мозгового. Носовые кости укорочены и приподняты, вертикальная стенка верхней челюсти высокая, носовые вырезки глубокие, сильно увеличен объем носовой полости. При внимательном изучении видно, что на заднем крае носовых вырезок начинается неглубокое вдавление, проходящее как раз по зоне контакта верхнечелюстной и носовой костей. Вероятно, это и есть область распространения дивертикулума, который у *L. exeditus*, по-видимому, мог продолжаться назад в область развития fossa praeorbitalis. Предглазничная ямка глубокая и поднята над передним краем орбиты. Неглубокое вдавление – предполагаемое вместилище дивертикулума не доходит до предглазничной ямки. В.Грегори (Gregory, 1920) дал функциональное объяснение предглазничной ямки у лошадей, а также, ссылаясь на работы других авторов, – у различных копытных, в том числе и непарнопалых – носорогов и тапиров. В различных группах копытных fossa praeorbitalis несет функции – места отхождения носогубной мускулатуры, вместилища дивертикулума, предглазничной железы у Artiodactyla (Gregory, 1920). У современных тапиров предглазничная ямка имеет вытянутую, желобообразную форму и несет двойную функцию. Она является

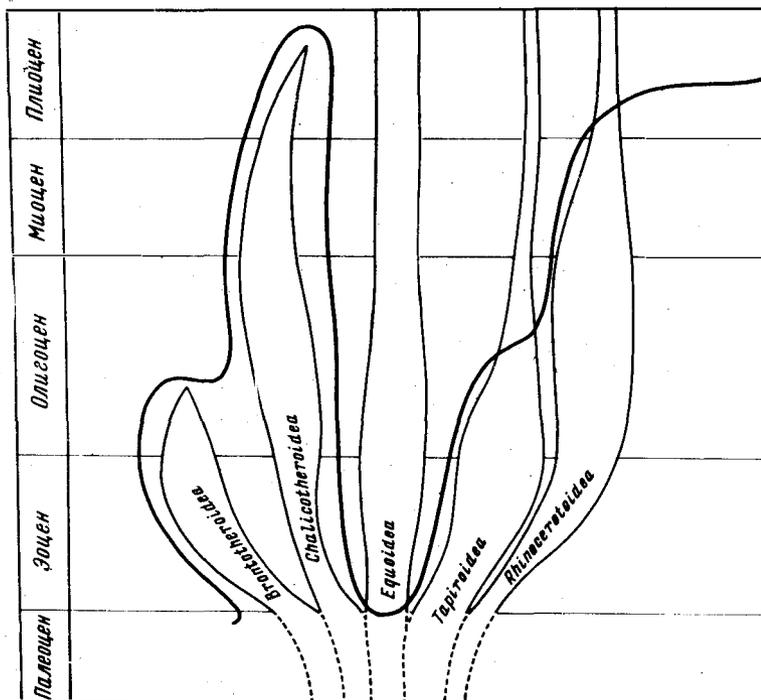


Рис. 17. Схема филогенетического дерева отряда непарнопалых. Черная линия обозначает время слияния овального и рваного отверстий в различных надсемействах отряда

вместилищем дивертикулума, а по ее внешнему краю крепится фасция поднимателя верхней губы — *m. levator labii maxillaris proprius* (Murie, 1872; Bressou, 1961). Предглазничная ямка у *L. expeditus* несколько вытянутой формы, однако, она не столь глубокая, как у современного *Tapirus*, и, судя по обилию отпечатков мускулатуры на ее стенках, здесь отходит *m. levator labii maxillaris proprius*. В то же время допустимо, что дивертикулум у *L. expeditus* мог быть уже значительно развит (судя по объему носовой полости и увеличенным носовым вырезкам) и частично заходил в области развития *fossa praeorbitalis*. Шероховатости на переднем крае орбиты свидетельствуют о сильном *m. nasolabialis*. Бугристая поверхность над альвеолярной областью указывает на прикрепление губной мышцы *m. buccalis*. Все эти данные свидетельствуют о значительной подвижности мускулатуры лицевого отдела черепа *L. expeditus*, в особенности мышц, связанных с движениями верхней губы и носа. Это, в свою очередь, позволяет предположить подвижность хоботообразной верхней губы у лофиалетес. Следует отметить, что среди современных непарнопалых помимо тапиров чрезвычайно подвижной верхней губой обладает африканский черный носорог — *Diceros bicornis* (см. табл. III, IV, V). Однако у носорогов не наблюдается ни редукции носовых костей черепа, ни соответствующего значительного увеличения носовых вырезок. У носорогов имеется неглубокая низко расположенная, но достаточно обширная предглазничная ямка, которая служит для помещения дивертикулума (Gregory, 1920). По-видимому, хоботок у *L. expeditus* более развит, чем верхняя губа у современного *D. bicornis*, но функционально слабее, чем у *Tapirus*. О недостаточной деятельности хоботка лофиалетеса свидетельствуют неполностью сросшаяся межчелюстная кость, которая у *L. expeditus* относительно короче, чем у *Tapirus*. I^3 у лофиалетеса не увеличен, что указывает на его обычную функцию. Носовые кости у лофиалетеса относительно длиннее, чем у *Tapirus*. Эти особенности позволяют предположить меньшую механическую нагрузку, которую испытывал лицевой отдел черепа *L. expeditus* по сравнению с тапиром. Помимо этого, лицевой отдел черепа у лофиалетеса относительно длиннее, чем у *Tapirus*, а передний край орбит расположен не над $P^4 - M^1$, а над передним краем M^3 .

Развитие хоботообразной верхней губы у *L. expeditus* — пример параллелизма внутри надсемейства *Tapiroidea*. Развитие этого органа происходило независимыми путями у представителей семейства *Helaletidae* (*Helaletes*, *Colodon*) (Radinsky, 1963, 1965b) и в более позднее время у *Tapiridae* (обсуждение см. ниже).

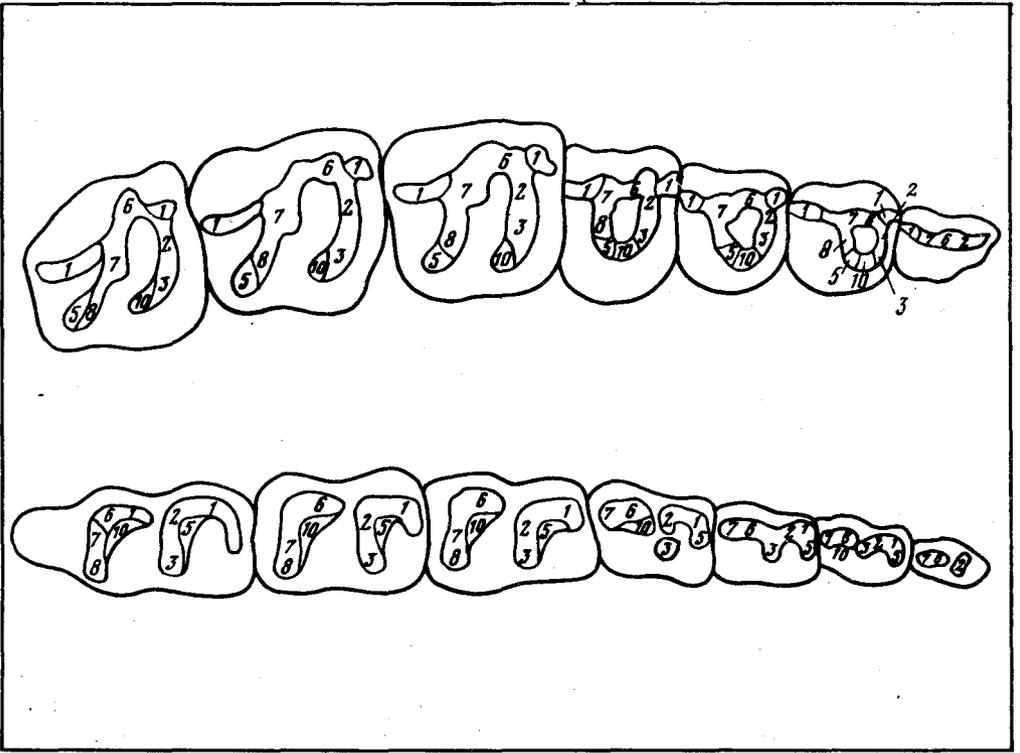
Особенности строения зубной системы у *L. expeditus* и связанные с ними особенности мозговой части черепа и нижней челюсти позволяют судить о способе пережевывания пищи и степенях развития челюстной мускулатуры. П. Батлер (Butler, 1952a,b) разделил жевательный процесс у примитивных непарнопалых на три основные фазы, которые включают наряду с вертикальным трением верхних и нижних зубов (в первой и третьей фазе) при смыкании и размыкании челюстей также достаточно длительное трение зубов в поперечном направлении вдоль лофов (вторая или промежуточная фаза). Процесс смыкания челюстей или окклюзии подробно разобран П. Батлером для ранних непарнопалых на примере примитивнейшего их представителя *Hugastotherium*, и как модель он может служить для понимания жевательного процесса у более поздних специализированных форм. Первая фаза окклюзии начинается при смещении нижней челюсти по наиболее латеральному направлению, когда лабиальная сторона нижних коренных и переднекоренных зубов испытывает трение с лингвальной поверхностью эктолофов верхних зубов, причем нижняя челюсть движется вертикально вверх, попутно смещаясь несколько лингвально. При полном смыкании (в конце первой фазы и во второй) появляется наибольшее вертикальное давление челюсти. Во второй фазе происходит боковое смещение нижней челюсти, а соответственно и нижних зубов по отношению к верхним, причем трение между коренными зубами приходится вдоль поперечных гребней — по переднему краю протолофа и металофа на верхних зубах и вдоль заднего края металофида и гиполофида на нижних зубах. В несколько меньшей степени проявляется поперечное трение на немоларизованных переднекоренных зубах ранних непарнопалых. В основном испытывают трение относительно друг друга передние поверх-

ности протолофов на P^{3-4} и задние поверхности металофидов на P_{3-4} . На переднекоренных зубах имеются также контакты между внешней стороной единственного внутреннего бугорка – протокона на P^4 и внутренней, лингвальной стороной гипоконида на P_4 , а также между внешней – лабиальной стороной протокона на P^3 и внутренними – лингвальными поверхностями металофида и гипоконида на P_3 .

Наконец, в третьей фазе переднелингвальная сторона гипоконида и протоконид на нижних зубах испытывают трение в лингвальном направлении позади заднещечной стороны протокона и гипоконид. Батлер пришел к выводу, что движения челюстей у примитивных непарнопалых были круговыми в вертикальном плане (Butler, 1952a). Л. Радинский установил, что при жевательном процессе у ранних *Perissodactyla* могли происходить вращающиеся движения в горизонтальном плане (Radinsky, 1963, стр. 83).

Переднекоренные зубы у *L. expeditus* немояризованы (рис. 18). Л. Радинский указывает лишь один случай мояризации P^3 либо P^4 – изолированного зуба из Ирдын-Манги (№ 81608 колл. АМЕИ, Radinsky, 1965a, стр. 190), причем протолоф и металоф совершенно отделены один от другого. "Протолоф" и "металоф" переднекоренных зубов *L. expeditus* слиты в единую V-образную фигуру, причем на лингвальном окончании возвышается единственный конус. Протокон и метакон четко выделяются на эктолофе, также четко обозначен развитый парастиль. На нижних переднекоренных зубах (P_2-P_3) сильнее развит тригонид, а талонид, напротив, чрезвычайно низкий, с едва обозначенным гипоконидом. На P_4 талонид несколько более развит, а на лингвальной стороне его едва обозначается эктоконид. Тригонид нижнего переднекоренного зуба смыкается с задней половиной предыдущего переднекоренного зуба верхней челюсти, а слабо развитый талонид – с передней половиной соответствующего переднекоренного зуба верхней челюсти. Сильно развитому тригониду нижних переднекоренных зубов соответствует несколько менее развитый "металоф" на верхних переднекоренных. Область смыкания тригонидов с верхними зубами согласно терминологии Батлера (Butler, 1952a,b) называется амфицилис (amphicylics), область смыкания талонида и верхнего зуба – мезоцилис (mesocylics). У *L. expeditus* на $P_2^1-P_2^3$ амфицилис развит в большей степени, чем мезоцилис, а на P_4 поверхности стирания почти одинаковы. Наиболее сильным на переднекоренных зубах оказывается вертикальное трение, когда щечные (внешние) стороны протоконидов и слабо развитого гипоконидов на нижних зубах (фасеты 1, 2, 6, 7) контактируют с лингвальной (внутренней) стороной эктолофа верхнего зуба (рис. 18). При поперечном движении челюсти трение проходит между "протолофом" и более слабо развитым "металофом" верхних зубов и протоконидом и металономидом, а также слабо развитым гипоконидом нижних переднекоренных зубов (фасеты 2, 3, 7). При лингвальной фазе смыкания передняя сторона протоконидов контактирует с единственным бугорком на лингвальной стороне предыдущего верхнего переднекоренного зуба (фасета 5), а внутренняя сторона слабо развитого гипоконидов также контактирует с заднещечной поверхностью этого бугорка соответствующего верхнего зуба (фасета 10). Контакт этот имеет довольно широкую область у *L. expeditus*, что приближает его к носорогообразным, у которых... "гипокон широко контактирует с передней ветвью протоконидов (металофида), хотя гипокон может быть представлен лишь лингвальным концом "протолофа..." (Butler, 1952b, стр. 838).

На коренных зубах у *L. expeditus* хорошо развиты поперечные гребни – протолоф и металоф на верхних зубах и металофид и гиполофид на нижних. Эктолоф верхних коренных зубов удлиннен и уплощен, парастильная складка глубокая, парастиль четко обособлен, метакон уплощен, несколько укорочена "заметалофная" часть эктолофа. Соответственно на нижних коренных зубах M_1-M_2 редуцирован гипоконид, но развиты передняя и внешняя ветвь металофида и внешняя ветвь гиполофида. Протоконид и метаконид полностью слиты в металофид, а гипоконид и эктоконид – в гиполофид. В соответствии с особенностями строения коренных зубов находятся и особенности их стирания. Так, при рассмотрении сильно стертых зубов *L. expeditus* отчетливо видно, что на нижних коренных в большей степени



Р и с. 18. Схема смыкания (окклюзии) зубов *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925 (объяснение в тексте)

происходит стирание внешней щечной стороны зубов, в результате чего поверхность зуба как бы срезана под углом около 30° и обращена к внешней, щечной стороне ряда. Вместе с тем, несмотря на сильное развитие поперечных гребней на зубах у *L. expeditus* в отличие от большинства известных представителей *Tapiroidea* (см. Butler, 1952a), большую роль при окклюзии играет вертикальное трение между верхними и нижними зубами (т.е. 1 фаза), причем внешние (щечные) стороны протоконида и гипоконида на нижних зубах испытывают трение против внутренней стороны эктолофа верхних зубов в области паракона и в особенности — лингвальной метакона (фасеты 1, 3, 7). Последнее сближает *L. expeditus* с представителями *Rhinocerotioidea* (Butler, 1952a, стр. 802). Однако, поскольку у *L. expeditus* развита внешняя ветвь гиполофида, трение при первой фазе происходит также и вдоль средней части эктолофа (фасета 6). При поперечном движении челюстями трение между верхними и нижними зубами происходит вдоль передней стороны протолофа и эктолофа верхних зубов, и соответственно вдоль задней стороны металофида и гиполофида нижних зубов (3 фаза) происходит стирание вдоль всего лингвального окончания (также и сзади) протолофа и металофа и внутренней стороны и энтокониды и гипоконида соответственно (фасеты 10 и 5). Гипоконулид на M_3 функционирует сравнительно слабо ввиду слабого развития "заметалофной" части эктолофа на M^3 . Окклюзия у *L. expeditus* представляет как бы промежуточный тип между *Tapiroidea* и *Rhinocerotioidea*. У *L. expeditus* она более прогрессивна, чем у тапироидов семейства *Isectolophidea* и у ранних *Helaletidae* (обсуждение см. в гл. IV). Строение височной и затылочной области черепа и нижней челюсти у *L. expeditus* дает представление о степени развития жевательной мускулатуры. Глубокая *fossa masseterica* и обширное поле для прикрепления *m. pterygoideus* на внутренней поверхности восходящих ветвей нижней челюсти свидетельствуют о сильном развитии внутренней части *m. masseter* и пteryгоидного мускула — важных для поперечного движения челюстями, в то же время отпечатки на угловой части нижней челюсти

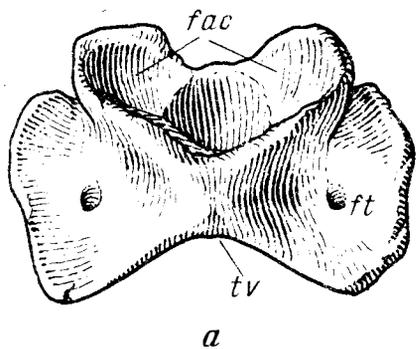
и нижней части скуловой дуги (см. описание черепа) свидетельствуют также о достаточно сильном развитии внешней части *m. masseter*. Вместе с тем венечный отросток нижней челюсти у *L. expeditus* намного выше суставного, концы венечных отростков отогнуты несколько назад, соответственно на черепе развит сагиттальный гребень, в особенности в задней трети удлинена затылочная область. Сильно развитые затылочный и височный гребни свидетельствуют о сильном развитии *m. temporalis* у рассматриваемой формы. Л. Радинский, обсуждая изменения нижней челюсти у кондилартр семейства *Phenacodontidae* и ранних непарнопадных на примере *Hyracotherium*, отметил увеличение группы мышц — *m. masseter* и *m. pterygoideum* по сравнению с *m. temporalis* у *Hyracotherium* в отличие от таковых у кондилартр и хищных (Radinsky, 1966a). У современных копытных *m. masseter* и *m. pterygoideum* также больше, чем *m. temporalis*, а у современных хищников *m. temporalis* развит значительно сильнее (Александр, 1970; Shumacher, 1961). Функционально это находит объяснение в способе пережевывания пищи: у хищников челюстной аппарат приспособлен к захватыванию и удержанию добычи, при этом *m. temporalis* приводит и удерживает нижнюю челюсть; у копытных, напротив, более важными становятся поперечные, пережевывающие движения челюстями, причем здесь резко возрастает роль *m. masseter* и *m. pterygoideus* (Орлов, 1947; Александр, 1970; Radinsky, 1966a). Уже у ранних лошадеобразных (*Hyracotherium*) и тапироидов (*Heptodon*) сагиттальный и затылочный гребень были развиты в значительно меньшей степени, чем у кондилартр (*Phenacodus*) (Kitts, 1956; Radinsky, 1965b). У *L. expeditus* сагиттальный и затылочный гребни были развиты в большей степени, чем у *Heptodon*, причем сагиттальный гребень наиболее сильно выражен в задней трети — непосредственно в области слияния с затылочным. Это свидетельствует о сильной задней трети *m. temporalis*, которая крепится к задней части венечного отростка нижней челюсти и оттягивает нижнюю челюсть назад. Ю.А. Орлов объяснял развитие этой части *m. temporalis* у представителя крупных куньих *Perungium* — необходимостью удерживания добычи (Орлов, 1947, стр. 47). Сильное развитие задней трети *m. temporalis* у *L. expeditus* может получить частичное объяснение, если допустить возможность передне-заднего смещения челюстей в горизонтальном плане во время жевательного процесса. В поддержку этого предположения можно указать, что лингвальные окончания протолофа и металофа у *L. expeditus* стирались не только с переднего края, как у большинства *Tapiroidea*, а по всей поверхности и сзади при последней фазе смыкания зубов, т.е. это положение допускает перемещение поверхностей верхних и нижних зубов относительно друг друга в передне-заднем направлении. Не исключены некоторые перемещения челюсти в передне-заднем направлении и вдоль эктолофа при первой фазе смыкания. Таким образом, движение челюстей при жевательном процессе у *L. expeditus* было сложным и включало кругообразные смещения в вертикальном и горизонтальном планах. Здесь не принималась во внимание твердость пережевываемой пищи, поскольку на взрослых экземплярах с сильно стертymi жевательными поверхностями невозможно установить реальную картину стирания поверхности зубов (Butler, 1952a). В целом черепная коробка *L. expeditus* еще довольно примитивна и во многом напоминает строение таковой у более ранних кондилартр.

Строение черепа *L. expeditus* пример сочетания относительно далеко зашедшей специализации лицевого отдела с относительно примитивными чертами мозговой части.

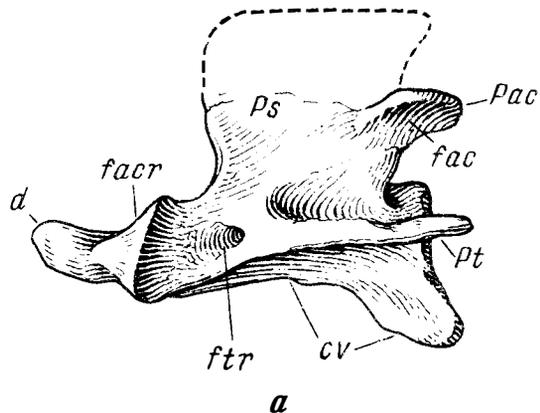
ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

Осевой скелет

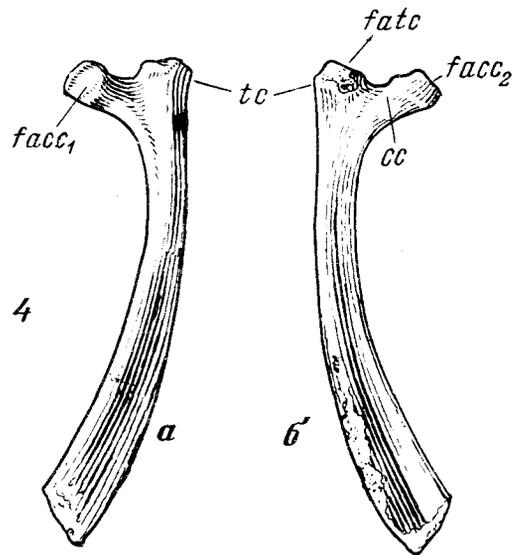
Шейный отдел. Атлант (atlas). Первый шейный позвонок у *L. expeditus* крупный и широкий (рис. 19, фиг. 1). Его наибольшая длина 28,0 мм, ширина — 54,0 мм. Крылья атланта (*ala atlantis*) умеренной ширины (для *Ceratomorpha*). *Incissura alaris* открытая, *foramen vertebrate laterale* открывается отдельно от нее. *Tuberculum dorsale* массивный и невысоко выступает над поверхностью *areus dorsalis*. Фасетки для сочленения с затылочными мышечками (*fovea articularis*



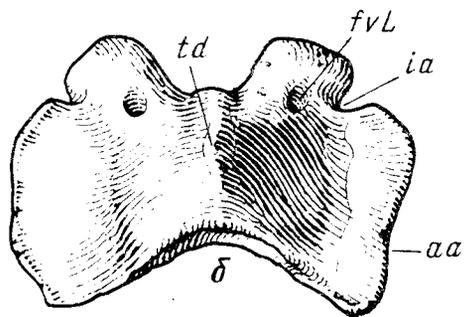
1



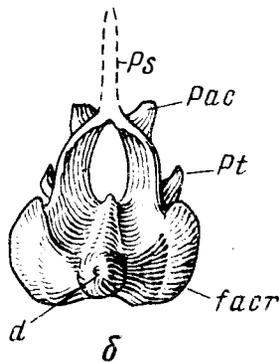
2



4

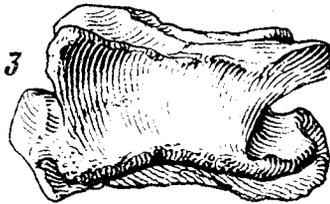


δ



δ

3



cranialis) — глубокие, вогнутые парные площадки, в дорзальной части прерываются глубокой и широкой вырезкой. Задние сочленовные фасетки (*facies articularis caudalis*) субтреугольной формы, сочленовная поверхность обширная. *Crista ventralis* массивный, но низкий. *Tuberculum ventralis* сравнительно небольшой. *Foramina transversaria* открываются на дне парного углубления в вентральной плоскости крыльев атланта.

Э п и с т р о ф е й (axis). Чрезвычайно длинный позвонок с относительно тонким телом (рис. 19, фиг. 2). Максимальная длина тела позвонка (без зубовидного отростка) — 47,0 мм. Зубовидный отросток (*dens epistropheus*) длинный, сравнительно тонкий, его переднее окончание несколько приподнято в дорзальном направлении. Передние сочленовные поверхности (*facies articularis cranialis*) сильно развиты, их края высоко подняты наддорзальной поверхностью тела позвонка. *Incisura vertebralis cranialis* обширная, *processus spinosus* сравнительно длинный и тонкий. Задний сочленовный отросток (*processus articularis caudalis*) длинный, сочленовная поверхность на нем вогнута и овальной формы. Поперечный отросток (*processus transversus*) длинный и шиловидной формы, причем самый его конец протягивается назад дальше каудального края тела позвонка. Спереди от поперечного отростка расположено небольшое, округлой формы *foramen transversarium*. *Crista ventralis* хорошо выражен на вентральной поверхности тела позвонка, а в каудальной его части образует крупный, выступающий вентрально бугор.

Т р е т и й ш е й н ы й п о з в о н о к. Тело позвонка относительно длинное и тонкое. Наибольшая длина тела 43,0 мм. *Processus spinosus*, судя по его остаткам, слабо развит. Передние и, в особенности, задние сочленовные отростки относительно длинные, с сильно развитыми сочленовными площадками. *Crista ventralis* прослеживается по всей вентральной поверхности тела позвонка.

Г р у д н о й о т д е л (pars thoracalis). Судя по имеющимся в моем распоряжении немногочисленным остаткам тела позвонков умеренной длины, остистые отростки ориентированы назад, однако, установить длину остистых отростков в первых грудных позвонках не удалось ввиду их неполноты.

П о я с н и ч н ы й о т д е л (pars lumbalis). В коллекции имеется пять позвонков поясничного отдела позвоночника, принадлежащие *L. expeditus*. Позвонки находятся в последовательном сочленении (рис. 20).

Вероятно, такое число позвонков входило в состав поясничного отдела позвоночника у *L. expeditus*. Ниже приводится описание поясничных позвонков по наиболее сохранившимся экземплярам — четвертого и пятого? (рис. 20б, в).

Тело позвонка сравнительно короткое и сплющенное в дорзовентральном направлении; тело пятого позвонка заметно короче предыдущих. *Crista ventralis* развит, он относительно массивный в основании и низкий. *Processus transversus* сравнительно длинный, парный отросток постепенно сужается от основания к окончанию, которое расширено, направлен краниально (вперед) и несколько опущен вентрально. *Processus spinosus* массивный в основании (верхняя его часть не сохранилась).

Р и с. 19. Шейные позвонки и ребра *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925

1 — атлант, № 3403—6, ПИН;

а — вид снизу, б — вид сверху

fac — фасетки для сочленения с затылочными мышелками, ft — *foramina transversaria*, tv — вентральный бугор, aa — крылья атланта, fvl — *foramen vertebrale laterale*, ia — вырезка крыла атланта, td — дорзальный бугор

2 — эпистрофей, № 3403—7, ПИН;

а — вид сбоку, б — вид спереди

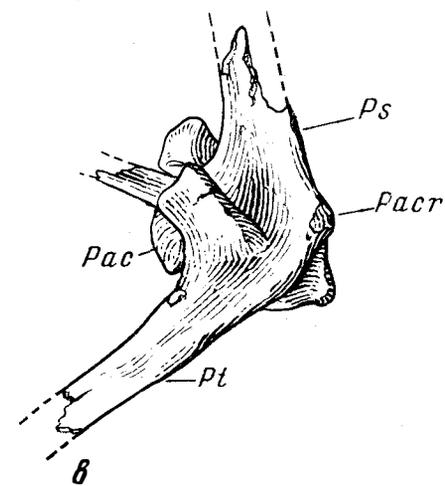
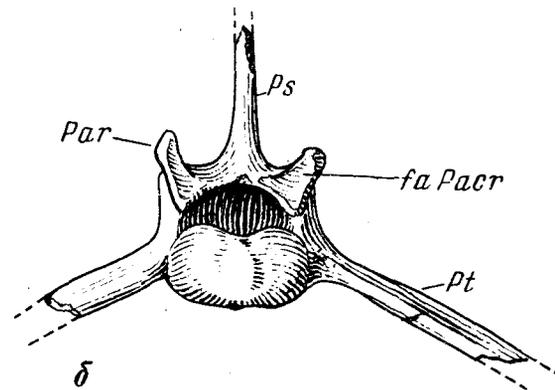
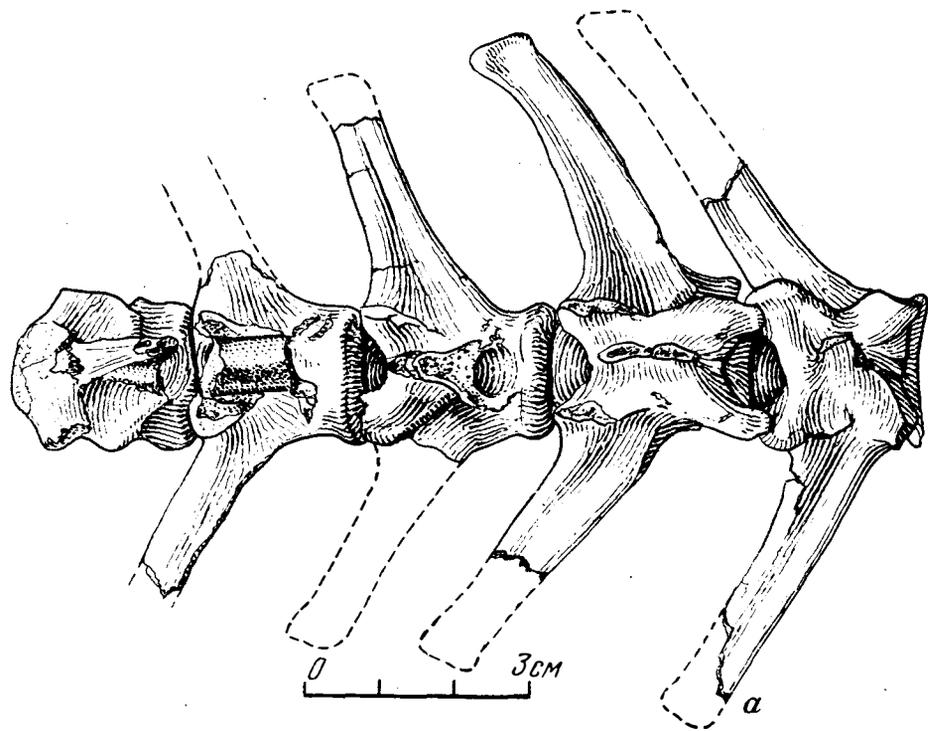
cv — вентральный гребень, d — зубовидный отросток, fac — задняя сочленованная поверхность, facr — передняя сочленованная поверхность, ftr — *foramen transversarium*, Pac — задний сочленованный отросток, Ps — остистый отросток, Pt — поперечный отросток,

3 — 3-й шейный позвонок, № 3403—8, ПИН;

4 — 2-е или 3-е грудное ребро, № 3403—9, ПИН

а — вид спереди, б — вид сзади; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

сс — шейка ребра, fac₁ — передняя сочленованная поверхность головки ребра, facc₂ — задняя сочленованная поверхность ребра, fatc — сочленованная поверхность *t. costae*, tc — *tuberculum costae*



Судя по фрагменту, остистые отростки поясничных позвонков у *L. expeditus* были несколько наклонены вперед. Передние сочленовные отростки хорошо развиты, их сочленовные поверхности обращены внутрь и сильно вогнуты, а края высоко подняты. Задние сочленовные отростки сравнительно тонкие, длинные и узкие; сочленовные площадки на них ориентированы латерально и вниз.

Р е б р а (costae). Имеется несколько фрагментов ребер *L. expeditus*. Единственное целое ребро, по-видимому, второе или третье грудного отдела; оно короткое и относительно широкое, особенно в дистальной части (рис. 19, фиг. 4). Шейка ребра (collum costae) сравнительно длинная. Краниальные (передние) и каудальная (задняя) сочленовные поверхности шейки ребра сходятся под углом относительно друг друга, причем sulcus interarticularis отсутствует. Также хорошо развита facies articularis tuberculum costae. Строение фрагментов последующих ребер позволяет предположить, что грудная клетка *L. expeditus* была сравнительно плоской, так как изгиб ребер весьма невелик.

Пояс передних конечностей

Л о п а т к а (scapula). Представлена двумя почти целыми экземплярами (колл. 3403–10, правая, колл. 3403–11, левая), а также фрагментами трех экземпляров (колл. 3403–12, 13, 14; рис. 21). Промеры см. табл. 7.

Т а б л и ц а 7

Размеры (мм) лопатки *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, колл. 3403 – 10–14, ПИН

Промеры	№ 10	№ 11	№ 12	№ 13	№ 14
1. Длина лопатки (max)	124,0	127,0	—	—	—
2. Ширина лопатки (min)	75,0	71,0	—	—	—
3. Ширина шейки (min)	19,8	21,0	20,0	21,0	21,2
4. Передне-задний диаметр fossa articularis	23,0	21,0	18,0	21,3	22,0
5. Латеральный диаметр fossa articularis	21,5	17,0	16,0	—	—

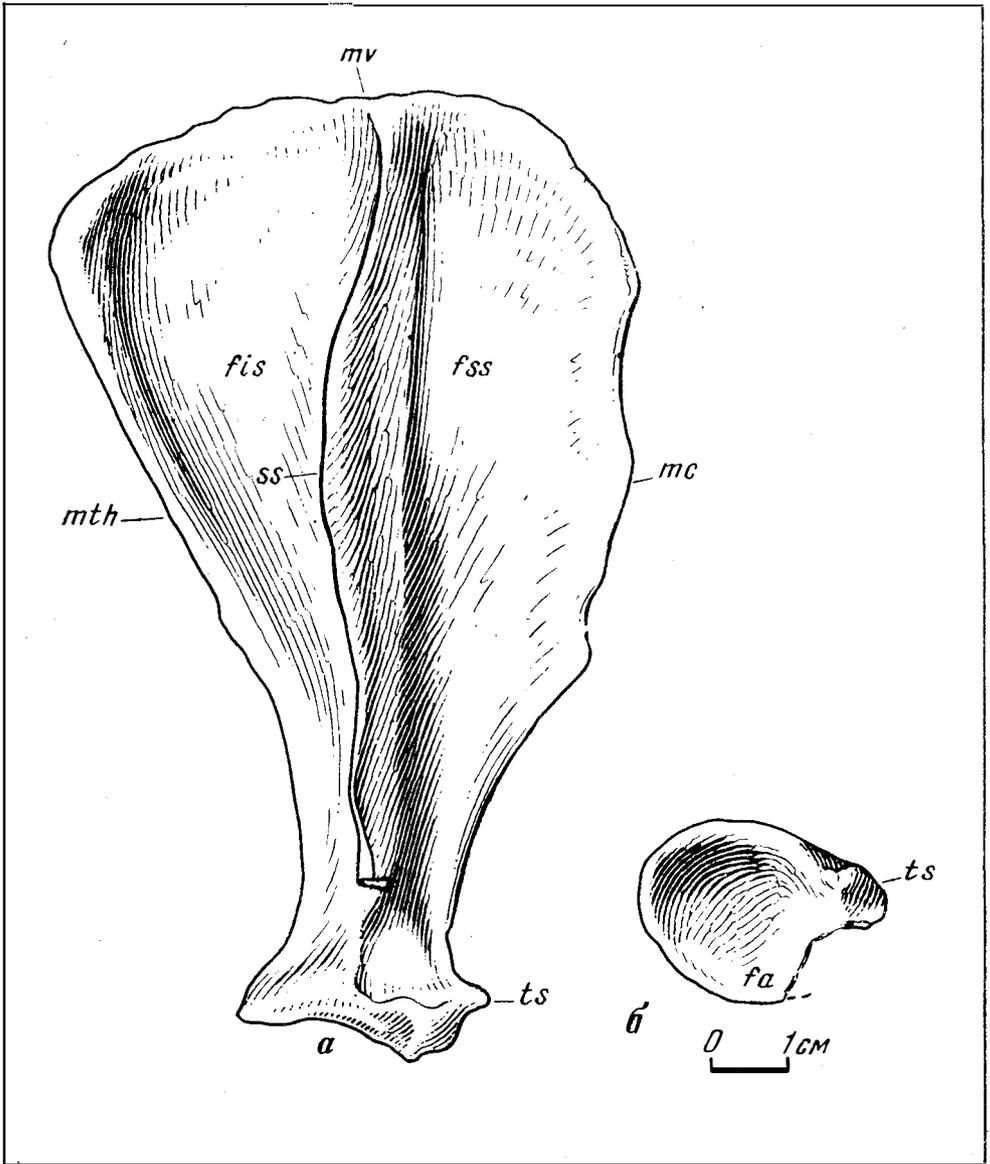
Лопатка *L. expeditus* сравнительно широкая (максимальная длина 127,0 мм, ширина 71,0 мм). Лопаточная ость относительно высокая и несколько отклонена к fossa infraspinatus. Шейка лопатки длинная и узкая (рис. 21). Лопаточная ость резко поднимается в верхней дорзальной части лопаточной шейки. Acromion не развит. Fossa supraspinatus несколько превышает по площади fossa infraspinatus, причем приподнятый margo thoracalis четко ограничивает область распространения заостренной мышцы (m. infraspinatus). Передний край (margo cervicalis) не образует значительного расширения и плавно ограничивает спереди область прикрепления m. supraspinatus. Сочленовная площадка (fossa articularis) слегка удлинена в передне-заднем направлении, лопаточный бугор (tuber scapula) умеренно развит. На внутренней поверхности лопатки едва заметен processus coracoideus. Fossa subscapularis представляет собой длинный и узкий желобок, проходящий по всей внутренней поверхности расширенной части лопатки. Плоскость лопатки изогнута, ее дорзальный край (margo vertebralis) наклонен внутрь. Угол скручивания лопатки (угол между осью нижнего конца и хордой margo vertebralis) у *L. expeditus* весьма незначительный.

П л е ч е в а я к о с т ь (humerus). У *L. expeditus* стройная в диафизе с относительно крупными эпифизами (рис. 22). Наибольшая длина humerus – 122,0 мм

Р и с. 20. Позвонки поясничного отдела *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925

а – общий вид сверху, б – вид позвонка спереди № 3403–9, ПИН; в – вид позвонка сбоку, № 3403–9, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

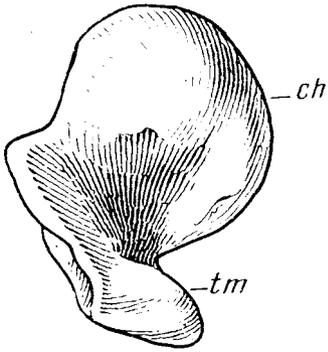
facasr – передние сочленованные поверхности, Pacr – передний сочленованный отросток, Pас – задний сочленованный отросток, Ps – остистый отросток, Pt – поперечный отросток



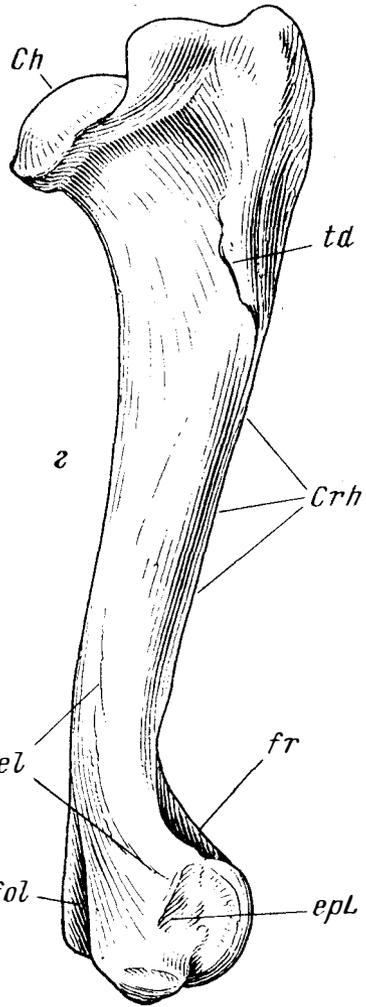
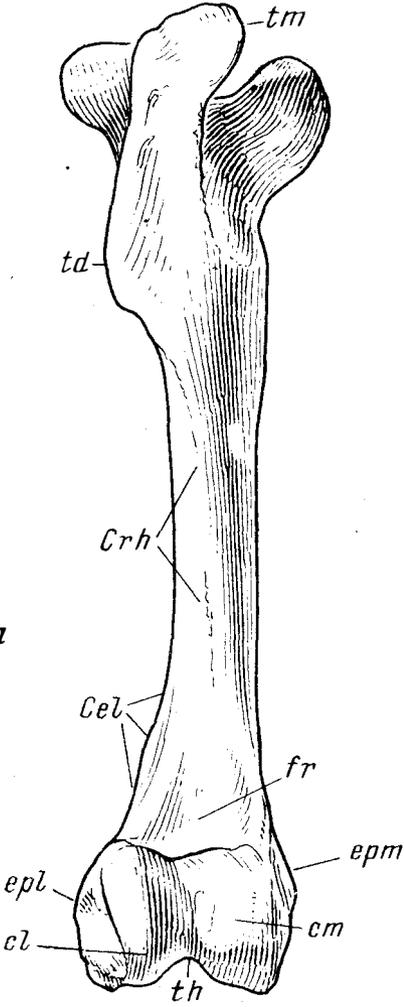
Р и с. 21. Лопатка *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, № 3403-10, ПИН
 а — общий вид, б — сочлененная поверхность; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен
 fa — сочленовная ямка, fis — заостренная впадина, fss — предостная впадина, ss — лопаточная ось, mc — передний край, mth — задний край, mv — верхний (дорзальный) край, ts — лопаточный бугор.

Р и с. 22. Плечевая кость *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, № 3403-15, ПИН
 а — вид спереди, б — проксимальный эпифиз сверху, в — дистальный эпифиз (снизу), г — вид с латеральной (внешней) стороны; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен
 cel — гребень латерального надмыщелка, ch — головка плеча, cl — латеральный мыщелок, cm — медиальный мыщелок, crh — crista humeri, epl — латеральный надмыщелок, emr — медиальный надмыщелок, fr — fossa radialis, td — tuberositas deltoidea, tm — большой бугор плеча, tn — сочленованная поверхность нижнего блока плеча, fol — fossa olecrani

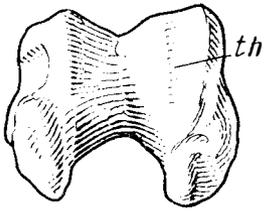
δ



a



b



0 3CM

 A simple horizontal scale bar with a vertical tick at the 0 mark and another at the 3CM mark.

Т а б л и ц а 8

Размеры (мм) и индексы (%) плечевой кости (humerus) *L. expeditus* Matthew et Granger

Промеры	Колл. ПИН				
	3403-15	3403-16	3403-17	3403-18	3403-19
1. Длина кости (от середины суставной головки до самой дистальной точки нижнего суставного валика)	122,0	—	—	117,0	116,0
2. Наименьшая ширина диафиза	12,0	11,3	10,0	—	—
3. Ширина проксимального эпифиза	28,0	—	—	—	—
4. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	41,0	—	—	—	—
5. Ширина дистального эпифиза	28,0	28,0	26,0	—	28,0
6. Ширина дистального эпифиза спереди назад	23,2	21,5	21,0	—	23,0
Отношение к длине кости					
1. Ее проксимальной ширины	24,5	—	—	—	—
2. Ее дистальной ширины	24,5	—	—	—	—
3. Ширины ее диафиза	9,8	—	—	—	—

Т а б л и ц а 9

Размеры (мм) и индексы (%) лучевой кости *L. expeditus* Matthew et Granger

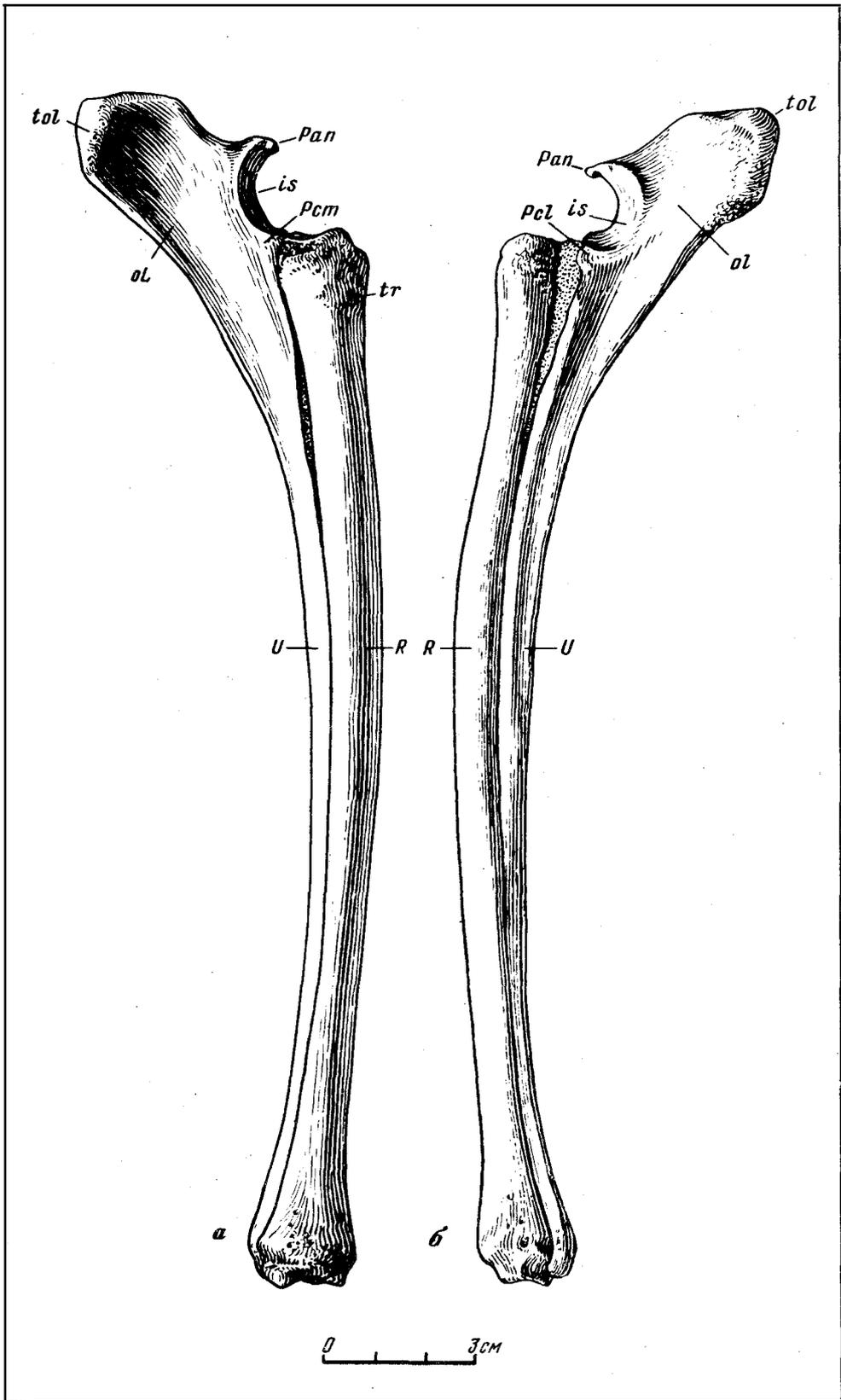
Промеры	Колл. ПИН				
	3403-20	3403-21	3403-22	3403-23	3403-24
1. Длина кости	192,0	—	—	203,5	205,5
2. Наименьшая ширина диафиза	13,0	13,0	14,0	13,0	13,5
3. Ширина проксимального эпифиза	23,0	18,0	—	23,0	23,0
4. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	—	—	—	14,5	13,0
5. Ширина дистального эпифиза	19,5	—	22,0	21,0	21,5
6. Ширина дистального эпифиза спереди назад	14,5	—	—	15,0	14,5
Отношение к длине кости					
1. Ширины ее диафиза	6,7	—	—	6,3	6,6
2. Ширины проксимального эпифиза	11,9	—	—	11,3	11,1
3. Ширины суставного эпифиза	10,1	—	—	10,3	10,4

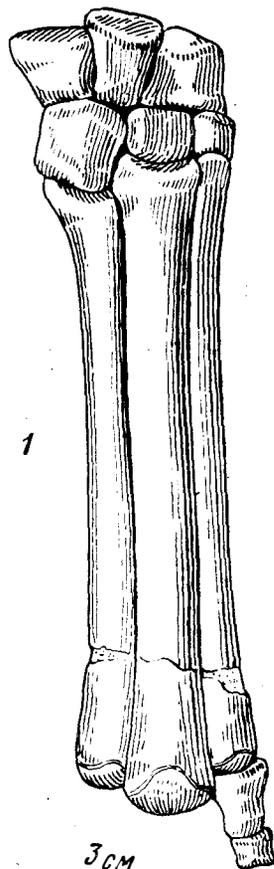
(табл. 8). Суставная поверхность проксимального эпифиза удлинена в передне-заднем направлении. Tuberculum majus сильно развит. Tuberositas deltoidea крупная и, образуя гребень, значительно поднимается над поверхностью кости. Crista humeri четко выделяется и прослеживается до дистального эпифиза. Tuberositas teres слегка удлинённой формы. На дистальном конце плечевой кости отчетливо виден crista epicondylus lateralis. Fossa olecrani округлой формы, глубокая, причем суставная поверхность блока плеча (Trochlea humeri) глубоко заходит в область fossa olecrani. Сильно развиты epicondylus medialis и epicondylus lateralis, причем дис-

Р и с. 23. Лучевая (R) и локтевая (U) кость *L. ophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, № 3403-23, ПИН

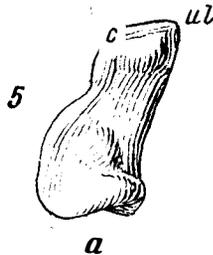
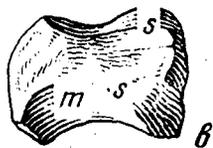
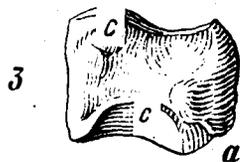
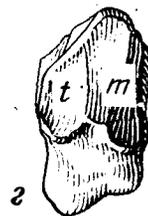
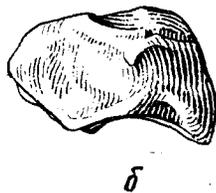
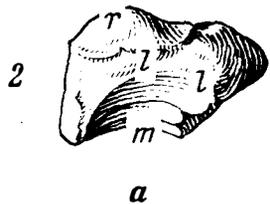
а — вид с внутренней (медиальной) стороны, б — вид с внешней (латеральной) стороны; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

is — полулунная вырезка, ol — олекранон, Pan — processus anconeus, Pcm — processus coronoides medialis, tol — tuder occrani, tr — tuberositas radii





0 3 CM



0 2 CM

тальный край последнего значительно крупнее и расположен ниже, чем на медиальном надмышелке. Fossa radialis треугольной формы и чрезвычайно глубокая, в нее заходит суставная поверхность trochlea humeri. На некоторых экземплярах плечевой кости *L. expeditus* имеется отверстие, соединяющее fossa olecrani и fossa radialis, не исключено, что в этих случаях произошло последующее разрушение тонкой костной перегородки. Латеральный мышелок, характерный для более поздних непарнопалых, не развит; однако в средней части trochlea humeri имеется глубокая и сравнительно широкая впадина, охватывающая спереди назад всю суставную поверхность блока плеча.

Лучевая кость (radius). Лучевая кость у *L. expeditus* исключительно длинная и тонкая в диафизе (в среднем ее длина 200 мм при ширине диафиза 13,0–14,5 мм) (табл. 9). Проксимальный эпифиз относительно широкий и узкий в передне-заднем диаметре (рис. 23). Суставные поверхности для плечевой кости разделены высоким и массивным гребнем, который выходит в широкую и глубокую впадину на trochlea humeri. Медиальная суставная площадка округлой формы и несколько меньше вогнута, в то время как граничащая с ней латеральная слегка удлинена в латеральном направлении и вогнута сильнее, причем ее внешний край высоко поднят, ограничивая боковые движения в локтевом суставе. На проксимальном конце кости отчетливо выделяется tuberositas radii. Диафиз лучевой кости у *L. expeditus* изогнут, причем проксимальный ее конец значительно отклонен назад (каудально). Дистальный эпифиз лучевой кости несколько расширен, его суставная поверхность разделена на две примерно равные части сравнительно высоким гребнем, причем суставная площадка для os radiale intermedium (lunatum) более ровная и расположена дистальнее, чем площадка для os carpi radiale (scaphoideum), которая более вогнута и несколько вытянута в латеральном направлении. На передней стороне дистального конца лучевой кости имеется широкий желобок, в разной степени выраженный на различных экземплярах кости. Этот желоб служит, вероятно, для прохождения сухожилия musculus extensor carpi radialis.

Локтевая кость (ulna). Длинная и очень тонкая кость (рис. 23). Олекранон крупный и широкий. Индекс отношения его поперечника к длине (в %) 70,0 (табл. 10). Отчетливо выделяется шероховатость tuber olecrani. Угол отклонения olecranon от основной оси кости значительный. Полулунная вырезка (incisura semi-lunaris) на середине сочленовной поверхности несет гребень, который продолжается на сочленовной поверхности лучевой кости. Processus coronoideus medialis имеет более крупную сочленовную площадку, чем на processus coronoideus lateralis, у которого суставная поверхность расположена дистальнее по отношению к первой. Processus anconeus (coracoideus) сильно развит, его крайняя точка расположена над средней частью суставной поверхности лучевой кости. Верхняя часть olecranon, в особенности область развития tuber olecrani, сильно загнута медиально, так что на медиальной поверхности olecranon образуется глубокая и широкая впадина. Окончание локтевой кости чрезвычайно тонкое и несет суставную поверхность,

- Рис. 24. Кости кисти *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925
- 1 — общий вид кисти
 - 2 — ладьевидная кость запястья, № 3403–28, ПИН
 - а — с латеральной (внешней) стороны; б — с медиальной (внутренней) стороны; в — сверху; г — снизу
 - 3 — полулунная кость запястья, № 3403–32, ПИН
 - а — с латеральной (внешней) стороны; б — спереди; в — с медиальной (внутренней) стороны; г — сверху; д — снизу
 - 4 — трехгранная кость запястья, № 3403–36, ПИН
 - а — с латеральной (внешней) стороны; б — с медиальной (внутренней) стороны; в — сверху
 - 5 — гороховидная кость запястья, № 3403–104, ПИН
 - а — с медиальной (внутренней) стороны; б — с латеральной (внешней) стороны; в — сверху; М — площадка для сочленения с трехгранной костью; ! — с полулунной, М — с большой костью запястья, Р — с гороховидной, S — с ладьевидной, Т — с трапецевидной, U — с крестовидной, Ц — с локтевой, R — с лучевой

распространенную медиально для самостоятельного сочленения с *os carpi ulnare* (*cuneiforme*) и отчасти с гороховидной костью (*os pisiforme*).

К о с т и з а п я с т ь я. В коллекции имеются отдельные кости запястья, а также в сочленении с пястными и с локтевой и лучевой костью.

К о с т и п р о к с и м а л ь н о г о р я д а. Ладьевидная кость запястья (*scaphoideum* = *os carpi radiale*). Сравнительно высокая кость, широкая в передне-заднем диаметре и узкая в медио-латеральном направлении (табл. 11, рис. 24, фиг. 2а). Проксимальная поверхность ее занята обширной суставной площадкой для сочленения с лучевой костью. Передняя часть площадки выпуклая, спереди округлая и в задне-медиальной стороне вогнутая. Передняя сторона кости заострена в дистальной части. На латеральной стороне имеется узкая серповидная суставная площадка, несколько расширяющаяся к заднему концу и направленная латерально и вниз. Узкая латеральная часть ее предназначена для сочленения с полулунной костью, для которой также имеется узкая полоска суставной поверхности, в проксимальной части кости непосредственно соединяющаяся с верхней суставной площадкой. На дистальной поверхности *os scaphoideum* расположены последовательно (в медио-латеральном плане) узкая, серповидная, вогнутая площадка для сочленения с большой костью запястья (*os magnum*) и следующая, граничащая с предыдущей, несколько более широкая, расположенная между двух суставных граней площадка также для *os magnum*. И, наконец, расположенная наиболее медиально, сильно вогнутая, каплевидной формы суставная поверхность для трапециевидной кости (*os trapezoidum*). Размеры *os scaphoideum* у *L. expeditus* сильно изменчивы, как пропорции (табл. П), так и величина суставных площадок.

П о л у л у н н а я к о с т ь (*os lunatum* = *os carpi radiale centrale*). Сравнительно неширокая (в медио-латеральном направлении), высокая и длинная (в передне-заднем направлении) кость (табл. 12, рис. 24, фиг. 3). Передняя сторона кости имеет форму трапеции с наиболее широкой проксимальной стороной. Суставная площадка проксимальной поверхности выгнута в передней части и конусообразно сужается назад, причем самый конец ее узкий и вогнутый. На медиальной поверхности имеются две суставные площадки сочленения с *os cuneiforme*, причем верхняя из них несколько шире и значительно длиннее. Эта узкая, серповидной формы суставная поверхность непосредственно примыкает к расположенной медио-дистально крупной, сильно вогнутой и округлой площадке для *os magnum*. На нижней поверхности помимо поверхности для *os magnum* расположена крупная, вогнутая суставная площадка для *os unciforme* (ключковидная кость), на которой помещается *os lunatum*. Непосредственно к этой площадке, располагаясь под прямым углом на латеральной стороне кости, примыкает узкая серповидная суставная поверхность для сочленения с *os cuneiforme*. Более компактная и округлой формы площадка для сочленения с *os cuneiforme* расположена в передне-верхнем углу *os lunatum* на латеральной стороне.

Т р е х г р а н н а я к о с т ь (*os cuneiforme* = *triquetrum* = *os carpi ulnare*). Узкая в медио-латеральном направлении, относительно высокая и почти квадратная с латеральной стороны кость с приподнятым передне-верхним углом (рис. 24, фиг. 4, табл. 13). На проксимальной поверхности кости расположены две суставные площадки – передняя субтреугольной формы, слегка вогнутая и наклоненная медиально, предназначена для сочленения с локтевой костью. Задняя площадка удлиненная, почти прямоугольной формы, слегка вогнутая и ориентирована латерально – для сочленения с гороховидной костью (*os pisiforme*). Латеральная поверхность *os cuneiforme* бугристая и покрыта шероховатостями. Внутренняя (медиальная) поверхность также несет две суставные площадки – верхнюю, расположенную в переднем углу, и нижнюю более обширную, серповидной формы, расположенную по нижнему краю медиальной стороны. Обе площадки предназначены для сочленения с соседней полулунной костью (*os lunatum*). Наконец, на дистальной поверхности имеется обширная, сильно вогнутая суставная площадка для сочленения с крючковидной костью (*os unciforme* = *hamatum*). Размеры и пропорции *os cuneiforme* у *L. expeditus* изменчивы (см. табл. 13).

Т а б л и ц а 10

Размеры (мм) и индексы (%) локтевой кости (ulna) *L. expeditus*

Промеры	Колл. ПИН		
	3403-25	3403-26	3403-27
1. Длина свободной части (от верхушки <i>tuber olecrani</i> до самой дистальной точки <i>incisura semilunaris</i> в проекции)	47,0	—	43,0
2. Длина <i>olecranon</i> (от верхушки <i>tuber</i> до вершины <i>proc. coracoideus</i> по прямой)	35,0	30,0	34,0
3. Высота полулунной вырезки <i>incisura semilunaris</i> (с): (от вершины <i>proc. coracoideus</i> до самой дистальной точки <i>incisura</i>)	15,5	—	14,0
4. Поперечник <i>olecranon</i> (от вершины <i>proc. coracoideus</i> до заднего края кости, перпендикулярно ее оси)	27,0	27,0	26,0
Отношение к поперечнику <i>olecranon</i> (4) его длины (2) в %	77,0		76,5

Т а б л и ц а 11

Размеры (мм) и индексы (%) *os scaphoideum L. expeditus* Matthew et Granger

Промеры	Колл. ПИН			
	3403-28 лев.	3403-29 прав.	3403-30 прав.	3403-31 лев.
1. Наибольшая ширина (медио-латеральная)	10,7	9,5	7,9	9,1
2. Наибольшая ширина в поперечнике (спереди назад)	18,0	12,5	14,0	15,5
3. Наибольшая высота (проксимо-дистальная)	12,0	11,3	12,2	12,1
Отношение ширины (1) к высоте кости (3) в %	89,1	84,0	64,7	75,2

Т а б л и ц а 12

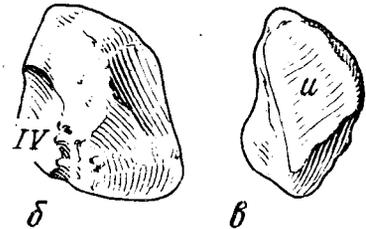
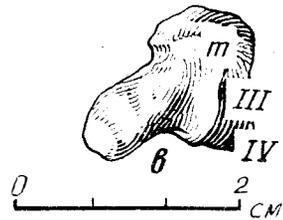
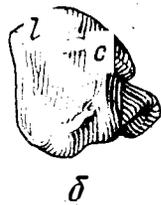
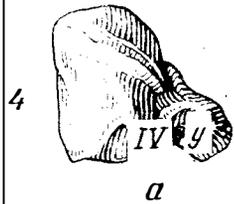
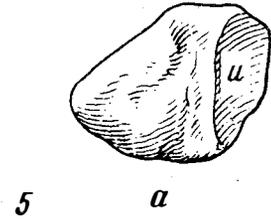
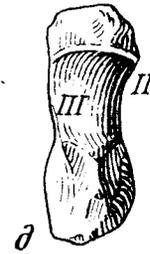
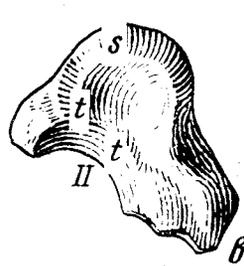
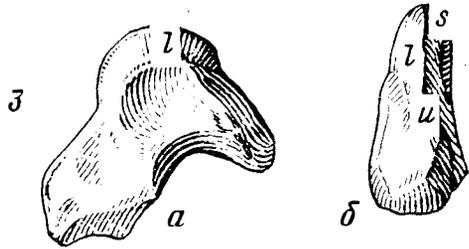
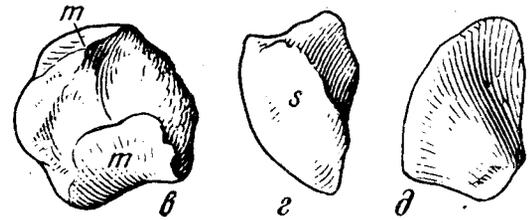
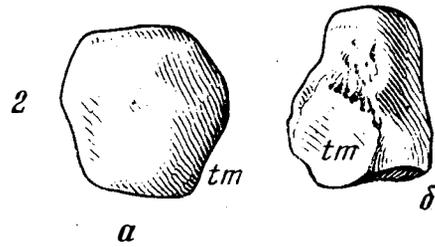
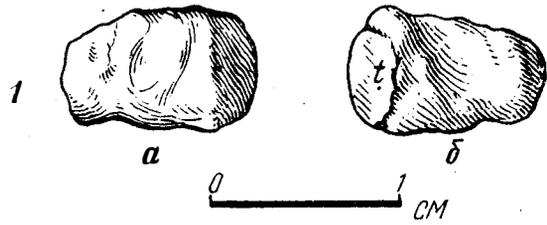
Размеры (мм) и индексы (%) *os lunatum L. expeditus* Matthew et Granger

Промеры	Колл. ПИН			
	3403-32 прав.	3403-33 лев.	3403-34 прав.	3403-35 лев.
1. Наибольшая ширина (медио-латеральная)	10,6	10,8	10,5	10,3
2. Наибольшая ширина в поперечнике (спереди назад)	15,4	15,0	15,1	14,3
3. Наибольшая высота (проксимо-дистальная)	10,5	11,4	10,2	10,5
Отношение ширины (1) к высоте (3) в %	100,9	94,6	102,9	98,1

Т а б л и ц а 13

Размеры (мм) и индексы (%) *os cuneiforme L. expeditus* Matthew et Granger

Промеры	Колл. ПИН		
	3403-36 лев.	3403-37 прав.	3403-38 прав.
1. Наибольшая ширина (медио-латеральная)	6,1	6,5	6,9
2. Наибольшая ширина в поперечнике (спереди назад)	7,2	10,4	10,0
3. Наибольшая высота (проксимо-дистальная)	9,6	10,8	10,1
Отношение ширины (1) к высоте кости (3) в %	63,5	60,2	68,3



Гороховидная кость (*os pisiforme* = *os carpi accessorium*). Относительно крупная, длинная, с широким задним окончанием кость (рис. 24, фиг. 5). Наибольшая длина -- 18,4 мм, наибольшая высота тела кости (у заднего окончания) 9,2 мм. На переднем конце имеется крупная, почти квадратной формы и слегка вогнутая суставная площадка для сочленения с клиновидной костью (*os cuneiforme*). Сверху с нею граничит, располагаясь под углом 90°, меньшая по величине плоская суставная поверхность для локтевой кости. Тело *os pisiforme* плоское с боков и относительно высокое, сверху и снизу сужающееся в гребень, однако, заднее окончание булавовидно расширяется, поверхность его бугристая и покрыта шероховатостями.

Кости дистального ряда запястья. Трапециевидная кость (*os trapezium* = *os carpale primum*). Самая маленькая кость запястья, палочковидной формы, несколько изогнутая в латеральном направлении (рис. 25, фиг. 1). На переднем конце имеется маленькая продолговатая сверху вниз плоская площадка для сочленения с трапециевидной костью (*os trapezoideum*). По предположению Л. Радинского трапециевидная кость у *L. expeditus* представляет собой слияние трапециевидной кости (переднее окончание) и остатков первой плюсневой кости (задняя часть *trapezium* у *L. expeditus*), что и придает трапециевидной кости (*os trapezium*) палочковидную форму (Radinsky, 1965a, стр. 242). Аналогичная ситуация известна и у представителей *Rhinocerotioidea* (Громова, 1959; Radinsky, 1963b).

Трапециевидная кость (*os trapezoideum* = *os carpale secundum*). Почти квадратная, плоская с боков и субтреугольная в плане сверху и снизу кость (рис. 25, фиг. 2). Внешняя поверхность испещрена шероховатостями. Сверху расположена относительно узкая полулунной формы выпуклая сочленовная площадка для *os scaphoideum*. На внутренней поверхности трапециевидной кости расположены две суставные площадки для большой кости (*os magnum*), причем нижняя более обширная и полулунной формы. На дистальной поверхности имеется относительно глубоко вогнутая суставная площадка почти треугольной формы, предназначенная для сочленения с второй пястной костью. На задней стороне *os trapezoideum* находится округлой формы площадка для прикрепления трапециевидной кости (*os trapezium*).

Большая кость запястья (*os magnum* = *carpale tertium*). Кость напоминает по очертаниям вопросительный знак, расположенный в горизонтальной плоскости, причем передняя сторона несколько расширена в нижней части, вверху резко сужается, переходя в тонкий заостренный гребень, горохообразно поднимающийся проксимально и ниспадающий назад, переходя в расширенный, опускающийся дистально задний отросток (рис. 25, фиг. 3). Наибольшая ширина кости (в медиолатеральном направлении) -- 8,5 мм, наибольшая ширина в поперечнике (спереди назад) -- 21,1 мм. На медиальной поверхности кости вдоль проксимального гребня располагается узкой и сравнительно длинной полосой суставная площадка для сочленения с *os scaphoideum*. Ниже на переднем крае развита маленькая, удлиннен-



Рис. 25. Кости дистального ряда запястья *L. expeditus* Matthew et Granger, 1925

1 -- трапециевидная кость запястья, № 3403-105, ПИН

а -- с медиальной (внутренней) стороны; б -- с латеральной (внешней) стороны

2 -- трапециевидная кость запястья; № 3403-106, ПИН

а -- с медиальной (внутренней) стороны; б -- сзади; в -- с латеральной (внешней) стороны;

г -- сверху; д -- снизу

3 -- большая кость запястья, № 3403-107, ПИН

а -- с латеральной (внешней) стороны; б -- спереди; в -- с медиальной (внутренней) стороны; г -- сверху; д -- снизу

4 -- крючковидная кость запястья, № 3403-108, ПИН

а -- с латеральной (внешней) стороны; б -- спереди; в -- с медиальной (внутренней) стороны; г -- сверху; д -- снизу

5 -- рудимент пятой пястной кости, № 3403-109, ПИН

а -- вид с латеральной (внешней) стороны; б -- с медиальной (внутренней) стороны; в -- спереди

С -- клиновидная кость, Л -- полулунная кость, М -- большая кость, С -- ладьевидная кость, Тп -- трапециевидная кость, Т -- трапециевидная кость, У -- крючковидная кость; II, III, IV, V -- места сочленения с пястными костями; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

ной формы и ориентированная вниз суставная площадка для сочленения с трапециевидной костью; вторая суставная площадка для сочленения с *os trapezoideum* расположена ниже и позади предыдущей и имеет серповидную форму. На латеральной поверхности кости в проксимальной части, непосредственно вдоль верхнего края гребня располагается длинная и сравнительно широкая суставная площадка, предназначенная для сочленения с полулунной костью (*os lunatum*). В нижнем переднем углу латеральной стороны *os magnum* после небольшого перерыва расположена следующая суставная поверхность почти прямоугольной формы для сочленения с соседней крючковидной костью (*os uncinatum*). На заднем краю дистального окончания латеральной поверхности *os magnum* находится небольшое вдавление, предназначенное для сочленения с задним отростком четвертой пястной кости. Дистальная поверхность *os magnum* вогнута, большая ее часть занята широкой суставной площадкой для сочленения с третьей пястной костью, с которой медиально граничит и длинная поверхность для второй пястной кости. Задний отросток *os magnum* бугристый и покрыт шероховатостями.

Крючковидная кость (*os unciniforme* = *os carpale quartum*). Относительно крупная кость. Наибольшая ширина ее по переднему краю 12,0 мм, наибольшая высота – 12,2 мм. Передняя сторона почти квадратной формы с закругленным медио-дистальным углом и несколько более короткой (латеральной) стороной. Позади тела кости продолжается сравнительно длинный, смещенный вниз и сжатый с боков крючковидный отросток (рис. 25, фиг. 4). На проксимальной поверхности расположена крупная выпуклая суставная площадка, занимающая все пространство. Наиболее широкая и обширная ее часть служит для сочленения с расположенной выше полулунной костью; более узкая и смещенная несколько вниз латеральная площадка предназначена для сочленения с *os cuneiforme*. Медиальную и дистальную поверхность опоясывает относительно широкая, слегка вогнутая с медиальной стороны суставная площадка, расширяющаяся и плоская в дистальной области. Наиболее проксимальная ее часть, расположенная в верхней трети на медиальной стороне, предназначена для сочленения с *os magnum*. Следующая треть суставной площадки, занимающая нижнюю часть медиальной поверхности *os unciniforme* сочленяется с суставной поверхностью третьей пястной кости, а нижняя дистальная поверхность служит для сочленения с четвертой пястной костью. Небольшая плоская площадка, непосредственно примыкающая к заднему отростку *os unciniforme*, а также гладкая поверхность на самом отростке, обращенная вниз и латерально, предназначена для прикрепления сильно редуцированной пятой пястной кости.

Кости пясти. В целом кости пясти у *L. expeditus* тонкие и длинные, причем первая и пятая пястные кости редуцированы. Наиболее длинная и широкая третья пястная кость, а вторая и четвертая короче и тоньше. В коллекции ПИН АН СССР имеются кости кисти *L. expeditus* в сочленении с лучевой и локтевой костью, а также разрозненные пястные кости.

Первая пястная кость (*os metacarpale primum*). У *Lophialetes expeditus* эта кость редуцирована полностью. По мнению Л. Радинского, рудимент первой пястной кости у *L. expeditus* сросся с трапециевидной костью, подобно тому как это происходит у представителей *Rhinoceroidea* (Громова, 1959; Radinsky, 1965a).

Вторая пястная кость (*os metacarpale secundum*). Длинная и тонкая, треугольная в сечении. Наибольшая длина кости – 82,7 мм (табл. 14). Диафиз сильно сжатый с боков, относительно широкий в передне-заднем направлении. Тело кости изогнуто, дистальный конец отклонен несколько назад и слегка медиально (рис. 24, фиг. 1). На проксимальной поверхности расположена вогнутая слегка удлинненной формы субтреугольная суставная площадка для сочленения с *os trapezoideum*. Латерально расположена узкая суставная поверхность, в верхней части сочленяющаяся с соответствующей площадкой на *os magnum*, а в нижней – с медиальной поверхностью верхнего эпифиза третьей пястной кости. На латеральной поверхности диафиза в зоне сочленения с третьей пястной костью заметна шероховатость вдоль всей зоны контакта. Нижний эпифиз несколько расширен в передне-

Т а б л и ц а 14

Размеры (мм) и индексы (%) II пястной кости *L. expeditus*

Промеры	Колл. ПИН		
	3403-39 лев.	3403-40 прав.	3403-41 лев.
1. Наибольшая длина кости	82,7	81,0	81,5
2. Ширина проксимального эпифиза	7,0	—	—
3. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	9,1	—	—
4. Ширина диафиза	5,0	4,8	4,8
5. Ширина диафиза спереди назад	8,6	—	7,4
6. Ширина дистального эпифиза	7,8	—	—
7. Ширина дистального эпифиза спереди назад	10,0	—	10,4
1. Отношение ширины проксимального эпифиза (2) к его поперечнику (3)	76,9	—	—
2. Отношение ширины диафиза (4) к его поперечнику (5)	58,1	64,8	—
3. Ширины дистального эпифиза (6) к его поперечнику (7)	78,0	—	—

заднем направлении. Суставная поверхность лишь слегка заходит на переднюю его сторону. Сзади на середине суставной поверхности поднимается невысокий, но заостренный медиальный гребень. Вся суставная поверхность несколько смещена медиально. С боковых сторон над суставной поверхностью едва заметны небольшие вдавления, а выше них нечетко выделяющиеся шероховатости для прикрепления латеральных связок.

Третья пястная кость (*os metacarpale tertium*). Длинная, тонкая и уплощенная в передне-заднем диаметре кость. Наибольшая длина — 89,0 мм, а ширина диафиза — 9,0–10,0 мм (табл. 15). Л. Радинский указывает длину для *Mts Шиз Ирдын-Манга* — 92 мм, а ширину дистального эпифиза 10,0 мм и несколько меньшие размеры для экземпляра из Улан-Шир — длина 79 мм и ширина — 7 мм. Эти данные весьма близки, а разнообразие размеров свидетельствует об изменчивости этой кости у *L. expeditus*. Проксимальный эпифиз кости несет две крупные

Т а б л и ц а 15

Размеры и пропорции III пястной кости *L. expeditus*

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН				
	3403-42 лев.	3403-43 прав.	3403-44 лев.	3403-45 прав.	3403-46 лев.
1. Наибольшая длина	88,2	89,0	85,4	86,7	—
2. Ширина проксимального диафиза	12,5	—	10,9	—	10,0
3. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	11,0	—	—	8,3	7,8
4. Ширина диафиза	10,0	9,0	9,0	9,1	8,1
5. Ширина диафиза спереди назад	8,0	—	—	6,7	5,8
6. Ширина дистального эпифиза	16,7	14,0	—	—	—
7. Ширина дистального эпифиза спереди назад	10,0	—	—	—	—
1. Отношение ширины проксимального эпифиза (2) к его поперечнику (3)	113,6	—	—	—	128,2
2. Ширины диафиза (4) к его поперечнику (5)	125,0	—	—	135,8	139,6
3. Ширины дистального эпифиза (10) к его поперечнику (7)	167,0	—	—	—	—

суставные площадки, разделенные острым гребнем, причем медиальная поверхность сильно вогнутая в медно-латеральном направлении, выпуклая спереди назад и ориентирована слегка вперед, она крупнее соседней латеральной и служит для сочленения с дистальной суставной площадкой на *os magnum*. Боковая (латеральная) суставная площадка ориентирована латерально и слегка отклонена назад; она гораздо меньше предыдущей, имеет очертания треугольника и служит для сочленения с *os unciforme*. На медиальной стороне проксимального эпифиза имеется узкая площадка для сочленения со второй пястной костью. На латеральной стороне – впадина и площадка для сочленения с четвертой пястной костью. На передней поверхности проксимального окончания третьей пястной кости непосредственно под суставной площадкой для *os magnum* расположен крупный бугор, четко прослеживающийся на всех экземплярах – место прикрепления сухожилий. Диафиз кости с плоской и широкой передней стороной и боковыми сторонами, сходящимися под углом друг к другу, треугольный в сечении. По обеим боковым сторонам видны следы прикрепления соседних пястных костей. Дистальный эпифиз несколько расширен, его суставная поверхность симметричная, и передний ее край поднимается несколько выше, чем на боковых пястных костях. Высокий и тонкий медиальный гребень задней трети суставной поверхности делит ее на две равные части. По обеим сторонам над суставной поверхностью заметны глубокие впадины, а под ними сильно развиты бугры – места прикрепления латеральных связок. На задней стороне, непосредственно над суставной поверхностью имеется парное углубление, по-видимому, служащее для прикрепления сесамоидных косточек. Подобные, но менее четко выраженные углубления, имеются и на боковых пястных костях.

Четвертая пястная кость (*os metacarpale quartum*). Относительно длинная и тонкая кость. Наибольшая длина ее 80,0 мм (табл. 16) (рис. 24, фиг. 1). Тело кости сильно сжато с боков и расширено в передне-заднем направлении. Проксимальный эпифиз несколько расширен, на его верхней стороне расположена сильно вогнутая суставная площадка треугольной формы, ориентированная слегка назад и медно-латерально и служащая для сочленения с *os unciforme*. На медиальной стороне имеется маленькая и узкая сочленовная поверхность для соединения с третьей пястной костью. Позади нее на медиальной поверхности заднего отростка *mtc IV* расположена плоская треугольная суставная поверхность для сочленения с латеральной стороной заднего отростка *os magnum*. С латеральной стороны верхнего окончания *mtc IV* имеется маленькая площадка, к которой отчасти присоединяется рудимент пятой пястной кости. Диафиз кости сильно сжат с боков и расширен в передне-заднем направлении. На медиальной его поверхности хорошо заметны шероховатости и гребни – места прикрепления к соседней

Т а б л и ц а 16

Размеры и пропорции IV пястной кости *L. expeditus*

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН			
	3403–47 лев.	3403–48 прав.	3403–49 лев.	3403–50 прав.
1. Наибольшая длина кости	80,0	80,0	78,8	—
2. Ширина проксимального эпифиза	8,5	—	—	—
3. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	11,2	—	—	—
4. Ширина диафиза	4,6	—	—	—
5. Ширина диафиза спереди назад	8,2	8,3	7,7	7,8
6. Ширина дистального эпифиза	8,7	—	—	—
7. Ширина дистального эпифиза спереди назад	8,7	9,1	8,5	—
1. Отношение ширины проксимального эпифиза (2) к его поперечнику (3)	75,8	—	—	—
2. Ширины диафиза (4) к его поперечнику (5)	54,7	—	—	—
3. Ширины дистального эпифиза (6) к его поперечнику (7)	100,0	—	—	—

третьей пястной кости. Диафиз *mtc IV* изогнут назад и несколько латерально, так что дистальный эпифиз ориентирован в сторону и назад от основной оси, проходящей вдоль третьей пястной кости. Дистальный эпифиз субквадратной формы, его суставная поверхность асимметрична и смещена латерально, причем медиальный гребень разделяет заднюю сторону дистальной суставной площадки так, что латеральная ее часть расположена выше медиальной. С медиальной стороны над суставной поверхностью находится заметная впадина, выше которой расположен бугорок. Подобная впадина и бугорок, но значительно меньших размеров едва намечаются на латеральной стороне. Над задним окончанием дистальной суставной поверхности расположены парные ямки для сочленения с парными сесамовидными костями.

Рудимент пятой пястной кости (*os metacarpale quintum*). Маленькая косточка, имеющая форму $1/2$ полушария (рис. 25, фиг 5). Латеральная сторона округлая, медиальная плоская, передняя и нижняя сходятся под прямым углом. На передней стороне располагается суставная площадка в форме полумесяца для сочленения с *os unciniforme*. В заднем углу медиальной стороны расположена ориентированная вниз и медиально узкая суставная поверхность, примыкающая к соответствующей площадке четвертой пястной кости.

Сесамовидные кости (*os sesamoideum*). В коллекции имеется большое количество сесамовидных костей, принадлежащих *L. eximius*. Кости мелкие, формы полумесяца. На передней поверхности расположена сильно вогнутая сверху вниз суставная площадка. Верхняя сторона косточки значительно загнута вперед. На задней поверхности вдоль всей кости проходит асимметричный невысокий и широкий в основании гребень. В состав кисти *L. eximius* входило, по-видимому, три пары сесамовидных костей (судя по отпечаткам на пястных костях), из которых средняя пара, примыкающая к *mtc III* наиболее крупная.

Фаланги пальцев (*Phalanx*). Первая фаланга среднего пальца. Сравнительно длинная и стройная кость. Ее длина 15,7 мм, ширина проксимального конца — 11,5 мм, ширина диафиза — 8,7 мм, ширина дистального окончания — 8,9 мм. Проксимальный конец кости несколько расширен в поперечнике. Суставная поверхность для *os metacarpale tertium* широкая и мелкая, но задний край ее поднят и разделен посередине широкой медиальной долиной, соответствующей по положению узкому суставному гребню на задней стороне дистального эпифиза третьей пястной кости. По обеим сторонам долины на задней стороне проксимального конца кости расположены два относительно массивных бугорка, по всей вероятности, служащие для прикрепления связок. Нижняя суставная поверхность слабо выпуклая в передне-заднем направлении с небольшой медиальной впадиной. По обеим боковым сторонам непосредственно над суставной поверхностью имеются маленькие вдавления, над которыми соответственно располагаются невысокие бугорки, предназначенные для прикрепления связок. На задней стороне тела кости имеются парные шероховатости, служащие для прикрепления сгибателя пальцев.

Первые фаланги боковых пальцев значительно меньших размеров, с относительно округлым диафизом и широким в поперечнике верхним эпифизом. Наибольшая длина первой фаланги второго пальца — 10,5 мм, ширина — 8,0 мм; ей идентична фаланга четвертого пальца по размерам и строению, однако, обе фаланги асимметричны соответственно своему положению. Суставная поверхность проксимального конца асимметричная с сильно приподнятым внутренним краем и слабо вогнутая. Задний ее край слегка приподнят, посередине разделен долиной, которая соответствует медиальному суставному гребню на задней поверхности дистального эпифиза соответствующей пястной кости. Наиболее развит бугорок на внутренней стороне задней поверхности верхнего конца кости. Тело кости несколько сдавлено с боков, округлой формы. Дистальная суставная поверхность ориентирована назад, слабо выпуклая. На внешней боковой стороне над суставной поверхностью имеются слабо обозначенная ямка и крошечный бугорок для прикрепления связок.

Вторая фаланга среднего пальца значительно короче первой и относительно широкая. Ее длина — 9,8 мм, ширина — 9,1 мм. Верхняя суставная пло-

щадка для сочленения с первой фалангой сравнительно слабо вогнутая, разделена посередине едва намечающимся суставным гребнем, соответствующим мелкой медиальной бороздке на дистальной суставной площадке первой фаланги. Задний край проксимальной суставной поверхности значительно поднят, так что сочленовная площадка ориентирована вверх и вперед. Слегка приподнят и передний край верхней суставной площадки. Нижняя суставная поверхность широко заходит на заднюю сторону и, несколько сужаясь, распространяется вперед. Посередине ее проходит сравнительно глубокая суставная впадина. По боковым сторонам над нижней суставной поверхностью четко обозначены маленькие впадинки, свидетельствующие о местах прикрепления связок. Вторые фаланги боковых пальцев чрезвычайно мелкие, короткие и округлой формы. Верхняя суставная поверхность слабо вогнута. Нижняя суставная площадка разделена глубокой медиальной бороздкой и слегка асимметрична. Наибольшая длина кости — 5,5 мм, ширина — 5,3 мм.

Третья фаланга среднего пальца. Копытная фаланга *L. expeditus* удлиненной формы, сравнительно высокая, узкая и посередине разделена узкой и глубокой продольной щелью. Примерно на середине тела кости, по ее боковым сторонам обозначена вырезка, отделяющая проксимальное окончание и образующая копытце. Суставная поверхность почти плоская с небольшим едва обозначенным медиальным суставным гребнем, соответствующим бороздке на нижнем конце второй фаланги. Крупный бугор на волярной поверхности копытной фаланги отмечает место прикрепления сухожилия глубокого сгибателя пальцев. По боковым сторонам ниже суставной поверхности имеется едва заметная впадинка, служащая для прикрепления связок. Парное отверстие открывается по бокам копытной части фаланги спереди и служит, вероятно, для входа артерий пальцев в копыто. Л. Радинский указывает также на присутствие трех дополнительных отверстий — одного на проксимальном конце срединной щели и по одному на каждой стороне копытца, также для прохождения ветвей артерий.

Третьи фаланги боковых пальцев значительно меньше описанной выше и асимметричны, а также сильно сдавлены с боков, причем внутренняя сторона копытной части несколько приподнята над внешней. Однако бугор для прикрепления сухожилия глубокого сгибателя пальцев четко обозначен на волярной поверхности. Собственно "копытная" часть сильно редуцирована.

Пояс задних конечностей

Таз (*Pelvis*). Таз у *L. expeditus* сравнительно широкий и короткий. Наибольшая его длина — 151,0 мм, наибольшая ширина (по *ali ilium*) — 162,0 мм (табл. 17, рис. 26–28), причем "малый таз" короче подвздошной части. Дорзальные стороны крыльев подвздошной кости значительно смещены медиально, в то время как нижние порции *ali ilium* широко расставлены латерально.

Подвздошная кость (*os ilium*). Крыло подвздошной кости широкое (в дорзо-вентральном направлении). Верхний отросток крыла *os ilium* сильно смещен в сторону крестца и поднят вертикально вверх, образуя своеобразную впадину на латеральной (внешней) своей поверхности. Вентральный отросток крыла подвздошной кости опущен вниз и в сторону (латерально). Он удлиненной, почти

Рис. 26. Таз *Lophialetes expeditus*, № 3403–51, ПИН, вид сбоку; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

a — подвздошная кость, ac — суставная впадина, ai — крылья подвздошной кости, b — лобковая кость, c — седалищная кость, ci — *crista ilica*, cs — *crista simphistica*, fob — запирающее отверстие, fm — *fossa muscularis*, lg — *linea gluteus*, tisch — седалищный бугор, trpv — *tuberculum pubicum ventrale*

Рис. 27. Таз *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, № 3403–51, ПИН; вид сверху; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

a — подвздошная кость, ac — суставная впадина, b — лобковая кость, c — седалищная кость, fob — запирающее отверстие, gas — *ramus acetabularis* седалищной кости, tc — *tuber coxae*, tisch — седалищный бугор

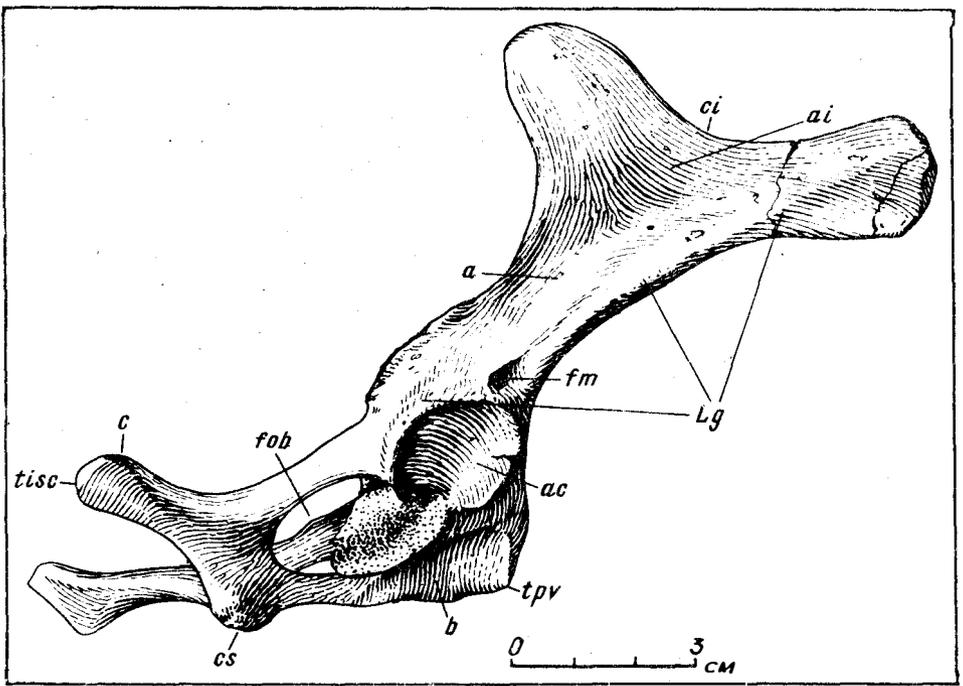


Рис. 26

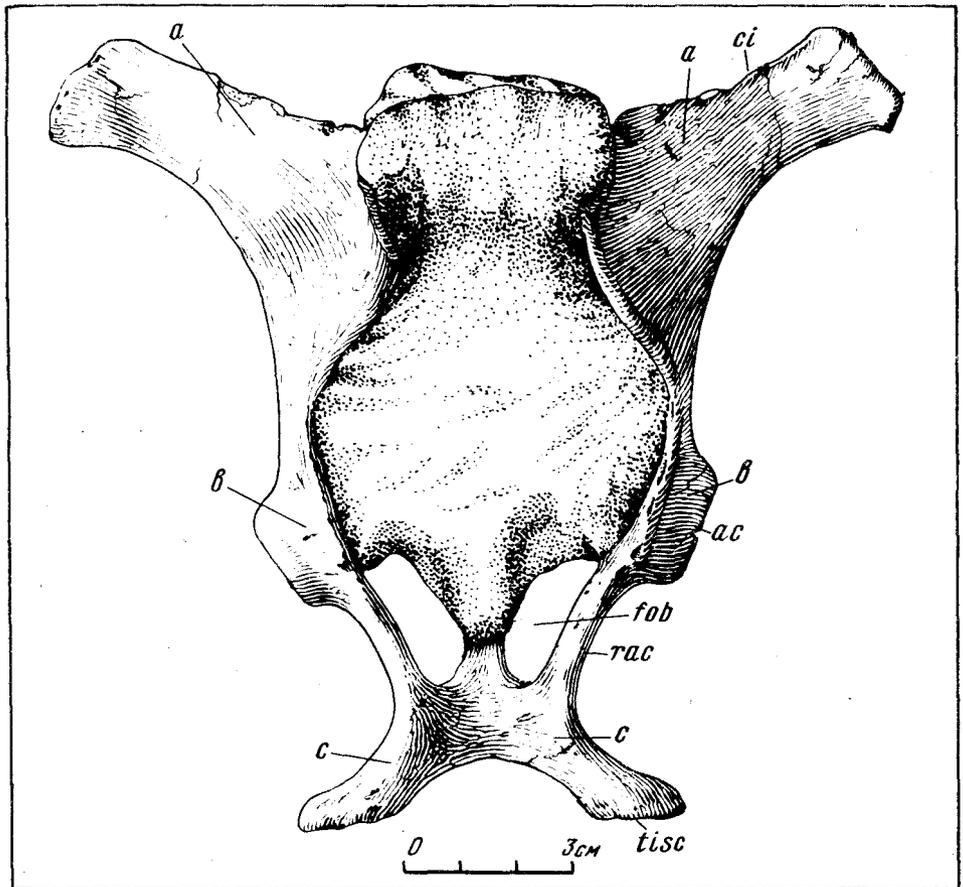
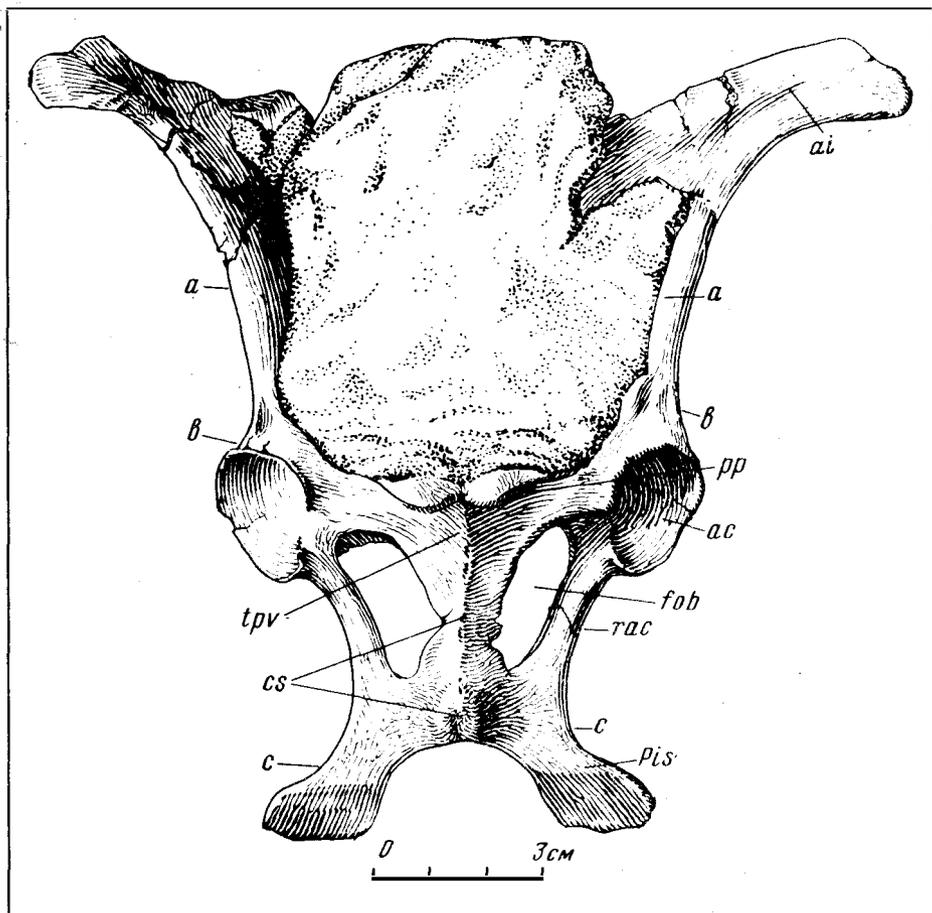


Рис. 27



Р и с. 28. Таз *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, № 3403–51, ПИН; вид снизу; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

a – подвздошная кость, *ас* – суставная впадина, *ai* – крыло подвздошной кости, *б* – лобковая кость, *с* – седалищная кость, *сs* – *crista symphysis*, *fob* – запирающее отверстие, *pp* – *pecten ossis ischii*, *pis* – *pubis*, *rac* – *ramus acetabularis* седалищной кости, *tpv* – *tuberculum pubicum ventrale*

прямоугольной формы, и на его крае едва выделяется *tuber soxae*. Примерно посередине вентральной лопасти крыла *os ilium* четко выделяется шероховатый гребень – *linea glutea caudalis*, проходящий по диагонали от верхнего латерального угла лопасти назад к вентральному краю *os ilium*. Крыло подвздошной кости очень тонкое, постепенно утолщающееся по мере перехода к телу кости. Подвздошный гребень (*crista iliaca*) слегка выгнут назад. Тело подвздошной кости сравнительно с крылом узкое. *Fossa muscularis* глубокая и почти треугольная. Хорошо заметна *linea glutea subacetabularis*.

Суставная впадина (*acetabulum*) ориентирована в стороны и вентрально. Она глубокая, причем края ее заострены и высоко приподняты относительно дна впадины. *Acetabulum* слегка сжата в дорзо-вентральном направлении, соответственно вытянута спереди назад. Запирающее отверстие (*foramen obturatum*) довольно крупное, овальной формы, сжатое сверху вниз и вытянутое спереди назад. Ветви лобковой и седалищной костей, ограничивающие запирающее отверстие, тонкие. На вентральной стороне хорошо выделяется *tuberculum pubicum ventrale* и *crista symphysis*. В области симфиза сильно развит *pecten ossis pubis*, он образует крупные, выступающие вентрально шероховатости. Седалищная кость (*os ischii*) короткая, по сравнению с *os ilium* ее ветвь (*ramus acetabularis osis ischii*),

Промеры

1. Наибольшая или подвздошная ширина между самыми латеральными точками обеих подвздошных костей в проекции	162,0
2. Вертлужная ширина между самыми латеральными точками на краях вертлужных впадин (в проекции). Наименьшая – между срединными точками вертлужных впадин	93,0 61,0
3. Седалищная ширина между самыми латеральными точками седалищных бугров в проекции	70,5
4. Длина симфиза (от самой передней до самой задней точки симфиза)	56,5
5. Длина малого таза от передней точки <i>tuber ischiadicum</i> в проекции на симфиз	77,5
6. Полная длина от самой краниальной до самой каудальной точки по прямой	151,0
7. Длина подвздошной кости от самой краниальной ее точки до срединной точки вертлужной впадины	94,0
8. Длина седалищной кости от самой каудальной ее точки до срединной точки вертлужной впадины	59,0
9. Длина запирающего отверстия: наибольший из его поперечников по прямой	28,5
10. Ширина запирающего отверстия: наибольший из его поперечников, перпендикулярных предыдущему	17,0
11. Ширина крыла подвздошной кости от самой дорзо-медиальной до самой вентро-латеральной точки по прямой	95,0
12. Ширина подвздошной кости от заднего края запирающего отверстия до самой каудальной точки седалищного бугра в проекции на симфиз	35,0
13. Оттуда же до самой краниальной точки <i>eminentia ilio-pectinea</i> в проекции на симфиз	41,0

Пропорции таза (%) *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger

Индексы (%)	Equus przewalskii (по В.И. Громовой, 1963)		
	2	3	
1			
1. Отношение подвздошной ширины (1) к полной длине (6)	107,6	100,6–115,7	107,6
2. Отношение вертлужной ширины (2) к длине малого таза (5)	120,0	108,9–126,6	115,7
3. Отношение седалищной ширины (3) к полной длине (6)	47,0	96,1–105,9	100,2
4. Отношение седалищной ширины (3) к вертлужной (2)	78,0	82,2–92,0	87,0
5. Отношение к полной длине таза (6) длины малого таза (5)	51,0	49,0–51,3	50,6
длина седалищной кости (8)	39,0	36,9–39,8	38,9
длина подвздошной кости (7)	62,2	68,8–68,0	65,9
6. Отношение длины седалищной кости (8) к длине подвздошной (7)	62,7	57,0–62,2	59,3
7. Отношение ширины крыла таза (11) к полной длине таза (6)	62,4	64,6–68,5	67,0
8. Отношение длины <i>for. obturatum</i> (9) к длине малого таза (5)	36,8	32,2–36,4	34,0
9. Отношение ширины <i>for. obturatum</i> (10) к его ширине (9)	59,6	71,2–77,1	74,2

ограничивающая запирающее отверстие, округлая в сечении. Седалищный бугор (*tuber ischiadicum*) развит слабо. Тело подвздошной кости (*tabula ischiadica*) сравнительно короткое и плоское. Снизу, на вентральной поверхности, хорошо отмечен *pecten ossis ischii*.

Бедренная кость (*femur*). Длинная и относительно тонкая в диафизе (рис. 29, фиг. 1). Наибольшая длина кости – 174,5 мм (табл. 18). Диафиз кости изогнут в передне-заднем направлении. Проксимальный эпифиз сравнительно широкий. Головка бедра (*caput femori*) неправильно округлой формы, заметно сплюснута с боков, и на латеральной стороне ее расположена крупная и глубокая *fovea capitis*. Большой вертлуг (*trochaeater major*) очень крупный, покрыт много-

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН				
	3403-52	3403-53	3403-54	3403-55	3403-56
1. Длина кости от самой проксимальной точки головки до самой дистальной точки медиального мышцелка	171,2	173,0	174,5	-	-
2. Ширина <i>caput femori</i>	18,5	18,0	16,0	-	-
3. Поперечник <i>caput femori</i>	20,0	22,1	20,1	-	-
4. Ширина проксимального эпифиза	48,5	45,0	45,0	-	-
5. Наименьшая ширина диафиза	14,0	13,5	14,0	13,0	13,0
6. Ширина дистального эпифиза	34,3	34,3	34,0	32,0	-
7. Ширина дистального эпифиза спереди назад	33,0	36,5	34,0	33,0	-
Отношение к длине <i>femur</i>					
1. Проксимальной ширины (4)	28,3	26,0	25,7	-	-
2. Ширины диафиза (5)	8,1	7,7	7,9	-	-
3. Дистальной ширины (6)	20,0	19,8	19,4	-	-
4. Ширины дистального эпифиза спереди назад (7)	19,3	21,1	19,4	-	-

численными буграми и шероховатостями, его проксимальное окончание высоко поднято над *caput femori*. *Fossa trochanterica* занимает большую площадь, она глубокая и почти прямоугольной формы. Малый вертлуг (*torchanter minor*), сравнительно длинный и высокий. Третий вертлуг (*torchanter tertius*) расположен в верхней трети кости и значительно выдается латерально. На задней стороне диафиза в его латеральной части четко прослеживается *crista femoris*. Нижний блок бедренной кости широк в поперечнике (спереди назад). *Fossa suprapatellaris* глубокая и овальной формы. Над латеральным мышцелком четко выдается *tuberositas (fossa) plantaris*. Медиальный мышцелок (*condylus medialis*) узкий, сдвинутый с боков, причем он наклонен латерально под большим углом, чем *condylus lateralis*. *Trochlea patellaris* сравнительно широкий, его латеральный блок слегка меньше медиального и смещен несколько назад по отношению к первому. Суставные поверхности нижнего эпифиза кости сильно развиты, что свидетельствует о значительной подвижности блока при сочленении с большой берцовой костью.

К о л е н н а я ч а ш е ч к а (*Patella*). Относительно длинная кость прямоугольной формы (рис. 29, фиг. 2). Наибольшая ее длина — 36,7 мм, ширина — 21,2 мм. Сочленовная площадка задней стороны разделена невысоким гребнем на две суставные поверхности, соответствующие по величине мышцелкам бедра, причем латеральная примерно вдвое меньше медиальной. Передняя сторона коленной чашечки относительно гладкая в верхней половине, в дистальной части несет шероховатость, служащую для прикрепления сухожилия *ligamentum rectum patellae intermedium*.

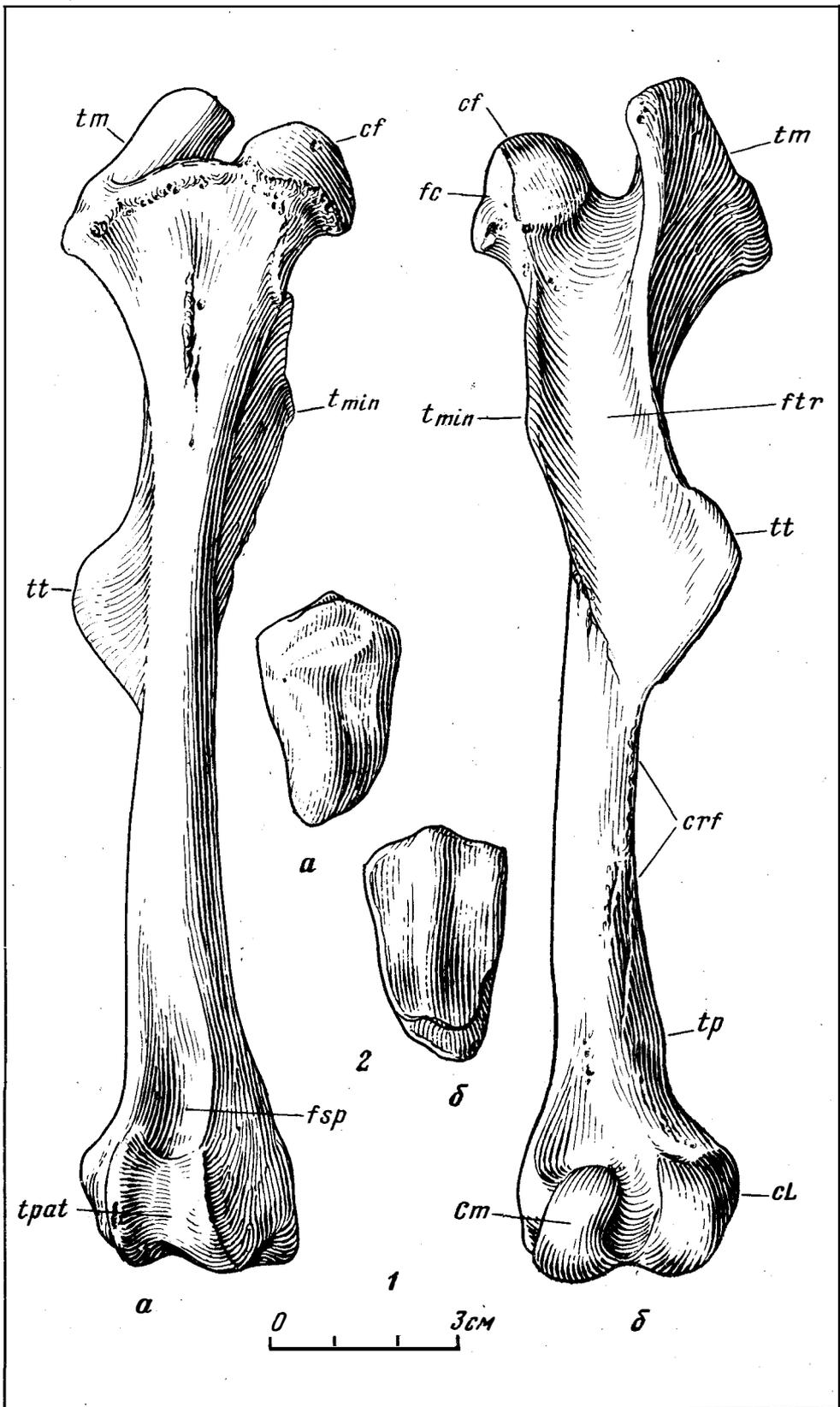
Б о л ь ш а я б е р ц о в а я к о с т ь (*tibia*). Большая берцовая кость у *L. expeditus* длиннее *femur*, она имеет сравнительно тонкий диафиз и широкий проксимальный эпифиз (рис. 30). Наибольшая длина кости — 194,0 мм (табл. 19). *Eminentia*

Р и с. 29. 1 — бедренная кость *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, № 3403-54, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

а — вид спереди, б — вид сзади; cf — головка бедра, cl — латеральный мышцелок, cm — медиальный мышцелок, crf — *crista femoris*, fc — *foveacapitis*, ft — *fossa trochanterica*, tm — большой вертлуг, tmin — малый вертлуг, tt — третий вертлуг, tp — *tuberositas plantaris*, tpat — *trochlea patellaris*

2 — коленная чашка *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925, № 3403-110, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

а — вид спереди, б — вид сзади



Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН	
	3403-57	3403-58
1. Длина кости от самой проксимальной точки eminentia intercondyloidea до середины нижнего суставного гребня в проекции	193,0	194,0
2. Ширина проксимального эпифиза	33,0	34,0
3. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	34,0	34,0
4. Ширина диафиза	12,0	13,0
5. Ширина дистального эпифиза	22,0	22,5
6. Ширина дистального эпифиза спереди назад	19,0	18,0
Отношение к длине кости (1)		
ее проксимальной ширины (2)	17,4	17,5
ее дистальной ширины (5)	11,4	11,6
ширины ее диафиза (4)	6,2	6,6
ее проксимального поперечника (3)	17,5	17,5
ее дистального поперечника (6)	9,8	9,3

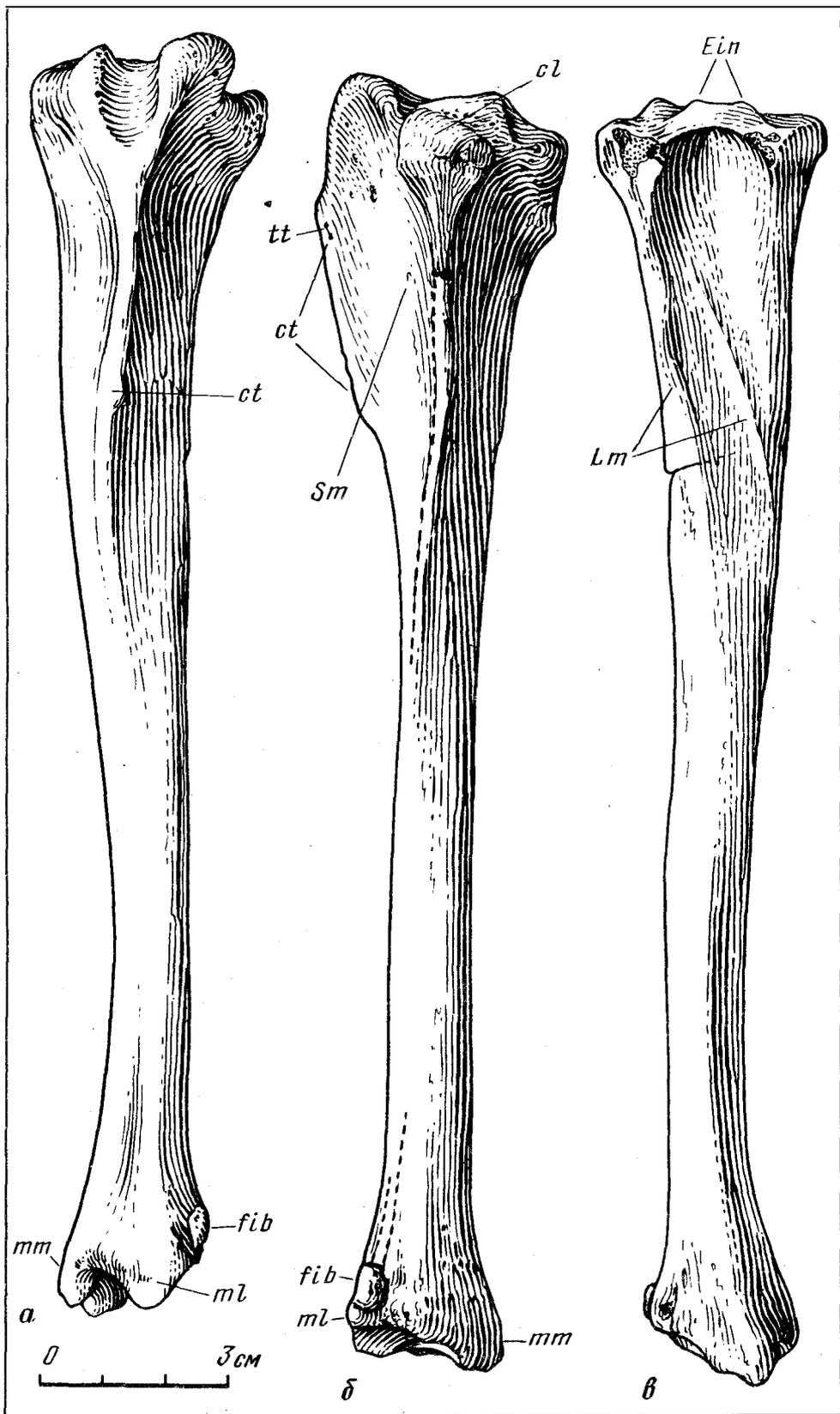
intercondyloidea сравнительно невысоко поднимается над проксимальной суставной поверхностью кости. На передней стороне проксимального эпифиза проходит глубокая впадина, служащая, вероятно, для прикрепления сильного сухожилия коленной чашечки (l. rectum patellae intermedium). Очень высок гребень большой берцовой кости (crista tibia), занимающий примерно 1/4 длины кости. Tuberositas tibia четко выделяется на гребне кости. Хорошо видна шероховатость для прикрепления m. semitendinosus. Также сильно развита область sulcus muscularis. На внешней стороне condylus lateralis имеется узкая прямоугольная суставная площадка для сочленения с малой берцовой костью (fibula). На задней поверхности проксимальной части tibia хорошо различимы шероховатости для прикрепления мускулатуры (linea muscularis). Дистальный эпифиз сравнительно неширокий. Медиальная лодыжка (malleolus medialis) значительно развита. На латеральной стороне видна маленькая шероховатость для сочленения с дистальным окончанием fibula. Суставные поверхности для сочленения с блоком астрагала глубокие (в особенности медиальная), разделены массивным суставным гребнем и несколько скошены под углом к оси диафиза кости.

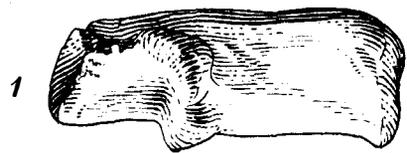
Малая берцовая кость (fibula). Малая берцовая кость в сочленении с большой представлена фрагментом лишь одного экземпляра. Это очень тонкая кость, неполностью сросшаяся с tibia.

К о с т и п р е д п л ю с н ы. Т а р а н н а я к о с т ь (astragalus). Относительно высокая и умеренно широкая кость (рис. 31, фиг. 2). Наибольшая высота — 23,2 мм, наибольшая ширина — 17,6 мм (табл. 20). Блок астрагала отклонен по отношению к дистальному отделу под углом около 15°. Оба мыщелка блока примерно одинаковой высоты. Внутренний (медиальный) мыщелок несколько заострен и в нижней части соприкасается с суставной площадкой для ладьевидной кости, верхняя часть внутреннего мыщелка высоко поднимается проксимально, и самый конец его отклонен медиально и назад так, что при сочленении с большой берцовой костью близко подходит к медиальной лодыжке. Наружный (латеральный) мыщелок несколько короче внутреннего и шире. Оба мыщелка разделены

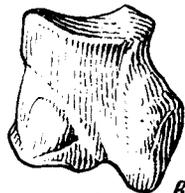
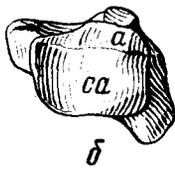
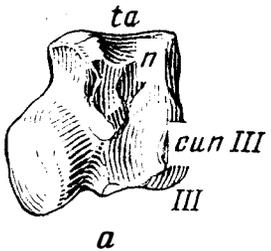
Р и с. 30. Большая берцовая кость Lophialetes expeditus Matthew et Granger, 1925, № 3403-57, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула. III, свита хайчин, эоцен

а — вид спереди, б — вид с внутренней (медиальной) стороны, в — вид сзади
 cl — латеральный мыщелок, ct — гребень большой берцовой кости, ein — eminentia intercondyloidea, fib — фрагмент малой берцовой кости, lm — linea muscularis, ml — латеральная лодыжка, mm — медиальная лодыжка, sm — sulcus muscularis, tt — tuberositas tibiae





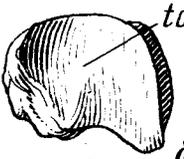
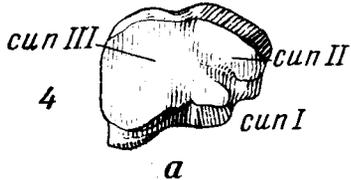
0 2cm



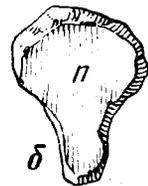
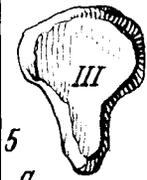
0 2cm



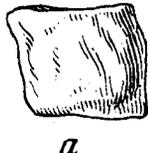
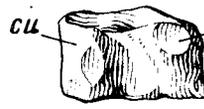
0 3cm



0 2cm



0 2cm



0 1cm



Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН				
	3403-59 лев.	3403-60 прав.	3403-61 прав.	3403-62 лев.	3403-63 лев.
1. Наибольшая длина (отвесно к касательной и ладьевидной фасетке)	23,2	20,5	—	21,5	21,9
2. Ширина (перпендикулярно к высоте)	17,6	16,2	—	17,3	17,2
3. Ширина дистального отдела	12,2	12,0	—	11,9	—
4. Поперечник дистального отдела (спереди назад)	12,4	—	—	12,0	—
5. Ширина блока (перпендикулярно к гребням)	17,0	15,5	16,3	15,4	16,5
Отношение к длине кости					
1. Ее ширины	75,8	79,5	—	80,4	78,5
2. Ширины ее дистального отдела	52,5	58,5	—	55,3	—
3. Ширины блока	73,2	75,6	—	71,6	75,3

глубокой и широкой долиной. Непосредственно ниже окончания суставной поверхности имеется обширное углубление. Суставная поверхность дистального отдела кости почти трапециевидной формы с большими передней и внутренней сторонами. Большую ее часть занимает площадка для сочленения с *os naviculare*, она выпуклая в передне-заднем направлении и несколько вогнута медио-латерально. Передний край ее заходит на переднюю сторону дистального отдела таранной кости. На стороне дистальной поверхности расположена узкая, ориентированная слегка латерально суставная поверхность, отделенная от площадки для *os naviculare* невысоким суставным гребнем и предназначенная для сочленения с кубовидной костью (*os cuboideum*). На задней поверхности таранной кости расположены обширные суставные площадки для сочленения с пяточной костью. В верхнем латеральном углу находится вогнутая суставная поверхность для сочленения с телом пяточной кости, причем вертикальная и горизонтальная ее части сходятся почти под прямым углом. По ширине она занимает примерно половину задней стороны блока. Ниже и медиальнее от нее расположена вытянутая сверху вниз овальной формы суставная поверхность для *sustentaculum tali*. Она отделена от верхней суставной площадки узкой и глубокой бороздкой, пересекающей по диагонали заднюю поверхность блока астрагала. На внешней латеральной поверхности дистального конца астрагала расположена маленькая площадка для сочленения

Р и с. 31. Кости заплюсны *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger

1 — пяточная кость, № 3403-64, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

2 — таранная кость, № 3403-59, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен
а — вид спереди, б — вид с латеральной (внешней) стороны3 — кубовидная кость, № 3403-69, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен
а — вид с медиальной (внутренней) стороны, б — сверху, в — с латеральной (внешней) стороны, г — сзади, д — спереди4 — ладьевидная кость, № 3403-74, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен
а — вид снизу, б — сверху, в — спереди, г — с латеральной (внешней) стороны5 — третья клиновидная кость, № 3403-83, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен
а — снизу, б — сверху, в — спереди, г — с латеральной (внешней) стороны, д — с медиальной (внутренней) стороны

6 — вторая клиновидная кость, № 3403-111, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин, эоцен

а — спереди, б — сверху, в — снизу; та — площадка для сочленения с таранной костью, са — для пяточной кости, п — для ладьевидной кости, си — для кубовидной, sup_{III} — для третьей клиновидной, sup_{II} — для второй клиновидной, II, III — для второй и третьей плюсневых костей

с дистальным концом пяточной кости. На латеральной стороне блока таранной кости помещается глубокая ямка, свидетельствующая о месте прикрепления латеральной связки. На медиальной поверхности кости также имеются ямки и шероховатости, отмечающие места прикрепления медиальной и дорзальной связок.

Пяточная кость (*os calcaneum*). Пяточная кость *L. exreptus* длинная и сравнительно неширокая. Наибольшая (полная) длина кости — 48,4 мм, ширина — 16,0 мм (табл. 21). Тело кости сильно сжато с боков и относительно высокое (рис. 31, фиг. 1). Суставная площадка на теле кости для сочленения с таранной костью распространяется на дистальной поверхности и выходит, сгибаясь под углом, на переднюю поверхность тела. Соединяясь с ней вдоль латерального края, проходит узкая и длинная порция суставной площадки. На внутренней поверхности дистального отдела кости имеется дополнительная маленькая суставная площадка для сочленения с латеральной стороной нижнего конца таранной кости. Дистальный конец *os calcaneum* длиннее спереди, на нижней поверхности расположена узкая прямоугольная, ориентированная назад и слабо вогнутая в медιο-латеральном направлении суставная площадка для кубовидной кости (*os cuboideum*). Непосредственно над внешней суставной площадкой для астрагала на теле кости с его передней стороны расположена маленькая, проксимально ориентированная площадка субтреугольной формы для сочленения с дистальным концом малой берцовой кости при максимально вытянутой стопе. *Sustentaculum talus* округлой формы, на передней стороне его расположена слабо вогнутая суставная площадка для таранной кости, ориентированная вперед и вниз. По латеральному краю ее проходит узкая бороздка, как бы отделяющая *sustentaculum* от тела кости. По мнению Л. Радинского, здесь проходил глубокий сухожильный сгибатель (*Radinsky, 1965a, стр. 247*). На латеральной поверхности пяточной кости над углом, образованным поверхностями, сочленяющимися с таранной костью, расположена маленькая площадка (при сочленении с астрагалом, она помещается непосредственно над ямкой на латеральной поверхности последнего), служащая для прикрепления латеральной связки. Задний край пяточной кости покрыт сильно развитой шероховатостью, которая распространяется почти по всему телу вплоть до *tuber calcanei*. Шероховатость служит для прикрепления связки (*ligamentum plantarum*). Пяточный бугор умеренно расширен по отношению к телу кости, бугристый и покрыт шероховатостями. Он служит местом прикрепления поверхностного или короткого сгибателя пальцев (*tendon flexor digitorum*) и сухожильного окончания *m. gastrocnemius*.

Кубовидная кость (*os cuboideum* = *os tarsale quartum et quintum*). Тело кости сравнительно высокое, сжатое с боков и широкое в передне-заднем направлении (рис. 31, фиг. 3). Наибольшая высота переднего конца кости — 13,9 мм (табл. 22). Сзади тело кости продолжается в гороховидный отросток, смещенный вниз и латерально. На верхнем проксимальном окончании располагается обширная, вогнутая спереди назад суставная поверхность для сочленения с пяточной костью. На заднем внутреннем крае проксимальной поверхности находится маленькая узкая прямоугольной формы суставная поверхность для сочленения с дистальным окончанием таранной кости. Она ориентирована вверх и медиально. На внутренней поверхности кубовидной кости вдоль ее задней стороны проходит неширокая, почти прямоугольная суставная площадка, слегка вогнутая посередине, служащая для сочленения с соседней *os naviculare*, проксимально она сливается с маленькой площадкой для астрагала, а дистально соединяется под некоторым углом с маленькой площадкой, ориентированной вниз и медиально, служащей для сочленения с третьей клиновидной костью (*os cuneiforme III* = *os tarsale tertium*). На переднем дистальном углу внутренней поверхности кубовидной кости расположена узкая фасетка для сочленения с третьей клиновидной костью. Ниже эта площадка переходит в маленькую суставную поверхность для третьей плюсневой кости, ориентированной медиально и вниз. На дистальной стороне кубовидной кости расположена в виде полумесяца выпуклая в передней трети и вогнутая позади суставная площадка, предназначенная для сочленения с четвер-

Таблица 21

Промеры (мм) и пропорции (%) пяточной кости *L. expeditus* Matthew et Granger

Промеры	Колл. ПИН				
	3403-64	3403-65	3403-66	3403-67	3403-68
1. Полная длина пяточной кости	48,0	48,4	46,0	—	48,0
2. Длина тела кости	39,5	39,3	37,2	—	39,0
3. Ширина тела кости	15,0	16,0	15,8	15,5	15,5
4. Ширина tuber calcanei	11,0	10,0	11,0	—	10,5
5. Поперечник tuber calcanei	15,5	15,5	15,5	—	15,0
1. Отношение ширины кости (3) к длине ее тела (2)	37,9	40,7	42,4	—	39,7
2. Отношение длины тела кости (3) к полной длине (1)	82,2	81,2	80,9	—	81,2
3. Отношение ширины tuber calcanei (4) к его поперечнику (5)	70,9	64,5	70,9	—	70,0

Таблица 22

Размеры и пропорции кубовидной кости *L. expeditus*

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН				
	3403-69 лев.	3403-70 прав.	3403-71 прав.	3403-72 прав.	3403-73 лев.
1. Наибольшая высота по передней поверхности	13,9	—	—	13,0	13,0
2. Ширина	8,5	7,6	8,4	8,6	—
3. Наибольшая ширина верхнего конца спереди назад	11,4	11,1	12,4	12,1	11,8
Отношение к высоте кости					
1. Ширины ее верхнего конца (2)	61,1	—	—	66,1	—
2. Ее поперечника (2)	82,2	—	—	93,0	90,7

Таблица 23

Размеры и пропорции ладьевидной кости заплюсны *Lophialetes* Matthew et Granger, 1925

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН									
	3403-74 лев.	3403-75 прав.	3403-76 прав.	3403-77 прав.	3403-78 лев.	3403-79 лев.	3403-80 лев.	3403-81 прав.	3403-82 прав.	
1. Высота по средине передней поверхности	7,1	6,8	7,1	7,2	7,0	7,1	—	7,1	7,2	
2. Ширина	11,0	10,4	10,8	11,6	11,6	11,2	10,5	11,7	11,2	
3. Поперечник спереди назад	16,2	16,1	16,2	17,0	16,8	16,5	15,0	16,6	17,0	
Отношение высоты к										
1. Ширине кости	64,5	65,4	65,7	62,1	62,5	63,4	—	60,7	64,2	
2. Поперечнику	43,8	42,3	43,8	42,3	41,6	43,6	—	42,7	42,3	

Т а б л и ц а 24

Размеры и пропорции третьей клиновидной кости *L. expeditus* Matthew et Granger, 1925

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН					
	3107-83 лев.	3107-84 прав.	3107-85 прав.	3107-86 прав.	3107-87 лев.	3107-88 прав.
1. Высота по середине передней поверхности	7,2	6,0	7,7	7,7	7,3	7,0
2. Ширина	12,1	10,6	11,1	11,7	11,7	11,4
3. Поперечник (спереди назад)	14,1	—	13,3	13,7	13,2	13,9
Отношение высоты к						
1. Ширины	59,5	56,6	69,3	65,8	62,3	61,4
2. Поперечнику	51,1	—	57,8	56,2	55,9	50,3

той плюсневой костью. Примерно посередине передней поверхности *os cuboideum* проходит относительно узкий и неглубокий канал, плавно ниспадающий вниз, переходя на латеральную сторону. По мнению Л. Радинского, здесь проходят кровеносные сосуды заплюсны (Radinsky, 1965a). Задний отросток кости покрыт шероховатостями и служит для прикрепления плантарной связки.

Ладьевидная кость предплюсны (*os naviculare = os tarsi centrale*). Ладьевидная кость *L. expeditus* умеренной высоты, неширокая и длинная в передне-заднем поперечнике (рис. 31, фиг. 4). Наибольшая высота кости — 7,2 мм, ширина — 11,2 мм (табл. 23). Вся проксимальная поверхность занята сильно вогнутой в передне-заднем направлении площадкой для таранной кости; задний и в особенности передний край площадки сравнительно высоко поднят. На самом медиальном окончании переднего края проксимальной стороны кости на некоторых экземплярах (на трех из девяти, имеющих в коллекции) расположена маленькая треугольная площадка для сочленения с пяточной костью. Эту особенность отмечает и Л. Радинский (Radinsky, 1965a, стр. 248). На боковой (латеральной) стороне кости примерно посередине расположена небольшая площадка прямоугольной формы, в некоторых случаях почти разделенная на верхнюю и нижнюю порции в средней части и служащая для сочленения с медиальной стороной *os cuboideum*. На дистальной поверхности расположены обширная суставная площадка для третьей клиновидной кости (*os cuneiforme III*), позади нее небольшая площадка для второй клиновидной кости (*os cuneiforme II*) и на самом конце маленькая поверхность для первой клиновидной кости (*os cuneiforme I*), ориентированная несколько латерально.

Третья клиновидная кость предплюсны (*os cuneiforme III = os tarsale tertium*). Относительно высокая треугольная кость с задним узким отростком и передней выпуклой стороной (рис. 31, фиг. 5). Наибольшая ее высота — 7,7 мм (табл. 24). Проксимальная поверхность занята площадкой для сочленения с ладьевидной костью. На латеральной боковой стороне имеются две маленькие суставные площадки — одна расположена в переднем нижнем углу, вторая на заднем верхнем крае боковой поверхности, обе предназначены для сочленения с кубовидной костью. На боковой стороне спереди имеются проксимальная и дистальная маленькие суставные площадки для сочленения со второй клиновидной костью, а позади — маленькая площадка для сочленения со второй плюсневой костью.

Вторая клиновидная кость предплюсны (*os cuneiforme II = os tarsale secundum*). Маленькая, сравнительно высокая и сжатая с боков кость (рис. 31, фиг. 6). Проксимальная поверхность занята плоской суставной площадкой для ладьевидной кости. На латеральной стороне имеются мелкие площадки — вверху и внизу для сочленения с третьей клиновидной костью. На медиальной

поверхности, ориентированной слегка назад, расположены суставные площадки для сочленения с первой клиновидной костью. Дистальная поверхность занята плоской площадкой для второй плюсневой кости.

Первая клиновидная кость (*os cuneiforme I = os tarsale primum*). Имеется на двух экземплярах стопы *L. expeditus*. Кость длинная и узкая, сочленяющаяся впереди с задней стороной ладьевидной кости и отчасти со второй клиновидной костью. Тело *os cuneiforme I* сочленяется также с задним краем проксимального отдела второй плюсневой кости.

Кости плюсны. В коллекции представлены разрозненными экземплярами, а также в сочленении с предплюсной и фалангами пальцев. Кости плюсны очень длинные и тонкие, причем третья плюсневая кость наиболее длинная и развитая; боковые плюсневые кости асимметричны и в сочленении ориентированы не в стороны, как указано на рис. 32 Л. Радинского (*Radinsky, 1965a, стр. 249*), а назад, так, что дистальный конец третьей плюсневой кости опущен примерно на 0,5 см ниже, чем окончания боковых костей (рис. 32, фиг. 1). В целом кости плюсны несколько длиннее, чем пястные кости.

Первая плюсневая кость (*os metatarsale primum*). В коллекции отсутствует. Однако на задней стороне узкого отростка проксимального отдела третьей плюсневой кости имеется маленькая суставная площадка, с которой, вероятно, сочленялся рудимент первой плюсневой кости. Л. Радинский указывает, что в стопе у *Shlosseria magister* присутствует редуцированная первая плюсневая кость, представленная в виде плоского треугольника на верхнем конце имеющего маленькие суставные площадки для сочленения с *cuneiforme* и *Mtt III*. Однако в коллекции АМЕИ нет первых плюсневых костей *L. expeditus* (*Radinsky, 1965a, стр. 250*).

Вторая плюсневая кость (*os metatarsale secundum*). Тонкая, сжатая с боков и относительно расширенная в передне-заднем направлении кость. Наибольшая длина кости — 99,0 мм при ширине диафиза 4,7 мм (табл. 25). Л. Радинский указывает размеры этой кости по экземплярам из Улан-Ширэ — 92,0 мм длины и 6 мм ширины дистального эпифиза (*Radinsky, 1965a, стр. 249*). Проксимальная поверхность субтреугольной формы и несет суставную площадку для сочленения со второй клиновидной костью. На латеральной поверхности имеются маленькие суставные площадки для *mtt III* и первой клиновидной кости, для которой имеется еще одна суставная площадка на задней стороне проксимального конца кости, ориентированная назад и медиально. Диафиз кости треугольный в сечении, причем

Т а б л и ц а 25

Размеры и пропорции второй плюсневой кости *L. expeditus* Matthew et Granger

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН			
	3403-89 лев.	3403-90 лев.	3403-91 прав.	3403-92 лев.
1. Наибольшая длина кости	99,0	—	80,5	89,7
2. Ширина проксимального эпифиза	6,2	5,4	—	—
3. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	9,9	9,5	—	—
4. Ширина диафиза	4,7	—	—	4,6
5. Ширина диафиза спереди назад	7,8	—	7,8	7,1
6. Ширина дистального эпифиза	6,1	—	—	—
7. Ширина дистального эпифиза спереди назад	9,9	—	—	8,8
Отношение				
1. Ширины проксимального эпифиза (2) к его поперечнику (3)	62,6	56,7	—	—
2. Ширины диафиза (4) к его поперечнику (5)	60,2	—	—	64,8
3. Ширины дистального эпифиза (6) к его поперечнику (7)	61,4	—	—	—

Т а б л и ц а 26

Размеры и пропорции третьей плюсневой кости *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН					
	3403-93 прав.	3403-94 лев.	3403-95 прав.	3403-96 лев.	3403-97 лев.	3403-98 лев.
1. Наибольшая длина кости	103,4	—	93,2	98,2	101,4	101,4
2. Ширина проксимального эпифиза	—	12,6	—	—	12,6	13,0
3. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	15,0	—	—	—	15,0	15,4
4. Ширина диафиза	11,1	—	10,0	10,0	10,9	10,6
5. Ширина диафиза спереди назад	7,7	—	—	—	7,5	7,1
6. Ширина дистального эпифиза	15,9	—	16,0	12,6	16,0	16,8
7. Ширина дистального эпифиза спереди назад	10,2	—	11,0	—	10,0	10,8
Отношение						
1. Ширины проксимального эпифиза (2) к его поперечнику (3)	—	—	—	—	84,0	84,4
2. Ширины диафиза (4) к его поперечнику (5)	144,0	—	—	—	145,3	145,3
3. Ширины дистального эпифиза (6) к его поперечнику (7)	155,8	—	145,5	—	160,0	155,6

острый угол ориентирован вперед, а широкое основание сзади. Тело кости изогнуто в медиальном направлении и в нижней трети ориентировано слегка назад. На латеральной поверхности вдоль всего диафиза видна шероховатая полоса — место прикрепления с третьей плюсневой костью, что свидетельствует о прочной связи этих костей. Дистальный эпифиз сравнительно узкий, асимметричная и сдвинутая с боков суставная поверхность на нем смещена назад, причем суставной гребень, поднимающийся в задней трети суставной площадки, делит ее на две неравные части, большая из которых расположена медиально. С боковых сторон над суставными площадками расположены неглубокие ямки (большая из них на латеральной стороне), а выше едва заметные бугорки — места прикрепления коротких латеральных связок. Сзади непосредственно над суставной площадкой по обеим сторонам от суставного гребня едва заметно парное углубление для сесамовидных костей.

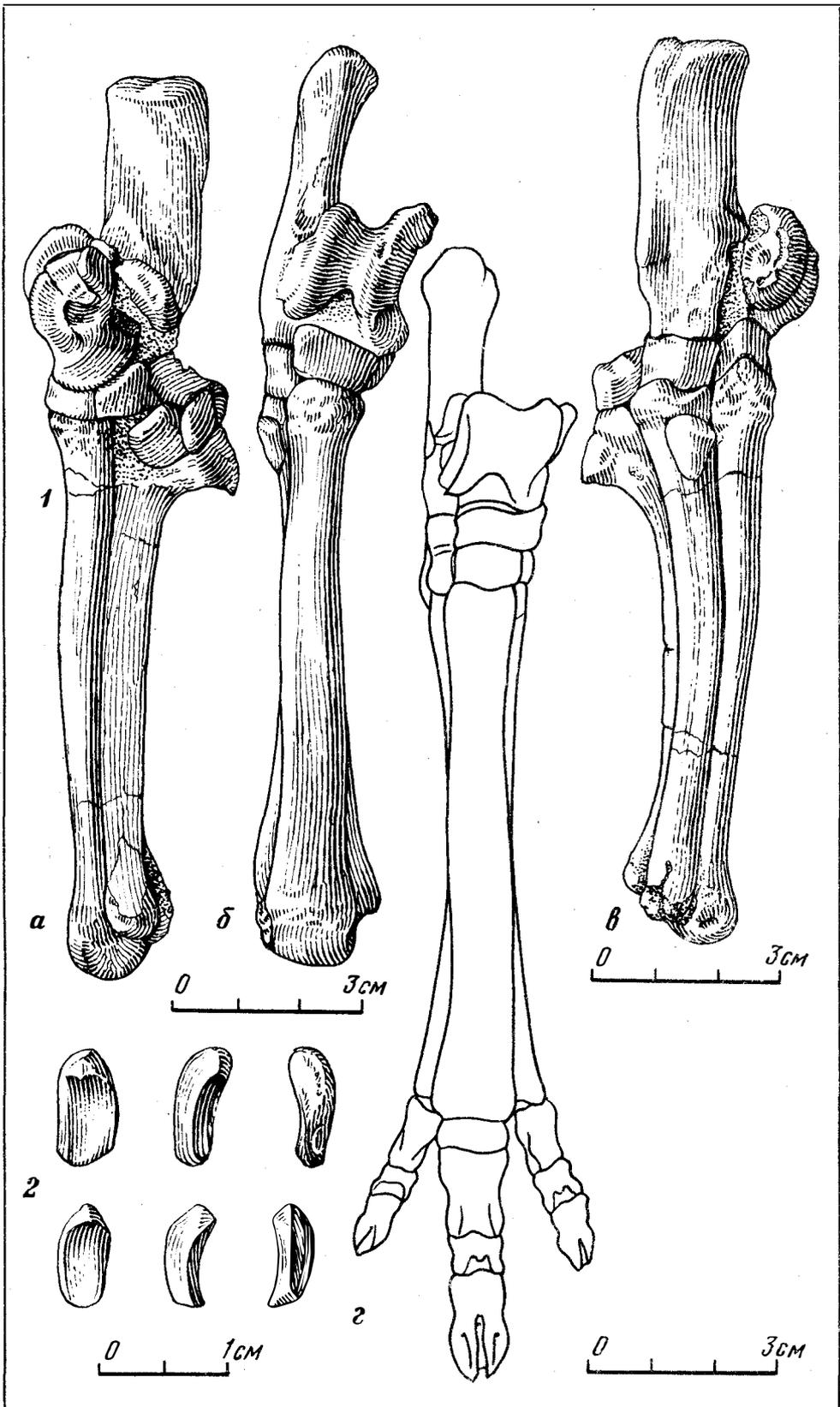
Третья плюсневая кость (*os metatarsale tertium*). Наиболее длинная и развитая кость плюсны. Наибольшая длина кости — 103,4 мм, ширина диафиза 11,1 мм (табл. 26). Л. Радинский сообщает, что в коллекции АМЭИ эта кость была представлена неполными экземплярами, из Ирдын-Манги и частью из Улан-Ширэ (Radinsky, 1965a). Проксимальный эпифиз кости треугольный в сечении, с длинным и острым задним отростком и широкой выпуклой передней стороной. Сверху расположена слабо вогнутая в медико-латеральном направлении суставная площадка для третьей клиновидной кости. На медиальной стороне проксимального эпи-

Р и с. 32. Стопа *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925

1 — общий вид стопы

а — с медиальной (внутренней) стороны, б — спереди, в — с латеральной (внешней) стороны, г — реконструкция стопы

2 — сесамовидные кости, № 3403-112; 113, ПИН; Монголия, Хайчин-Ула III, свита хайчин-эопен



физа имеются маленькие суставные площадки для сочленения со второй плюсневой костью. На латеральной стороне расположена глубокая вырезка, в которой находятся маленькие суставные площадки в передней и задней стороне для os suboideum и четвертой плюсневой кости. На задней стороне отростка проксимального эпифиза располагается ориентированная вниз субквадратной формы маленькая площадка для сочленения с рудиментом первой плюсневой кости. Диафиз третьей плюсневой кости треугольный в сечении в верхней части, постепенно расширяется в медиолатеральном направлении в нижней, а также становится плоским в поперечнике (спереди назад). Боковые поверхности диафиза покрыты шероховатыми полосами, отмечающими места прикрепления боковых плюсневых костей. Это свидетельствует о том, что они прикреплялись почти позади к Mt III, соединяясь в верхнем отделе по обеим сторонам заднего отростка проксимального эпифиза. Дистальный эпифиз расширен по сравнению с проксимальным и более плоский в поперечнике. Суставная его поверхность значительно развита — выходит на переднюю поверхность. Сзади она разделена высоким и острым медиальным суставным гребнем, по обеим сторонам которого проходят неглубокие суставные впадины — так что каждая половина суставной поверхности наклонена к подножию суставного гребня и постепенно поднимается к краям. По обеим боковым сторонам дистального эпифиза непосредственно над суставной поверхностью расположены глубокие впадины, над которыми возвышаются испещренные шероховатостями бугорки, свидетельствующие о прикреплении латеральных связок. Сзади над суставной поверхностью по обеим сторонам медиального гребня расположены углубления для сесамовидных костей.

Четвертая плюсневая кость (os metatarsale quartum). Очень тонкая, сжатая с боков длинная кость. Наибольшая ее длина — 97,0 мм при ширине диафиза 3,5 мм (табл. 27). Проксимальный эпифиз кости несколько расширен, на нем расположена вогнутая спереди назад площадка для os suboideum. На медиальной стороне располагаются две площадки для сочленения с третьей плюсневой костью, причем передняя — более крупная, ориентирована несколько вперед. На латеральной стороне задний край поднят, образуя невысокий шероховатый бугорок. Диафиз кости плоский в медиолатеральном направлении и расширен в поперечнике. Тело кости изогнуто латерально посередине и несколько назад в нижней трети. Дистальный эпифиз асимметричный, сильно сжат с боков и не-

Т а б л и ц а 27

Размеры и пропорции четвертой плюсневой кости *L. expeditus* Matthew et Granger, 1925

Промеры (мм) и индексы (%)	Колл. ПИН				
	3403-99 прав.	3403-100 лев.	3403-101 прав.	3403-102 лев.	3403-103 лев.
1. Наибольшая длина кости	97,0	—	82,5	94,4	95,0
2. Ширина проксимального эпифиза	8,0	—	—	—	7,8
3. Ширина проксимального эпифиза спереди назад	11,0	11,0	—	—	11,2
4. Ширина диафиза	3,5	—	—	—	3,6
5. Ширина диафиза спереди назад	7,2	—	7,5	7,0	7,6
6. Ширина проксимального эпифиза	5,8	—	—	—	5,7
7. Ширина дистального эпифиза спереди назад	9,0	—	—	8,8	9,2
Отношение					
1. Ширины проксимального эпифиза (2) к его поперечнику (3)	72,7	—	—	—	70,0
2. Ширины диафиза (4) к его попереч- нику (5)	48,6	—	—	—	47,2
3. Ширины дистального эпифиза (6) к его поперечнику	64,4	—	—	—	62,0

сколькo шире в передне-заднем диаметре. Его суставная площадка смещена латерально, сжата с боков и ориентирована значительно назад. Невысокий суставной гребень разделяет ее с задней частью на две неравные части, внешняя из которых несколько больше и расположена проксимальнее. Но боковым сторонам помещаются ямки, большая из которых расположена латерально. На задней поверхности заметны следы прикрепления сесамовидных костей. Сесамовидные кости на задних конечностях *L. expeditus* также присутствуют в количестве трех пар.

Фаланги пальцев (*phalanx*). В коллекции имеются фаланги в сочленении с костями плюсны. Общее строение их подобно таковому на передних конечностях. Однако задние фаланги несколько длиннее и относительно стройнее передних — длина первой фаланги среднего пальца — 17,7 мм, при ширине проксимального конца 11,5 мм, диафиза — 7,5 мм и дистального конца — 7,1 мм. Фаланги боковых пальцев значительно меньше по размерам со слабее развитыми суставными площадками.

НЕКОТОРЫЕ MORFO-FУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА *LOPHIALETES EXPEDITUS*

Строение посткраниального скелета *L. expeditus* выделяет его среди эоценовых *Tarigoidea*, да и, вероятно, всех ранних *Perissodactyla*. Шейные позвонки у *L. expeditus* (за исключением атланта) абсолютно и относительно длинее, чем у раннеэоценового *Herpodon* и *Hyracotherium*. Они наиболее близки по пропорциям и строению шейных позвонков *Deperetella cristata* (Radinsky, 1965a, стр. 251), однако, абсолютно и относительно мельче и длиннее последних. Значительно развита и передняя суставная поверхность на втором шейном позвонке у *L. expeditus*, свидетельствующая о сильном вращении шеи между атлантом и эпистрофеем. Суставные впадины атланта для сочленения с мышелками черепа глубокие и ориентированы вперед и вверх, в свою очередь черепные мышелки ориентированы вниз. Сильно развитые затылочные гребни и испещренная шероховатостями бугристая затылочная кость свидетельствуют о прикреплении сильной шейной мускулатуры и связок, причем постановка головы *L. expeditus* отличалась от таковой у современного тапира (*Tapirus*). Вероятно, у *L. expeditus* голова была поднята выше и круче наклонена по отношению к оси шеи. Поясничные позвонки у *L. expeditus* представляют переходный тип от *Condylarthra* к более прогрессивным непарнопалым. Так, остистые отростки позвонков поясничной области наклонены у *L. expeditus* вперед в меньшей степени, чем у *Phenacodus* и у хищников. Остистые отростки поясничных позвонков, по-видимому, были достаточно широкими, судя по сохранившимся частям. Особенности поясничного отдела *лоphiaлетеса* способствуют созданию определенной жесткости в этой области позвоночника. Вместе с тем сочленованные отростки еще не образуют настоящего "замка" при соединении позвонков, как у наиболее продвинутых копытных (Гамбарян, 1972), однако, края передних сочленованных отростков поясничных позвонков у *L. expeditus* высоко подняты в большей степени, чем у *H. posticus* (Radinsky, 1965b, стр. 81, фиг. 5к). Поперечные отростки на поясничных позвонках у *L. expeditus* длинные, ориентированы в горизонтальной плоскости и вперед, но вместе с тем слегка наклонены вниз. Ограничение изгиба позвоночника в боковую сторону достигается у копытных при помощи разросшихся поперечных отростков, ориентированных горизонтально и вперед. Расширенные окончания поперечных отростков соединены у копытных промежуточной связкой. У хищников и древних *Condylarthra* эти отростки направлены вперед и вниз, а окончания их сужаются (Гамбарян, 1972). Строение поясничных позвонков у *L. expeditus* показывает значительные преобразования в сторону стабильности поясничного отдела позвоночника при передвижении — умеренный наклон остистых отростков вперед, причем сами отростки расширены, высоко подняты края передних сочленованных отростков, поперечные отростки с расширенными окончаниями и ориентированные вперед

и в основном горизонтально. В то же время в строении позвонков поясничного отдела сохраняются черты примитивных предков непарнопалых — кондилартр — сравнительно свободное сочленение позвонков, не образующее "замка" и некоторый наклон поперечных отростков вниз. Эти особенности свидетельствуют о меньшей специализации поясничного отдела у *L. expeditus*, чем у более поздних непарнопалых (например, лошадей). Лопатка у лофиалетеса отличается от таковой у известных раннеэоценовых непарнопалых — тапироида — *Heptodon* и лошадеобразного *Hyracotherium* тем, что обладает более узкой и удлиненной шейкой. *Spina scapula* у *L. expeditus* редуцирован в дистальной части, в то время как у *Hyracotherium* и *Heptodon* лопаточная ось опускается значительно ниже и развит *acromion*, присутствие которого указывает на вероятность существования у раннеэоценовых непарнопалых ключицы, вероятно, сильно редуцированной (Kitts, 1956; Radinsky, 1965b). Степень развития акромиона свидетельствует о способности отведения конечности в сторону. При большем его развитии увеличена акромиальная порция дельтовидной мышцы (*m. deloideus*) и возможность отведения увеличивается. Соответственно при редукции акромиона боковые движения конечности резко ограничиваются. Например, у лошади (*Equus caballus*) акромион отсутствует, так же как и у высших жвачных (Година, 1967). Таким образом, у *Perissodactyla* и *Artiodactyla* редукция акромиона может свидетельствовать о повышенном значении переднезадних движений конечностью, т.е. нарастающей способности к бегу. Относительно высокая лопаточная ось и достаточно обширные предостная и заостная ямки у *L. expeditus* свидетельствуют о значительном развитии *m. supraspinatus* и *m. infraspinatus*. Свободные конечности у *L. expeditus* очень длинные, а отдельные их сегменты тонкие и стройные. Общая длина плеча, лучевой кости и третьей пястной кости у *L. expeditus* в среднем превышает 400,0 мм (к сожалению, пока невозможно вычислить отношение длины конечности к длине позвоночного столба ввиду неполноты последнего). Плечевые кости по отношению к лучевым короткие, индекс отношения у *L. expeditus* — 169,3, что значительно выше, чем у всех известных непарнопалых, а также и парнопалых за исключением жирафы (индекс у *Giraffa camelopardalis* — 160,0) (табл. 28). Однако по абсолютным размерам плечо *L. expeditus* ($M = 118,3$) приближается к таковым у *Heptodon* ($M = 115,0$ мм) и *Hyracotherium* (97,5 мм у *H. vassacoiense* и 130,0 мм у *H. angustidens*). Сильно развит проксимальный эпифиз плеча. Суставная поверхность верхнего эпифиза протягивается несколько спереди назад, и конец ее низко опущен назад. Это свидетельству-

Т а б л и ц а 28

Пропорции костей конечностей у некоторых копытных (в %) в сравнении с таковыми

Индексы (%)	Condylarthra		Perissodactyla			
	Phenacodontidae	Hippomorpha				
		Phenacodus	Hyracotherium angustidens	Hyracotherium vassacoiense	Mesohippus	Neohippa- rion
Отношение к длине плеча.						
1. Лучевой кости	79,0	100,0	95,0	102,0	130,0	119,0
2. Третьей пястной кости	31,0	55,0	53,0	64,0	116,0	78,0
Отношение к длине бедра						
1. Большой берцовой кости	110,0	110,0	101,0	101,0	117,0	92,0
2. Третьей плюсневой кости	37,0	51,0	56,0	57,0	101,0	73,0

ет о значительном сгибании в передне-заднем направлении. Поверхность плеча покрыта шероховатостями и гребнями. Большой бугор, на котором крепятся *m. supraspinatus* и *m. infraspinatus*, очень велик. Также значительно развиты бугор для дельтовидной мышцы и шероховатость для *m. teres major*, которая, однако, занимает более проксимальное положение, чем у современного *Tapirus terrestris* (Гамбарян, 1964) и близко по расположению к таковым у некоторых современных Ruminantia (например, *Gazella subgutturosa*). Сильно развитый *crista humeri* свидетельствует о прикреплении порции *m. pectoralis* (*m. ectopectoralis* у современного тапира). *Crista epicondylj laterale* также сильно развит и шероховат. Он начинается примерно на середине задней поверхности диафиза кости и постепенно увеличивается по мере перехода на латеральную поверхность. Внизу он граничит с небольшим поперечным гребнем на *condylus lateralis*, который покрыт многочисленными буграми и шероховатостями. Здесь и вдоль латерального гребня прикрепляется группа мышц — *m. brachioradialis* — в верхней части латерального гребня, — *extensor carpi radialis* — ниже предыдущего, *m. extensor digitorum* — в нижней части латерального гребня и на надмышцелке и, наконец, на надмышцелке — *m. extensor carpi ulnaris* (данные по современным тапирам по Bressou, 1961 и Гамбаряну, 1964). Крупные гребни и шероховатости в районе прикрепления этих мышц у *L. expeditus* свидетельствуют о значительном их развитии. На медиальном надмышцелке сильные бугристые шероховатости, вероятно, отмечают места прикрепления *m. flexor carpi ulnaris* и *flexor digitorum profundus*. Наконец, обширная область, покрытая слабовыраженной шероховатостью на задней стороне нижней трети диафиза, служит для прикрепления *m. epitrochleoanconeus*. Нижний суставной блок обладает сильно развитыми суставными поверхностями, глубоко заходящими в область надблоковых ямок спереди и сзади. Это свидетельствует о сильных сгибательных движениях в области сочленения с лучевой костью. Однако, как отмечал и Л. Радинский (Radinsky, 1965a, стр. 240), латеральный мышцелок нижнего блока у *L. expeditus* отсутствует, в то время как у современных форм, специализированных к бегу, он развит и служит ограничителем боковых движений конечности. Вероятно, сильно развитая медиальная впадина на нижнем блоке плеча *L. expeditus* играет роль ограничителя боковых движений конечности. Значительно развитая шероховатость на латеральном надмышцелке для прикрепления *m. extensor carpi ulnaris* свидетельствует о его сильном развитии у *L. expeditus*. У современного тапира эта мышца прикрепляется на проксимальном конце пятой

у *L. expeditus* и других древних тапиридов (по Gregory in Osborn, 1929 с дополнениями)

Perissodactyla						Artiodactyla		
Ceratomorpha						Ruminantia		
Heptodon calciculus	Lophialetes expeditus	Depere-tella cristata	Hyrachius acarius	Tapirus terrestris	Tapirus indicus	Tragulus napu	Antilopa cervicapra	Giraffa camelopardalis
99,0	169,3	120,0—130,0	100,0	86,0	91,0	33,0	126,0	160,0
58,0	73,8	—	47,0	50,0	48,0	56,0	135,0	142,0
100,0	112,0	—	95,0	79,0	80,0	109,0	121,0	118,0
43,0	57,5	—	43,0	41,0	37,0	100,0	100,0	135,0

пястной кости и на *os pisiforme* и служит для отведения кисти. У *Equus caballus* *m. extensor carpi ulnaris* прикрепляется к гороховидной кости и рудименту четвертой пястной кости и его функцией становится сгибание кисти (Radinsky, 1965a). Вероятно, что и у *L. expeditus*, у которого редуцирована пятая пястная кость, *m. extensor carpi ulnaris* прикреплялся к *os pisiforme*, которая у этой формы очень крупная, и выполнял те же функции, что и у лошади.

На олекраноне с его медиальной стороны четко заметна большая по площади впадина с шероховатостью для прикрепления олекранонной части *m. flexor digitorum profundus*, а на передней стороне отростка — нечеткая шероховатость для средней части *m. anconeus medialis*. На верхней стороне (*tuber olecrani*) и на латеральной части олекранона видны шероховатости для прикрепления частей *m. triceps*, *m. anconeus longus*, *m. dorsoepitrochlearis* и *m. anconeus lateralis*. На передней части латеральной стороны олекранона нечетко выраженная струйчатая шероховатость отмечает место прикрепления *m. epitrochleanconeus*. Развитые шероховатости на латеральной стороне для *m. anconeus longus* и *m. dorsoepitrochlearis* свидетельствуют об их значительном развитии у *L. expeditus*. Тело локтевой кости, как указывалось в описании, очень тонкое, и на нем не замечено сколько-нибудь ясных следов прикрепления мышц. На передней стороне проксимального отдела лучевой кости видны шероховатости — место прикрепления *m. brachialis*. На медиальной стороне чуть ниже предыдущих, вероятно, прикреплялся *m. pronator*, однако, шероховатость его развита слабо. Чуть ниже середины медиальной стороны диафиза кости расположена длинная шероховатость с несколькими продольными гребнями, отмечающая, по-видимому, сильно развитый у *L. expeditus* *m. flexor digitorum profundus*. На латеральной стороне диафиза кости примерно в средней ее части узкая и длинная шероховатость свидетельствует о прикреплении группы разгибателей пальцев — *m. extensor pollicis longus*, *adductor longus* и др. На передней стороне дистального конца кости небольшая шероховатость указывает на прикрепление *m. brachioradialis*. На медиальной стороне дистального окончания лучевой кости развита шероховатость для прикрепления сильной боковой связки. В целом лучевая кость *L. expeditus* очень длинная и в среднем превышает 200,0 мм, что значительно длиннее таковой у *Hyracotherium* (96,5 — *H. vasacoiense* и 112,5 у *H. angustidens*) и *Heptodon* — 114,0 мм.

Кисть *L. expeditus* резко отличается от таковой у *Hyracotherium*, *Heptodon* и современного *Tarirus*. Почти идентична ей кисть *Shlosseria magister*, основные отличия которой сводятся к меньшим размерам и пропорциям отдельных костей. Главным отличием в строении кисти *L. expeditus* от таковых у раннеэоценовых форм является практически полная редукция пятой пястной кости, частичное ослабление функции второй и четвертой пястных костей, а вместе с тем усиление среднего пальца и, наконец, общее удлинение пястных костей и фаланг. Довольно высок индекс отношения длины третьей пястной кости к плечевой. У *L. expeditus* он достигает 73,0, что значительно превышает отношения у всех известных палеогеновых *Perissodactyla* и приближается к показателю у *Equus caballus* (78,0) (см. табл. 28). Отличие карпальных костей *L. expeditus* от таковых у *Heptodon*, помимо перечисленных выше, приведены Л. Радинским (Radinsky, 1965, стр. 245–246) и сводятся к следующему: пропорции полулунной, большой крючковой костей несколько иные — у *L. expeditus* эти кости несколько ниже и шире на переднем крае, чем у *Heptodon*. Суставная площадка, сочленяющая *os scaphoideum* с *os magnum*, у *L. expeditus* уже, длиннее и дальше проходит вперед по передней поверхности большой кости, позволяя *os scaphoideum* скользить в переднем направлении и вниз вдоль переднего фаса *os magnum*. Передняя суставная площадка, сочленяющая полулунную кость с большой, развитая у *Heptodon*, утрачена у *L. expeditus*, а *os lunatum* в большей степени опирается на *os unciforme*. Гороховидная кость, как отмечалось, у *L. expeditus* значительно крупнее, чем у *Heptodon*. Большая кость более сдавлена с боков и изогнута в передне-заднем направлении. Сочленованная поверхность контакта *os magnum* с крючковидной костью у *L. expeditus* значительно

больше, чем у *Heptodon*. Отросток на *os unciniforme* сильнее развит, а сочлененная поверхность для четвертой пястной кости у *L. expeditus* меньше, чем у *Heptodon*. *Os trapezoideum* обладает выпуклой, а не седловидной, как у *Heptodon* площадкой для сочленения с *os scaphoideum*, а *os trapezium* с более длинным задним отростком. Наконец, на четвертой пястной кости имеется задний отросток, соединяющий ее с *os magnum*. Изменения в сочленении между *os scaphoideum* и *os trapezoideum* *scaphoideum* и *magnum*, а также между *os magnum* и *os lunatum* позволяют предположить большую степень сгибания кисти в дорзальном направлении у *L. expeditus* по сравнению с раннеэоценовыми тапироидами. Это предположение поддерживает и, вероятно, сильное развитие у лофиалетеса *m. extensor carpi ulnaris*, прикрепляющегося у него на крупной гороховидной кости и служащего для сгибания всей кисти, как и у лошадей. Удлиненный задний отросток на *os unciniforme* на латеральной стороне запястья и длинный задний отросток на *os trapezium* на медиальной его стороне позволяют предположить развитие более сильных боковых сгибателей кисти у *L. expeditus* по сравнению с *Heptodon*. Бугристая передняя поверхность проксимального конца третьей и второй пястной кости свидетельствует о прикреплении сильного *m. extensor carpi radialis*, разгибающего кисть. Ругозистость и бугорки на проксимальных и дистальных поверхностях боковых и задних сторонах фаланг пальцев свидетельствуют о прикреплении частей *m. extensor digitorum* и *m. flexor digitorum*, особенно сильных на среднем пальце и значительно слабее развитых на боковых. Слабо разработанные уплощенные суставные площадки боковых фаланг и асимметричные боковые копытные фаланги свидетельствуют о малой подвижности боковых пальцев у *L. expeditus*, по-видимому, ориентированных назад при спокойном состоянии конечности. У современного тапира сесамовидные кости служат для прикрепления группы коротких мышц кисти *m. interosseus* (Гамбарян, 1964). Установлено, что мускульные межкостные связки сохранились и у ранних непарнопалых — *Hyracotherium* и *Mesohippus* (Camp, Smith, 1942). Однако у более поздних лошадиных мускульные межкостные связки дегенерируют, и их место занимает межкостное сухожилие, которое автоматически сгибает фаланги конечности (Kitts, 1956). Возможно, что у *L. expeditus* так же, как у прогрессивных лошадиных, присутствуют сухожильные межкостные связки.

Таз у *L. expeditus* также обладает чертами строения, характерными для "бегающих" копытных. Как видно из пропорций таза (см. табл. 17), у лофиалетеса значительно сокращена длина малого таза, в то время как крылья подвздошной кости увеличены и дорзальная их часть смещена медиально. Расширенное сверху вниз крыло подвздошной кости испещрено шероховатостями, и на нем крепятся *m. gluteus* спереди — *m. gluteus medius* (о чем свидетельствует косой гребень на внешней плоскости крыла) и позади него *m. gluteus minimus*. Следы прикрепления *m. gluteus superficialis* не видны из-за деформации дорзальной порции *ali ilium*. На заднем крае седалищного бугра видны следы прикрепления *m. biceps femori* и *m. semitendinosus*. Сильно выраженный лобковый гребень (*pecten ossis pubis*) свидетельствует о значительном развитии *m. pectineus*, прикрепляющегося здесь.

Шероховатости и гребни вдоль симфизной части таза свидетельствуют о значительном и обширном развитии прикрепляющегося здесь *m. adductor femoris*. На плоской поверхности седалищной кости заметны шероховатости, служащие, вероятно, для прикрепления *m. quadratus femoris*, а также *m. semimembranosus*. Большой трохантер бедра несет следы прикрепления *m. gluteus*, которая крепится здесь двумя порциями — на верхней части трохантера более компактную область прикрепления имеет *m. gluteus minimus*, а вдоль заднего края *trochanter major* проходит длинный гребень — место прикрепления *m. gluteus medius*. Поверхностная часть *m. gluteus* прикрепляется на третьем трохантере. Четко выступающий *crista femoris* имеет в нижней трети шероховатое расширение и отмечает места прикрепления *m. semimembranosus* (с медиальной стороны) и *m. adductor femori* (с латеральной стороны). Шероховатое расширение в нижней трети *crista femoris*, переходящее в *fossa plantaris*, вероятно, служит местом прикрепления и *gastrocnemius (pars lateralis)* и *m. plantaris*. Короткий, но рогозистый гребень на медиальной стороне

верхней трети задней поверхности диафиза кости отмечает место прикрепления квадратной мышцы бедра (*m. quadratus femoris*). Округлая форма головки бедра позволяет предположить возможность разнообразных движений тазобедренного сустава, поскольку у "настоящих бегунов" из отряда *Artiodactyla* головка бедра имеет продолговатую форму в медио-латеральном направлении, что свидетельствует об ограничении боковых движений (Чернявский, 1964). Нижний блок, хотя и довольно широк в поперечнике, все же уступает таковому у современных "бегающих" копытных. Индекс отношения большой берцовой кости к длине бедра достаточно высок (112,0) и приближается к таковому у лучших бегунов среди *Perissodactyla* и *Artiodactyla* (см. табл. 28).

Большая берцовая кость у *L. expeditus* длиннее бедра, однако, короче лучевой кости. Судя по степени развития гребней и шероховатостей её проксимального отдела, можно предположительно определить места прикрепления и степень развития основных мышц. Сверху на гребне в области *condylus lateralis* развита площадка для *m. gracilis*. На шероховатом бугре — *tuberositas tibia* прикрепляется *m. tibialis anterior*, вдоль гребня большой берцовой кости прикрепляется длинная порция *m. gracilis*. На медиальной поверхности видны отпечатки, вероятно, принадлежащие *m. semitendinosus*. В латеральной впадине проксимального конца *tibia* по ее верхнему краю вдоль гребня *tibia* прикрепляется *m. biceps femoris*, а в средней части и на проксимальном конце — порция *m. tibialis anterior*. На задней поверхности проксимального конца *tibia* (в области ямки) прикрепляются *m. tibialis* (на латеральной стороне) и *m. popliteus* (область прикрепления на средней и медиальной части верхнего конца кости).

Стопа у *L. expeditus* имеет больше сходства с таковой у других раннетретичных тапирообразных и *Hyracotherium*, чем кисть. Однако редукция боковых пальцев зашла у *L. expeditus* гораздо дальше, чем у *Heptodon* и других эоценовых *Perissodactyla*, причем средний палец у *L. expeditus* играл основную роль в опоре конечности. Л. Радинский отмечает некоторые более тонкие особенности, отличающие *Lophialetes* от *Heptodon* (Radinsky, 1965a, стр. 250). Астргал у *L. expeditus* с более короткой шейкой, чем у *Heptodon*, причем медиальный мыщелок имеет верхнее расширение, которое ограничивает движение в голеностопном суставе, контактируя с медиальной лодыжкой большой берцовой кости. *Os cuboideum* помещается у *L. expeditus* в большей степени на третьей пястной кости, а не на *cuneiforme III*, как у *Heptodon*. В целом кости пясти у *L. expeditus* длиннее абсолютно и относительно, чем у *Heptodon* и *Hyracotherium*. Индекс отношения длины третьей пястной кости к длине бедра у *L. expeditus* достаточно высок (57,5) (табл. 28) и приближается к таковому у олигоценового *Mesohippus*. Шероховатости на *tuber calcanei* указывают на прикрепление *m. gastrocnemius*. Задняя часть *cuneiforme*, а также рудимент первой пястной кости и массивный задний отросток *os cuboideum* являются местами прикрепления для глубоких сгибателей пальцев (Radinsky, 1963b). Шероховатости на боковых сторонах плюсневых костей свидетельствуют о тесном прикреплении их друг другу, причем боковые плюсневые кости значительно смещены назад. Слабо развитые суставные поверхности боковых фаланг и сильная асимметрия боковых копытных фаланг указывают на относительно малую подвижность боковых пальцев стопы *L. expeditus*.

Строение скелета *L. expeditus* убедительно показывает значительную его специализацию, в особенности заметную на конечностях. Как было показано еще В. Грегори (Gregory, 1912; Osborn, 1929a), адаптация копытных к быстрому передвижению достигалась путем удлинения дистальных отделов конечности и стабилизации позвоночного столба. При этом происходило упрощение строения кисти и стопы, т.е. сокращение боковых пальцев, поскольку "экономика... организма дает предпочтение редуцированным, упрощенным конечностям, если она должна выполнять те же функции, что и сложные конечности"... (Ковалевский, 1960, т. III, стр. 126–127).

По-видимому, *L. expeditus* представляет необычно рано для непарнопалых развившийся тип "бегающего" копытного. Серия поясничных позвонков лофиа-

летеса – достаточно жесткий на изгиб блок. Строение крыла таза показывает, что бедро сильно сгибалось по отношению к тазу, остававшемуся во время движения относительно иммобильным. Увеличенная площадь крыла таза, а также крупный *trochanter major* бедра показывают сильное развитие в основном *m. gluteus medius*, важной при передвижении у копытных. Конечности у *L. expeditus* в целом необычайно длинные и по относительной длине превышают таковые у всех палеогеновых *Perissodactyla*. Гонкие диафизы лучевой и большой берцовой кости сильно изогнуты, чем достигается большая упругость конечности при прыжках (как у современных антилоп). Расстояние между расставленными при шаге конечностями у *L. expeditus* также было необычайно большим. Предположения о значительной способности *L. expeditus* к бегу подтверждают и некоторая редукция лопаточной ости, сравнительно высокое расположение шероховатости для *m. deltoideus* на плече, резкое сокращение размеров диафизов локтевой и малой берцовой костей. Вместе с тем у лофиалетеса сильно редуцированы боковые пальцы кисти и стопы. Причем специализация кисти особенно заметна у обсуждаемой формы по сравнению с раннеэоценовыми непарнопальными, уже обладавшими трехпалой стопой. Эта особенность может быть частично объяснена, если принять во внимание тот факт, что у всех животных “бегающего типа”, в том числе у ранних *Perissodactyla*, основная движущая сила обеспечивается задними конечностями, а передние конечности в первую очередь служат как поддержка, на которую опирается тело во время фазы возвращения задних конечностей (Kitts, 1956). По этой причине первоначальная специализация конечностей к бегу у наиболее примитивных непарнопальных (*Hyacotherium*) была достигнута путем изменения строения стопы, произошедшего, вероятно, еще в позднем палеоцене. Дальнейшую специализацию передних конечностей испытывают более адаптированные к бегу формы (например, лошадиные, а среди *Ceratomorpha* – некоторые *Tapiroidea* и *Hyacodontidae*).

Особенностями, противоречащими основной адаптации *L. expeditus* к бегу, являются отсутствие латерального мышелка на дистальном блоке плеча, несколько большая по площади *fossa supraspinatus* (свидетельствующая о сильном развитии *m. supraspinatus*), округлая форма головки бедра. Отсутствие латерального мышелка, препятствующего у современных “бегунов” боковым движениям конечности, компенсируется у *L. expeditus* наличием глубокой срединной впадины на дистальном блоке плеча, в которую входит суставной гребень лучевой кости и полулунной вырезки локтевой. Вероятно, это приспособление с наименьшим успехом препятствует боковым сдвигам в локтевом суставе. Относительно большее развитие передней мышцы лопатки, по-видимому, вызвано необычайным удлинением лучевой кости у *L. expeditus* и связанной с этим необходимостью поднятия конечности. Параллельно с удлинением *radius* у *L. expeditus* наблюдается удлинение шеи при сильном развитии суставных поверхностей шейных позвонков. Значительно развиты и спинные отростки шейных позвонков, свидетельствующие о соответствующем развитии шейных мышц. Необычайное удлинение лучевой кости и шейных позвонков у *L. expeditus* – явление, аналогичное таковому у жирафы и халикотериев (Борисяк, 1944). Однако общая длина свободной передней конечности у лофиалетеса меньше задней конечности, что отличает его от жирафы, имеющей обратное соотношение (Година, 1967). *L. expeditus*, вероятно, обитал в открытых и полуоткрытых пространствах, питаясь наряду с травянистой растительностью побегами кустарников, а также ветками и листьями деревьев, причем часть времени при питании животное могло проводить подобно современным жирафовым газелям (*Litocranius walleri* – геренук), опираясь передними конечностями о ствол дерева, либо о нижние его ветви. При этом преимущественное действие получают передние мышцы конечности (Борисяк, 1944), причем голова, поднятая высоко вверх, была очень подвижна при захвате пищи с помощью хоботка. Однако в большей степени у *L. expeditus* выражена адаптация к бегу, что позволяет рассматривать эту форму как экологический предшественник современных антилоп, населявший эоценовые открытые ландшафты Центральной Азии.

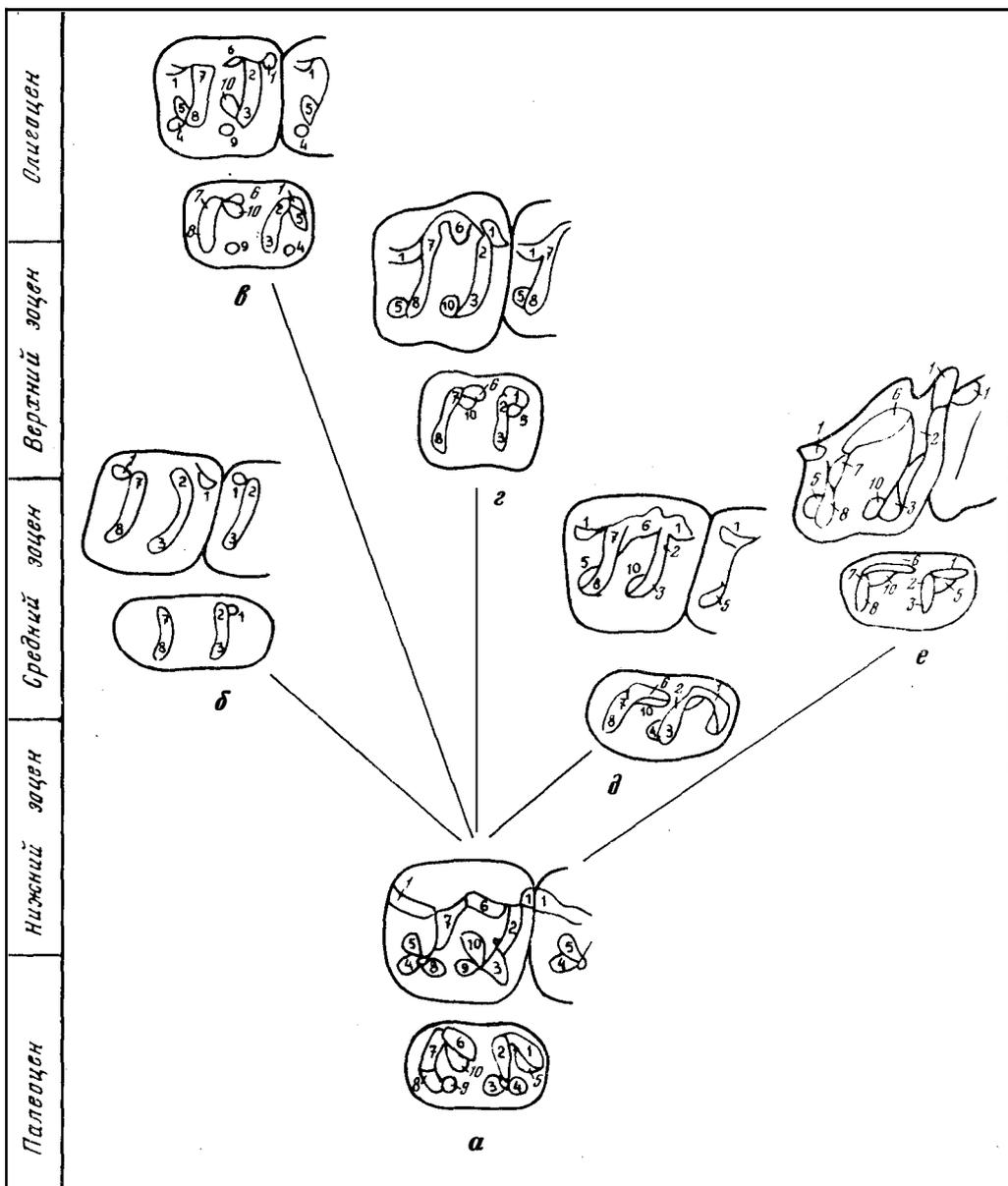
V

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ТАПИРОИДОВ АЗИИ

В эволюции млекопитающих одним из главных направлений была адаптация целого ряда их представителей к растительной пище. Она возникала независимо во многих группах млекопитающих, среди которых наиболее жизнеспособными оказались *Condylarthra* (Флеров, 1970). Кондилартры дали начало всем парнопалым и непарнопалым копытным.

Касаясь вопроса о предке непарнопалых, Ч. Дарвин писал: "... Если мы возьмем две формы, далеко одна от другой отстоящие, например, лошадь и тапира, мы не имеем никаких оснований предполагать, что существовали когда-нибудь промежуточные между ними звенья, но можем думать, что они существовали между каждой из этих форм и их неизвестным общим предком. Этот общий предок должен был иметь во всей своей организации много сходного и с тапиром и с лошадью, но некоторыми чертами этой организации он мог значительно отличаться от обоих этих животных, может быть даже больше, чем они отличаются одно от другого" (Дарвин, 1935; стр. 410). Наиболее вероятным предком для группы *Perissodactyla* можно считать среднепалеоценового кондилартра *Tetraclaenodon* из семейства *Phenacodontidae* (Radinsky, 1963a, 1969). Коренные зубы тетракленодона представляют примитивный исходный тип зубной системы для всех непарнопалых. Зубы тетракленодона характеризуются низкими конусами, не слитыми в гребни, подобное строение было приспособлено для сдвливания относительно мягкой растительной пищи без дополнительного перетиравания (Butler, 1952; Radinsky, 1963a, 1966a, 1969). Череп фенакодонтид, известный у близкого к тетракленодону *Phenacodus* представляет исходный, обобщенный тип для непарнопалых — носовые кости длинные, носовые вырезки не увеличены, сильно развиты заглыбочный и сагиттальный гребни, овальное и рваное отверстие разделены, зрительный нерв в глазнице проходит через самостоятельное отверстие, нижняя челюсть еще примитивна, венечный отросток сильно развит и намного превышает сочленованный, диастема не развита. Вероятно, масса *m. masseter + m. pterygoideus* несколько меньше, чем *m. temporalis*. Позвоночный столб у *Phenacodontidae*, по-видимому, был еще достаточно мобилен, остистые отростки поясничных позвонков наклонены вперед под углом 15°, сочленение позвонков как у хищников, поперечные отростки ориентированы вниз. Конечности умеренной длины, отношения их сегментов промежуточные между "бегающими" и "тяжелеходными" группами. Плечо у *Tetraclaenodon* несло дельтовидный бугор, расположенный на нижней половине диафиза, на медиальном надмыщелке дистального блока имеется отверстие. Локтевая кость имеет широкий диафиз. Кисть у *Tetraclaenodon* относительно низкая и широкая. Кисть и стопа среднепалеоценовых *Phenacodontidae* были пятипалыми. Однако среди *Condylarthra* были формы, специализировавшиеся в направлениях, сходных с непарнопалыми. Так, например, у *Phenacodus* — ближайшего потомка *Tetraclaenodon*, наблюдается в меньшей степени развитый дельтовидный гребень плеча, причем дельтовидный бугор расположен у него выше, чем у *Tetraclaenodon*, что свидетельствует о меньшей массивности конечности, но большей способности к бегу. Параллельно с изменениями конечностей у *Condylarthra* изменялась также и зубная система, причем в ряде случаев специализация у представителей этой группы приближалась к наиболее примитивным

формам непарнопалых (например, кондилартр *Mensicotherium* и непарнопальное *Hyracotherium*). Приспособленность к бегу, вероятно, играла решающую роль в формировании ранних непарнопалых. По мнению Л. Радинского (Radinsky, 1965a), древнейшие *Perissodactyla* были значительно более адаптированы к бегу, чем современные им хищники и кондилартры. Возможно, что пресс хищников был составной частью отбора, приведшего к формированию непарнопалых (Radinsky, 1966a, стр. 416). Наиболее древние их представители появляются в отложениях конца палеоцена в Северной Америке и известны по единичным пока находкам лошадиных — *Hyracotherium* (Morris, 1966, 1968). В самом начале эоцена *Perissodactyla* были представлены членами двух подотрядов — *Hippomorpha* и *Ceratomorpha* и тремя надсемействами — эквоидеями *Hyracotherium*, тапироидами *Homogalax* и халикотеридами *Paleomoropus* (Kitts, 1956; Radinsky, 1963b, 1964, 1969). Исходный тип зубной системы у ранних непарнопалых представляется в строении коренных зубов древнейших лошадиных гиракотерид. Наряду с приобретением ряда прогрессивных признаков ранние гиракотерииды сохраняют в основном тип строения зубов *Tetraclaenodon*. Так, коренные зубы гиракотериум уже более "лофодонтны", гипоконуль и метаконуль оказываются "встроенными" в только еще намечающиеся гребни. На нижних коренных зубах энтоконид увеличивается почти до размеров гипоконида, на первом и втором нижних коренных зубах происходит сильная редукция гипоконулида, что дает возможность производить поперечные "перегирающие" движения челюстями (Butler, 1952a). Весьма близко к этому типу строение зубов наиболее примитивных тапирообразных семейства *Isectolophidae* (рис. 33a). Однако у самых ранних изектолофид тенденция к лофодонтности усиливается. Например, у раннеэоценового *Homogalax protapirinus* протоконуль и метаконуль слабо выделены в самостоятельные конусы и входят в состав поперечных гребней, соответственно протолофа и металофа. На нижних коренных зубах также происходит усиление металофида и гиполофида. Все эти изменения указывают на нарастание поперечных перетирающих движений челюстями. Вместе с тем у *Perissodactyla* произошла перестройка жевательной мускулатуры — на нижней челюсти у *Hyracotherium* и *Homogalax* венечный отросток менее развит, чем у *Phenacodontidae*, а сумма *m. masseter* + *m. pterygoideus*, вероятно, превышала *m. temporalis*. Череп у *Hyracotherium* также изменился по сравнению с таковыми у *Condylarthra*, так у *Hyracotherium* меньше развиты стреловидный и затылочный гребни. По предположению Симпсона (Simpson, 1954) зрительный нерв выходил у него из единого крупного отверстия в стенке глазницы совместно с III, IV, V и VI парами нервов, в то время как у *Phenacodus* зрительный нерв проходил через отдельное отверстие. Для *Hyracotherium* характерно слияние *f. ovale* с рваным отверстием, однако в редких случаях у него еще наблюдается самостоятельно овальное отверстие, очень близко расположенное к *f. lacerum* (Edinger, Kitts, 1954). Особенно значительные изменения произошли в строении посткраниального скелета в линии *Tetraclaenodon* — *Hyracotherium*. Это выразилось в некоторой стабилизации поясничного отдела позвоночника, удлинении конечностей, в перестройке таза и редукции боковых пальцев на передней и задней конечностях. Плечо *Hyracotherium* становится более стройным, причем дельтовидный бугор смещен проксимальнее, чем у *Phenacodontidae*, редуцирован медиальный надмышечлок и утрачено надмышечковое отверстие на дистальном блоке плеча, что, вероятно, связано с уменьшением значения *m. pronator teres*, вращающего кисть (Radinsky, 1966a). Диафиз локтевой кости становится тоньше. В кисти также происходят изменения — редуцируется пятая плюсовая кость, а *os scaphoideum* и *os lunatum* смещаются латерально, так что опорное значение лучевой кости возрастает у *Hyracotherium* по сравнению с таковым у *Phenacodontidae*. На задней поверхности *unciforme*, *magnum* и *scaphoideum* развиты шероховатости, служащие для прикрепления сгибателей, вероятно, сильно развитых у *Hyracotherium*. Таз *Hyracotherium* обладает большей площадью *ali ilium*, а бедро, вероятно, сгибалось по отношению к тазу под большим углом, чем у *Phenacodontidae* (Kitts, 1956). Значительно более развит большой вертлуг бедра у *Hyracotherium*,



Р и с. 33. Схема типов зубной системы у различных семейств тапирообразных
 а – Isectolophidae, б – Deperetellidae, в – Tapiridae, г – Helaletidae, д – Lophialetidae (подсемейство Lophialetinae), е – Lophialetidae (подсемейство Rhodopaginae).

он высоко поднят над *carpi femori*, третий вертлуг смещен проксимально. Гребень на большой берцовой кости становится короче, чем у *Phenacodontidae*. Стопа у *Nyracotherium* значительно изменена по сравнению со всеми известными кондилартами. Как уже отмечалось (глава IV), большее значение при беге у копытных имеют задние конечности, которые обеспечивают основную силу в движении. причем роль передних конечностей, в основном, опорная. Ввиду этого перестройка задней конечности имела решающее значение в наиболее ранней адаптации копытных к бегу. Так, по данным Радинского (Radinsky, 1966a, стр. 415) строение голеностопного сустава *Tetraclaenodon* показывает, что у этой формы ступня могла поворачиваться не только в передне-заднем направлении, но и в боковом (сочле-

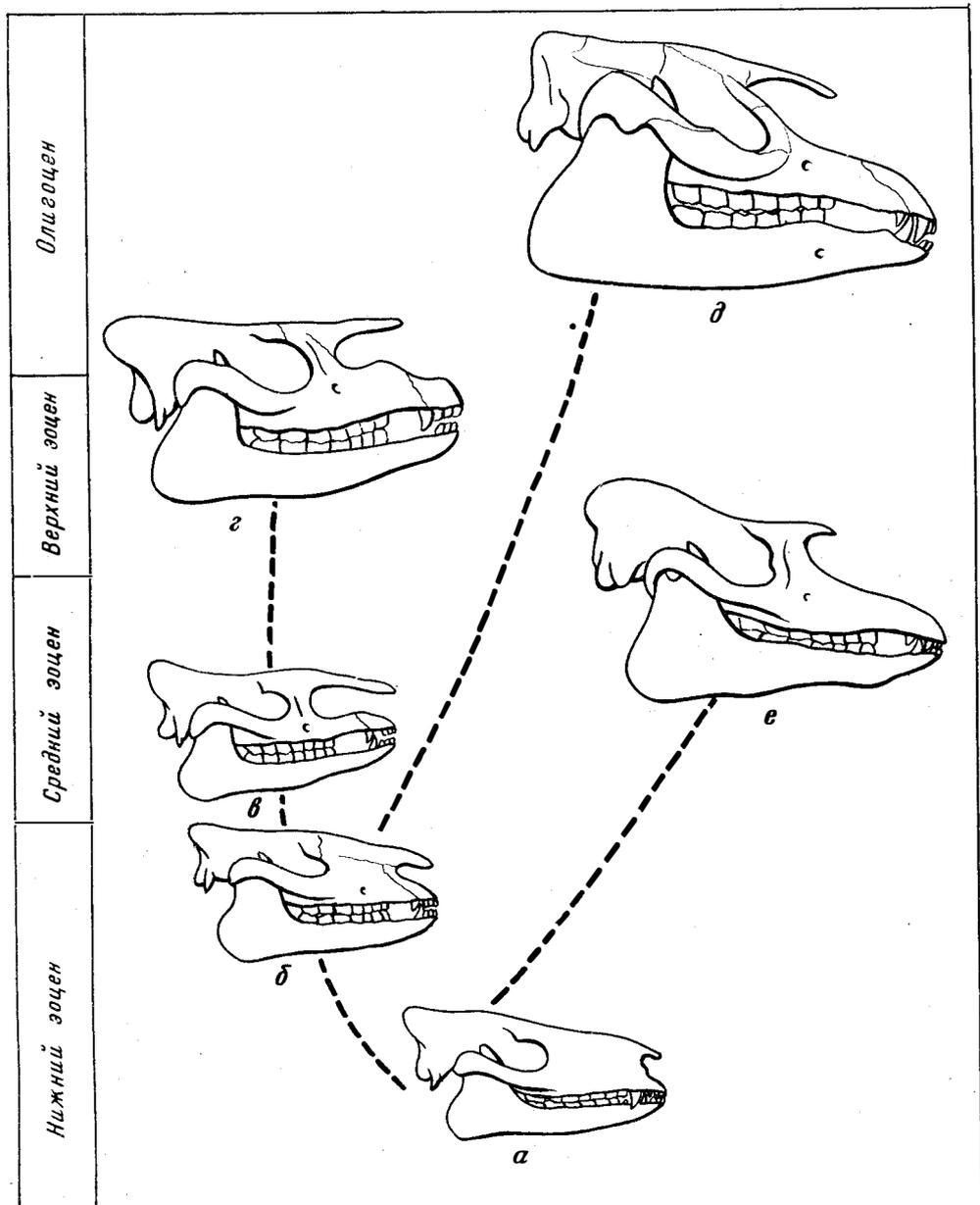
неис между таранной и ладьевидной костями). У *Hyracotherium* происходит стабилизация дистального отдела задней конечности. Блок таранной кости становится более широким в поперечнике, утрачивается отверстие на нем. Шейка таранной кости становится короче, а площадка для соединения с ладьевидной костью плюсны седловидной формы, препятствующей боковым движениям в этом сочленении, но позволяющей некоторое движение в передне-заднем направлении. Сильно редуцированы боковые пальцы стопы (I и V), а средний палец III наиболее развит, причем рудимент первой пястной кости (халлюкс) соединен у *Hyracotherium* с *cuneiforme* и с задней поверхностью третьей пястной кости, служит для прикрепления *m. flexor digitorum profundus*, а также компактно связывает стопы (Radinsky, 1963a). Древнейшие тапирообразные — *Isectolophidae* и *Helaletidae* — по строению зубной системы, как отмечалось выше, весьма близки к *Hyracotherium* и легко производимы от этой формы. Однако строение черепа раннеэоценовых тапирообразных (на примере черепа *Heptodon*) показывает ряд значительных отличий от древних лошадиных. Расположение отверстий глазницы у *Heptodon* иное, чем у *Hyracotherium*, но ближе к *Condylarthra* — оптический нерв у него проходит через специальное отверстие для III, IV, V и VI пар нервов (*fissura orbitalis*). У *Heptodon f. ovale* также отделено значительным участком кости от *f. lacerum*. Скелет раннеэоценовых тапиридов близок к таковому у *Hyracotherium*, однако строение пяточной и таранной костей у *Homogalax* и *Heptodon* ближе к таковым у *Phenacodontidae*. Суставная площадка для пяточной кости на таранной кости у древнейших тапирообразных сглаженная и выпуклая, в то время как у *Hyracotherium* она состоит из двух плоских поверхностей, расположенных перпендикулярно друг другу. В связи с этим на проксимальном конце *calcaneum* площадка для сочленения с астргалом также выгнута. Это показывает, что у самых примитивных *Tapiroidea* были возможны движения в сагиттальном плане между пяточной и таранной костями в большей степени, чем у *Hyracotherium* (Kitts, 1956). Особенности строения наиболее древних тапирообразных и лошадиных свидетельствуют о том, что раннеэоценовый *Hyracotherium* не мог быть непосредственным предком для *Tapiroidea* ввиду определенной его специализации. Вероятно, дивергенция древнейших представителей *Hippomorpha* и *Ceratomorpha* происходила еще в позднем палеоцене. Наиболее примитивные *Isectolophidae* представляются исходным морфологическим типом для всех *Tapiroidea*: Дальнейшая эволюция зубной системы в различных семействах тапирообразных шла в основном по линии развития лододонтности, моляризации предкоренных зубов, а в некоторых случаях частичной редукции переднекоренного ряда при удлинении коренного. В строении зубной системы наиболее примитивного представителя семейства *Helaletidae* — *Heptodon postisus* — еще сохраняются общие черты с изектолофидами, однако протолоф и металоф на его верхних коренных зубах в меньшей степени скошены по отношению к эктолофу. Это отражает уже начавшуюся тенденцию развития биллофодонтности. Еще более усиливается она у средне-позднеэоценового рода *Helaletes*, у которого происходят укорочение метакона, частичная моляризация переднекоренных зубов, а также редукция первого нижнего переднекоренного зуба. Крайней степени биллофодонтности достигают представители подсемейства *Colodontinae* (рис. 33г). Еще в большей степени биллофодонтны коренные зубы представителей эндемичного азиатского семейства *Deperetellidae* (рис. 33б), достигшие биллофодонтности независимо от гелалетид (Radinsky, 1965a). Протолоф и металоф коренных зубов параллельны или чуть скошены по отношению к эктолофу, метакон сильно редуцирован; на нижних коренных зубах происходит редукция внешней ветви металофида и гиполофида, на третьем нижнем коренном зубе отсутствует гипоконулид. У позднеэоценового представителя деперетеллид *Deperetella cristata* происходит моляризация переднекоренных зубов верхней челюсти, а на нижней челюсти удлинение второго и третьего премоляра. Биллофодонтность коренных зубов у *Tapiroidea* тесно связана с усиленной моляризацией переднекоренных зубов и нарастанием значения поперечных движений при пережевывании, при этом резко увеличивается масса *m. masseter* + *m. pterygoideus* по сравнению с *m. temporalis*. Окклюзия

между верхними и нижними коренными зубами в основном проходит вдоль поперечных гребней с передней стороны протолофа и металофа и позади металофида и гиполофида (соответственно фасетки 2–3 и 7–8). Моляризация коренных зубов приводит к увеличению общей площади для пережевывания пищи и чрезвычайно важна в эволюции *Tapiroidea*. Другое направление в адаптации зубной системы *Tapiroidea* видно на примере представителей *Lophialetidae*. Оно заключается в увеличении длины эктолофа коренных зубов и усилении трения вдоль эктолофа (фасетки 6 и 7). Азиатское семейство тапирообразных *Lophialetidae* характеризуется весьма своеобразной зубной системой, конвергентно сближающей эту группу с *Rhinocerotoidae* и с европейскими *Lophiodontidae*. Коренные зубы лофиалетид в сильной степени лофодонтны, эктолоф удлинённый, метакон уплощен и удлинён, коронка зуба относительно высокая. Специализация зубной системы лофиалетид шла по трем основным направлениям. Первое из них представляют тапириды подсемейства *Lophialetinae*, которые обладают особенностями зубной системы, указанными выше (глава IV). Подсемейство *Breviodontinae* характеризуется сильной редукцией переднекоренного ряда (на верхней челюсти P^1 , на нижней — P_1-P_2), сопровождающейся относительным увеличением жевательной поверхности коренного ряда. Подобная специализация зубной системы наряду с увеличением размеров клыков и широким симфизным отделом нижней челюсти свидетельствует об их адаптации к питанию корневыми частями прибрежной растительности, аналогично некоторым представителям аминодонтов и свинообразных. Крайняя степень увеличения эктолофа наблюдается у очень мелких и известных по немногочисленным находкам тапиридов подсемейства *Rhodopaginae* (рис. 33е). Наряду с удлинением эктолофа и усилением трения вдоль фасет 6 и 7 в этой группе имеется тенденция к бифлофодонтии, редукция заметалофной порции эктолофа на верхних зубах и сокращению передней ветви металофида на нижних, что приводит к редукции окклюзионной фасеты 1. Тапиры подсемейства *Rhodopaginae* по строению зубной системы представляют собой как бы промежуточную форму между лофиалетидами и гелалетидами, но в то же время приближаются по способу перетирания пищи к *Rhinocerotoidae* (Radinsky, 1969). Вместе с тем у ряда представителей различных семейств *Tapiroidea* наблюдается тенденция к гипсодонтии, особенно ярко выраженная у *Deperetellidae*, до некоторой степени у *Colodontinae* и *Rhodopaginae*.

Изменения в строении черепа у представителей различных семейств *Tapiroidea* происходили в основном в направлении. сокращения длины носовых костей, увеличения носовых вырезок и сокращения общей длины лицевого отдела черепа (у *Colodon*, *Lophialetes*, *Tapirus*). Помимо этого происходило изменение жевательного аппарата, связанное в основном с уменьшением роли *m. temporalis* и увеличением *m. masseter* + *m. pterygoideus*. В ряду *Heptodon* — *Tapirus* происходили абсолютное и относительное увеличение полушарий головного мозга и соответствующая перестройка мозговой коробки, сокращение стреловидного и затылочного гребней (Radinsky, 1965в).

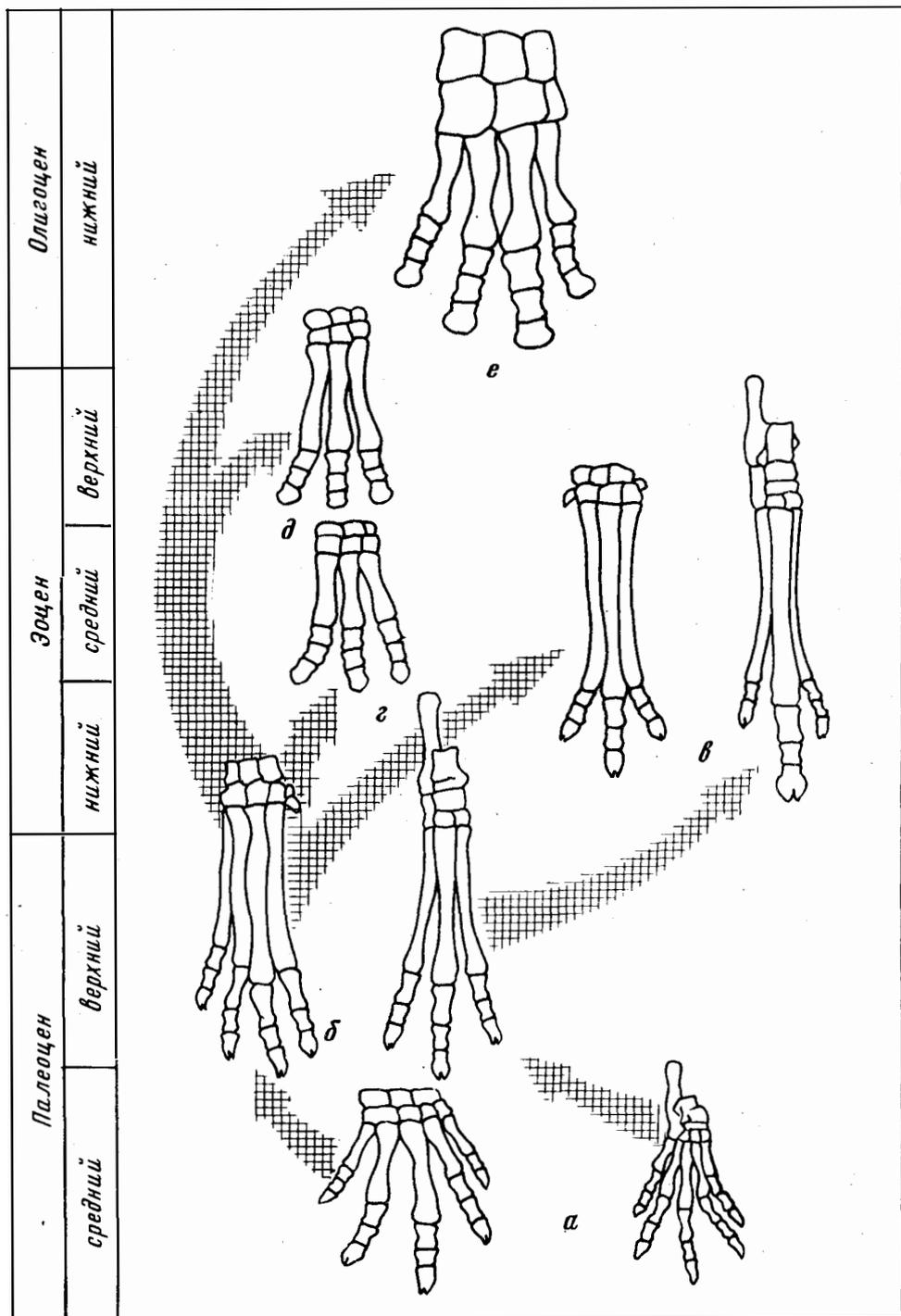
Посткраниальный скелет также претерпел значительные изменения, однако не во всех семействах тапирообразных. Рассматривая посткраниальный скелет современного *Tapirus* и сравнивая его с древнейшим раннеэоценовым гелалетидом *Heptodon*, Радинский отмечал удивительное их сходство, а незначительная разница относится в основном за счет больших размеров и более тяжелого веса современного тапира (Radinsky, 1965b). Здесь справедливо замечание В. Грегори и Э. Кольберта: "Скелетное наследие тапиров сохраняет многое от примитивного непарнокопытного *habitus*'а. Скелет органов движения в целом приближается к основному стволу непарнокопытных, сохраняя даже четыре пальца на передней и три на задней конечностях, которые стали несколько короче по отношению к туловищу в целом.

Наиболее глубокие изменения *habitus*'а проявились в хоботе и его дополнениях — боковых носовых мешках, оставивших глубокие следы на носовой области черепа"... (Грегори, Кольберт, 1939, стр. 124).



Р и с. 34. Основные типы черепов у различных семейств тапирообразных
 а – Isectolophidae, б, в, г, – Helaletidae: б – Heptodon, в – Helaletes, г – Colodon, д – Tapiridae, е – Lophialetidae (*Lophialetes expeditus*)

Однако довольно значительные изменения в строении скелета можно проследить у гелалетид в ряду Heptodon – Colodon у представителей семейств Deperetellidae [*Teleolophus*, *Deperetella* и *Lophialetidae* (*Shlosseria*, *Lophialetes*) (Громова, 1960; Radinsky, 1965a, 1969)]. Эти изменения были связаны в первую очередь с еще более значительной адаптацией к бегу у перечисленных эоценовых форм. В основном у них происходит удлинение дистальных отделов конечностей (*radius + carpus* и *tibia + tarsus*) и сокращение числа боковых пальцев на передних конечностях – их становится по три, а не по четыре, как у раннеэоценовых форм и современного *Tapirus* (рис. 35). Кроме того, значительно возрастает роль среднего



Р и с. 35. Схема развития конечностей у тапирообразных

а – кондилартр *Tetraclaenodon*, б – *Isectolophidae*, в – *Lophialetidae*, г – *Deperetellidae*, д – *Helaletidae* (*Colodon*), е – *Tapiridae*

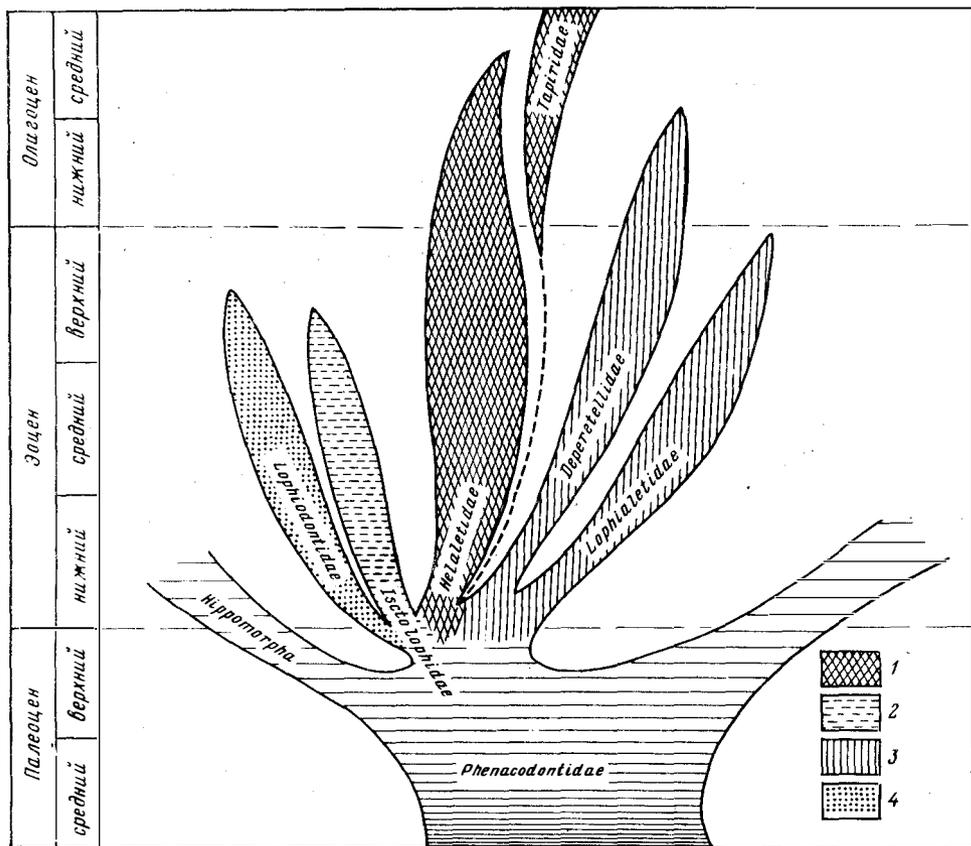


Рис. 36. Схема филогении тапирообразных.

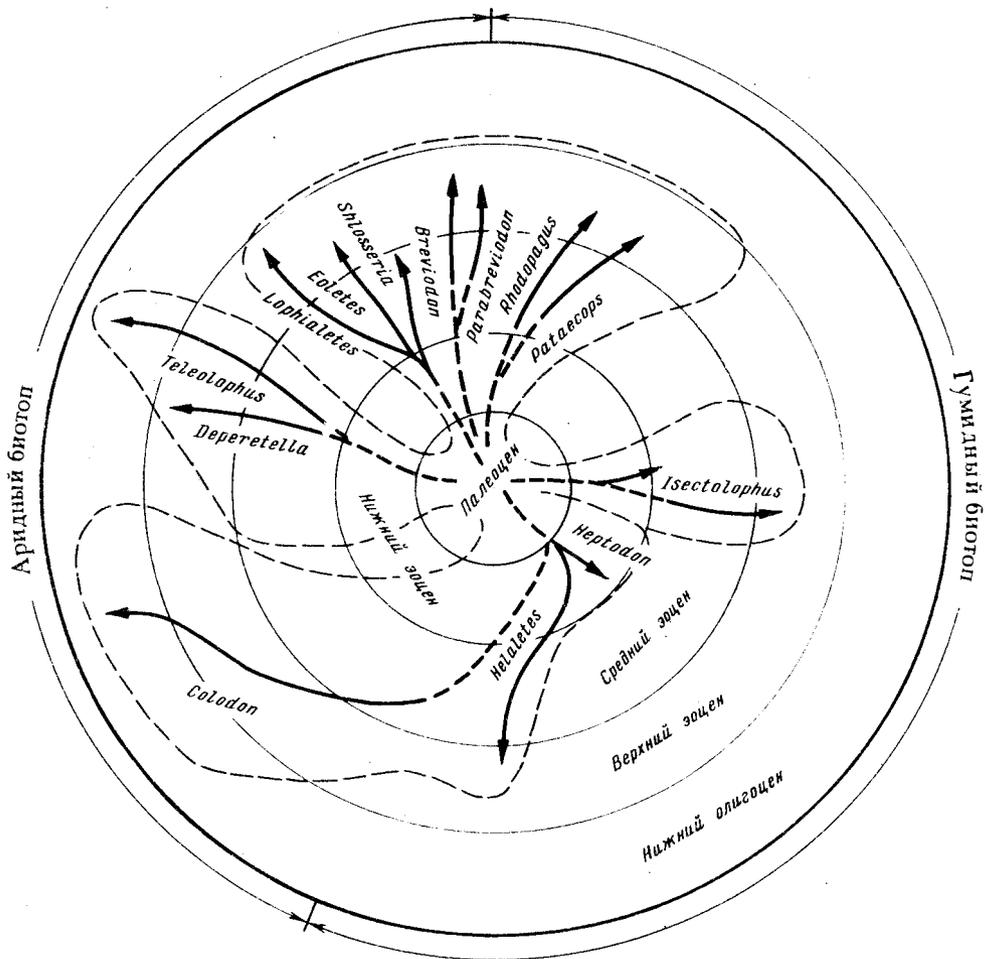
1 – Европа, Азия, Америка; 2 – Америка, Азия; 3 – Азия; 4 – Европа

пальца на передней и задней конечностях, а боковые несколько редуцируются. Трехпалая передняя конечность формируется, вероятно, к среднему эоцену по крайней мере у представителей двух азиатских семейств – *Deperetellidae* и *Lophialetidae*. Рудимент пятой пястной кости имеется у *Shlosseria* и *Lophialetes* (см. главу IV) и представляет собой очень мелкую полусферическую косточку. К позднему эоцену трехпалая кисть формируется и у *Colodon*, представителя *Helaletidae*. Не случайно, что эта морфологическая особенность присуща именно азиатским представителям *Tapiroidea* (*Colodon* – вероятно также произошел из Азии), что по-видимому, связано с ранним формированием в Центральной Азии открытых пространств, где получали преимущество лучшие бегуны.

Филогенетические связи внутри надсемейства *Tapiroidea* еще недостаточно изучены. Как уже упоминалось, наиболее подходящей морфологически предковой группой для всех *Tapiroidea*, вероятно, были древнейшие *Isectolophidae*. Довольно легко установить их связь (по строению зубов и элементов скелета) с представителями *Helaletidae*, древнейший из которых, раннеэоценовый *Heptodon*, считается предком более поздних гелалетид – *Helaletes*, *Diplophodon*, *Hyrachius*, *Chasmotherium*, *Colodon* и др. От примитивных *Helaletidae* произошли, по-видимому, и *Tapiridae* (Громова, 1960; Radinsky, 1963b; Fisher, 1964). Труднее выяснить филогенетические отношения азиатских эндемичных семейств *Deperetellidae* и *Lophialetidae*. Наиболее ранние деперетеллиды (род *Teleolophus* и *Deperetella*) известны из среднеэоценовых отложений Пакистана и Киргизии (местонахождения Ганда-Каз и Андарак) (Беляева, 1962; Gingerich, 1977; Dehm, Oettingen-Spielberg, 1958). Однако в это время они уже представляли вполне сформировав

шийся тип. Таким образом, дифференцировка семейства происходила, по-видимому, не позднее раннего эоцена. Наиболее древние члены другого азиатского семейства *Lophialetidae* также известны из среднеэоценовых отложений Центральной Азии (Аршанто), где была найдена *Shlosseria magister* - типичный представитель семейства, формирование которого, по-видимому, также произошло в раннем эоцене (рис. 36, 37). *Shlosseria* близка к непосредственным предкам тапироидов рода *Lophialetes*, поскольку строение черепа, зубов и конечностей очень сходно. У *Shlosseria* несколько меньше носовые вырезки на черепе, носовые кости, вероятно, меньше редуцированы, зубы отличаются в основном лишь более низкими коронами, кисть и стопа у *Shlosseria magister* (Matthew, Granger, 1926) трехпалые, пястные и плюсневые кости несколько короче, чем у *Lophialetes*, а кости запястья и плюсны отличаются лишь размерами, а в некоторых случаях пропорциями (Radinsky, 1965a). Вероятно, непосредственно к *Shlosseria* примыкают представители другого рода лофиалетин — *Eoletes Virujukov*, 1974, основным отличием которого служит строение M^3 , на котором сильно редуцирована заметаглофная часть эктолофа. Значительно более мелкие представители подсемейства *Breviodontinae*, хотя и специализированы, однако строение их коренных зубов не отличается сколько-нибудь существенно от таковых у *Lophialetinae*, поэтому нетрудно предположить их общее происхождение, однако дифференциация внутри семейства, вероятно, произошла к началу среднего эоцена. Несколько особняком находятся мало известные пока тапироиды подсемейства *Rhodopaginae*, которых И. Радинский лишь условно отнес к семейству *Lophialetidae* (Radinsky, 1965a). Однако и у этих тапироидов хорошо выражена основная тенденция, характерная для всех лофиалетид — удлинение эктолофа на коренных зубах. По-видимому, специализированная группа *Rhodopaginae* выделилась из общего ствола *Lophialetidae* еще в раннем эоцене. Европейские *Lophiodontidae* самостоятельно отделились от общего ствола с *Isectolophidae* и *Helaletidae* в начале эоцена или даже в конце палеоцена (Fisher, 1964). Таким образом, семейства *Tapiroidea* сформировались в раннем эоцене, а к среднему эоцену достигли значительной специализации и широко расселились в Европе, Азии и Северной Америке. Наибольший расцвет группа получает в эоцене в Азии.

Экологически и раннетретичные тапироиды Азии были разнообразны. Среди них можно выделить как "влаголюбивые" формы — главным образом жителей густых зарослей — изектолофид и гелалетид, так и более "сухолюбивых" обитателей открытых пространств, адаптированных к быстрому бегу и питанию более жесткой растительностью — деперетелид и лофиалетид, а среди гелалетид — колодонов. Среди лофиалетид также происходит дифференцировка, и здесь можно выделить формы с удлиненными конечностями и "легким" скелетом — *Lophialetinae* (в основном *Lophialetes expeditus*) и более редко встречаемые, специализированные *Breviodontinae*, населяющие, по-видимому, прибрежные заросли. Представители подсемейства *Rhodopaginae* пока представляют некоторую загадку, возможно, и они населяли околородные пространства, питаясь прикорневой частью растений. Дальнейшие находки позволят более точно определить черты их биологии. Строение скелета тапироидов подсемейства *Lophialetinae* отражает их адаптацию к быстрому передвижению в условиях открытых ландшафтов. В особенности многочисленны находки *Lophialetes expeditus*. Остатки этого вида составляют значительную часть коллекции из местонахождений Ирдын-Манга и Улан-Ширэ в Северном Китае (Matthew, Granger, 1925b, c; Radinsky, 1965a) и из местонахождения Хайчин-Ула в Монголии. На примере современной фауны известно, что в массовом количестве существуют обычно копытные открытых пространств, имеющие достаточно широкий ареал распространения и, как правило, образующие стадные ассоциации. Именно эти и подобные им массовые группы имеют больше шансов на захоронение в отличие от видов, не являвшихся многочисленными и, соответственно, не образовавших крупные сообщества (Ефремов, 1950). Современные тапиры — жители лесов и не являются стадными животными. Однако морфологические особенности *Lophialetes expeditus* позволяют предположить, что экологически он был ближе к современным саванным зебрам, существующим



Р и с. 37. Схема адаптивной радиации азиатских тапирообразных

крупными группами. Наблюдения над современными зебрами показывают, что они образуют два типа ассоциаций – более или менее постоянное стадо-семью, в которое входит жеребец и несколько кобыл, а также многочисленный молодняк (к такому типу относятся *Equus quagga* и горная зебра – *E. zebra*). Другой тип представляет зебра Грэви (*E. grevyi*) и дикий осел (*E. africanus*). Эти виды не образуют прочных постоянных групп, и их сообщества могут меняться по составу в течение нескольких часов, однако, жеребцы этих видов имеют крупные участки – территории (Klingel, 1972). Дж. Симпсон (Simpson, 1951) предполагал наличие у эоценовых лошадиных (*Eohippus* – *Hyracotherium*) специальной железы в области преорбитальной ямки, с помощью которой, подобно большинству современных антилоп, древнейшие лошадиные могли метить свои территории. Таким образом, по социальному типу они могли быть отнесены во вторую группу, а следовательно, территориальный тип у копытных был исходным при образовании крупных ассоциаций (Klingel, 1972). Возможно, что и *L. expeditus* образовывал группы, близкие к территориальному типу, хотя морфология лицевого отдела черепа лофиалетеса не позволяет предположить наличие у него метящей железы. Однако не исключено, что *L. expeditus*, подобно современным зебрам и носорогам, использовал другие формы мечения (Klingel, 1972). По-видимому, лофиалетесы, наряду с некоторыми позднеэоценовыми жвачными парнокопытными (трагулиды), были древнейшими из копытных, которые образовывали стадные ассоциации в условиях зарождавшихся степей в Центральной Азии.

Обилие и разнообразие тапироидов в эоцене Азии может получить частичное объяснение, если принять во внимание факт крайней скудности находок представителей парнопалых и почти полное отсутствие древних лошадиных, тогда как в одновременных фаунах Европы и Северной Америки эти группы многочисленны. Азиатские тапирообразные, представленные разными формами с различной специализацией зубной системы и скелета, были в какой-то степени экологическими викариатами этих групп.

Наряду с разнообразными направлениями специализации в надсемействе Tapiridae проявляются многочисленные параллелизмы. Явления параллельных изменений в различных семействах впервые систематизировал Н.И. Вавилов, указывая что, "...в общем параллелизм проходит через органы, имеющие ту же самую функцию..." (Вавилов, 1967, т. I, стр. 49). Значение параллелизма в палеонтологии позвоночных рассматривалось многими авторами (например, А.А. Борисяком, 1973, стр. 116; Л.П. Татариновым, 1969, 1972, 1976 и др.), а для непарнопалых Л. Радинским (Radinsky, 1969). Рассмотрим явление параллельных изменений на примерах некоторых семейств тапирообразных, а именно — Lophialetidae, Tapiridae, Helaletidae, Deperetellidae.

Ч е р е п. В ряде семейств тапирообразных (Lophialetidae, Helaletidae, Tapiridae) в ходе эволюционных преобразований наблюдается тенденция к укорочению носовых костей черепа и увеличению носовых вырезок, что связано с образованием хоботка или подвижной верхней губы (Radinsky, 1963a, 1969). Так, среди Helaletidae это явление наблюдается у представителей среднеэоценового рода Helaletes, у которого носовые вырезки увеличены и задние края их располагаются над P^3 , в большей степени увеличены носовые вырезки у верхнеэоценового Colodon (задние края их над P^4), причем у него сокращены и носовые кости (передние их концы проходят вперед не дальше заклыковой диастемы). Вместе с тем у Colodon удлиняются и межчелюстные кости. У позднеолигоценового тапироида Protapirus носовые вырезки также сильно увеличены (задние края над P^4), носовые кости оканчиваются не далее переднего края P^1 , а на восходящей ветви верхней челюсти имеется ложбинка — вместилище дивертикулюма, межчелюстные кости также удлинены. У представителей азиатского семейства Lophialetidae — лофиалетеса (подробно см. в главе IV), также укорочены носовые кости, задние края носовых вырезок расположены над P^4 — M^1 , предглазничная ямка поднята над передним краем орбиты, а на восходящей ветви верхней челюсти намечается бороздка для дивертикулюма.

З у б ы. Как видно на примере представителей Deperetellidae и гелалетид подсемейства Colodontidae и Helaletinae — более поздних Tapiridae и лофиалетид подсемейства Rhodopaginae, в этих группах независимыми путями достигалась биллодонтность зубной системы. При этом в трех первых семействах изменение коренных зубов практически шло по единому плану, а именно — эктолоф принимал округленную форму, он становился значительно короче, причем резко сокращалась заметалофная часть эктолофа, до полного ее исчезновения на M^3 у Deperetellidae. Парастиль у всех этих групп резко отделен от паракона, он крупный и каплевидной формы. Поперечные гребни — протолоф и металоф — параллельны друг другу и почти не скошены по отношению к эктолофу. Метакон резко смещен назад и лингвально. На нижних коренных зубах во всех группах происходит частичная, либо полная редукция передних и внешних ветвей металофида и гиполофида, а на M_3 — гипоконулида, поперечные гребни выстраиваются параллельно друг другу. Окклюзия происходит вдоль поперечных гребней — на передней поверхности протолофа и металофа и на задней — металофида и гиполофида. Несколько в ином направлении развиваются зубы у лофиалетид подсемейства Rhodopaginae (см. главу III). Однако и у них гребни на верхних и нижних коренных становятся параллельны друг другу, а на M^{1-3} резко сокращается заметалофная часть эктолофа и присутствует крупный, четко обособленный парастиль. Переднекоренные зубы у всех перечисленных групп либо моляризованы, либо имеют тенденцию к моляризации, причем молочные зубы во всех этих группах моляризованы (Butler, 1952b).

Конечности. В семействах Deperetellidae и Lophialetidae, а также у гелалетид подсемейства Colodontinae, по-видимому, независимо развиваются трехпалые удлиненные передние и задние конечности, адаптированные к бегу (Громова, 1960; Matthew, Granger, 1925a,b, 1926; Scott, Jepsen, 1941; Radinsky, 1965a). Индексы отношений длины сегментов конечностей у Lophialetes и Deperetella (см. табл. 28) убедительно показывают их высокую степень специализации к бегу. У представителей всех трех групп произошло удлинение пястных и плюсневых костей, причем преимущественно развит средний палец, а боковые в разной степени редуцированы и играли вспомогательную роль. У всех представителей этих групп имеется рудимент пятой пястной кости, входящий в состав кисти. На задней конечности рудимент первой плюсневой кости -- халлюкс также сохраняется и служит для соединения стопы в единый блок, а также для прикрепления сгибателей пальцев (Radinsky, 1963b, 1965a).

В пределах надсемейства Tapiroidea у многих представителей ярко выраженная специализация к бегу конвергентно сближает их с некоторыми жвачными парнопальцами, приобретавшими сходные морфологические черты, что позволило последним занять близкие экологические ниши в конце эоцена и в олигоцене.

Темпы морфологических преобразований, приведших к формированию Perissodactyla, были довольно высоки. Л. Радинский (Radinsky, 1966a), ссылаясь на данные по определению абсолютного возраста (Evernden, Savage, Curtis, Games, 1964), отметил, что эволюция в ряду Tetraclaenodon -- Hyacotherium произошла в течение пяти миллионов лет. Если принять за точку отсчета время, к которому относятся первые находки тапирообразных (Грей-булл, нижний эоцен), то адаптивная радиация Tapiroidea в основном произошла в течение 7--10 миллионов лет, т.е. в первой половине эоцена, так как в среднем и в самом начале позднего эоцена наблюдается повсеместный расцвет группы. К концу эоцена разнообразие тапироидов резко сократилось, а в олигоцене дальнейшие преобразования испытывали лишь представители семейства Tapiridae, причем современный Tapirus, как отмечалось выше, представляет собой почти неизменного олигоценового предка.

Причины относительно быстрого вымирания столь обширной и разнообразной в эоцене группы Tapiroidea, вероятно, имеют тот же характер, что и у других копытных. Впервые их попытался раскрыть В.О. Ковалевский, который разделил копытных на две группы -- неадаптивную, "т.е. группу, в которой приспособление скелета совершается гораздо более несовершенным образом, чем в группе адаптивной; скелет этих неадаптивных форм как будто менее податлив на изменения и держится гораздо упорнее унаследованных признаков..." (Ковалевский, 1956, т. II, стр. 222), и адаптивную группу, представители которой, напротив, обладают "гибким" приспособленным скелетом. Ранее развитие открытых ландшафтов в Центральной Азии обусловило основное направление адаптации всех азиатских копытных к бегу. Во второй половине эоцена процесс аридизации Центральной Азии, вероятно, усилился. Отдаленность центральных областей материка от морских побережий позволяет предположить, что в то время климат Центральной Азии приобрел более континентальные черты с большими сезонными колебаниями температуры (Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Решетов, 1974a). По-видимому, тогда начали проявляться более или менее длительные засушливые сезоны. Как известно, конкурентная борьба между группами копытных особенно усиливается при нехватке кормов, когда наступают неурожайные периоды (Ковалевский, 1956, т. II). Наиболее ранние находки жвачных, представленных трагулидами, в Центральной Азии относятся к среднему и самому началу позднего эоцена (Кожамкулова, 1974; Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Matthew, Granger, 1925a). В то время трагулиды были еще немногочисленны. Однако во второй половине позднего эоцена они уже широко распространены (Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Matthew, Granger, 1925), в то время как большинство раннетретичных азиатских тапироидов вымирает. В начале олигоцене из Азии известны только гелалетиды подсемейства Colodontidae, представленные единственным родом Colodon,

и представители семейства Deperetellidae – Teleolophus. Обе формы – крупные, с приспособленными к бегу конечностями и намечающейся гипсодонтией зубов. Жвачные парнокопытные обладали более совершенным скелетом, селенодонтной зубной системой, лучше приспособленной для перетирания растительности, и питались более удобным для копытных способом. Усложненное строение желудка жвачных (разделение его на отделы, развитие микрофауны и др.) расширило ассортимент растительности, употреблявшейся в пищу, и повысило эффективность питания (Габуня, 1959). В.О. Ковалевский весьма точно охарактеризовал преимущество жвачных при питании на пастбище, заключающееся в способности за одно и то же время захватить больше корма по объему и разнообразию, сравнительно с "всеядными" копытными (Ковалевский, 1956, т. II, стр. 222–223). Вместе с тем даже самые приспособленные тапирообразные обладали относительно меньшим объемом мозга, более примитивной зубной системой и более сложными трехпальными конечностями, что не позволяло им успешно конкурировать с прогрессивными Ruminantia. В олигоцене разнообразие жвачных увеличивается (Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Matthew, Granger, 1925c; Trofimov, 1957, 1958), вместе с тем в Азии распространяются мелкие трехпалые носороги (Allacerops, Aceratherium), которые окончательно вытесняют еще существовавших в то время деперетеллид (Teleolophus magnus) и гелалетид (Colodon). По-видимому, вымирание тапирообразных, как и других групп, может быть объяснено лишь при учете комплекса факторов, места группы в биоценозе, ее взаимоотношения с конкурентами и хищниками в условиях меняющейся внешней среды.

Возможно, что у наиболее специализированных форм тапирообразных (например, Lophialetes) произошли нарушения корреляции организма – развитие центральной нервной системы было еще несовершенно, зубная система также недостаточно специализировалась по сравнению с крайне специализированными (для группы в целом) конечностями. Подобное несоответствие в строении организма при учете относительно быстрого (по времени) выхода лофалетид из "привычных" для тапирообразных условий обитания (в зарослях, по побережьям рек) в открытые пространства могло сыграть роковую роль для Tarigoidea в их конкурентной борьбе с более совершенными жвачными парнопальными. Пресс хищников в данном случае имел, вероятно, второстепенное значение.

VI

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТАПИРОИДОВ АЗИИ В ПАЛЕОГЕНЕ

Центр происхождения тапирообразных неизвестен. Л. Радинский (Radinsky, 1966a) предполагал место происхождения *Perissodactyla* в каком-то неопределенном регионе, вероятно, вне Северной Америки, поскольку в позднепалеоценовых американских фаунах не встречались непарнопалые. Однако недавние находки остатков *Hyracotherium* из отложений, возможно, позднего палеоцена Северной Америки (Morris, 1966, 1968; Jepsen, Woodburne, 1969) как будто указывают, если не место происхождения, то по меньшей мере область древнейшего обитания группы.

Наиболее ранние представители надсемейства *Tapiroidea* известны из нижнеэоценовых отложений Северной Америки (формация Уосач). Из самых нижних горизонтов уосача (Грэйбулл) происходит примитивный изектолофид *Homogalax protapirinus*, из вышележащих горизонтов (Лисита) известны наиболее ранние гелалетиды *Heptodon posticus* и *Heptodon calcicus* (Radinsky, 1963a). Весьма близкие к ним, а, возможно, и идентичные формы изектолофид *Homogalax wutuensis* и гелалетид *Heptodon niushanensis* описаны из нижнеэоценовых отложений прибрежного Китая (формация Уду и Ньюшань) (Chow, Li, 1963, 1965).

В несколько более поздних горизонтах нижнего эоцена Европы (ипрский, кюизский) появляются представители европейского эндемичного семейства *Lophiodontidae* (*Lophiodon* Cuvier, 1822; *Lophiodochoerus* Lemoine, 1880) и семейства *Helaletidae* (подсемейства *Chasmotheriinae*, *Hyrachyinae*) (Fischer, 1964; Savage, Russel, Louis, 1966). Таким образом, в раннем эоцене уже существовали по меньшей мере три самостоятельных семейства тапирообразных, причем наиболее примитивные представители двух из них (*Isectolophidae* и *Helaletidae*) найдены как в Северной Америке, так и в Азии. В среднем эоцене Северной Америки (формация Бриджер) продолжают существовать *Helaletidae* (*Hyrachius* Leidy, 1871; *Helaletes* March, 1872; *Dilophodon* Scott, 1883) и *Isectolophidae* (*Isectolophus* Scott et Osborn, 1887). В Европе (Лютет) также известны представители *Helaletidae* (*Chasmotherium* Rutimeyer, 1862) и *Lophiodontidae* (*Lophiodon* Cuvier, 1822; *Rhinocerocephalon* Fischer, 1977) (Fischer, 1977). Наиболее многочисленны и разнообразны *Tapiroidea* были в среднем и первой половине позднего эоцена Азии. В это время на континенте существовало по меньшей мере четыре семейства и девятнадцать родов тапирообразных, причем два семейства *Deperetellidae* и *Lophialetidae* были азиатскими эндемиками.

В позднем эоцене Северной Америки (Уинта, Дюшезний) уже не встречаются представители рода *Helaletes*, но продолжали существовать гелалетиды *Dilophodon*, а в отложениях формации Дюшезний (вторая половина позднего эоцена) появляются тапиroidы рода *Colodon*. В позднем эоцене продолжали существовать и *Isectolophidae* (род *Isectolophus*), вымершие в конце его. Из верхнего эоцена Европы известны лишь последние представители *Lophiodontidae* (род *Atalonodon* Dal Piaz, 1929).

В конце эоцена разнообразие тапирообразных в Азии также угасает. Они были представлены лишь двумя родами двух семейств *Helaletidae* (*Colodon*) и *Deperetellidae* (*Deperetella*). В олигоцене происходило повсеместно вымирание гелалетид, а в Азии — деперетеллид. На всех трех континентах продолжали существовать лишь

Эоцен			Олигоцен	
Нижний	Средний	Верхний	Нижний	
<p>Lophiodon Cuvier, 1822</p> <hr/> <p>Rhinocero^lophiodon Fisher, 1977</p> <hr/> <p>Lophiodochoerus Lemoine, 1880</p> <hr/> <p>Chasmotherium Rutimeyer, 1862</p> <hr/> <p>Hyrachyus Leidy, 1871</p> <hr/>			<p>Atalonodon Pal Piaz, 1929</p> <hr/>	Европа (6 родов, 2 семейства)
Homogalax Hay, 1899	Isectolophus Scott et Osborn, 1887			
Heptodon Cope, 1882	Helaletes Marsh, 1872			
			Colodon Marsh, 1890	Азия (19 родов, 4 семейства)
			?Hyrachyus Leidy, 1871	
			Veragromovia Gabunia 1961	
			Deperetella Matthew et Granger, 1925	
			Teleolophus Matthew et Granger, 1925	
			Shlosseria Matthew et Granger, 1925	
			Eoletes Birjukov, 1974	
			Lophialetes Matthew et Granger, 1925	
			Breviodon Radinsky, 1965	
			Parabreviodon Reshetov, 1975	
			Rhodopagus Radinsky, 1965	
			Pataecops Radinsky, 1965	
			Indolophus Pilgrim, 1925	
			Kalakotia Rao, 1972	
			Aulaxolophus Rao, 1972	
Homogalax Hay, 1899	Isectolophus Scott et Osborn, 1887			
Heptodon Cope, 1882	Helaletes Marsh, 1872			
Selmaletes Radinsky, 1966	Dilophodon Scott, 1883			
Hyrachyus Leidy, 1871			Colodon Marsh, 1890	Сев. Америка (8 родов, 2 семейства)

представители семейства Tapiridae. Распределение родов тапиroidов в эоцене—раннем олигоцене показано на табл. 29.

К настоящему времени на территории Азии известно около двадцати местонахождений эоценовых млекопитающих, в большинстве из которых присутствуют тапирообразные (см. рис. 38). Однако распределение находок разных групп неодинаково. Наиболее широко распространены тапиroidы семейства *Deperetellidae*; они входят как в состав центральноазиатских, так и южных фаун (Radinsky, 1965a). Лофиалетиды, как правило, приурочены к местонахождениям умеренной зоны, расположенным на территории Северного Китая, Средней Азии и Казахстана. Сравнительно небольшое распространение имели гелалетиды, которые происходят также из местонахождений умеренной зоны Азии. Изектолофиды известны лишь по единичным находкам. По-видимому, при анализе данных по распространению тапиroidов в азиатских фаунах следует учитывать и неодновременность последних. Однако в центральноазиатских местонахождениях преобладают находки деперетеллид и, в особенности, лофиалетид (*Lophialetes espeditus*), что указывает на их большую распространенность и обилие по сравнению с *Helaletidae* и *Isectolophidae*.

Первые исследования местонахождений позвоночных в эоценовых отложениях Азии произведены в 20-х годах нашего столетия американскими палеонтологами. В Северном Китае были обнаружены богатые местонахождения млекопитающих — Аршанто, Ирдын-Манга, Улан-Ширэ, Ула-Усу (Berkey, Granger, 1923; Berkey, Morris, 1927; Radinsky, 1964). Впоследствии в Китае были найдены эоценовые фауны позвоночных в более южных районах (Teilhard de Chardin, 1930; Chow, 1958; Chow, Li, 1963 и др.). Крупные местонахождения были открыты в Корее (Tskunaga, 1933; Takai, 1939, 1944), Бирме (Pilgrim, 1925; Colbert, 1938) и Пакистане (Dehm, Oettingen-Spielberg, 1958; Gingerich, 1977). В эоценовых отложениях Монголии ЦАЭ АМЕРИ было обнаружено местонахождение млекопитающих Холболджи (Berkey, Granger, Morris, 1929). Достоверные сведения об эоценовых фаунах СССР стали появляться только в 40-х годах XX столетия. В настоящее время на территории СССР и Монголии насчитывается шесть местонахождений с эоценовыми позвоночными, в состав которых входят тапирообразные. Корреляция этих фаун пока затруднительна ввиду неполноты и малой изученности отдельных комплексов. Однако исследование новых материалов, полученных из этих местонахождений в последние годы, позволяет уточнить их состояние. По-видимому, наиболее ранние этапы эоцена, пока известные на территории Центральной Азии, отражены немногочисленными пока находками млекопитающих в отложениях формаций Уду, Нюшань, Нинцзяшань и Юаньшуй в Китае (провинции Шаньдунь и Цзянси). Отсюда известны представители архаических копытных отряда *Pantodonta* семейства *Coryphodontidae* — *Coryphodon* sp., *Coryphodon ninchashanensis* Chow et Tung, 1965; диноцераты семейства *Prodinoceratidae*? — *Probatiopsis sinyuensis* Chow et Tung, 1965, непариопалые — *Tapiroidea*, семейства *Isectolophidae* — *Homogalax wutuensis* Chow et Li, 1965 и *Helaletidae* — *Heptodon niushanensis* Chow et Li, 1965. Общий облик этого, пока небольшого комплекса еще весьма архаичен из-за присутствия пантодонтов и диноцерат, характерных и для нижнего эоцена Северной Америки. Л. Радинский (Radinsky, 1965a, стр. 235) подчеркивает близость *Homogalax wutuensis* к раннеэоценовому североамериканскому *Homogalax protapirinus*, древнейшему из тапирообразных, остатки которого характеризуют нижние горизонты формации уосач (грэйбулл). *Heptodon niushanensis* также близки к североамериканским представителям рода, характерным для формации уосач. Поэтому с большой долей уверенности можно соотносить отложения формации уду и нюшань с формацией уосач Северной Америки.

Более поздний этап эоцена в Центральной Азии отражают фаунистические комплексы местонахождений Андарак и Торуайгыр в Киргизии, Обайла и Чинжалы в Казахстане, Холболджи и Хайчин-Ула II, III в Монголии, Аршанто, Ирдын-Манга и Улан-Ширэ, а также менее значительных Духум, Кэмп Мэргет в Северном Китае. Фауна этого времени в целом характеризуется исключительным разнообразием непариопалых, а среди них тапирообразных, широко представлены и бронтотерии-

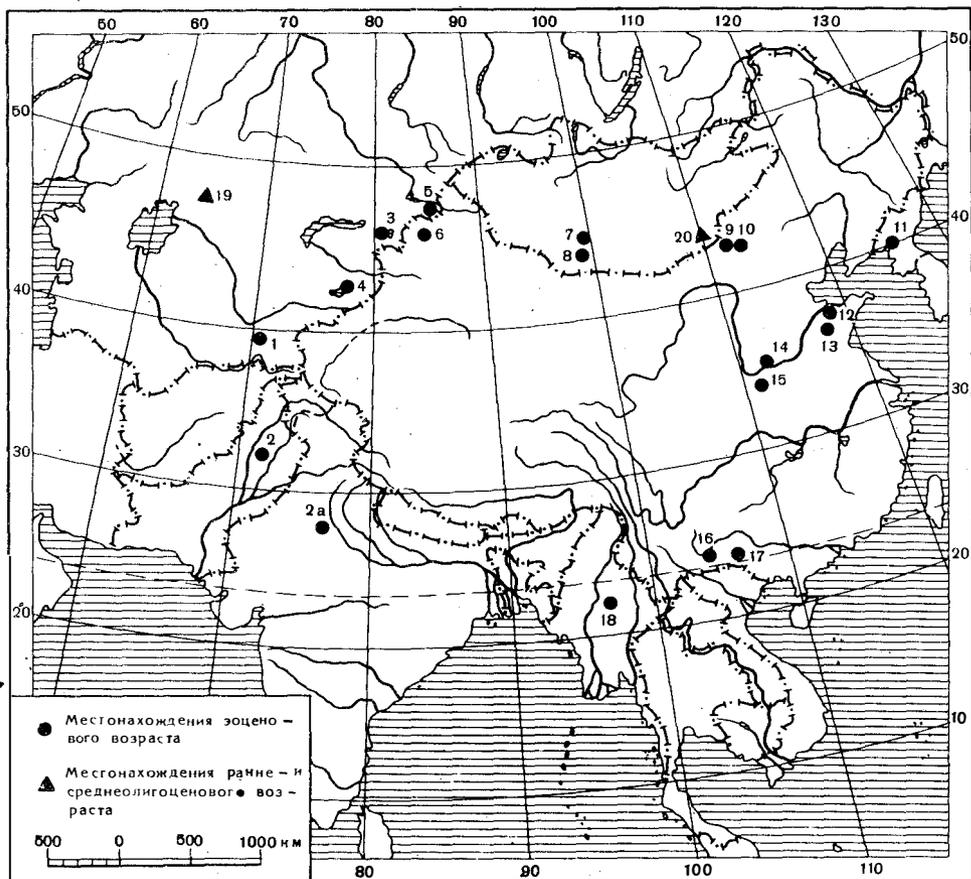


Рис. 38. Схематическая карта местонахождений раннетретичных тапирообразных Центральной Азии

Эоценовые местонахождения: 1 – Андарак (Киргизия); 2 – Ганда-Каз (Пакистан); 2а – Калакот (Индия); 3 – Шинжалы (Южный Казахстан); 4 – Тору-Айгыр (Киргизия); 5 – Обайла (Восточный Казахстан); 6 – Луши (Синьцзянь, Китай); 7 – Холболджи (Долина Озер, Монголия); 8 – Хайчин-Ула II (верхний горизонт), Хайчин-Ула III (Заалтайская Гоби, Монголия); 9 – Ула-усу (Северный Китай); 10 – Ирдын-Манга, Улан-Ширэ, Аршанто (Северный Китай); 11 – Кокайдо (Корея); 12 – Уду (Китай, Северный Шаньдун); 13 – Синьтай (Центральный Шаньдун, Китай); 14 – Мяньчи (Северный Хэньань, Китай); 15 – Сихуань (Северо-Западный Хэнань, Китай); 16 – Илян (Южный Юньнань, Китай); 17 – Тяньдун (Западный Гуанси, Китай); 18 – Пондаун (Ирравади, Бирма); 19 – Челкар-Тениз (Центральный Казахстан); 20 – Эргилийн-Дзо (Восточная Гоби, Монголия)

ды, появляются халикотерииды парнопалые семейств Choeropotamidae и Hypertragulidae, широко распространены грызуны и различные креодонты. Экологический состав фауны этого времени разнообразен – встречаются как влаголюбивые формы (понтоноты, бронтотерииды, свинообразные), так и обитатели полусухих стаций (тапироиды *Lophialetes*, *Teleolophus* и *Deperetella*, некоторые *Hyracodontidae*). Присутствие большого числа разнообразных "бегающих" непарнопалых указывает на ландшафты открытого типа в Центральной Азии. Широко распространенные *Lophialetidae* и *Depereteliidae* входили в состав большинства азиатских комплексов и наряду с грызунами и бронтотеридами могут служить более или менее надежными связующими звеньями при корреляции азиатских эоценовых местонахождений. До недавнего времени наиболее изученные фауны северокитайских формаций Ирдын-Манга и Улан-Ширэ традиционно относили к нижнему отделу верхнего эоцена (Granger, Gregory, 1934; Matthew, Granger, 1924a,b, 1925d,e; Osborn, 1923, 1924a,b, 1925; Osborn, Granger, 1931, 1932; Radinsky, 1964, 1965a, 1967; Szalay, Could, 1966; Wood, 1938, 1963). Формация Аршанто считалась среднеэоценовой

(Berkey, Morris, 1927). Фаунистический комплекс Аршанто представлен только двумя формами – лофиалетидом *Shlosseria magister* Matthew et Granger, 1926 и мелким носорогообразным *Teilhardia pretioza* Matthew et Granger, 1925. Однако *Shlosseria* известна также в отложениях формации Ирдын-Манга (Radinsky, 1965a) и в местонахождении Тору-Айгыр (Киргизия), где общий облик фауны, как и из Ирдын-Манги. Поэтому можно предположить, что формация Аршанто либо одновозрастна с Ирдын-Мангой и Улан-Ширэ; либо представляет нижнюю часть этих формаций. Состав млекопитающих Ирдын-Манги пока наиболее полно изучен. Его характеризуют тапирообразные семейства *Lophialetidae* – *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925; *Shlosseria magister* Matthew et Granger, 1926, *Breviodon minutus* (Matthew et Granger, 1925); *Parabreviodon dubius* Reshetov, 1975; *Rhodopagus pygmaeus* Radinsky, 1966; семейства *Helaletidae* – *Helaletes mongoliensis* Osborn, 1923, *Helaletes fissus* (Matthew et Granger, 1925), возможно присутствие *Huachuys* Leidy, 1871; семейства *Deperetellidae* – *Teleolophus medius* Matthew et Granger, 1925 (Radinsky, 1965a). Наряду с тапироидами разнообразны и бронтотерииды – *Metathelmetherium parvum* Granger et Gregory, 1943; *M. cristatum* Granger et Gregory, 1943; *Epimanteoceras formosus* Granger, 1943, *Microtitan mongoliensis* Granger et Gregory, 1943; *Gnatotitan berkeyi* (Osborn, 1925), *Dolichorhinoides angustidens* Granger et Gregory, 1943, *Protitan grangeri* (Osborn, 1925); *P. minor* Granger et Gregory, 1943, *P. bellus* Granger et Gregory, 1943; *Desmatotitan tukumensis* Granger et Gregory, 1943. В состав фауны формации Ирдын-Манга также входят халикотерииды (*Litolophus gobiensis* Colbert, 1934); диноцераты (*Gobiotherium mirificum* Osborn et Granger, 1932); пантодонты (*Eudinoceras mongoliensis* Osborn, 1924), разнообразные кондилартры, парнокопытные, зайцеобразные, грызуны и насекомоядные. Возраст формаций Улан-Ширэ и Ирдын-Манга ранее устанавливался по сопоставлению с американской формацией Уинта и определялся как начало позднего эоцена (Osborn, 1923; Granger, Gregory, 1943; Radinsky, 1964). Основная фаунистическая корреляция проводилась Г. Осборном по бронтотеридам, поскольку в то время другие группы не были достаточно изучены. Нельзя не обратить внимания на слишком большое разнообразие описанных форм бронтотериев (6 родов и 12 видов). Очевидно, что эта группа требует ревизии, поскольку трудно предположить реальное существование одновременно и на одной территории такого количества крупных непарнопалых. Возможно, что их описание проводилось без учета сильной возрастной и половой изменчивости, характерной для бронтотериид. Вместе с тем открытия и исследование новых местонахождений эоценовых млекопитающих в Монголии и Советском Союзе позволяют несколько удревить возраст формаций Ирдын-Манга и Улан-Ширэ. Общий состав эоценовой фауны СССР и Монголии, включающей тапирообразных, весьма близок к таковой формации Ирдын-Манга и Улан-Ширэ Северного Китая (Беляева, Решетов, Трофимов, 1973; Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Matthew, Granger, 1925c, 1926; Radinsky, 1964, 1965a). При определении возраста этих фаун следует принять во внимание более точную датировку ферганского фаунистического комплекса Андарак II (Решетов и др., 1977). Остатки млекопитающих здесь обнаружены в отложениях алайского яруса (Геккер, Осипова, Бельская, 1962), что соответствует лютетскому горизонту Западной Европы и верхней части формации бриджер Северной Америки (Габуня, Рубинштейн, 1965; Рубинштейн, Габуня, 1972; Палеогеновая система СССР, 1975; Wood et al., 1941). В отложениях алайского яруса известны остатки крокодилов и черепах. Млекопитающие представлены насекомоядными, зайцеобразными, грызунами семейства *Sciuravidae* – *Petrokozlovvia* cf. *notes*, *Tamquammys* sp., *Sciuravidae* gen. indet; семейства *Paramyidae* gen. indet (определения Н.С. Шевыревой); отсюда известны также кондилартры и непарнопалые. Последние представлены халикотеридами, тапирообразными *Rhodopagus minutissimus* Reshetov, sp. nov. и *Pataescops microdon* Reshetov, sp. nov. аминодонтидами (?*Lushiamynodon*) и индрикотеридами (*Forstercooperia* sp.), парнопалые представлены *Dichobunidae*. Близок к перечисленному и комплекс Андарак I, откуда известны тапироиды – *Deperetella ferganica* Beliajeva, 1962 и аминодонты

Lushiamynodon kirgisensis Beliajeva, 1971 (Беляева, 1962, 1964, 1971; Клебанова, 1966). Сопоставление вмещающих отложений Андарак I и Андарак II показывает, что оба местонахождения относятся к одному горизонту алайского яруса, но литологически отличаются одно от другого.

Ближайшие формы млекопитающих обнаружены в фауне из обайлинской свиты южной части Зайсанской котловины (Восточный Казахстан). Местонахождение этой фауны приурочено к большому обнажению на правом берегу р. Обайла. Отложения этой свиты, содержащей остатки фауны, встречаются и в других районах котловины (Клебанова, 1963). В состав обайлинского комплекса входят амфибии, крокодилы, черепахи семейства *Plastomenidae* Hay, 1902, *Bataguridae* Gray, 1870, *Testudinidae* Gray, 1825 (Чхиквадзе, 1970), птицы отряда журавлиных семейства *Geranoididae* Wetmore, 1933 (Бендукидзе, 1971), представители эоценового семейства грызунов *Sciuravidae*: *Tamquammys tantillus* Shevyreva, *Petrokozlovia notos* Shevyreva, *Saykanomys chalchae* Shevyreva, пантодонты *Eudinoceras obailiensis* Gabunia, близкие к *E. mongoliensis* Osborn и *E. kolobolchiensis* Osborn из верхнего эоцена Монголии и Китая, диноцераты *Uintatherii*-dae?, кондилартры *Paraphenacodus solivagus* Gabunia; непарнопалые представлены примитивными бронтотеридами подсемейства *Palaeosyrinae*, тапироидами семейства *Helaletidae* – *Veragrornia desmatotheroides* Gabunia, *Helaletes mangoliensis* (Matthew et Granger, 1925), семейства *Isectolophidae*, семейства *Lophialetidae* – *Breviodon* sp., *Rhodopagus* sp., а также носорогообразными семейства *Hyracodontidae*; из парнокопытных – представители *Dichobunidae*–*Aksyiria oligostus* Gabunia, 1973 (Габуня, 1961, 1962, 1970, 1971, 1973; Шевырева, 1971, 1972). Датировка обайлинской фауны пока затруднительна. С одной стороны, присутствие кондилартр рода *Paraphenacodus* и бронтотериид подсемейства *Palaeosyrinae* как будто связывает эту фауну с североамериканской из формации Уосач и нижнего горизонта Бриджера. С другой стороны, наличие здесь тапиридов *Helaletes mongoliensis* и семейства *Isectolophidae*, а также семейства *Lophialetidae* сближает эту фауну с андаракской и с фаунами Монголии (Холболджи, Хайчин-Ула II, III и Северного Китая) (Ирдын-Манга); последнее подтверждается присутствием характерного представителя центральноазиатских фаунистических комплексов пантодонта *Eudinoceras*. Грызуны *Saykanomys chalchae* и *Petrokozlovia notos*, а также тапириды рода *Breviodon* и гирокодонт *Triplopus* (= *Caenolophus*) встречаются также и в монгольском местонахождении Хайчин-Ула II. Поэтому возраст фауны Обайлы вероятнее всего средний эоцен (Габуня, 1970, 1971; Шевырева, 1971, 1972; Беляева, Трофимов, Решетов, 1974). Близкая фауна известна из местонахождения Тору-Айгыр, расположенного в южных предгорьях хребта Кунгей в Иссык-Кульской впадине (Тарасов, 1968, 1971; Жуков, 1970). Здесь найдены диноцераты (*Gobiotherium mirificum* Osborn et Granger, 1934), непарнопалые–бронтотерииды, тапириды семейства *Lophialetidae* (*Lophialetes expeditus* Matthew et Granger), семейство *Depetellidae* (*Deperetella*, *Teleolophus* sp.), гиракодонты, аминокодонты и др.

Состав фауны Тору-Айгыр также позволяет относить вмещающие породы к среднему или низам верхнего эоцена.

С приведенной палеонтологической датировкой хорошо согласуется абсолютная дата, полученная для нижележащих базальтов (Крылов, 1960; Габуня, Девяткин, Рубинштейн, 1975; Несмеянов, Решетов, Шмидт, 1977). Возраст базальтов составляет 56 ± 3 млн. лет. Эта дата соответствует границе раннего и среднего эоцена (Рубинштейн, Габуня, 1972). По составу фауна Тору-Айгыр весьма близка к фауне местонахождения Шинжалы, расположенного у северного подножия Джунгарского Алатау, откуда известны остатки амиевых рыб (семейство *Amiidae*), черепахи семейства *Trionychidae*, из млекопитающих присутствуют грызуны, бронтотерииды, тапириды семейства *Lophialetidae* (*Eoletes gracilis* Birjukov, 1974; *Breviodon* sp.), семейства *Deperetellidae* (*Teleolophus beljaevi* Birjukov), риноцератиды семейства *Hyracodontidae* – *Prohyracodon* sp. (Диденко-Кислицина, Бирюков, Бейбулатова, 1971; Бирюков, 1974а,б). Вместе с тем оба комплекса связаны с эоценовыми фаунами Монголии (Хайчин-Ула II, III, Холболджи) и Северного Китая (Ирдын-Манга).

Распространение тапирообразных в основных эоценовых местонахождениях Монголии и СССР

Семейство, род, вид	Монголия		СССР			
	Холболд- жи-Нур (свита холболд- жи)	Хайчин- Ула (сви- та хайчин)	Шинжалы (Южный Казахстан, колпаков- ская сви- та)	Тору-Айгыр (Киргизия, коктурпак- ская сви- та)	Андарак (алай- ский ярус, Кирги- зия)	Обайла (обайли- нская свита, Восточный Казахстан)
1	2	3	4	5	6	7
I. Isectolphidae gen. et sp. indet Isectolophus bogdu- lensis sp. nov.	+					+
II. Helaletidae Veragromovia desmatothe- roides Gabunia, 1961 Helaletes mongoliensis (Matthew et Granger, 1925) Helaletidae gen.						+
III. Deperetellidae ?Deperet- tella kungeica Tarasov, 1968 Deperetella khaltchinulen- sis Reshetov sp. nov. Deperetella ferganica Bel- jaeva, 1962 Teleolophus beljaevi Bir- jukov, 1974 Teleolophus medius Mat- thew et Granger, 1925 ?Teleolophus magnus Ra- dinsky, 1965 Teleolophus sp.		+		+		
IV. Lophialetidae Schlosseria sp. Eoletes gracilis Birjukov, 1974 Lophialetes expeditus Matthew et Granger, 1925 Breviodon minutus Matthew et Granger, 1925 Rhodopagus sp. I Rhodopagus sp. II Rhodopagus minutissimus sp. nov. Pataecops microdon sp. nov. Pataecops parvus, Radin- sky, 1965	+	+	+	+	+	+

Улан-Ширэ). Общим элементом для них являются тапирообразные (семейства Deperetellidae и Lophialetidae) и диноцераты (Беляева, Трофимов, Решетов, 1974).

Местонахождение Холболджи расположено на восточном берегу р. Туин-Гол к северу от оз. Орок-Нор. Отсюда известны находки черепов, из млекопитающих — грызуны, представители отряда Pantodonta—Eudinoceras kholbolochiensis Osborn et Granger, 1931, а также мелкие формы, мелкие креодонты, непарнопалые представлены тапироидами семейства Isectolophidae — Isectolophus bogdulensis Reshetov sp. nov., семейства Lophialetidae — Lophialetes expeditus?, Pataecops parvus Radinsky, 1965, Rhodopagus sp. Присутствие в этой фауне пантодонта Eudinoceras и тапироидов семейства Isectolophidae сближает эту фауну с обайлинской, а находки тапироидов семейства Lophialetidae с фауной Тору-Айгыр и Шинжалы. Близка к ней

фауна из отложений свиты хайчин – на юге МНР (местонахождение Хайчин-Ула II, III) (Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Шувалов, Решетов, Барсболд, 1974; Бадамгарав, Решетов, 1976).

В ее состав входят амфибии (отряд Urodela), черепахи, ящерицы, птицы. Среди млекопитающих определены насекомоядные, грызуны семейства Sciuravidae – *Saykanomys chalchae* Shevyreva, *Petrokozlovia notos* Shevyreva, представители отряда Lagomorpha, хищные кондилартры семейства Mesonychidae – *Mongolonyx robustus* Dashzeveg, *Metahapalodectes makchin* Dashzeveg; непарнопалые представлены бронготеридами *Mickrotitan mongoliensis* Osborn, тапироидами семейства Lophialetidae – *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, *Breviodon minutus* Matthew et Granger и семейства Deperetellidae – *Teleolophus medius* Matthew et Granger, *Teleolophus magnus?*, *Deperetella khaitchinulensis* Reshetov sp.nov., гиракодонтами *Triplopus* (*Caenolophus*) *proficiens* Matthew et Granger, *Fors tercooperia* sp. indet., из парнопалых отсюда известны остатки примитивных свинообразных *Gobiohius* sp. indet. и древнейших жвачных семейства Hypertragulidae (Бадамгарав, Решетов, 1976; Дашзэвэг, 1976; Решетов, 1975; Шевырева, 1972; Шувалов, Решетов, Барсболд, 1974).

Анализируя состав этих комплексов, следует отметить их экологическую неоднородность. Так, фауны обайлинской свиты, Тору-Айгыра и Холболджи объединяет присутствие в них пантодонтов и диноцерат, влаголюбивых, примитивных копытных. В то же время пресноводные монгольские черепахи из Холболджи весьма близки таковым из обайлинской свиты Зайсанской котловины (устное сообщение В.М. Чхиквадзе). Объединяют фауны Холболджи и Обайлы присутствие в составе их примитивных тапирообразных семейства Isectolophidae, зубная система которых была приспособлена к переработке мягкой растительности, а также мелких тапироидов подсемейства Rhodoraginae. С другой стороны, наличие в фауне Обайлы грызунов семейства Sciuravidae – *Saykanomys* и *Petrokozlovia*, а также тапироида *Breviodon* указывает на ее связь с монгольской фауной Хайчин-Ула II, III (свита хайчин). Присутствие в составе фауны Холболджи *Lophialetes expeditus* также связывает ее с фауной Хайчин-Ула II, III (свита хайчин) и фаунами Тору-Айгыра и Шинжалы. Иными словами, несмотря на некоторое разнообразие рассмотренных выше комплексов, в их составе много общих элементов. Основным и связующим звеном служит группа тапирообразных.

В табл. 30 показано распределение тапироидов в эоценовых фаунах СССР и Монголии. Как видно из нее, наиболее широко распространены представители азиатских эндемичных семейств Lophialetidae и Deperetellidae, они входят в состав подавляющего большинства рассматриваемых фаун. Более узкое распространение имеют тапироиды семейства Isectolophidae и Helaletidae. Следует подчеркнуть, что экологически это более "влаголюбивые" формы, чем деперетеллиды и лофиалетиды. Таким образом, наиболее гумидными из рассматриваемых комплексов оказываются фауны обайлинской свиты Зайсанской котловины и монгольского местонахождения Холболджи. Более "сухолюбивые" фауны Шинжалы, Тору-Айгыра и Хайчин-Улы, о чем в первую очередь свидетельствует наличие в их составе большого количества "бегающих тапироидов", департеллид и лофиалетид. Состав центральноазиатских фаунистических комплексов этого времени свидетельствует, с одной стороны, о преемственности от раннеэоценовых (присутствие пантодонтов, диноцератов и кондилартр), с другой – в них распространяются прогрессивные группы непарнопалых – тапирообразные, бронготерииды, гиракодонты и разнообразные грызуны. Значительная эндемичность азиатской фауны этого времени объясняется отсутствием связей с Европой и Северной Америкой (Simpson, 1947; МакКеппа, 1975; Флеров и др., 1974), которая прервалась в конце раннего эоцена. Учитывая данные по сопоставлению отложений алайского яруса в Андараке и датировку по абсолютному возрасту в Тору-Айгыре, определяющую нижнюю границу распространения центральноазиатских эоценовых комплексов, можно предположить общий диапазон существования этих фаун – средний эоцен – начало позднего эоцена, с большой вероятностью среднеэоценового их возраста.

Таблица 31. Корреляция палеогеновых фаунистических комплексов

Абсолютный возраст млн. лет	Эпоха	Европа	Азия			Северная Америка	Эпоха	Абсолютный возраст млн. лет
			СССР	Монголия	Северный Китай			
30	Олигоцен	Ставший "Санлуас" "Людий"	Аксоран Киин-Кириш	Хоер-Дэан Эргилийн-Дэо	Улан-Гошу Уртын-Обо	Чадрон Дюлезань	Поздний	30
40								
50	Эоцен	Лютег	Андарак Тору-Айгыр Шицжалы Обайла	Холболджи-Нур Хайчин-Ула II, III	Ирдын-Манга Улан-Шире Аршанто	Бриджер	Средний	50
60								
60	Палеоцен	Ипр Спарнак		Наран-Булак Хашат	Нюшань Уду	Уосатч Кларк-Форк	Ранний	60
70								
68		Танет Монс		Свита хашат	Уду	Тиффани Торрежон Пурко		68

Позднеэоценовые фауны СССР и Монголии изучены еще очень слабо. В составе немногих известных комплексов в СССР (Артем, Киин-Кериш, Аксоран) тапирообразные пока неизвестны. В Монголии одновозрастная фауна не обнаружена. В северном Китае этот этап отражает фауна формации шара-мурун. Отсюда известны деперетеллиды — *Deperetella cristata* Matthew et Granger, 1925 и единственная находка лофиалетид — *Rhodopagus? minimus* (Matthew, Granger, 1925). В состав фаунистического комплекса Шара-Мурун входят также зайцеобразные дельтатеридии (*Hyaenodontidae*), из непарнопалых появляются гелалетиды рода *Colodon*, помимо немногочисленных тапироидов — бронготериды, аминодонтиды и гиракодонты, парнопалые представлены свинообразными и многочисленными жвачными (*Archaeomeryx*). Позднеэоценовые фауны, одновозрастные с Шара-Мурун, известны также из Южного Китая. В их состав входят тапироиды — деперетеллиды (*Deperetella*) и более редкие *Lophialetidae* (*Rhodopagus?* и *Breviodon*) (Chow, 1965; Chow, Xu, 1965; Chow, Chang, Ting, 1974; Флеров и др., 1974). Возраст Шара-Мурун определяется как верхний эоцен, что соответствует верхним горизонтам формации Уинта и формации Дюшезни в Северной Америке (Berkey, Morris, 1927; Флеров и др., 1974; Габуния, Рубинштейн, 1965; Рубинштейн, Габуния, 1972).

Раннеолигоценовые млекопитающие известны в основном из монгольского местонахождения Эргилин-Дзо (свита эргилин-дзо) и отложений формаций уртын-обо и улан-гошу в Северном Китае. Отсюда происходят тапироиды семейства *Helaletidae* (*Colodon*) и *Deperetellidae* (*Teleolophus*): Значительного развития достигают цилиндродонтные грызуны, зайцеобразные, из хищных — гиенодонты, цинодиктисы, дидимоконусы, из непарнопалых аминодонты и разнообразные бронготериды, гораздо шире, чем в эоценовых фаунах представлены *Artiodactyla*, свинообразные — энтелодоны и, в особенности, жвачные. Нижнеолигоценовые формации Центральной Азии обычно сопоставляются с формацией Чадрон Северной Америки (Matthew, Granger 1925a,b; Osborn, 1925, 1929b; Berkey, Morris, 1927). *Tapiroidea* в течение эоцена и раннего олигоцена входили в состав большинства центральноазиатских фаунистических комплексов. Как видно из приведенного сопоставления, во многих случаях в одновозрастных фаунах присутствовали тапироиды одного вида или рода. Раннетретичные тапирообразные Азии были разнообразны и имели высокие темпы эволюции. Благодаря этому они могут служить довольно четкими реперами определенных возрастных интервалов и играть важную роль в фаунистических корреляциях. Тапироиды родов *Homogalax* и *Neptodon* характеризуют ранний эоцен Центральной Азии, причем с достаточной надежностью связывают азиатские комплексы с одновозрастными североамериканскими (формация Уосач). Тапироиды семейства *Helaletidae* — род *Helaletes*, семейства *Isectolophidae* — *Isectolophus*, семейства *Lophialetidae* — *Shlosseria*, *Lophialetes* и *Pataescops*, а также *Rhodopagus* и *Breviodon* характеризуют в основном средний эоцен, причем роды *Helaletes* и *Isectolophus* также специфичны для среднего эоцена Северной Америки (формация Бриджер) (Radinsky, 1963a). Поздний эоцен Азии — время вымирания тапирообразных. Его характеризуют гелалетиды рода *Colodon* и деперетеллиды — *Deperetella*. Гелалетиды рода *Colodon*, известны из позднего эоцена Северной Америки (формация Уинта и Дюшезни). В нижнем олигоцене Центральной Азии распространены гелалетиды рода *Colodon* известные из олигоцена Северной Америки (чадрон), а также деперетеллиды — *Teleolophus*. В среднем олигоцене в Азии достоверно известны лишь немногочисленные гелалетиды, представленные единственным видом *Colodon orientalis* Borissiak, 1918. Предлагаемая схема (табл. 31) представляет попытку осуществить корреляцию отдельных фаунистических комплексов Центральной Азии на основании распространения тапирообразных и с учетом сведений по другим группам млекопитающих.

ВЫВОДЫ

1. Тапиroidы ~ надсемейство подотряда *Ceratomorpha* были широко распространены в раннем палеогене Европы, Азии и Северной Америки. Наибольшего разнообразия группа достигла в Азии, где в это время известны представители девятнадцати родов, принадлежащих четырём семействам, два из которых – *Lophialetidae* и *Deperetellidae* – эндемичны.

2. В различных семействах *Tapiroidea* (*Helaletidae*, *Lophialetidae*, *Tapiridae*) наблюдается изменение черепа в соответствии с перестройкой зубной системы и образованием хобота либо подвижной верхней губы. При этом сокращаются носовые кости, увеличиваются носовые вырезки и предглазничная ямка помещается над глазницей.

3. Специализация зубной системы у тапиroidов шла в основном по двум направлениям -- 1) достижение биллодонтии (в семействах *Helaletidae*, *Deperetellidae* и *Tapiridae*), 2) образование лофодонтного типа зубов при удлинении внешней стенки эктолофа (у *Lophialetidae* и *Lophodontidae*), причем это сближает тапиroidов с другими *Ceratomorpha*. Увеличение площади жевательной поверхности в первой группе достигается путем моляризации переднекоренных зубов, а трение между верхними и нижними зубами проходило преимущественно вдоль поперечных гребней. Во второй группе площадь жевательной поверхности увеличивается в ряде случаев за счет редукции переднекоренного ряда (особенно у *Breviodontinae*) при относительном увеличении длины ряда коренных зубов. Трение между зубами верхней и нижней челюсти при смыкании происходит также и вдоль эктолофа (в особенности у *Rhodopaginae*).

4. Среди азиатских *Tapiroidea* в некоторых семействах в эоцене происходила усиленная адаптация к бегу в связи с переходом к обитанию в открытых пространствах. У *Lophialetidae*, *Deperetellidae*, а среди *Helaletidae* у *Colodontinae* независимо происходило удлинение дистальных отделов конечностей и редукция боковых пальцев кисти (до трех).

5. Изменения черепа, зубов и костей конечностей в ряде сосуществующих семейств тапиroidов происходило в одном направлении, что свидетельствует о разнообразии параллелизмов у *Tapiroidea*.

6. Особенности морфологии черепа и задних конечностей у наиболее древних тапиroidов (*Homogalax*, *Heptodon*) не позволяют предполагать происхождение группы от раннеэоценового лошадеобразного *Hyracotherium*. Вероятно, гиракотерии и древнейшие тапиroidы имели общего предка, однако дивергенция их произошла еще в палеоцене.

7. Наиболее примитивные тапиroidы семейства *Isectolophidae* (*Homogalax*) представляют исходный морфологический тип для всей группы.

8. Поскольку в среднем и самом начале позднего эоцена наблюдается наибольшее разнообразие тапиroidов, их адаптивная радиация, приведшая к образованию семейств, вероятно, имела место в раннем эоцене. Центр происхождения всей группы неизвестен, однако в отложениях начала эоцена наиболее примитивные тапиroidы известны из Азии и Северной Америки.

9. Разнообразие тапиroidов в эоцене Центральной Азии частично может быть объяснено почти полным отсутствием в этом районе лошадиных и *Artiodactyla*. Тапиroidы были в какой-то степени экологическими викариантами этих групп.

10. Вымирание *Tapiroidea* в конце эоцена прежде всего связано с широким распространением жвачных парнокопытных, успешно конкурировавших с тапиroidами.

11. Среди тапиroidов Азии в эоцене наиболее распространены были представители эндемичных семейств, адаптированных к обитанию в открытых пространствах – *Lophialetidae* и *Deperetellidae*. Это свидетельствует об относительно раннем

развитии открытых ландшафтов в Центральной Азии. Представители Isectolophidae и Helaletidae встречались более редко и входили в состав гумидных фаунистических комплексов.

12. Среди азиатских тапирообразных, адаптированных к обитанию в полуаридных, открытых ландшафтах, вероятно, были группы, образовавшие стадные ассоциации (например, Lophialetes expeditus).

13. Тапироидеа в эоцене и раннем олигоцене входили в состав большинства центральноазиатских фаунистических комплексов. Раннетретичные тапирообразные были разнообразны и имели высокие темпы эволюции, поэтому время существования отдельных их групп может служить четким репером определенных возрастных интервалов при стратиграфических корреляциях.

14. Для нижнего эоцена Центральной Азии характерны тапирообразные семейства Isectolophidae – Homogalax и Helaletidae – Neptodon, которые надежно связывают азиатские фаунистические комплексы с одновозрастными североамериканскими (Уосач).

15. Возможность сопоставить континентальные эоценовые толщи Азии с морскими в районе местонахождения млекопитающих Андарак (СССР, Киргизия), а также датировка по абсолютному возрасту базальтов, подстилающих костеносные горизонты местонахождения млекопитающих Тору-Айгыр (СССР, Киргизия), позволяют уточнить возраст многих ископаемых центральноазиатских фаун и определить его как средний эоцен. Это время в Центральной Азии характеризуют тапироиды родов Isectolophus (Обайла, Холболджи-Нур), Helaletes (Обайла, Ирдын-Манга, Улан-Ширэ), Shlosseria, Eoletes, Lophialetes (Ирдын-Манга, Улан-Ширэ, Хайчин-Ула II, III, Холболджи-Нур, Тору-Айгыр, Шинжалы), Rhodopagus, Pataecops, Breviodon (Обайла, Андарак, Хайчин-Ула II, Холболджи-Нур, Ирдын-Манга). Тапироиды родов Helaletes и Isectolophus также известны из отложений среднего эоцена Северной Америки (Бриджер), что сближает североамериканские и азиатские фаунистические комплексы.

16. Для верхнего эоцена Азии характерны тапироиды семейства Helaletidae – Colodon и семейства Deperetellidae – Deperetella, причем Colodon распространен и в верхнеэоценовых отложениях Северной Америки – (Уинта, Дюшезний). В это время происходило повсеместное вымирание тапирообразных.

17. В раннем олигоцене Азии продолжал существовать лишь гелалетид Colodon, а из Deperetellidae – Teleolophus. Представители рода Colodon известны из одновременных отложений Северной Америки (Чадрон).

18. В среднем олигоцене в Центральной Азии тапироиды представлены лишь единственным видом Colodon orientalis Borissiak, 1918.

SUMMARY

1. Tapiroidea – a primitive superfamily of suborder Ceratomorpha were wide distributed in Europe, Asia and North America in Early Tertiary. The superfamily became mostly numerous and approached the great variety in Asia during Eocene. There were nineteen genera of the four families. Two of the families – Lophialetidae and Deperetellidae were endemics.
2. In Helaletidae, Lophialetidae and Tapiridae one can see the parallelism in skull evolution – nose bones schranked, nasal incisions enlarged, fossa praeorbitalis displaced above the orbits.
3. The dentition in Tapiroidea evolved in two general lines. A. The approaching of bilophodonty (in Helaletidae, Deperetellidae and Tapiridae). B. The forming of lophodonty (rhinoceroslike type) (in Lophialetidae and Lophodontidae).
The increasing of mastificatory surface in the group A, approached by morallization of premolars. Shearing against upper and lower teeth was mainly along

cross crests. In the group B the increasing of the masticatory surface approached by elongation of the molars row, while premolars reduced (especially in *Breviodon*, in which P^1 , P_{1-2} lost). Shearing against upper and lower teeth was mainly along ectoloph (especially in *Rhodopaginae*).

4. Some of asiatic *Tapiroidea* possessed the cursorial adaptation as a result of their invasion in open spaces. So, in *Lophialetidae*, *Deperetellidae* and *Colodontine Helaletidae* (all forms of cursorial type) – the elongation of extremities and reduction of toes was approached independently.
5. The changes which took place in construction of skull, dentition and extremities in *Lophialetidae*, *Deperetellidae*, *Helaletidae* and *Tapiridae* indicated that in some aspects these groups underwent parallel evolution.
6. Some features of skull and hind limbs in the most primitive tapiroids (*Homogalax* and *Heptodon*) indicated that *Hyracotherium* could not be the ancestor for *Tapiroidea*. Evidently, *Hyracotheriidae* and the most primitive *Tapiroidea* had a common ancestor, but no later than in Upper Paleocene both groups differentiated.
7. *Tapiroidea* of *Homogalax* group represents the common morphological type for the whole superfamily.
8. The most primitive *Tapiroidea* were found in Early Eocene deposits of North America and Asia. Evidently the main *Tapiroidea* families formed no later than in Early Eocene.
9. The great variety of *Tapiroidea* in Eocene of Central Asia, partly may be explained if one take in account almost complete absence of Ruminantia in this region during Early and Middle Eocene. Possibly *Tapiroidea* were ecological vicariates of Ruminant Artiodactyls in that time.
10. The disappearing of *Tapiroidea* in the end of Eocene can be explained as a result of distribution of Ruminants and Rhinocerotoids.
11. *Lophialetidae* and *Deperetellidae* were the most distributed families in Eocene. The most of them represented genera of cursorial type. This fact indicated wide distribution of open land shafts in Eocene of Central Asia.
12. Some of cursorial tapiroids, such as *Lophialetes expeditus*, which lived in open semiarid biotops, possibly congregated in herds.
13. Early Tertiary *Tapiroidea* possessed a high tempo of evolution, that is why the period of living of their genera can be used as a marker for Stratigraphy of Eocene of Asia.
14. The most typical forms for Early Eocene of Central Asia were *Homogalax* (*Isectolophidae*) and *Heptodon* (*Helaletidae*). They were also distributed in Early Eocene in North America (*Wasatch*).
15. If we compare Eocene continental deposits of Central Asia with marine deposits in *Andarak* region (USSR, *Kirgisia*) and also use the absolute datings from basalts, which underlies the bone bearing beds in *Toru-Aigir* region (USSR, also *Kirgisia*) we will be able to date more exactly the age of many centralasiatic mammalian assemblages. We established their age as Middle Eocene. The most typical forms for that time were genera *Isectolophus* (*Localities Obaila, Kholobolochi*) *Helaletes* (*Obaila, Irдин-Manga, Ulan-Shireh*), *Shlosseria*, *Eoletes*, *Lophialetes* (*Irдин-Manga, Ulan-Shireh, Khaitchin-ula II, III, Kholobolochi Chinjali*), *Rhodopagus*, *Pataecops*, *Breviodon* (*Obaila, Andarak II, Khaitchin-ula II, Kolobolochi, Irдин-Manga*). *Helaletes* and *Isectolophus* also distributed in the Middle Eocene of North America (*Bridger*).
16. *Colodon* (*Helaletidae*) and *Deperetella* (*Deperetellidae*) were typical forms for Latest Eocene of Asia. *Colodon* was also derived from Latest Eocene of North America (*Dushesni, Uinta*). The extinction of *tapiroidea* begun in that time.
17. *Colodon* (*Helaletidae*) and *Teleolophus* (*Deperetellidae*) existed in Early Oligocene in Asia. *Colodon* was also distributed in Early Oligocene of North America (*Chadronian*).
18. Only *Colodon orientalis* *Borissiak* survived in Middle Oligocene in Central Asia.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1, 2. *Isectolophus bogdulensis* Reshetov, sp. nov.
№ 3181-1; ПИН; (х 2) правый P^1 , вид снизу; № 3181-2; ПИН; (х 2) левый M^2 ?, вид снизу; Монголия левый берег р. Туин-Гол, в 4 км к северу оз. Орок-Нур, Холбоджи-Нур I; средний эоцен—низы верхнего эоцена.
- Фиг. 3. *Helaletidae* gen. indet.
№ 2432-98; ПИН; (х 1) правый P^3 или P^4 , вид снизу; Восточный Казахстан, юго-восточная часть Зайсанской котловины; средний эоцен, обайлинская свита.
- Фиг. 4. *Helaletes mongoliensis* Osborn, 1922
№ 2432-97; ПИН; (х 1) левый M^1 или M^2 , вид снизу; Восточный Казахстан, юго-восточная часть Зайсанской котловины, средний эоцен, обайлинская свита.
- Фиг. 5, 6. *Teleolophus magnus* Radinsky?
№ 3107-35; ПИН; (х 0,75) нижняя челюсть, вид сверху; № 3107-34; ПИН; (х 1) правый P^1-P^3 , вид снизу; Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт; средний—низы верхнего эоцена, свита хайчин.
- Фиг. 7. *Isectolophus medius* Matthew et Granger, 1925
№ 3107-33; ПИН; (х 2) левый P^1 , вид снизу; Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт, свита хайчин.

Т а б л и ц а II

- Фиг. 1. *Rhodopagus* sp. indet. II из Зайсанской котловины (Восточный Казахстан)
№ 2432-12; ПИН; (х 3); правый P^4 или P^3 ; вид снизу; Восточный Казахстан, юго-восточная часть Зайсанской котловины; средний эоцен, обайлинская свита.
- Фиг. 2. *Rhodopagus* sp. indet. I из Долины Озер (Монголия)
№ 3181-3; ПИН; (х 2) правый M^1 или M^2 , вид снизу; Монголия, правый берег р. Туин-Гол, в 4 км к северу от оз. Орок-Нур, Холбоджи-Нур I, средний эоцен—низы верхнего эоцена.
- Фиг. 3. *Breviodon* sp. indet.
№ 2432-99; ПИН; (х 2) правый M_2 , вид сверху; Восточный Казахстан, юго-восточная часть Зайсанской котловины, средний эоцен, обайлинская свита.
- Фиг. 4, 5, 6, 7. *Breviodon minutus* Matthew et Granger, 1925
№ 3107-31; ПИН; (х 1) левая половина верхней челюсти с P^4-M^3 ; № 3107-32; ПИН; (х 1); верхняя челюсть с левыми P^2-M^3 и правыми P^3-M^3 , вид снизу; № 3107-28; ПИН; (х 1) правая ветвь нижней челюсти; № 3107-26; ПИН; (х 1); левая ветвь нижней челюсти, вид сверху; Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт; средний эоцен—низы верхнего эоцена; свита хайчин.
- Фиг. 8, 9. *Breviodon minutus* Matthew et Granger?
№ 3107-27; ПИН; (х 1) симфизный отдел нижней челюсти с правыми P^2-P^4 ; № 3107-29; ПИН; (х 1) нижняя челюсть с dP_2-dP_4 и M_1-M_2 , вид сверху; Южная Монголия, Хайчин-Ула II, верхний горизонт; средний эоцен—низы верхнего эоцена, свита хайчин.

Т а б л и ц а III

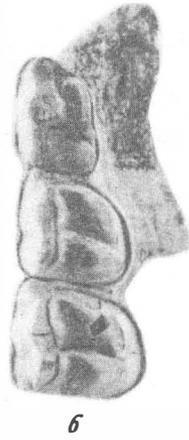
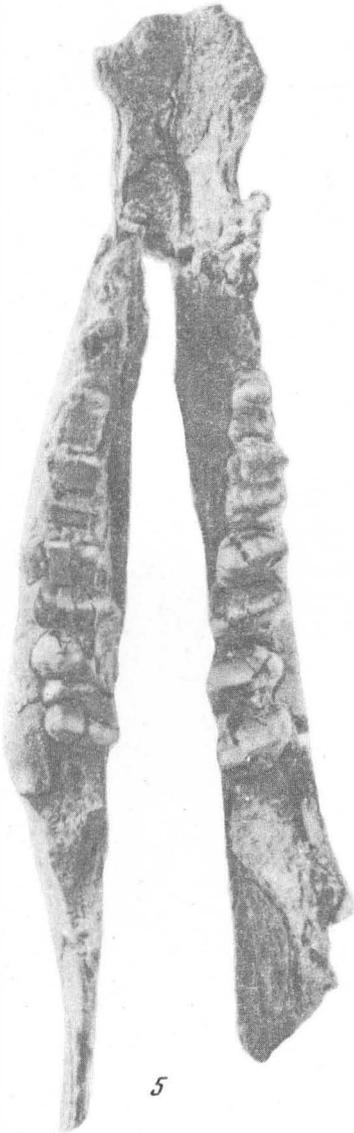
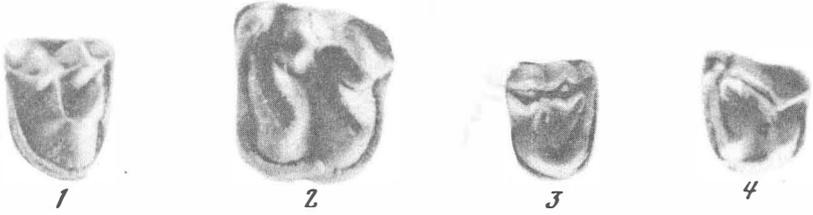
Подвижная хоботообразная губа у африканского черного носорога *Diceros bicornis* (из кн.: V.L. Stanek. Noshorner, Niplepherde, Elefanten und ihre Verwandten. Praha, Artia, 1960).

Т а б л и ц а IV

Функция хоботообразной губы у африканского черного носорога *Diceros bicornis* (из кн.: V.L. Stanek. Noshorner, Niplepherde, Elefanten und ihre Verwandten. Praha: Artia, 1960).

Т а б л и ц а V

Хобот у американского тапира *Tapirus terrestris* (из кн.: V.L. Stanek. Noshorner, Niplepherde, Elefanten und ihre Verwandten. Praha: Artia, 1960).





1



2



3



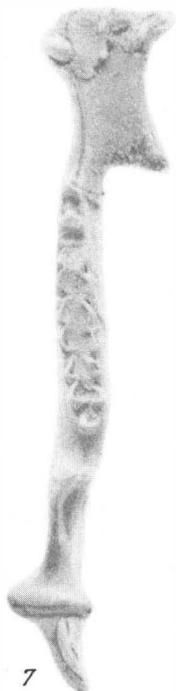
4



5



6



7



8



9

Таблица III

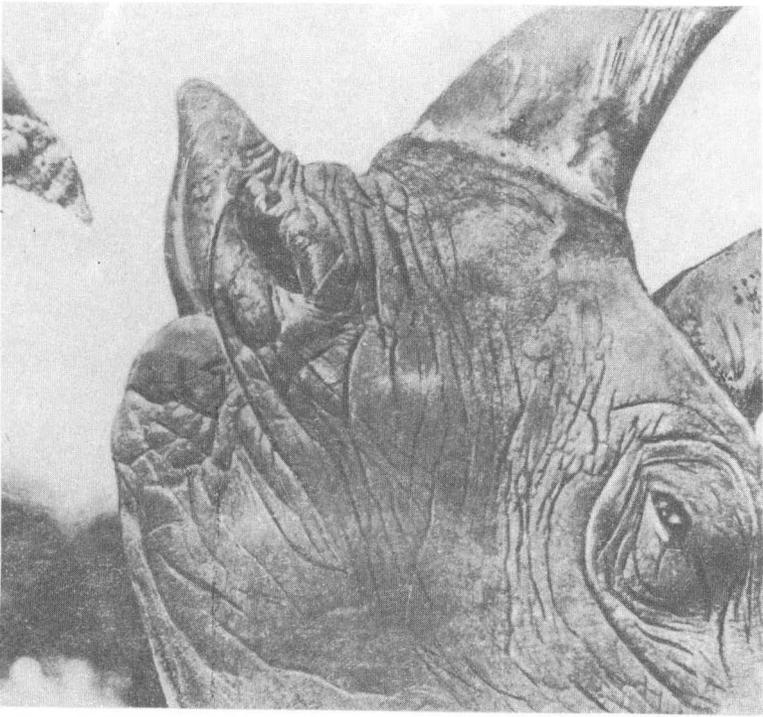
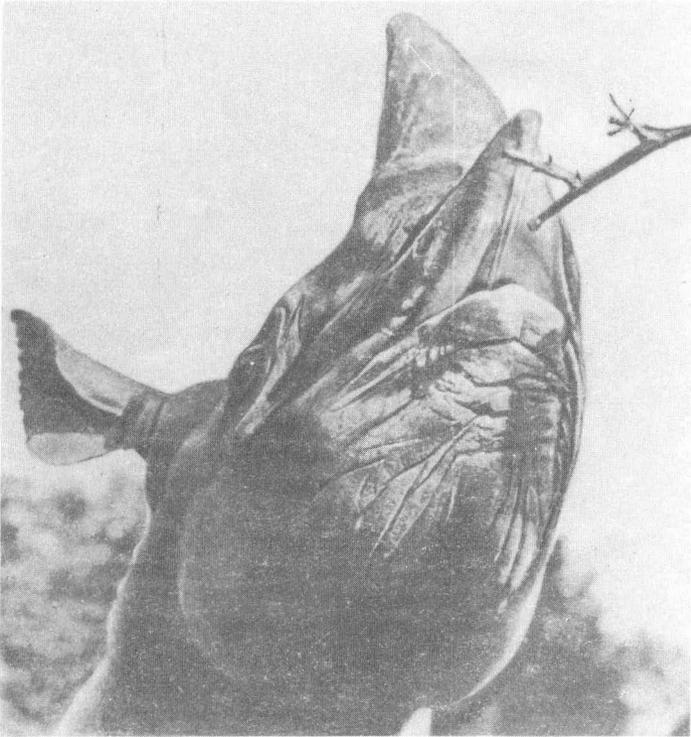


Таблица IV





- Автократов А.В. Курс анатомии сельскохозяйственных животных. Т. 1–2. М.: Госиздат, 1927–1928.
- Александр Р. Биомеханика. М.: Мир, 1970, с. 1–339.
- Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. О новом местонахождении раннетретичных млекопитающих в Заалтайской Гоби (Монголия). – В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976, с. 265–268. (Труды ССМПЭ, вып. 3).
- Беляева Е.И. Первые находки тапирообразного в эоцене Средней Азии. – Бюл. МОИП, отд. геол., 1962, т. 37, вып. 5, с. 142–145.
- Беляева Е.И. Некоторые итоги изучения третичных фаун наземных млекопитающих Советского Союза. – В кн.: Третичные млекопитающие, XXII сессия Международн. геол. конгр., 1964, с. 14–24.
- Беляева Е.И. Новые данные по аминокислотам СССР. – Труды ПИН АН СССР, 1971, т. 130, с. 39–61.
- Беляева Е.И., Решетов В.Ю., Трофимов Б.А. Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое-палеогене Центральной Азии. – Бюл. МОИП, отд. геол., 1973, т. 78, вып. 1, с. 153–154.
- Беляева Е.И., Трофимов Б.А., Решетов В.Ю. Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое-палеогене Центральной Азии. – В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 19–45. (Труды ССМПЭ, вып. 1).
- Бендукидзе О.Г. Новый представитель семейства *Ceranoididae* (Aves, Gruiformes) из эоценовых отложений Зайсана. – Сообщ. АН ГССР, 1971, т. 63, № 3, с. 749–751.
- Бирюков М.Д. Новый род семейства *Lophialetidae* из эоцена Казахстана. – В кн.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. VI. Алма-Ата: Наука, 1974а, с. 57–73.
- Бирюков М.Д. Новый вид рода *Teleolophus* из Северной Джунгарии. – В кн.: Териология. Т. 2. Новосибирск; Наука, 1974б, с. 78–82.
- Борисяк А.А. Об остатках лофиодонтной формы из индрикотериевых слоев Тургайской области. – Изв. Росс. Акад. наук, 1918, № 6, с. 1319–1322.
- Борисяк А.А. Халикотерий как биологический тип. – Зоол. журн., 1944, т. XXII, вып. 4, с. 125–134.
- Борисяк А.А. Проблема филогенеза в палеонтологии. Избранные труды. М.: Наука, 1973, с. 100–118.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. произведений в 2-х томах, т. 1, 1967, с. 7–61.
- Габунья Л.К. К истории гишарнонов. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 1–368.
- Габунья Л.К. Обайлинская фауна – древнейший комплекс ископаемых млекопитающих СССР. – Сообщ. АН ГССР, 1961, т. 27, № 6, с. 711–713.
- Габунья Л.К. Об остатках эоценовых млекопитающих обайлинской свиты Зайсанской депрессии. – Труды Ин-та палеобиологии АН ГССР, 1962, т. VIII, с. 15–18.
- Габунья Л.К. О древнейшем представителе бронотерий Евразии. – Сообщ. АН ГССР, 1970, т. 58, № 3, с. 737–739.
- Габунья Л.К. О новом представителе кондилартр (*Condylarthra*) из эоцена Зайсанской котловины. – Сообщ. АН ГССР, 1971, т. 61, № 1, с. 233–235.
- Габунья Л.К. О присутствии диакодексии (*Diacodexinae*) в эоцене Азии. – Сообщения АН ГССР, 1973, т. 71, № 3, с. 741–744.
- Габунья Л.К., Девяткин Е.В., Рубинштейн М.М. Данные об абсолютном возрасте кайнозойских континентальных образований и их биостратиграфическое значение. – ДАН СССР, Отд-ние геол., 1975, т. 225, № 4, с. 895–898.
- Габунья Л.К., Рубинштейн М.М. Биостратиграфическая параллелизация кайнозойских отложений Евразии и Северной Америки в свете данных абсолютной геохронологии. – Изв. Геол. об-ва Грузии, 1965, т. IV, вып. 1, с. 7–27.
- Гамбарян П.П. Морфофункциональный анализ мышц конечностей тапира (*Tapirus americanus*). – Зоол. сборник, 1964. XIII, Зоол. ин-т АН АрмССР, с. 5–50.
- Гамбарян П.П. Бег млекопитающих. Л.: Наука, 1972, с. 3–330.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, т. 1, 2. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 1–335, 1–332.
- Герасимов М.М. Восстановление лица по черепу. М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 3–581.
- Година А.Я. К эволюции конечностей жирафа (*Giraffidae*). – Бюл. МОИП, Отд-ние биол., 1967, т. 72 (6), с. 107–119.

- Г р е г о р и В.К., Кольберт Э.Г. О некоторых принципах эволюции, иллюстрируемых на примере отрядов млекопитающих *Perissodactyla* и *Artiodactyla*. — В кн.: Памяти академика А.Н. Северцова, т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 117—136.
- Г р о м о в а В.И. Примитивные тапиобразные из палеогена Монголии. — Труды ПИН АН СССР, 1952, т. 41, с. 99—119.
- Г р о м о в а В.И. Гигантские носороги. — Труды ПИН АН СССР, 1959, т. 71, с. 1—164.
- Г р о м о в а В.И. Новые материалы по палеогеновым тапиобразным Азии. — Труды ПИН АН СССР, 1960, т. 77, с. 79—107.
- Г р о м о в а В.И. О скелете тарпана (*Equus caballus Gmelini* ANT) и других диких лошадей. — Труды МОИП, 1963, т. 10, с. 10—61.
- Г у р е в А.А. Первая находка птицы в нижнем палеогене СССР. — ДАН СССР, 1949, т. 64, № 2, с. 242—251.
- Д а р в и н Ч. Происхождение видов. М.; Л.: ОГИЗ—Сельхозгиз, 1935, с. 103—625.
- Д а ш з э в э г Д. Новые мезонихиды (*Condylarthra Mesonychidae*) из палеогена Монголии. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976, с. 14—31. (Труды ССМПЭ, вып. 3).
- Д и д е н к о-К и с л и ц и н а Л.К., Б и р ю к о в М.Д., Б е й б у л а т о в Р.В. Новые данные о стратиграфии палеогеновых отложений Джунгарского Алатау. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Южного Казахстана. Вып. 4 (29). Алма-Ата: Наука, 1971, с. 140—149.
- Е ф р е м о в И.А. Тафономия и геологическая летопись. — Труды ПИН СССР, 1950, т. 24, стр. 1—178.
- Ж у к о в Ю.В. О находке остатков млекопитающих в коктурлакской свите, хребет Кунгей-Алатау. — В кн.: Материалы по геологии кайнозоя и новейшей тектоники Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1970, с. 69—71.
- К л е б а н о в а И.М. Новое местонахождение эоценовых млекопитающих в Восточном Казахстане. — Палеонтол. журн., 1963, № 1, с. 144—145.
- К л е б а н о в а И.М. Новое эоценовое местонахождение позвоночных Андарак (Киргизия). — Палеонтол. журн., 1966, № 4, с. 101—103.
- К о в а л е в с к и й В.О. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entolodon* и *Gelocus Aymardi* Coq. Т. II. М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 147—226.
- К о в а л е в с к и й В.О. Об остеологии *Nuorotamidae*. Соч., т. III. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 7—96.
- К о в а л е в с к и й В.О. *Anthracotherium* и опыт естественной классификации копытных. Соч., т. III. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 100—302.
- К о ж а м к у л о в а Б.С. Итоги исследований ископаемой териофауны южной половины Казахстана. — В кн.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974, с. 5—10.
- К о ж а м к у л о в а Б.С., Орловская Э.Р. Фауна позвоночных и флора южной половины Казахстана в мезозое и кайнозое. — Вестн. АН КазССР, 1971, № 5 (313), с. 25—29.
- К р ы л о в А.Я. Абсолютный возраст пород Центрального Тянь-Шаня и применение аргонного метода к метаморфическим и осадочным породам. — В кн.: XXI Международный геологический конгресс. Доклады советских геологов, проблема 3. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 222—244.
- Н е с м е я н о в С.А., Р е ш е т о в В.Ю., Ш м и д т Г.А. О фауне и возрасте нового местонахождения палеогеновых млекопитающих в Киргизии. — Бюл. МОИП, Отд-ние геол., 1977, т. 52, вып. 2, с. 83—86.
- О р л о в Ю.А. *Peruniinae* — новое подсемейство куниц из неогена Евразии (к филогении куниц). — Труды ПИН АН СССР, 1947, т. X, вып. 3, с. 3—56.
- Палеогеновая система СССР. Отв. ред. Гроссгейм В.А., Коробков И.А. М.: Недра, 1975.
- П о п е с к у А. Атлас топографической анатомии сельскохозяйственных животных. Братислава: Словацкое изд-во Сельскохозяйственной лит-ры, 1961.
- Р е ш е т о в В.Ю. Краткий обзор раннетретичных тапиобразных Центральной Азии. — Бюл. МОИП, 1973, отд. геол., т. 48, № 6, стр. 152.
- Р е ш е т о в В.Ю. 1974а. Новые данные о фауне млекопитающих раннего палеогена Центральной Азии. — Тезисы доклада на первом международном териологическом конгрессе (ИТС) Т. II. М.: ВИНИТИ, с. 159.
- Р е ш е т о в В.Ю. Остеология черепа и попытка реконструкции мускулатуры головы *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger. — Бюл. МОИП, Отд-ние геол., 1974б, т. 48, № 5, с. 145—146.
- Р е ш е т о в В.Ю. Обзор раннетретичных тапиобразных Монголии и СССР. — В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. М., Наука, 1975, с. 19—53 (Труды ССМПЭ, вып. 2).
- Р е ш е т о в В.Ю. Сосуды и нервы головы *Lophialetes expeditus* Matthew et Granger, 1925 (*Mammalia Tapiroidon*). — Бюл. МОИП, Отд-ние геол., 1976, т. 51, вып. 2, с. 162.
- Р е ш е т о в В.Ю., Ш е в ы р е в а Н.С., Т р о ф и м о в В.А., Ч х и к в а д з е В.М. О позвоночных местонахождениях Андарак (средний эоцен). — Бюл. МОИП, Отд-ние геол., 1978, т. ЛЦ, вып. 4, с. 151—152.
- Р у б и н ш т е й н М.М., Г а б у н и я Л.К. Некоторые вопросы геохронологии кайнозоя. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1972, № 3, с. 3—8.
- Т а т а р и н о в Л.П. Проблемы эволюции териодонтов: Автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук. М.: ПИН, 1969, с. 1—51.
- Т а т а р и н о в Л.П. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных. — Палеонтол. журн., № 3, с. 121—133.
- Т а т а р и н о в Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976, с. 5—258.
- Т а р а с о в С.А. Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Кочкорской впадины (Киргизия) на основе изучения ископаемых

- позвоночных: Автореф. дис. на соискание учен. степени канд. геол.-мин. наук. Фрунзе: ИГН АН КазССР, 1968, с. 1-18.
- Т а р а с о в С.А. О стратиграфической номенклатуре палеоген-неогеновых отложений северо-восточной Киргизии. — В кн.: Материалы по новейшему этапу геологического развития Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1971, с. 4-9.
- Ф л е р о в К.К. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia). — Палеонтол. журн., 1962, № 4, с. 63-70.
- Ф л е р о в К.К., Б е л я е в а Е.И., Я н о в с к а я Н.М. и др. Зоогеография палеогена Азии. М.: Наука, 1974, с. 1-300.
- Ч е р н я в с к и й Ф.Б. О некоторых приспособительных особенностях строения посткраниального скелета снежного барана (*Ovis livicola* Escn.). — Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 2, с. 242-252.
- Ч х и к в а д з е В.М. Древнейшие кайнозойские черепахи СССР. — Сообщ. АН ГССР, 1970, т. 60, № 3, с. 749-752.
- Ш е в ы р е в а Н.С. Первая находка эоценовых грызунов в СССР. — Сообщ. АН ГССР, 1971, т. 61, № 3, с. 745-747.
- Ш е в ы р е в а Н.С. Новые грызуны из палеогена Монголии и Казахстана. — Палеонтол. журн., 1972, № 3, с. 134-145.
- Ш е в ы р е в а Н.С. Палеогеновые грызуны Азии (семейства Paramyidae, Sciuravidae, Ischyromyidae, Cylindrodontidae). — Труды ПИН АН СССР, 1976, т. 158, с. 5-113.
- Ш у в а л о в В.Ф., Р е ш е т о в В.Ю., Б а р с б о л д Р. О стратотипическом разрезе нижнего палеогена на юго-западе МНР. — В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозойских и кайнозойских отложений Монголии. М.: Наука, 1974, с. 320-325 (Труды ССМПЭ, вып. 1).
- B e r k e y C.P., G r a n g e r W. Later sediments of the desert Basins of Central Mongolia. — Amer. Mus. Novit., 1923, N 77, p. 1-16.
- B e r k e y C.P., M o r r i s F.K. Geology of Mongolia, a reconnaissance report based on the investigations of the years 1922-1923. — Amer. Mus. Natur. Hist., 1927, p. 1-47.
- B e r k e y C.P., G r a n g e r W., M o r r i s K.P. Additional new formations in the later sediments of Mongolia. — Amer. Mus. Novit., 1929, vol. II, N 385, p. 1-12.
- B i e n N.N. Preliminary observations on the Cenozoic geology of Yunnan. — Bull. Geol. Soc. China, 1940, vol. 20, p. 179-204.
- B r e s s o u C. La myologie du tapir (*Tapirus indicus* L.). — Mammalia, 1961, vol. 25, N 3, p. 358-400.
- B u t l e r P.M. The milk molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. — Proc. Zool. Soc. London, 1952a, vol. 121, pt 4, p. 777-817.
- B u t l e r P.M. Molarization of the premolars in the Perissodactyla. — Proc. Zool. Soc. London, 1952b, vol. 121, pt IV, p. 819-843.
- C a m p C.L., S m i t h L.W. Phylogeny and function of the digital ligaments of the horse. — Mem. Univ. Calif., vol. XIII, 1942, N 2, p. 69-124.
- C h o w M. On some Eocene and Oligocene mammals from Kwansi and Yunnan. — Vort, Paleontol., 1957, vol. 5, N 3, p. 201-204.
- C h o w M. New materials of Tertiary mammals from Sinkiang. — Vertebr. palasiat., 1958, vol. 2, N 4, p. 259-294.
- C h o w M., C h a n g Y u - p i n g, T i n g - S u - y i n. Some early Tertiary Perissodactyla from Lunnan Basin F. Yunnan. — Vertebr. palasiat., 1974, vol. 12, N 4, p. 262-278.
- C h o w M., L i C.K. A fossil of Homogalax from Eocene of Shantung. — Sci. sinica, 1963, vol. 12, N 3, p. 1411-1412.
- C h o w M., L i C.K. Homogalax and Heptodon of Shantung. — Vertebr. palasiat., 1965, vol. 9, N 1, p. 15-21.
- C h o w M., X u J u - x u a n. Amynodonts from the upper Eocene of Honan and Shansi. — Vertebr. palasiat., 1965, vol. 9, N 2, p. 190-208.
- C o l b e r t E.H. Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1938, vol. 74, p. 255-436.
- C u v i e r G. Sur quelques dents et os trouves en France, qui paroissent avoir appartenu à des animaux du genre du Tapir. — Ann. Mus. hist. natur., 1804a, vol. 3, p. 132-143.
- C u v i e r G. Additions et corrections à l'article sur les ossements fossiles du Tapir. — Ann. Mus. hist. natur., vol. 5, 1804b, p. 52-55.
- C u v i e r G. Leçon d'anatomie comparée. Paris: Soc. édit., 1835. T. I.
- C u v i e r G. Anatomie comparée recueill de planches de myologie. 1849, Paris.
- D e b b e r s t e i n J., H o f f m a n G. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Bd. I. Bewegungsapparat S. Leipzig: Hirzel Verl., 1961, S. 1-191.
- D e h m H., O e t t i n g e n - S p i e l b e r g T. Paläontologische und geologische Untersuchungen in Tertiär von Pakistan. 2. Die mitteleocänen Säugetiere von Canda Kas bei Basel in Nordwest Pakistan. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. Neue Ser., 1958, Bd. 91, S. 1-54.
- E d i n g e r T. Evolution of the horse brain. — Geol. Soc. Amer. Mem., 1948, vol. 25, p. 1-177.
- E d i n g e r T., K i t t s D.B. The foramen ovale. — Evolution, 1954, vol. 8, N 4, p. 389-404.
- E l l e n b e r g e r - B a u m. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin: Springer-Verl., 1943.
- E v e r n d e n J.F., S a v a g e D.E., C u r t i s G.H., G a m e s G.T. Potassium-argon dates and the cenozoic mammalian chronology of North America. — Amer. J. Sci., 1964, vol. 262, p. 145-198.
- F i s c h e r K.H. Die Tapiroiden Perissodactylen aus der eozenen Braunkohle des Geiseltals. — Geologie, 1964, vol. 45, S. 1-101.
- F i s c h e r K.H. Neue Fauna von Rhinocerotophiodon (n. gen.), Lophiodon und Hyrachyus (Ceratomorpha, Perissodactyla, Mammalia) aus dem Eozän des Geiseltals bei Halle (DDR). — Z. geol. Wiss., 1977, Bd. 5, N 7, S. 909-919.
- G a z i n C.H. The geology and vertebrate palaeontology of upper Eocene Strata in the northeastern part of the Wind River, Wyoming. Pt. 2. The mammalian fauna of the Badwater

- Area. -- Smithsonian Misc. Collect., 1956, vol. 131, N 8, p. 1-35.
- Gingerich Ph.D. A small collection of fossil vertebrates from the middle Eocene Kuldana and Kohat formations of Punjab (Pakistan). -- Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan, 1977, vol. 24, N 18, p. 190-203.
- Granger W., Gregory W.K. An apparently new family of amblypod mammals from Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1934, N 720, p. 1-8.
- Granger W., Gregory W.K. A revision of the Mongolian titanotheres. -- Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1943, vol. 80, art. 10, p. 349-389.
- Gregory W.K. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. Ann. N.Y. Acad. Sci., 1912, vol. 22, p. 267-294.
- Gregory W.K. Article III - studies in comparative myology and osteology, on the anatomy of the preorbital fossae of Equidae and other ungulates. -- Bull. Amer. Mus. Hist., 1920, vol. XLII, art. XXI, p. 261-284.
- Hough J. An Upper Eocene fauna from the Sage Creek area, Beaverhead County, Montana. -- J. Paleontol., 1955, vol. 29, p. 22-36.
- Jepsen G.L., Woodburne M.O. Paleocene hyracothere from Polecat Bench Formation, Wyoming. Washington, Science, 1969, N 164, p. 543-547.
- Kitts D.B. American Hyracotherium (Perissodactyla, Equidae). -- Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1956, vol. 110, art. 1, p. 1-60.
- Klingel H. Social behaviour of african equidae. -- Zool. afr., 1972, vol. 7 (1), p. 175-185.
- Leidy J. Notice of some Eocene remains of extinct pachyderms. -- Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 1868, vol. 20, p. 230-233.
- Marsh O.C. Notice of some new fossil mammals from the Tertiary formation. -- Amer. J. Sci. (3), 1871, vol. 2, p. 35-44.
- Matthew W.D. The evolution of the mammals in the Eocene. -- Proc. Zool. Soc. London, 1928, pt 4, p. 947-985.
- Matthew W.D., Granger W. The fauna in the Ardyn Obo formation. -- Amer. Mus. Novit., 1923, N 98, p. 1-5.
- Matthew W.D., Granger W. New Carnivora from the Tertiary of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1924a, N 104, p. 1-9.
- Matthew W.D., Granger W. New insectivores and ruminants from the Tertiary of Mongolia with remarks of the correlation. -- Amer. Mus. Novit., 1924b, N 105, p. 1-7.
- Matthew W.D., Granger W. New creodonts and rodents from the Ardyn Obo formation of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1925a, N 193, p. 1-7.
- Matthew W.D., Granger W. New Ungulates from Ardyn Obo formation of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1925b, N 195, p. 1-12.
- Matthew W.D., Granger W. New mammals from the Shara Murun Eocene of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1925c, N 196, p. 1-10.
- Matthew W.D., Granger W. The smaller perissodactyla of the Irdin Manha Formation, Eocene of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1925d, N 199, p. 1-9.
- Matthew W.D., Granger W. New mammals from the Irdin Manha, Eocene of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1925e, N 196, p. 1-11.
- Matthew W.D., Granger W. Two new perissodactyls from the Arshanto Eocene of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1926, N 208, p. 1-5.
- McKenna M.C. Collecting small fossils by washing and screening. -- Curator, 1962, vol. 5, N 3, p. 221-235.
- McKenna C. Fossil mammals and Early Eocene North Atlantic land continuity. -- Ann. Missouri Bot. Garden, 1975, vol. 62, N 2, p. 335-353.
- Morris W.J. Fossil mammals from Baja California: new evidents of Tertiary migrations. -- Science, 1966, vol. 153 (B 74), p. 1376-1378.
- Morris W.J. A new early Tertiary Perissodactyl, Hyracotherium seckinsi, from Baja California. -- Los Angeles County Mus. Contribs Sci., 1968, N 151, p. 1-11.
- Murie James. On the malayan Tapir, Rhinoceros sumatranus (Gray). -- J. Anat. and Physiol., Cambridge; London, 1872, vol. VI (Second series, vol. V).
- Nickel R., Schummer A., Seiferle E. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. I. Bewegungsapparat. Berlin; Hamburg: Paul Parey, 1961. S. 1-502.
- Osborn H.F. The age of mammals in Europe, Asia and North America. New York, 1910, p. 1-635.
- Osborn H.F. Titanotheres and Lophiodonts in Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1923, N 91, p. 1-5.
- Osborn H.F. Endioceras, Upper Eocene amblypod of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1924a, N 145, p. 1-5.
- Osborn H.F. Andrewsarchus, giant Mesonychid of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1924b, N 146, p. 1-5.
- Osborn H.F. Cadurcotherium ardynense. Oligocene, Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1924c, N 147, p. 1-4.
- Osborn H.F. Upper Eocene and Lower Oligocene titanotheres of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1925, N 202, p. 1-12.
- Osborn H.F. The titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. Washington: USA Govern. Print. Office, 1929a. Vol. II, p. 706-894.
- Osborn H.F. Embolotherium gen. nov. of the Ulan Gochu, Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1929b, N 353, p. 1-20.
- Osborn H.F., Granger W. Coryphodonts of Mongolia, Eudinoceras mongoliensis Osborn, E. kholbolchiensis sp. nov. -- Amer. Mus. Novit., 1931, N 459, p. 1-13.
- Osborn H.F., Granger W. Coryphodonts and Uintatheres from the Mongolian expedition of 1930. -- Amer. Mus. Novit., 1932, N 552, p. 1-16.
- Peterson A. Report upon the material discovered in the Upper Eocene of the Uinta Basin. -- Amer. Carnegie Mus., 1919, vol. 12, N 2/4, p. 40-168.

- Pilgrim C.E. The Perissodactyla of the Eocene of Burma. -- Mem. Palaeontol. Indica, New Ser., 1925, vol. 8, N 3, p. 1-28.
- Radin sky L.B. Origin and early evolution of North American Tapiroidea. -- Bull. Peabody Mus. Natur. Hist., 1963a, N 17, p. 1-106.
- Radin sky L. The perissodactyl Hallux. -- Amer. Mus. Novit., 1963b, N 2145, p. 1-8.
- Radin sky L.B. Notes on Eocene and Oligocene localities in Inner Mongolia. -- Bull. Peabody Mus. Natur. Hist., 1964, N 2180, p. 1-II.
- Radin sky L.B. Early Tertiary Tapiroidea of Asia. -- Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1965a, vol. 129, art. 2, p. 185-263.
- Radin sky L. Evolution of the Tapiroid skeleton from Heptodon to Tapirus. -- Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 1965b, vol. 134, N 3, p. 69-103.
- Radin sky L.B. The adaptive radiation of the phenacodontid condylarthrs and the origin of the Perissodactyla. -- Evolution, 1966a, vol. 20, N 3, p. 408-417.
- Radin sky L. A new genus of early Eocene Tapiroid (Mammalia, Perissodactyla). -- J. Paleontol., 1966b, vol. 40, N 3, p. 740-742.
- Radin sky L.B. Hyrachyus, Chasmotherium and the Early evolution of Helaletid Tapiroids. -- Amer. Mus. Novit., 1967, N 2313, p. 1-23.
- Radin sky L.B. The early evolution of the Perissodactyla. -- Evolution, 1969, vol. 23, N 2, p. 308-328.
- Rao R.A. New mammalian genera and species from the Kalakot Zone of Himalayan foot Hills near Kalakot, Jammu and Kashmir State, India. Spec. pap., N 1, Direct. Geol. Oil and Natural Gas Commission, Dehra Dun, India, 1972, p. 1-22.
- Rao R.A. Hyrachyus asiaticus, new species of an upper Eocene Tapiroid (Mammalia, Perissodactyla) from Kalakot, Jammu and Kashmir State, India. Spec. Pap., N 3, Direct. Geol. Oil and Natural Gas Commission, Dehra Dun, India, 1973, p. 1-8.
- Reshetov V. Ju. Morphology of Skull of Asiatic Eocene Tapiroid Lophialetes expeditus Matthew et Granger, 1925 (Mammalia, Perissodactyla, Tapiroidea). -- J. Palaeontol. Soc. India, 1977, vol. 20, p. 41-47.
- Savage D.E., Russell D.E., Louis P. Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) from the Lower Eocene Paris Basin, France. -- Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 1966, vol. 66, p. 1-38.
- Schumacher G.H. Funktionelle Morphologie der Kaumuskulatur. -- Jena, VEB Gustav Fischer Verl., 1961, S. 1-262.
- Scott W.B. On Desmatotherium and Dilophodon, two new Eocene lophiodonts. -- Contrib. E.M. Mus. Geol. Arch. Princeton College, Bull., 1883, N 3, pt 4, p. 46-53.
- Scott W.B., Jepsen G.L. The mammalian fauna of the White River Oligocene. Pt 5, Perissodactyla. -- Trans. Amer. Phil. Soc., 1941, vol. 28, N 5, p. 747-980.
- Scott W.B., Osborn H.F. Preliminary report on the vertebrate fossils of the Uinta Formation collected by Princeton Expedition of 1886. -- Proc. Amer. Philos. Soc., v. 24, 1887, p. 255-264.
- Simpson G.G. Evolution, interchange resemblance of the North American and Eurasian Cenozoic mammalian faunas. -- Evolution, 1947, N 1(3), p. 218-220.
- Simpson G.G. Horses. New York: Oxford Univ. Press, 1951.
- Simpson G.G. Notes on British hyracotheres. -- J. Linn. Soc. London (Zool.), 1952, vol. 42, N 284, p. 195-206.
- Slijper F.J. Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. -- Verh. K. Nederl. Akad. Wetensch. Afd. Natururk., 1946, Bd. XXXII, N 5, p. 1-128.
- Szalay F.S., Coull S.J. Asiatic Mesonychidae (Mammalia, Condylarthra). -- Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1966, N 132, art. 2, p. 1-173.
- Takai F. Eocene mammals from the Hosan coalfield. -- Tyosen. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sect. 2, 1939, vol. 5, p. 199-217.
- Takai F. Eocene mammals from the Ube and Hosan coalfield in Nippon. -- Proc. Imp. Acad. Tokyo, 1944, vol. 20, p. 736-741.
- Teihard Chardin P. de. On the occurrence of a Mongolian Eocene Perissodactyla in the Red Sandstone of Sichuan, S.W. Homan. -- Bull. Geol. Soc. China, Peiping, 1930, vol. 9, N 4, p. 331-332.
- Tokunaga S. A list of the fossil land mammals of Japan and Korea descriptions of new Eocene forms from Korea. -- Amer. Mus. Novit., 1933, N 627, p. 1-7.
- Trofimov B.A. Nouvelles donnees sur les Ruminantia les plus anciens d'Asie. -- Publ. Cursos V Conferencias "Lucas Mallada". Madrid, 1957, p. 137-141.
- Trofimov B.A. New Bovidae from the Oligocene of Central Asia. -- Vertebr. palasiat., 1958, vol. 2, N 4, p. 243-247.
- Troxell F.L. The status of Homogalax with two new species. -- Amer. J. Sci., 1922 (5), vol. 3, p. 288-292.
- Wood H.E. Revision of the Hyrachyidae. -- Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1934, vol. 67, art. 5, p. 181-295.
- Wood H.E. Cooperaia totidentata, a remarkable rhinoceros from the Eocene of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1938, N 1012, p. 1-20.
- Wood H.E. A primitive rhinoceros from late Eocene of Mongolia. -- Amer. Mus. Novit., 1963, N 2146, p. 1-11.
- Wood H.E., Chaney R.W., Clark J., Colbert E.H., Jepsen G.L., Reeside J.B., Stock Jr., Stock Ch. Nomenclature and correlation of the North America continental Tertiary. -- Bull. Geol. Soc. Amer., 1941, vol. 52, p. 1-48.
- Young C.C. An early Tertiary vertebrate fauna from Yuanchu. -- Bull. Geol. Soc. China, 1937, vol. 47, N 3, 4, p. 413-438.
- Young C.C., Bien M.H. New horizons of Tertiary mammals in Southern China. Proc. Sixth Pacif. Sci. Congr., 1939, p. 531-534.
- Zdank y O. Die alttertiären Säugetiere Chinas nebst Stratigraphischen Bemerkungen. -- Paläontol. Sinica. Ser. C, 1930, vol. 6, fasc. 2, p. 5-87.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТАПИРОИДОВ АЗИИ.	7
II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	9
III. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	12
Отряд Perissodactyla Owen, 1848	12
Подотряд Ceratomorpha Wood, 1937	12
Надсемейство Tapiroidea Gill, 1872.	12
Семейство Isectolophidae Peterson, 1919.	12
Семейство Helaletidae Osborn, 1892	14
Подсемейство Helaletinae Osborn, 1892	14
Семейство Lophialetidae Matthew et Granger, 1925	19
Подсемейство Lophialetinae Matthew et Granger, 1925	20
Подсемейство Breviodontinae Reshetov, 1975.	21
Подсемейство Rhodopaginae Reshetov, 1975	27
Семейство Deperetellidae Radinsky, 1965	32
IV. МОРФОЛОГИЯ ЧЕРЕПА И ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА LOPHIALETES EXPEDITUS МАТТНЕУ ЕТ ГРАНДЖЕР, 1925	43
Череп.	43
Отверстия для прохождения основных сосудов и нервов головы.	52
Основные мышцы головы.	55
Морфо-функциональные особенности черепа	56
Посткраниальный скелет	63
Осевой скелет	63
Пояс передних конечностей	67
Пояс задних конечностей	82
Некоторые морфо-функциональные особенности посткраниального скелета Lophialetes expeditus	99
V. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ТАПИРОИДОВ АЗИИ.	106
VI. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТАПИРОИДОВ АЗИИ В ПАЛЕОГЕНЕ	119
ВЫВОДЫ	129
ЛИТЕРАТУРА	137

ГАРЧИГ

УДИРДТГАЛ	5
I. АЗИЙН ТАПИРЫН СУДАЛГААНЫ ТУУХ	7
II. МАТЕРИАЛ БА СУДАЛГААНЫ АРГА БАРИЛ	9
III. СИСТЕМАТИКИЙН ХЭСЭГ	12
Баг <i>Perissodactyla</i> Owen, 1848	—
Салбар баг <i>Ceratomorpha</i> Wood, 1937	—
Давхцал язгуур <i>Tapiroidea</i> Gill, 1872	—
Язгуур <i>Isectolophidae</i> Peterson, 1919	—
Язгуур <i>Helaletidae</i> Osborn, 1892	14
Дэд язгуур <i>Helaletinae</i> Osborn, 1892	—
Язгуур <i>Lophialetidae</i> Matthew et Granger, 1925	19
Дэд язгуур <i>Lophialetinae</i> Matthew et Granger, 1925	20
Дэд язгуур <i>Breviodontinae</i> Reshetov, 1975	21
Дэд язгуур <i>Rhodopaginae</i> Reshetov, 1975	27
Язгуур <i>Deperetellidae</i> Radinsky, 1965	32
IV. LOPHIALETES EXPEDITUS MATTHEW ET GRANGER — 1925-ИЙН. ГАВАЛЫН БУТЭЦ БИЕЙН АРАГ ЯС	43
Гавал	—
Гавлын нерв ба гол судасны нух сувууд	52
Толгойны гол булчингууд	55
Гавлын морфо-функциональн онцлог	56
Араг яс	63
Хэлхээ ясны тэнхлэг	—
Урьд хөл	67
Хойт хөл	82
<i>Lophialetes expeditus</i> — ийн араг ясны морфо-функциональн зарим онцлог	99
V. АЗИЙН ТАПИРУУДЫН ГАРАЛ УУСЭЛ БА ХӨГЖИЛ	106
VI. АЗИЙН ПАЛЕОГЕНИЙ ТАПИРУУДЫН ГАЗАРЗУЙН БА ДАВХАРГАЗУЙН ТАРХАЛТ	119
ГОЛ ДУГНЭЛТУУД	129
АШИГЛАСАН ЗОХИОЛ	137

CONTENS

INTRODUCTION	5
I. THE HISTORY OF STUDYING ON ASIATIC TAPIROIDS	7
II. MATERIAL AND METHOD	9
III. SYSTEMATIC DESCRIPTION	12
Order Perissodactyla Owen, 1848	—
Suborder Ceratomorpha Wood, 1937.	—
Superfamily Tapiroidea Gill, 1872	—
Family Isectolophidae Peterson, 1919	—
Family Helaletidae Osborn, 1892	14
Subfamily Helaletinae Osborn, 1892	—
Family Lophialetidae Matthew et Granger, 1925	19
Subfamily Lophialetinae Matthew et Granger, 1925	20
Subfamily Breviodontinae Reshetov, 1975	21
Subfamily Rhodopaginae Reshetov, 1975	27
Family Deperetellidae Radinsky, 1965	32
IV. MORFOLOGY OF THE SKULL AND POSTCRANIAL SKELETON OF LOPHIALETES EXPEDITUS MATTHEW ET GRANGER, 1925	43
Skull	—
Foramina for main vessels and nervouses of the head	52
Main muscles of the head	55
Morpho-functional characteristic of the skull	56
Postcranial sceleton	63
Vertebrae	—
Fore limbs	67
Hind limbs	82
Some morpho-functional characteristic of postcranial sceleton of Lophialetes expeditus	99
V. ORIGIN AND ADAPTIVE RADIATION OF ASIATIC TAPIROIDS	106
VI. GEOGRAPHIC AND GEOLOGIC DISTRIBUTION OF ASIATIC TAPIROIDS IN PALEOGENE	119
SUMMARY	129
REFERENCES	137

Валерий Юрьевич Решетов

Раннетретичные тапиरोобразные Монголии и СССР

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *А.В. Гамаюнова*. Художественный редактор *Н.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Л.А. Куликова*

ИБ № 16403

Подписано к печати 30.10.79. Т — 18937. Формат 70x108 1/16. Бумага офс. № 1
Усл.печ.л. 12.6. Уч.-изд.л. 13.9. Тираж 750 экз. Цена 2р. 10к. Тип. зак. 571
Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90;
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

2 р. 10 к.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»